

L'Institut Agro Rennes-Angers

☐ Site d'Angers ☒ Site de Rennes

Année universitaire : **2024-2025**

Spécialité : **SML-Biologie**

Parcours : **Sciences halieutiques et aquacoles (AQUA)**

Mémoire de fin d'études

- ☐ d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- ☒ de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)
- ☐ de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)
- ☐ d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

Optimisation de la méthodologie de restauration écologique de l'huître plate (*Ostrea edulis*) en France

Par : Simon GUEGUEN



Soutenu à Rennes le : 11/09/2025

Devant le jury composé de :

Président (Enseignant référent) : Hervé LE BRIS
Maître de stage : Stéphane POUVREAU

Autres membres du jury (Nom, Qualité)
Bastien SADOUL - enseignant-chercheur - Institut Agro
Jacques GRALL - Ingénieur de Recherche - IUEM

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST

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



Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité

☒ Non Oui Si oui : 1 an 5 ans 10 ans

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

Date et signature du **maître de stage** (2) : Le 26/08/2025

(Ou de l'étudiant-entrepreneur)

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

Droits d'auteur

L'auteur(3) **Gueguen Simon**

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

☒ Oui Non

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement(4)

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

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

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

Date et signature de l'**auteur** : Le 26/08/2025

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

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

☒ Oui ☐ Non

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

Date et signature de l'**enseignant** : 6 novembre 2025, H. Le Bris

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

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

Si oui, préciser pour quelle partie de texte et à quelles fins ?

Utilisation des IA Chat GPT et Perplexity pour (1) Corriger des lignes de code sur Rstudio. (2) Essayer d'autres tournures de phrases du rapport ainsi que trouver des synonymes à certains mots.

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

Date et Signature de l'**auteur** : Le 26/08/2025

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation de l'Institut Agro Rennes-Angers s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3) Auteur - étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation / Option) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé

Remerciements

Je sais qu'il est coutume de remercier toutes les personnes qui ont fait de ce stage un très bon stage, mais c'est avec une envie sincère que je rédige ces lignes.

Je tiens tout d'abord à remercier mon encadrant Stéphane Pouvreau pour sa confiance, ses conseils et son implication forte dans toutes les étapes de mon stage. Tu as réussi à me transmettre ta passion pour la restauration écologique avec bonne humeur et méthodes de travail rigoureuses. Deux citations témoignent de ça et m'ont particulièrement marqué : *"Le plus compliqué, c'est de faire simple !"* ou encore le fameux *"Le diable est dans le détail !"*. Je les ai tellement entendues que j'en rêvais la nuit !

Je souhaite également remercier l'équipe de thésards/pêcheurs répondant aux noms d'Abel, de Hugo et de Raphaël qui ont particulièrement contribué à la bonne ambiance durant mon stage. Vous m'avez donné de bons conseils et de bonnes idées pour mon stage : que ce soit en stats, en programmation et sur la structure de mon rapport. J'ai bien rigolé avec vous et les autres pêcheurs de la station (Hugo, Matthias, Moussa et Val) en parlant de pêche à chaque pause, chaque midi, chaque heure presque. Et surtout j'ai vraiment aimé nos parties de pêche et de chasse sous-marine (très) souvent infructueuses à Argenton, au Dellec, au pont de Térénez, à Kerlouan.

Tant que je parle des activités extérieures au stage, je me rends compte après coup que j'ai bien aimé les footings du mercredi midi avec Thomas et Moussa. Même si je traînais derrière, c'était un vrai bonheur de pouvoir se défouler en groupe sur le GR34 avant de manger.

Merci à Hélène Cochet de Cochet Environnement, sans qui je n'aurais pas pu continuer le suivi des larves en rade de Brest. Merci également à l'équipe de Gwilen pour leurs dallettes et de m'avoir fait confiance pour les tests de recrutement sur les nouveaux matériaux.

Je tiens finalement à remercier toute l'équipe d'Argenton (Hugo, Mathis, Moussa, Thomas, Matthias, Seb, Jacqueline, Andréaz et Viviane) qui m'ont accueillis à bras ouverts. Merci de m'avoir fait participer à vos manip (récolte de macroalgues puis suivis de l'activité photosynthétique au PAM et dynamiques d'absorption des nutriments, reproduction du Naissain Standardisé Ifremer (NSI), suivi des mortalité des huîtres, entretien des parcs Ifremer à l'Aber Benoît, marquage d'ormeaux, chasse aux étrilles...). Grâce à vous et à ces belles expériences, j'ai énormément appris sur le fonctionnement et les routines menées dans une station expérimentale. J'espère que la bonne ambiance de la station va perdurer dans le temps car c'est un plaisir de travailler et de discuter dans ces conditions (et en plus dans ce cadre magnifique !).

Table des matières

1 Introduction.....	1
2 Matériel et méthodes.....	4
2.1 Site d'études : la rade de Brest.....	4
2.2 Biologie de l'espèce.....	5
2.3 Amélioration de la prévision de la période de reproduction.....	5
A Optimisation de la méthode des degré-jours.....	5
B La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz... 7	7
2.4 Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance.....	9
A Test de nouveaux matériaux pour le recrutement.....	9
B Recherche d'indicateurs de performance de la restauration.....	10
a Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies.....	10
b Indicateurs pour l'évaluation des impacts benthiques éventuels.....	11
2.5 Méthodologie de prise et d'analyse d'image.....	12
2.6 Traitements statistiques utilisés.....	13
3 Résultats.....	15
3.1 Amélioration de la prévision de la période de reproduction.....	15
A Optimisation de la méthode des degré-jours.....	15
B La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz. 18	18
3.2 Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance.....	20
A Test de nouveaux matériaux pour le recrutement.....	20
B Recherche d'indicateurs de performance de la restauration.....	22
a Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies.....	22
b Indicateurs pour l'évaluation des impacts benthiques éventuels.....	23
4 Discussion.....	26
4.1 Amélioration de la prévision de la période de reproduction.....	26
A Optimisation de la méthode des degré-jours.....	26
B La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz. 27	27
4.2 Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance.....	27
A Test de nouveaux matériaux pour le recrutement.....	27
B Recherche d'indicateurs de performance de la restauration.....	28
a Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies.....	28
b Indicateurs pour l'évaluation des impacts benthiques éventuels.....	29
5 Discussion générale de la méthode, limites et perspectives.....	30
6 Conclusion.....	32
7 Bibliographie.....	33
8 Annexes.....	37

Liste des abréviations :

FEAMP = Fonds Européen pour les Affaires Maritimes et de la Pêche

FOREVER = Flat Oyster REcoVERy

IFREMER = Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer

IUEM = Institut Universitaire Européen de la Mer

Life MARHA = Restauration des habitats naturels marins (sites Natura 2000)

NORA = Native Oyster Restoration Alliance

OFB = Office Français de la Biodiversité

Protocole BACI = Before After Control Impact

REEFOREST = REstauration Ecologique des FOrmations Récifales d'huîtres plates et de leurs services EcosySTémiques

REHPAR = REstauration de l'Huître PIAté en Rade de Brest

Liste des annexes :

Annexe I : Évolution des températures de fond (en °C) sur le site du Roz depuis 2010. La ligne rouge à 6°C illustre que les températures ne descendent jamais sous cette limite ; qui est pourtant la valeur théorique de sortie de dormance chez <i>O. edulis</i> et du déclenchement de la maturation gonadique d'après la littérature.....	33
Annexe II : Évolution des températures de surface (en °C) sur le site de Saint-Anne du Portzic depuis 2010. La courbe rouge est une courbe de tendance moyenne, calculée sur la période 2010-2024 à partir des données SOMLIT (Rimmelin-Maury et al. 2025) ; elle indique un réchauffement moyen des eaux de surface de presque 1°C sur la période.....	34
Annexe III : Série temporelle des pêches de larves évoluées (bureau d'études Cochet) depuis 2012 sur les sites du Roz et de la pointe du Château. Les flèches noires indiquent la date d'apparition des larves chaque année, qui est estimée lorsque les pêches larvaires commencent tardivement (2019, 2020, 2021, 2022, 2023). Ces dates servent au rétrocalcul des dates de pontes théoriques.....	35
Annexe IV : Écarts-jours moyens absolus selon le jour de démarrage du décompte des 567°.jours de maturation gonadique chez <i>O. edulis</i> (T0 allant ici du 1er février au 12 Mars) en rade de Brest (A) et en baie de Quiberon (B) entre 2012 et 2024. La zone délimitée en rouge est celle comprenant les T0 avec les écarts absolus les plus faibles en moyenne.....	36
Annexe V : Comparaison par paires (test post-hoc de Wilcoxon avec correction de Holm) des différents matériaux de damiers aléatoires. Les niveaux de significativité sont indiqués par : * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; *** $p \leq 0,001$; NS = non significatif ($p > 0,05$).....	37
Annexe VI : Échelle de conservation de l'habitat récifal à <i>Ostrea edulis</i> (d'après Pouvreau et al., 2021 et Zu Ermgassen et al., 2020). L'objectif de la méthode est d'atteindre au moins 5 individus par m ² (Stade 2) pour un récif d'huître fonctionnel.....	38
Annexe VII : exemple de bulletin de pêche de larve de Cochet Environnement au Roz, réalisé le 13/08/2025.....	39
Annexe VII : Photographie d'une structure en fer à béton (Spider-Reefs) après 4ans de colonisation (A). Certaines langoustes rouges (<i>Palinurus elephas</i>) ont même trouvé refuge dans les formations d'huîtres plates (B). Les deux clichés ont été pris par ©Matthias Hubert / Ifremer.....	40
Annexe IX: Précisions sur le protocole d'analyse des photoquadrats (Projet Life MARHA).....	41

Liste des figures :

Figure 1 : Carte des principaux habitats benthiques et huitrières d'huîtres plates (historiques et résiduelles) de la Rade de Brest avec un zoom sur la zone Natura 2000.....	4
Figure 2 : Schéma récapitulatif de la méthode d'estimation de la date de ponte observée.....	6
Figure 3 : Principales étapes pour le suivi larvaire d' <i>Ostrea edulis</i> en 2025.....	8
Figure 4 : Schéma de l'assemblage d'un damier aléatoire sur son support inox (A) et disposition des quatre damiers aléatoires sur le fond au site du Roz (B).....	10
Figure 6 : Analyse des photographies de la même face d'un écomodule entre le 15/09/2023 et le 11/10/2024 sur ImageJ.....	11
Figure 7 : analyse d'un photoquadrat avec à gauche l'image brute, au centre la grille d'analyse d'une résolution de 15x15 et à droite la photographie analysée.....	12
Figure 8 : Suivi temporel du recrutement larvaire moyen ($\pm$ EC) des collecteurs benthiques de 2012 à 2025 entre mai et septembre.....	19
Figure 9 : classement croissant des matériaux selon le succès de recrutement larvaire (LU = Landerneau, LT = Lanildut, QR = Quimper et TC = Tinténia).....	20
Figure 10 : Boxplots du recrutement larvaire par dallette selon le pourcentage de coquilles d'huîtres pour les quatre origines sédimentaires (Landerneau, Lanildut, Quimper et Tinténia).....	21
Figure 11 : Évolution temporelle de la densité d'huîtres par module et par cm ² sur les 10 éco-modules (+/- Ecart-type).....	23
Figure 12 : Pourcentage de recouvrement benthique par catégorie pour les stations REEFOREST et REHPAR le 25/04/2025 en rade de Brest.....	24
Figure 13 : Pourcentage de recouvrement des principales catégories benthiques observées dans les quadrats (Algues, Faune, Maërl vivant, Autres) dans les stations NORD, CENTRE et SUD pour chaque période d'échantillonnage (Juin 2023, Octobre 2024, Avril 2025).....	25

Liste des tableaux :

Tableau 1 : tableau récapitulatif des écarts en jours obtenus entre la date de ponte observée (rétro-calculée) et les dates de pontes théoriques estimées selon différentes méthodes pour le site de la rade de Brest (2012-2025).	
Tableau 2 : tableau des écarts en jours obtenus entre la date de ponte observée (rétro-calculée) et les dates de pontes théoriques estimées selon différentes méthodes pour le site de la Baie de Quiberon (2001-2025). Les années (n.d) sont celles où les données de températures n'étaient pas assez complètes pour calculer la somme des degrés-jours.	

Avant-propos

L'huître plate (*Ostrea edulis*), seule espèce d'huître indigène des côtes européennes, a connu un déclin important au cours du dernier siècle. La disparition quasi totale de ses récifs, appelés « huitrières » (*Figure ci-dessous*), s'est traduite par la perte des nombreuses fonctions écologiques et de leurs services écosystémiques tels que la filtration de l'eau, le maintien de la biodiversité ou encore la stabilisation des fonds.

Pour répondre à cet enjeu, le programme Flat Oyster REcovery (FOREVER), financé par le FEAMP entre 2018 et 2020, a constitué une première étape dans ce travail de restauration de l'espèce en Bretagne (Pouvreau et al., 2021). Il a permis d'inventorier les populations résiduelles et leur état écologique, notamment en rade de Brest et en baie de Quiberon. Ce programme a également apporté de précieuses informations sur la biologie de l'espèce, en particulier sur les processus de dispersion larvaire et de recrutement, ainsi que sur l'intensité et la nature de la prédation. Le projet a initié des actions de restauration expérimentale avec des tests de recrutement larvaire sur des récifs artificiels en béton enrichi de coquilles, testant différentes formes pour favoriser le recrutement.

Le programme REStauratiOn Ecologique des FORMations Récifales d'huîtres plates et de leurs services EcosySTémiques (REEFOREST), lancé en 2022 par Ifremer et l'OFB, a pour objectif de prendre la suite du programme FOREVER (Pouvreau et al. 2024). Il vise à renforcer et optimiser la méthode de restauration afin de la rendre plus robuste, transférable et adaptée aux enjeux de conservation de l'espèce. Utilisant l'ancienne huitrière du Roz-Bendy en rade de Brest comme laboratoire d'expérimentation, ce projet a déjà expérimenté plusieurs techniques et substrats favorables au recrutement larvaire d'*O. edulis*. Parmi eux : des supports cimentaires appelés *éco-bloc* qui sont déposés directement sur le fond, ou encore des structures en fer à béton appelées *Spider Reefs* qui sont des récifs tridimensionnels de différentes formes géométriques (*Annexe VIII*). La méthode la plus récente est une structure originale à la fois transportable, facile d'installation et écosourcée. Elle est formée d'un piquet en bois local surmonté d'un collecteur larvaire, appelé *écomodule*. Cette nouvelle méthode est particulièrement adaptée pour les zones à fort enjeux de conservation, telles que le site Natura 2000 du Roz-Bendy. L'optimisation de cette méthode est au cœur des enjeux de ce stage.



Figure d'avant-propos : Formation d'agrégats plus ou moins complexes d'*O. edulis* s'élevant au-dessus du fond de maërl (© Matthias Huber / Ifremer). Cette structure naturelle est l'objectif à atteindre dans les méthodes de restauration de l'espèce.

1 | Introduction

"La préservation des bancs d'huîtres est autant le rôle de l'État que la préservation des forêts."

K. A. Möbius, 1877

Habitats marins autrefois abondants, les récifs d'huîtres natives ont aujourd'hui presque disparu avec un effondrement de 85 % d'entre eux à l'échelle mondiale (Beck et al., 2011). Le phénomène a également touché la seule espèce d'huître endémique des côtes européennes : l'huître plate (*Ostrea edulis*, Linné 1758) ainsi que ses huîtres biogéniques. L'espèce a connu un déclin majeur suite à une pêche intensive du 17^{ème} et 19^{ème} siècle et à l'émergence de maladies au 20^{ème} siècle que ce soit à l'échelle européenne ou française (Kamermans et al., 2025). Au niveau de la rade de Brest dans le Finistère, des archives démontrent une forte abondance historique de l'espèce qui fut soumise à une très forte exploitation au râteau puis à la drague à partir du 17^{ème} siècle (Bosseboeuf, 2024). L'espèce a ensuite été élevée avec succès par les ostréiculteurs jusque dans les années 1970, mais deux épizooties parasitaires (*Marteilia refringens* en 1970 et *Bonamia ostreae* en 1980) ont pratiquement anéanti la production ostréicole et ont achevé les derniers bancs résiduels (Pogoda et al., 2019). A l'heure actuelle, quelques ostréiculteurs bretons essaient tant bien que mal de maintenir son élevage en collectant le naissain naturel. Cette production est néanmoins soumise à de nombreuses pressions, au premier rang desquelles figurent la dégradation des milieux et la prédation accrue (bigorneaux perceurs, daurades royales, crustacés ; Pouvreau et al., 2024). La baie de Quiberon et la rade de Brest sont les deux seuls sites de captage encore exploitables en France et permettent de soutenir la faible production à l'échelle nationale, qui reste inférieure à 2 000 tonnes. Cette valeur est bien loin des 80 000 tonnes d'huîtres creuses (Pouvreau, 2023).

L'effondrement des populations sauvages d'*O. edulis* est un désastre écologique car les formations récifales, aussi appelées huîtres, forment des habitats biogéniques complexes et apportent des services remarquables quand elles sont en pleine vitalité (Pogoda et al., 2019). Parmi la biodiversité associée à ces récifs, on distingue l'épifaune fixée sur les coquilles (bryozoaires, tuniciers, annélides ; Zempléni et al., 2025), les organismes vagiles utilisant les récifs comme refuge (gastéropodes, échinodermes, petits crustacés, poissons cryptiques), ou encore les poissons et crustacés de grande taille fréquentant le récif (Grabowski, 2004; Pouvreau, 2023). Les formations d'huîtres sont à l'origine de nombreux autres services écosystémiques allant de la filtration de la colonne d'eau à la production de biomasse halieutique et aquacole (Pouvreau, 2023). Selon les secteurs, les huîtres résiduelles se partagent le milieu avec d'autres habitats remarquables tels que les champs de maërl (en rade de Brest) ou encore les herbiers de zostères (en baie de Quiberon).

Pour tenter d'enrayer le déclin de l'espèce et sauver les derniers bancs résiduels, des programmes de restauration se sont multipliés à l'échelle européenne avec la création de la Native Oyster Restoration Alliance (NORA) en 2018 (Pogoda et al., 2019). La France est fortement engagée dans ce programme avec la mise en place de projets de grande ampleur comme le projet FEAMP FOREVER (2018-2020) qui a initié des bases robustes pour la restauration écologique de l'espèce. Ce dernier a permis de mettre en évidence que la levée de certaines pressions comme l'exploitation des bancs restants et la détérioration de l'habitat favorise considérablement la régénération de l'espèce ainsi que celle de son milieu (Pouvreau et al., 2021). C'est à la suite de ce programme qu'a été mis en place le projet

REEFOREST (REstauration Ecologique des FORMations Récifales d'huîtres plates et de leurs services EcosySTémiques) auquel ce stage est rattaché. Mis en place en 2022 par l'Ifremer en partenariat avec l'Office Français de la Biodiversité (Pouvreau et al., 2024), ce projet d'écologie de la restauration se déroule dans la rade de Brest au coeur de l'huître du Roz-Bendy, au sein d'une zone NATURA 2000. Il est associé au déploiement d'un site pilote de restauration de 200 m² financé par l'Agence de l'Eau Loire Bretagne : l'action REHPAR. Ces deux programmes ont permis de déployer depuis juillet 2024 un chantier sous-marin de restauration de 300 m². La technique de restauration en cours de développement est une méthode originale : elle consiste à planter sur le fond des piquets en bois surmontés d'un collecteur larvaire, appelé écomodule, à raison d'une unité par m² (Pouvreau et al., 2024). Cette méthode de restauration aujourd'hui mise à l'épreuve repose sur trois conditions essentielles, qui doivent répondre à trois questions simples : où, quand et comment restaurer (Pouvreau et al., 2021) :

(1) Où restaurer ? Les conditions environnementales doivent permettre la survie, la croissance et la reproduction de l'espèce sur une zone où elle était historiquement présente. Le site du Roz-Bendy est l'un des derniers gisements sauvages d'huîtres plates de la rade (cf carte en Figure 1, partie Matériel et Méthodes). Ce lieu offre donc un terrain idéal pour tester et affiner les méthodes de restauration (Colsoul et al., 2020; Potet et al., 2021; Kamermans et al., 2025).

(2) Quand restaurer ? Un recrutement suffisant et régulier est essentiel pour assurer la pérennité des récifs restaurés (Pouvreau et al., 2021). Ce rapport contribue à l'analyse des dynamiques de recrutement en s'appuyant sur la série historique de données collectées depuis 2012 par l'Observatoire de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM). Ce suivi temporel est complété en 2025 pour tenter d'évaluer la viabilité du site du Roz sur le long terme et d'identifier certaines limites éventuelles. De plus, une méthode de décompte des degré-jours est perfectionnée pour modéliser la date théorique de ponte en fonction de la température de l'eau, dans l'optique d'affiner la prévision du moment de pose optimal des éco-modules maximisant le recrutement. En confrontant cette estimation à la date réelle d'apparition des larves d'après les suivis larvaires, il devient possible d'anticiper les périodes optimales pour parfaire l'installation des éco-modules de restauration.

(3) Comment restaurer ? La méthodologie de restauration des bancs récifaux d'*Ostrea edulis* est toujours en cours d'amélioration. Il est ici proposé de contribuer à améliorer la technique dite des écomodules (Pouvreau et al., 2024) à la fois en travaillant sur les matériaux utilisés mais également en proposant et testant des outils d'évaluation de l'efficacité de cette technique. En 2025, un matériau innovant, local et biosourcé, développé par l'entreprise Gwilen à Brest, est testé selon une méthode de damier aléatoire. Ce support, composé de sédiments de dragage portuaires compactés et de coquilles d'huîtres creuses, vise à optimiser la fixation des larves tout en limitant l'impact environnemental. Ce rapport développe une méthode innovante et non-invasive de suivi photographique de la colonisation des éco-modules. Depuis septembre 2023, une dizaine d'éco-modules sont suivis par photographie sous-marine haute résolution pour estimer le nombre minimal de juvéniles assurant la présence d'au moins 5 adultes par m² après un an, seuil définissant le succès des éco-modules (Pouvreau et al., 2021). Parallèlement, l'impact sur l'environnement benthique est évalué via un protocole BACI (Conner et al., 2016) sur les sites REEFOREST et REHPAR, en optimisant la méthodologie du projet Life MARHA pour la conservation des habitats marins (Bizien et al. 2024).

En contribuant à répondre aux questions quand et comment restaurer, ce stage vise donc à affiner la méthodologie de restauration, en la rendant efficace, reproductible et transférable à d'autres zones de la façade Atlantique française ou européenne. L'ensemble des résultats collectés sera intégré à une synthèse critique destinée à structurer un manuel méthodologique de restauration écologique de l'huître plate. Cette synthèse vise à identifier les conditions de succès reproductibles (démarrage du décompte des degré-jours, nombre de jeunes huîtres minimum par écomodule), les freins techniques (dépendance aux conditions environnementales) et les limites écologiques tels que les impacts potentiels sur le maërl environnant ou d'autres habitats sensibles. Cette démarche contribuera à l'émergence de bonnes pratiques communes pour la restauration des récifs d'huîtres plates qui viendra en appui à la mise en place de la nouvelle loi restauration Nature (Laforge et al., 2024), dans laquelle l'espèce et son habitat sont ciblés.

2 | Matériel et méthodes

2.1 | Site d'études : la rade de Brest

Située à l'extrémité ouest de la Bretagne, la rade de Brest est un écosystème côtier macrotidal semi-clos de 180 km² et profond de 8 mètres en moyenne (Chauvaud et al., 2000; Petton et al., 2020). Elle est alimentée par six bassins versants, dont l'Aulne (1 821 km²) et l'Elorn (380 km²) qui apportent une quantité d'eau douce relativement importante. Les échanges avec l'océan s'effectuent par un goulet étroit où les courants de marée sont très importants (Olivier et al., 2021). Ces derniers empêchent la stratification verticale et limitent l'accumulation de nutriments, réduisant ainsi les risques d'eutrophisation. La rade de Brest possède des habitats remarquables représentés sur la figure 1 ci-dessous (gisements de maërl, bancs de crépides, herbiers de zostères) abritant une biodiversité extrêmement riche (Blanchet et al., 2004; Bulleri et al., 2025). Le site de restauration écologique de l'Ifremer se trouve sur le banc du Roz-Bendy au sud-est de la baie de Daoulas, dans une zone Natura 2000. C'est là que sont situés les programmes REEFOREST et REHPAR (Figure 1).

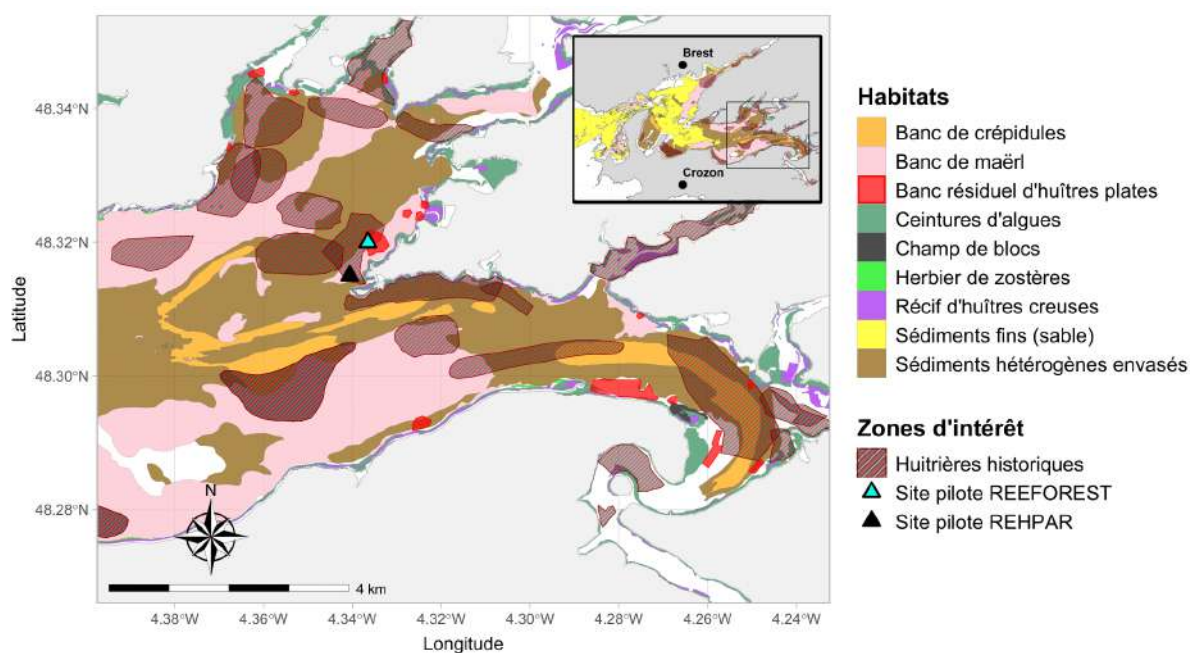


Figure 1 : Carte des principaux habitats benthiques et huîtres plates (historiques et résiduelles) de la Rade de Brest avec un zoom sur la zone Natura 2000. Les données historiques contiennent les années allant de 1844 à 1960 (Bosseboeuf, 2025). Les ceintures d'algues comprennent les ceintures à *Pelvetia canaliculata*, *Fucus sp.* (*F. vesiculosus*, *F. serratus*, *F. spiralis*), *Ascophyllum nodosum*, *Mastocarpus stellatus*, *Ulva sp.*, *Laminaria sp.*, *Himanthalia elongata*. Les bancs de maërl comptent les espèces *Phymatolithon calcareum* et *Lithothamnium corallioides*. Carte réalisée sur RStudio d'après un ensemble de données (Joubin et Guérin-Ganivet, 2009; Shom-IGN, 2021; Bajjouk et al., 2023; Bosseboeuf, 2024).

2.2 | Biologie de l'espèce

L'huître plate suit un cycle de vie benthopélagique, alternant entre une phase larvaire libre dans la colonne d'eau durant les premières semaines et une phase juvénile puis adulte subtidale fixée sur un substrat dur. Cette espèce est dite hermaphrodite protandre, autrement dit les individus se reproduisant pour la première fois sont majoritairement des mâles (Korringa, 1952). Le mode de reproduction d'*O. edulis* se distingue de la majorité des autres bivalves par une incubation interne des larves dans la cavité palléale de la femelle. Les mâles libèrent des spermatozoïdes en début d'été sous forme de boules (appelées "spermatozeugmata"), ce qui limite la dispersion des gamètes dans l'eau et augmente les chances de fécondation (Foighil, 1989; Suquet et al., 2018). Les femelles filtrent ces gamètes, permettant la fécondation et le développement des larves dans leur cavité palléale pendant une dizaine de jours. L'huître passe alors du stade "laiteux" au stade "ardoisé" qui correspond au moment où les larves acquièrent leur première coquille avant d'être libérées. Elles évoluent ensuite dans la colonne d'eau pendant une douzaine de jours avant de devenir des larves pédivéligères. Ce dernier stade présente un pied, des organes sensoriels (pour la lumière et la gravité) ainsi qu'une glande dont le contenu est utilisé comme adhésif final pour coller la moitié gauche de la coquille au substrat (Gercken et Schmidt, 2014). Ces larves sont encore capables de ramper sur les surfaces grâce à leur pied afin de trouver l'endroit parfait pour leur fixation définitive.

2.3 | Amélioration de la prévision de la période de reproduction

Le premier objectif de l'étude est de répondre à la question "*quand restaurer ?*" et notamment d'identifier le plus précisément la date de ponte de *Ostrea edulis* en rade de Brest en 2025, afin de mieux synchroniser le déploiement des modules de restauration avec le pic larvaire. Pour cela, deux approches complémentaires ont été mobilisées : l'affinement de la méthode de modélisation des degré-jours et l'analyse empirique des données historiques.

A | Optimisation de la méthode des degré-jours

Les mollusques sont incapables de réguler leur température interne, ils dépendent donc uniquement des conditions thermiques de leur environnement. C'est ce facteur qui influence majoritairement la reproduction de l'huître plate par deux effets cumulés : le premier pilote la vitesse de la gamétogenèse (Korringa, 1952; Mann, 1979) et le deuxième déclenche l'émission des gamètes selon certains seuils thermiques (Castaños et al., 2009). La cinétique d'incubation dans l'huître-mère et celle du développement larvaire pélagique peuvent être accélérées d'un facteur 3 selon la température ambiante, passant respectivement de 14 à 5 jours et de 15 à 5 jours lorsque l'eau se réchauffe de 15 °C à 25 °C (Bayne, 2017, p62).

La date de ponte, qui correspond à la libération des gamètes dans la colonne d'eau, est un événement phénologique furtif et difficilement détectable. Pourtant essentiel, il peut être estimé par rétrocalcul en s'appuyant sur les suivis larvaires menés depuis 2012 par l'Ifremer et le bureau d'étude Cochet Environnement. De début juin à mi-septembre, des prélèvements de plancton (appelés communément pêches de larves) sont réalisés dans la colonne d'eau à raison de deux fois par semaine pour détecter la présence des larves et leur stade de développement. La ponte est donc

reconstituée à partir de l'apparition des premières larves véligères dites "évoluées" (t0_évol), car ce stade est facilement identifiable. Il est possible d'estimer la durée de développement entre les petites larves et les larves évoluées (entre 6 et 13 jours selon la température moyenne), puis d'y ajouter la durée d'incubation antérieure dans la cavité palléale de la femelle (6 à 14 jours selon la température) (Bayne, 2017, p62). Ainsi, en utilisant la température moyenne des 10 jours précédents, les temps d'incubation et de développement larvaire sont ajustés avec une méthode d'interpolation linéaire sur les données de la littérature (ex. 14j à 15°C, 10j à 18°C, 6j à 20°C ; Bayne, 2017, p62) (Figure 2).

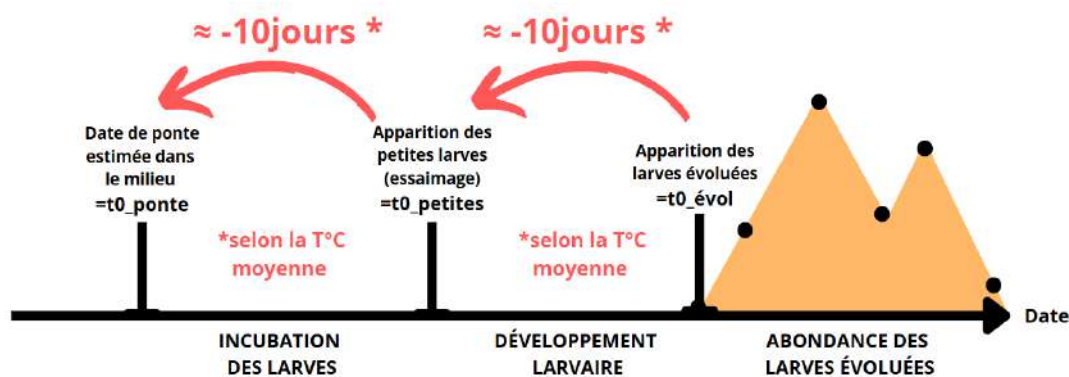


Figure 2 : Schéma récapitulatif de la méthode d'estimation de la date de ponte observée.

En parallèle, dans un souci de simplification des protocoles de restauration (et également d'anticipation des pontes pour les chantiers de restauration), une modélisation prédictive de la date de ponte a été développée via la méthode des degré-jours. Ce concept est souvent utilisé en agriculture, horticulture et arboriculture, et correspond à la somme cumulée (depuis une date d'initiation notée T0), des températures journalières supérieures à un seuil thermique qui permet de prévoir un événement phénologique (Bonhomme, 2000). Le nombre de degrés jours minimum nécessaire à la maturation des gonades chez *Ostrea edulis* est différent selon les sites d'études, allant de 520°C.jours (González-Araya, 2012) à 590°C.jours (Shpigel, 1989). Mais une synthèse bibliographique (Pouvreau et al., 2024) permet de fixer une valeur moyenne de 567 °C.jours (Loosanoff, 1962; Wilson, 1979; Wilson et Simons, 1985; Lubet, 1991; Cano et al., 1997; Le Moal et al., 2025). La formule du calcul des degrés jours utilisée dans ce travail est la suivante :

$$\Sigma DD = \Sigma (T_i - T_s) \times dt$$

Avec ΣDD = somme ou cumul thermique en degré jours (°C.jours juliens) ; T_i = température mesurée à dt (°C) ; T_s = température seuil en deçà duquel l'activité gonadique s'arrête (considérée à 6°C (cf paragraphe suivant) ; dt = intervalle de temps en jours à la température T (jours juliens).

En revanche, il reste encore quelques interrogations concernant le jour de démarrage de la gamétogenèse, noté T0. La littérature fait mention d'une valeur seuil de maturation gonadique chez *Ostrea edulis* vers 6°C dans la couche d'eau (Korringa, 1952; Marteil, 1960; Mann, 1979). Sous cette valeur, la gamétogenèse s'arrête physiologiquement. Mais sur de nombreux secteurs en France, cette valeur minimale est rarement atteinte, notamment en rade de Brest (Annexe I). Il est donc impossible de considérer la température comme seul phénomène déclencheur de la sortie des huîtres de leur dormance hivernale. Ainsi plusieurs hypothèses ont été émises pour tenter de trouver la meilleure date T0 qui initie la maturation gonadique en début d'année (redémarrage de l'activité) : (1) L'influence de l'activité lunaire sur le comportement de l'huître plate a longtemps été supposée (Tran

et al., 2011). Les phénomènes lunaires comme la première et deuxième pleines lunes ou encore le premier et deuxième périgée de l'année ont ainsi été testés comme candidats pour ce T0. Les données de distance Terre-Lune et de l'état lunaire sont récupérées sur l'application "Phases of the Moon". **(2)** Le premier coefficient de marée supérieur à 100 de l'année, dont les courants et la hauteur d'eau associés pourraient avoir un rôle significatif sur la sortie de dormance. **(3)** Les huîtres étant des organismes photosensibles, l'augmentation sensible de la photopériode en février (de +1h08 à +2h23 par rapport au solstice d'hiver) pourrait avoir une réelle signification biologique. Ainsi, dans un premier temps la date de mi-février a été choisie, puis un test a été conduit sur toutes les dates de février allant du 1er au 28 pour rechercher un minimum local offrant le moins d'écarts à la date observée en moyenne sur la série temporelle disponible. Enfin, cette méthode sera vérifiée sur un jeu de données historique plus étendu provenant de la baie de Quiberon.

A noter qu'une dernière hypothèse concerne une valeur seuil de déclenchement de la ponte entre 15 et 16°C chez *O. edulis* (Korringa, 1952; Lubet, 1991; Marteil, 1960). Pour cette méthode de prédiction très tardive, le fonctionnement des degré-jours n'importe pas et donc aucun T0 n'est nécessaire. Le meilleur modèle de prédiction sera celui qui minimise les écarts en jours moyens absolus avec la date de ponte calculée rétrospectivement, et ce sur toute la série temporelle (de 2012 à 2024 en Rade de Brest). L'année 2025 servira ici de validation du modèle proposé.

B | La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz

Le suivi du recrutement naturel en 2025 sur le gisement du Roz s'inscrit dans la continuité de la série biologique hébergée à l'observatoire OSU-IUEM entamée en 2012. Mise en œuvre par l'Ifremer et le bureau d'étude Cochet-environnement, les données collectées chaque année permettent de suivre les variations interannuelles d'abondance larvaire. Ces données sont essentielles pour ressortir un indice de recrutement qui permette d'estimer un seuil minimal de fixation larvaire, nécessaire à la viabilité d'un site restauré. Le recrutement des larves se fait sur des dalles standardisées de l'entreprise néerlandaise © "Seaflower" (en aragonite de 7,5cm x 7,5cm et chaulées en suivant un protocole strict). Le chaulage est un procédé largement répandu dans le monde ostréicole qui permet d'uniformiser la surface en comblant les micro-cavités où les larves pourraient se fixer, ce qui facilite ici le comptage lors des observations. Chaque tuile est d'abord brossée sur ses faces lisses et rugueuses pour éliminer poussière et particules. Les tuiles sont ensuite disposées sur un support propre afin de procéder au chaulage de la première face. La préparation du lait de chaux est réalisée en mélangeant 100 g de chaux tamisée dans 200 ml d'eau de mer, à l'aide d'un agitateur magnétique pendant environ 20 minutes, jusqu'à obtention d'un mélange homogène. Les dalles sont préalablement humidifiées à l'eau de mer à l'aide d'un pulvérisateur, puis le lait de chaux est appliqué au pinceau (de 5 cm de largeur) de manière généreuse et croisée afin d'obtenir une couche fine et blanchâtre (Image A, Figure 3). Après un temps de séchage d'environ 3h, les dalles sont retournées, humidifiées, et une couche de chaux est appliquée de la même manière que la première face.

La pose des tuiles en mer se fait sur deux supports plastiques vissés à une structure en inox posée sur le fond (Image C, Figure 3). Chaque support comprend cinq dallettes disposées verticalement et espacées de 2cm, ce qui permet à l'eau de circuler librement (Image B, Figure 3). Les supports sont déposés et récupérés toutes les deux semaines en plongée, au cours des coefficients de mortes eaux (20/05, 04/06, 19/06, 03/07, 17/07, 05/08, 18/08). Les dallettes sont nettoyées au jet d'eau fin pour enlever les dépôts et le biofilm avant la prise d'images au microscope numérique Keyence 3D. Les dallettes sont nettoyées au jet d'eau fin pour enlever les dépôts et le biofilm avant la prise d'images au microscope numérique Keyence 3D.

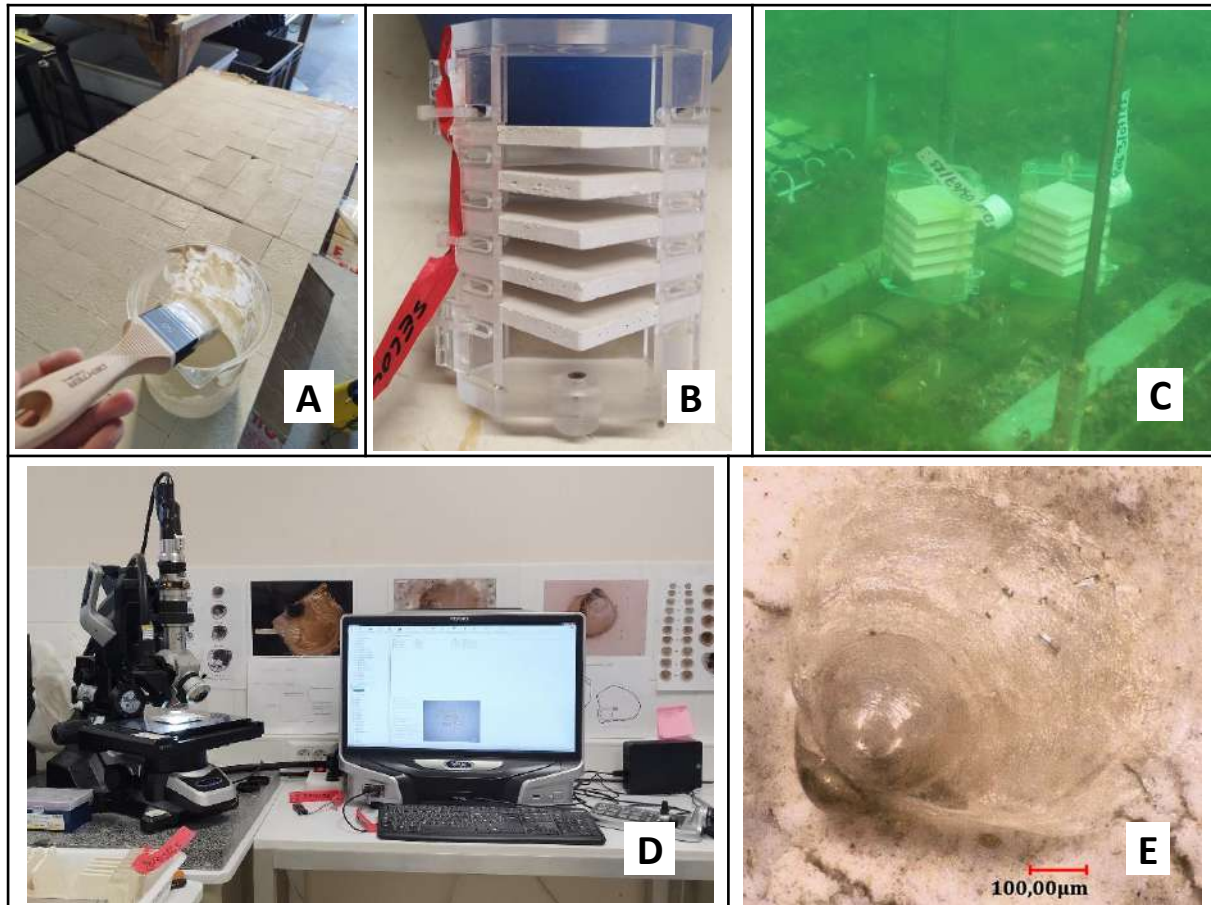


Figure 3 : Principales étapes pour le suivi larvaire d'*Ostrea edulis* en 2025 : (A) préparation et chaulage des dallettes ; (B) mise en place des dallettes sur leur support ; (C) pose des supports immergés sur le fond du site du Roz (± 8 m de profondeur, pendant 15 jours) ; (D) paillasse du microscope numérique Keyence 3D ; (E) observation d'une post-larve d'*O. edulis* (grossissement x200, échelle = 100 μ m). Photographies A, B, D et E : photographies personnelles ; photographie C : © M. Hubert / Ifremer.

Le comptage des larves fixées se fait en triplicat sur les trois dallettes du milieu (faces supérieures et inférieures), celles des extrémités servant de sécurité en cas de casse. Les larves sont reconnaissables à leur forme ronde, avec les deux valves visibles dont celle de gauche est collée au substrat, leur couleur est dorée/brun (Image E, Figure 3). Les données de comptage sont ensuite rentrées dans la base de données de suivi depuis 2012, dans laquelle les densités sont ramenées au nombre de recrues par cm^2 . Avec les aléas du terrain, les collecteurs ne sont pas toujours laissés dans l'eau 15j précisément. Il est donc nécessaire de standardiser le temps de pose : le nombre de larves est multiplié par 15, puis divisé par la durée réelle de pose et par la surface de la dallette. Les données sont donc exprimées en nombre de recrues par cm^2 et par jour.

2.4 | Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance

Le deuxième objectif de l'étude vise à répondre à la question “comment restaurer ?” et consiste dans un premier temps à tester de nouveaux matériaux favorisant le recrutement larvaire d'*O. edulis*, et enfin de proposer et de tester des outils d'évaluation des performances de la méthode.

A | Test de nouveaux matériaux pour le recrutement

La méthode de restauration par éco-module implique l'utilisation d'un matériau servant de noyau d'agrégation aux larves d'*O. edulis*. L'objectif est de développer un matériau innovant, biosourcé et de préférence issu de l'économie circulaire qui permette de rendre les futures opérations de restauration les plus écologiques et les moins impactantes possibles. Un protocole de sélection de matériaux a été mis au point et peaufiné à travers différents tests menés *in situ* depuis 2021 sur le site du Roz (Colsoul et al., 2020; Potet et al., 2021; Kamermans et al., 2025). Un matériau de référence fabriqué par une société hollandaise (BESE ; <https://www.bese-products.com/>) est testé en routine pour construire les éco-modules depuis 3 ans maintenant. Mais en 2025, l'objectif est de tester un nouveau matériau alternatif constitué de sédiments de dragage de port compactés et enrichis à différents taux de poudre de coquilles d'huîtres creuses (*Magallana gigas*). Ce matériau candidat, local et éco-sourcé, est développé par l'entreprise Gwilen à Brest. Le test *in situ* se fait de façon similaire à celui des autres années : les différents échantillons à tester sont disposés sur le fond au moment du pic larvaire (cf chapitre précédent) sur des damiers aléatoires, méthode qui assure des conditions homogènes pour le recrutement larvaire. Comme les larves sont transportées naturellement par les courants, elles se fixent ainsi aléatoirement et progressivement sur les dalles, en fonction de leur préférence en termes de substrat de fixation.

Plus précisément, les matériaux Gwilen testés cette année proviennent de quatre origines sédimentaires distinctes : Landerneau, Tinténac, Lanildut et Quimper. Pour chaque origine, il y a cinq taux d'incorporation de coquilles d'huîtres de 1,5mm (*M. gigas*) à 0%, 20%, 40%, 60% et 80%. L'expérimentation est réalisée sur 4 quadrats (A, B, C, D) comprenant 64 dalles chacun (Figure 4A), pour un total de 256 dalles. Chaque combinaison sédiment / concentration de coquilles a été réalisée en triplicat par quadrat. A ce total de 60 dalles expérimentales (4 origines × 5 concentrations en coquilles × 3 réplicats) est ajouté 4 dalles en aragonite chaulées servant de témoin (matériaux de référence, cf chapitre précédent). Chaque réplicat est identifié par un code unique, indiquant l'origine du sédiment et le taux de coquilles associé (ex. : LU_40 pour Landerneau à 40% de coquilles). Le tirage aléatoire se fait sur Excel à l'aide de la fonction “ALEA”, permettant de déposer au hasard les dalles sur les quadrats.

La mise à l'eau a été faite le 03/07/2025 sur le site du Roz, avec les quadrats disposés deux par deux en carrés (Figure 4B) dans le sens du courant de marée Nord/Sud. La sortie de l'eau des damiers a été réalisée le 17/07/2025 soit une durée d'immersion de 14 jours. L'objectif est de compter puis de comparer le nombre moyen de larves sur les différents matériaux afin d'identifier la composition qui favorise le mieux la fixation des larves. L'éventuel effet bord est testé en comparant le recrutement moyen des dalles témoins placées sur le bord du grand carré (formé par les quatre quadrats; Figure 4B) avec la moyenne des témoins placées au centre.

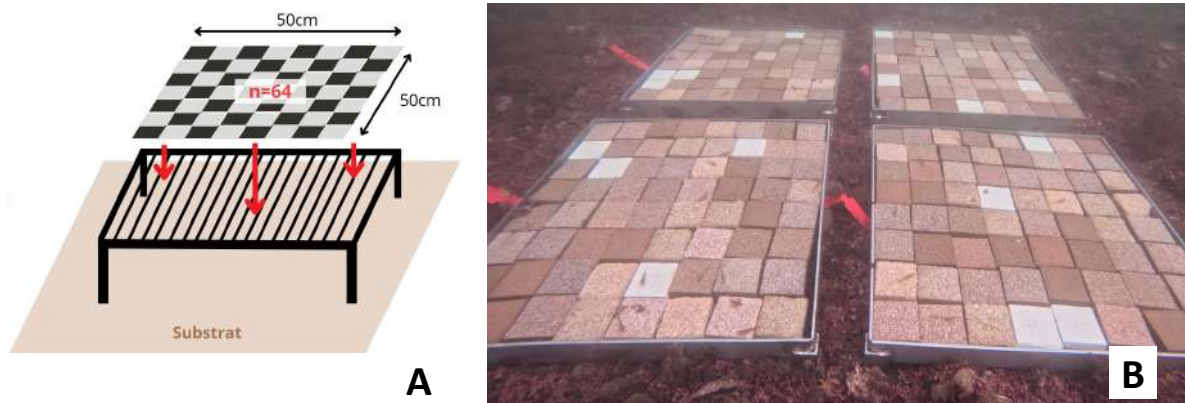


Figure 4 : Schéma de l'assemblage d'un damier aléatoire sur son support inox **(A)** et disposition des quatre damiers aléatoires sur le fond au site du Roz **(B)** (photo. ©S.Pouvreau/Ifremer)

B | Recherche d'indicateurs de performance de la restauration

Des premières techniques de restauration sont disponibles répondant à la question “comment restaurer ?” dont la plus aboutie est celle des écomodules. Cependant, à l'heure actuelle cette technique ne bénéficie pas encore de méthodes de suivis standardisés pour évaluer sa performance. C'est l'objectif de cette dernière partie de l'étude. Cette partie développe une méthodologie de suivi temporel de la colonisation des éco-modules via une analyse quantitative des photographies sous-marines à haute résolution, ainsi qu'une analyse des impacts éventuels de la restauration sur l'habitat benthique environnant.

a | Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies

Une série d'éco-modules fait l'objet d'un suivi photographique sous-marin à haute résolution depuis septembre 2023. L'objectif principal de ce suivi temporel est d'évaluer la faisabilité d'une méthode de suivi non destructrice de la colonisation des éco-modules, afin d'éviter d'en sacrifier certains. La méthode vise également à établir une relation entre l'efficacité du recrutement initial et le succès de la colonisation à long terme. Autrement dit, le but est d'estimer le nombre minimal d'huîtres à T0 qui garantisse le succès de la restauration, qui est défini par la présence d'au moins 5 huîtres adultes par m² (Pouvreau et al., 2024). Étant donné que les éco-modules sont placés tous les 1m² et que les huîtres sont qualifiées d'adultes environ un an après leur première reproduction, l'objectif précédent est atteint lorsqu'un minimum de jeunes huîtres à T0 permet de retrouver *a minima* ces 5 huîtres adultes à T+1 an.

La méthode photographique ne montre qu'une face du module (Figure 5) ; la surface visible (39 %) est mesurée pour extrapoler le nombre d'huîtres à l'ensemble du module avec un facteur correctif de 2,56 (1/0,39). Cette approximation implique une certaine homogénéité du recrutement sur le module. Cette hypothèse reste raisonnable car les courants de marées s'inversent toutes les 6h, faisant en sorte que les larves ont la même probabilité de se fixer sur toutes les faces. Connaître cette surface totale est également très utile pour rapporter le nombre d'huîtres au cm².

Dans la méthodologie de comptage, les huîtres qui sont visibles sur le dessus et le dessous du module ne sont pas comptées (Figure 6).

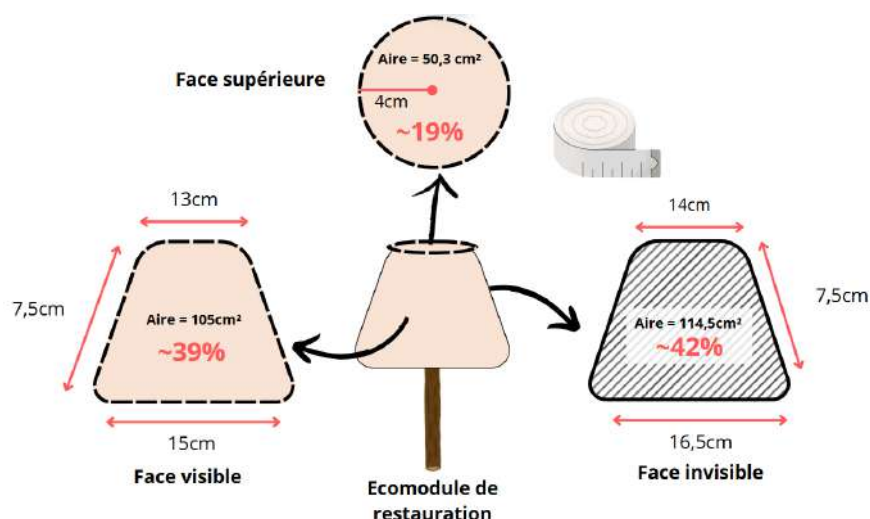


Figure 5 : Schéma récapitulatif de la mesure de l'aire de l'écomodule pour le comptage des huîtres.

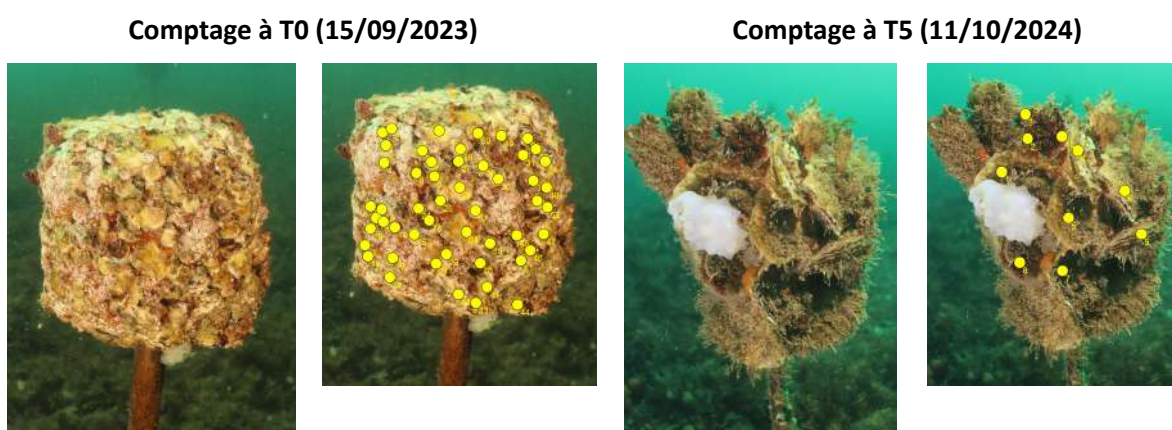


Figure 6 : Analyse des photographies de la même face d'un écomodule entre le 15/09/2023 et le 11/10/2024 sur ImageJ (photo. ©M.Hubert/Ifremer). Chaque point jaune correspond à une huître.

A la dernière date de suivi photo (19/06/2025), la robustesse de la méthode de comptage est testée avec une vérification *in situ* par un comptage en plongée. Si le nombre moyen d'huîtres est proche, alors la technique non invasive de comptage photographique est validée. Afin d'assurer un suivi rigoureux des mortalités dans le temps, la mesure de la mortalité cumulative est utilisée. Cette unité de mesure est couramment utilisée pour quantifier la proportion d'individus morts au sein d'une population sur une période donnée (Burge et al., 2007). Le pourcentage de mortalité cumulative est calculé selon l'équation suivante :

$$\left[1 - \left(\frac{Nb \text{ indiv. final}}{Nb \text{ indiv. initial}} \right) \right] \times 100$$

b | Indicateurs pour l'évaluation des impacts benthiques éventuels

L'un des risques éventuels de la méthode des écomodules de restauration est une modification de la composition du benthos environnant, notamment les fonds de maërl à *Lithothamnium corallioides* et *Phymatolithon calcareum*. Pour tester cela, le protocole BACI (Before After Control Impact) a été mis en place et couplé avec la méthode déjà existante du projet Life MARHA pour la conservation des habitats marins (Bizien et al. 2024). Pour cela, des quadrats de 0,1 m² sont jetés aléatoirement sur le

fond puis photographiés en plongée. Pour chaque station REEFOREST et REHPAR, il y en a 10 par zones (NORD, CENTRE et SUD ; n=30) avec au centre la zone avec les modules de restauration. Si il n’y a aucune différence significative dans la composition entre les trois zones, alors la méthode de restauration est considérée comme n’ayant pas d’impact sur le benthos.

Chaque photoquadrat est subdivisé en 225 cellules de 4,44 cm² à l’aide d’une grille de 15 lignes par 15 colonnes, ce format ayant été choisi comme compromis optimal entre précision d’analyse et temps de traitement (Bizien et al., 2024) (Figure 7). Dans chaque cellule est attribuée une catégorie : “Maërl vivant”, “Algues”, “Faune”, “Sédiment”, “Coquilles vides”, “Maërl vivant x Sédiment” ou “Maërl vivant x Maërl mort”. Tous les organismes animaux (ascidies, étoiles de mer, crabes, poissons...) ont été placés dans la catégorie “Faune” pour simplifier l’analyse taxonomique. Dans la même logique, la catégorie “Algues” comprend les algues rouges, brunes, vertes ainsi que les corallinacées encroûtantes. Les résultats bruts ne permettant pas à eux seuls de caractériser l’état des bancs de maërl, un script développé avec *RStudio* compile les données issues de l’analyse d’*ImageJ* afin de calculer les pourcentages moyens de recouvrement par catégorie. Après l’analyse, les catégories “Maërl vivant x Sédiment”, “Sédiment” et “Coquilles vides” présentent des taux de recouvrement anecdotiques et sont donc regroupées dans la catégorie “Autres”. Un guide de la méthode est détaillé dans la partie “Annexe : précisions sur le protocole d’analyse des photoquadrats (Projet Life MARHA)”.



Figure 7 : Analyse d'un photoquadrat avec à gauche l'image brute (photo. ©M.Hubert/ifremer), au centre la grille d'analyse d'une résolution de 15x15 et à droite la photographie analysée. Chaque couleur correspond à une catégorie (ex : orange pour “Maërl vivant”).

2.5 | Méthodologie de prise et d’analyse d’image

Prise d’images

(1) Photographies des dalles : La prise des photographies des dalles a été faite à l’aide du microscope numérique Keyence 3D et de l’outil “Assemblage photo”. Chaque dalle de suivi de recrutement est un assemblage de 18x20 photos au grossissement x50 (sur les deux faces), contre 8x10 photos au grossissement x30 pour les tests de matériaux Gwilen (face supérieure uniquement).

(2) Photographies sous-marines : La prise des photographies des quadrats et des écomodules en plongée est assurée par Matthias Hubert (Ifremer Argenton) à l’aide d’un appareil photo *Canon EOS 90D* (objectifs *Canon EFS 10-22mm* et *Canon EFS 18-55mm* respectivement). Les quadrats benthiques sont jetés aléatoirement puis photographiés à environ 1 mètre par le dessus. Pour les écomodules, la même face est photographiée de manière standardisée : la prise d’image débute toujours du même côté de la rangée, avec le même angle de vue et à une distance d’environ 50 cm de chaque module.

Traitement d'images : L'ensemble des traitements photographiques de ce travail ont été réalisés sur le logiciel *ImageJ* (Schneider et al., 2012).

(1) Comptage des huîtres : Sur les dalles et les écomodules, l'outil "multipoint" a été utilisé. La méthode consiste à parcourir l'image en allant de haut en bas, puis de bas en haut à chaque déplacement vers la droite jusqu'à couvrir toute l'image. Une fois l'image traitée, elle est enregistrée au format ".tiff" pour sauvegarder les points de comptage.

(2) Analyse des photoquadrats : L'analyse est faite avec une macro déjà développée (Bizien et al., 2024) et optimisée au cours de ce stage (*cf partie précédente et Annexe IX "Précisions sur le protocole d'analyse des photoquadrats (Projet Life MARHA)"*).

2.6 | Traitements statistiques utilisés

L'ensemble des traitements statistiques et des figures de ce travail ont été réalisés sur le logiciel RStudio (Posit team, 2025, version 2025.5.1.513). Les différentes méthodes statistiques et leurs lignes de code sous RStudio sont listées ci-dessous :

Test de normalité des résidus :

Pour l'ensemble des analyses de données, le test de Shapiro-Wilk a été employé. Ce test statistique permet de vérifier l'hypothèse de normalité des résidus des modèles, notamment dans le cas de petits échantillons.

```
>shapiro.test(data$Recrutement)
```

Test d'homogénéité des variances :

Le test de *Levene* a été utilisé pour vérifier si les variances de plusieurs groupes sont égales (homoscédasticité). Ce dernier a été employé car il est généralement moins sensible que d'autres tests aux écarts à la normalité.

```
>leveneTest(Recrutement ~ Sediment * Pourcentage, data = data)
```

Tests de comparaison :

(1) Le test *t de Student* a été employé pour tester un éventuel effet bord dans les damiers aléatoires. Il est utilisé après la vérification de la normalité (*Shapiro*) et de l'homogénéité des variances (*Levene*). Il permet de comparer le recrutement moyen entre les références placées au bord avec celles placées au centre.

```
>t_test(data, Recrutement ~ Position, var.equal = TRUE)
```

(2) Le test non-paramétrique de *Kruskal-Wallis* a été utilisé dans la partie traitement des photoquadrats benthiques, après la vérification préalable de la non-normalité (*Shapiro*) et de la non-homogénéité des variances (*Levene*). Il permet de comparer la répartition des médianes entre plus de deux groupes indépendants (Algues, Faune, par exemple).

```
>kruskal_test(data, pourcentage ~ station)
```

(3) Le test non-paramétrique de *Friedman* a été utilisé pour comparer statistiquement les écarts-jours de prédiction de la date de ponte. Ce test est employé pour des données ayant le même nombre d'observations et étant appariées. Ces points sont respectés ici car chaque méthode de prédiction (deuxième pleine Lune, deuxième périgée, deuxième marée de vives-eaux, date du 15 février) partagent des facteurs saisonniers corrélés en début d'année.

```
>friedman.test(EJ ~ Methode | Annee, data = data)
```

(4) Le test de *Scheirer-Ray-Hare* (Klasson, 2020) est une alternative non paramétrique à l'ANOVA à deux facteurs, et a été employé pour les analyses de recrutement sur les damiers aléatoires. Ce choix est justifié car la variable réponse (recrutement des larves) s'écarte des hypothèses de normalité avec un test de *Shapiro* et d'homogénéité des variances avec un test de *Levene*. L'un des prérequis d'utilisation de ce test est l'indépendance et la catégorisation des facteurs explicatifs (sédiments et pourcentages de coquilles), ce qui est le cas ici.

```
>scheirerRayHare(Recrutement ~ Sédiment * Pourcentage_coquilles,
data = data)
```

(5) Le test de comparaison post-hoc de *Wilcoxon de Mann-Whitney* a été utilisé pour comparer le recrutement des larves sur les damiers aléatoires avec l'ajustement des *p*-values de Benjamini-Hochberg ("BH"). Cette méthode permet de comparer par paire chaque matériau et de limiter le risque d'erreurs de type I liées aux comparaisons multiples (faux positifs).

```
>pairwise.wilcox.test(data$Recrutement, data$Matériau,
p.adjust.method = "BH")
```

Courbe de décroissance exponentielle :

Le modèle utilisé pour décrire la mortalité des huîtres dans le temps est une régression non-linéaire de type exponentielle décroissante. Ce modèle est souvent utilisé en écologie pour représenter la diminution d'une population soumise à une mortalité constante dans le temps, lorsque la probabilité de survie est identique pour chaque individu (Malthus, 1785). Le modèle répond à la formule :

$$N(t) = N0 \times e^{-\lambda t}$$

Avec **N0** = nombre d'huîtres au premier jour T0 ; **λ** la constante de décroissance (taux de mortalité) et **t** = intervalle de temps écoulé (en jours juliens). Les valeurs de N0 et λ sont ajustées à *posteriori* d'après les résultats donnés par le modèle.

Formule d'interpolation linéaire :

La formule d'interpolation linéaire a été utilisée pour le rétrocalcul des dates de pontes observées. Elle permet de suivre la décroissance presque linéaire des durées d'incubation et de développement larvaire avec les températures dans le temps, selon la formule suivante :

$$D = D1 + (T - T1) \times \frac{D2 - D1}{T2 - T1}$$

Avec **D** = Durée à estimer (jours juliens) ; **T** = Température à laquelle on veut estimer la durée (°C) ; **T1** et **D1** = Température (°C) et durée du point inférieur de l'intervalle (jours juliens); **T2** et **D2** : Température (°C) et durée du point supérieur de l'intervalle (jours juliens).

3 | Résultats

3.1 | Amélioration de la prévision de la période de reproduction

A | Optimisation de la méthode des degré-jours

Pour rappel, l'objectif de cette première partie est de proposer un outil permettant d'anticiper la période de ponte d'*Ostrea edulis* en rade de Brest en 2025 afin de mieux synchroniser le déploiement des modules de restauration avec le pic larvaire. Sans forcément rechercher une précision absolue, l'objectif est de qualifier au mieux l'année en cours pour savoir si le recrutement sera précoce ou tardif. Pour cela, une modélisation prédictive de la date de ponte a été réalisée grâce à la méthode des degré-jours, qui pour rappel estime l'accumulation thermique nécessaire à la maturation des gonades à partir d'une date d'initiation T0. Le choix de cette date d'initiation est encore soumis à questionnement et donc différentes méthodes testées ont été testées: **(1)** T0 = deuxième pleine lune de l'année, **(2)** T0 = deuxième périgée de l'année, **(3)** T0 = premières vives eaux de l'année (coefficient de marée supérieur à 100), **(4)** T0 = date arbitraire fixe (15 février), **(5)** déclenchement de la ponte par un simple seuil thermique (dépassement des 16°C dans la colonne d'eau).

Les résultats de ces analyses sont synthétisés dans le tableau 1. L'analyse des écarts en jours entre les différentes méthodes d'estimation de la date de ponte et la date observée (rétrocalculée) révèle une variabilité interannuelle importante. Certaines années comme 2014, 2017, 2020, 2022, 2023, 2024 et 2025 sont caractérisées par une ponte précoce (prédite avant le 20 mai en général) et un printemps chaud. L'année 2023* affiche des écarts de prédiction très importants, où l'astérisque indique que la prédiction de la date de ponte est incertaine cette année-là, car extrapolée d'après les bulletins larvaires. A l'inverse, d'autres années comme 2012, 2013 et 2018 peuvent être qualifiées de tardives et sont marquées par des printemps plutôt frais avec des dates de pontes dans la première quinzaine de juin. En s'intéressant aux valeurs moyennes des écarts, il ressort que celles-ci restent relativement faibles quelle que soit la méthode : 3,5 jours pour les premières vives eaux ; 1,6 jours pour la date fixe arbitraire du 15 février ; 1,8 jours pour la 2ème pleine lune ; 3,6 jours pour le 2ème périgée, et 2,3 jours pour celle basée sur une température dépassant 16°C. Les écarts moyens absolus sont plus élevés allant de 5,0 à 7,6 jours, mais c'est encore la méthode du 15 février qui réduit le plus les écarts. La normalité des résultats est testée à l'aide d'un test de Shapiro-Wilk, donnant les résultats suivants : 15 février ($p = 0.2527$), deuxième pleine Lune ($p = 0.9122$, *ns*), deuxième périgée ($p = 0.0346$, *), coefficient de marée >100 ($p = 0.8526$, *ns*) et $T^{\circ}\text{C} > 16^{\circ}\text{C}$ ($p = 0.671$, *ns*). Aucune différence statistiquement significative entre les méthodes n'est détectée avec le test de Friedman ($\chi^2 = 4,33$, $df = 4$, $p = 0,36$). Cependant, l'analyse des rangs moyens indique que la méthode du 15 février présente l'écart moyen le plus faible (**rang = 2,61**), suivie de la température $\geq 16^{\circ}\text{C}$ (2,79), de la deuxième pleine Lune (2,86), du coefficient de marée ≥ 100 (3,04) et du deuxième périgée (3,71).

Tableau 1 : Récapitulatif des écarts en jours obtenus entre la date de ponte observée (rétro-calculée) et les dates de pontes théoriques estimées selon différentes méthodes pour le site de la rade de Brest (2012-2025). Les années (*) sont celles où une estimation de la date de ponte a été réalisée par extrapolation, car les larves étaient déjà présentes lors du premier bulletin larvaire en début mai. **PL** = Pleine Lune, **Coeff** = coefficient de marée.

Année	Type de printemps	Ponte observée	Date prédite par méthode (T0 ou T°C)						Ecart-Jours selon la méthode			
			Coeff ≥ 100	15 février	2ème PL	2ème Périégée	T°C ≥ 16°C	Coeff ≥ 100	15 févr.	2ème PL	2ème Périégée	T°C ≥ 16°C
2012	Frais	06-juin	23-mai	25-mai	23-mai	24-mai	28-mai	14	12	14	13	9
2013	Frais	10-juin	09-juin	10-juin	13-juin	07-juin	14-juin	1	0	-3	3	-4
2014	Chaud	19-mai	18-mai	22-mai	22-mai	17-mai	28-mai	1	-3	-3	2	-9
2015	Normal	24-mai	24-mai	23-mai	20-mai	25-mai	25-mai	0	1	4	-1	-1
2016	Normal	23-mai	25-mai	27-mai	29-mai	26-mai	27-mai	-2	-4	-6	-3	-4
2017	Chaud	25-mai	17-mai	18-mai	17-mai	16-mai	16-mai	8	7	8	9	9
2018	Frais	06-juin	25-mai	29-mai	25-mai	24-mai	22-mai	12	8	12	13	15
2019*	Normal	24-mai	22-mai	20-mai	21-mai	21-mai	21-mai	2	4	3	3	3
2020*	Chaud	23-mai	02-mai	17-mai	14-mai	16-mai	08-mai	21	6	9	7	15
2021	Normal	26-mai	01-juin	27-mai	31-mai	22-mai	31-mai	-6	-1	-5	4	-5
2022*	Chaud	12-mai	12-mai	16-mai	16-mai	10-mai	07-mai	0	-4	-4	2	5
2023*	Chaud	08-mai	22-mai	20-mai	16-mai	21-mai	22-mai	-14	-12	-8	-13	-14
2024	Chaud	22-mai	13-mai	15-mai	20-mai	14-mai	11-mai	9	7	2	8	11
2025	Chaud	18-mai	21-mai	17-mai	16-mai	13-mai	02-mai	-3	1	2	5	-3
$\bar{x}$	—	24-mai	21-mai	23-mai	22-mai	21-mai	22-mai	3,1	1,6	1,8	3,7	1,9
$\bar{x}$ absolu	—	.	.	.	.	.	.	6,6	5,0	5,9	6,1	7,6

Ainsi, bien qu'aucune méthode ne soit statistiquement supérieure, la date du 15 février tend à donner les résultats les plus proches des observations. Cette date ayant été fixée de façon arbitraire, une analyse supplémentaire de sensibilité a été réalisée sur cette période, en testant différentes valeurs pour T0 allant du 1er février au 12 mars pour trouver le minimum local (*Annexe IV, A*). L'analyse graphique a montré que les écarts moyens absolus les plus faibles (environ 5,5 jours) se situent entre le 16 et le 24 février. La date moyenne du 20 février a été retenue. Pour vérifier la robustesse de ce choix, l'analyse a été reproduite sur une série temporelle plus longue (2001-2025) issue de la Baie de Quiberon.

Les mêmes méthodes sont ainsi testées et synthétisées dans le tableau 2 ci-dessous. La variabilité interannuelle ressort de l'analyse en Baie de Quiberon. Certaines années présentant des décalages très importants (positifs ou négatifs) selon la méthode utilisée. Par exemple, l'année 2010 se distingue par des écarts négatifs marqués, tandis que d'autres années comme 2001, 2007 et 2020 affichent des écarts positifs importants. Les moyennes des écarts sont généralement faibles allant de -0,4 à 1,8 jours, tandis que les moyennes d'écarts absolus atteignent des valeurs plus élevées comprises entre 6,2 et 9,9 jours, traduisant dans l'ensemble une bonne adéquation entre prédictions et observations.

Tableau 2 : Écarts en jours obtenus entre la date de ponte observée (rétro-calculée) et les dates de pontes théoriques estimées selon différentes méthodes pour le site de la Baie de Quiberon (2001-2025). Les années (n.d) sont celles où les données de températures n'étaient pas assez complètes pour calculer la somme des degrés-jours. Les années (*) sont celles où une estimation de la date de ponte à été réalisée par extrapolation, car les larves étaient déjà présentes lors du premier bulletin larvaire en début mai. **PL** = Pleine Lune, **Coeff** = coefficient de marée, n.d = non daté.

Année	Type de printemps	Ponte observée	Date prédite par méthode (T0 ou T°C)						Ecart-Jours selon la méthode			
			Coeff ≥ 100	15 février	2ème PL	2ème Périégée	T°C ≥ 16°C	Coeff ≥ 100	15 févr.	2ème PL	2ème Périégée	T°C ≥ 16°C
2001	Frais	05-juin	n.d	28-mai	25-mai	24-mai	25-juin	n.d	8	11	12	-20
2002	Frais	03-juin	n.d	31-mai	03-juin	25-mai	02-juin	n.d	3	0	9	1
2003	Frais	11-juin	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2004	Normal	01-juin	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2005	Frais	06-juin	24-mai	06-juin	08-juin	03-juin	10-juin	13	0	-2	3	-4
2006	Frais	18-juin	14-juin	14-juin	14-juin	15-juin	06-juin	4	4	4	3	12
2007	Normal	29-mai	18-mai	17-mai	11-mai	19-mai	05-juin	14	15	21	13	-4
2008*	Normal	05-juin	02-juin	01-juin	01-juin	31-mai	29-mai	3	4	4	5	7
2009	Normal	03-juin	28-mai	31-mai	30-mai	30-mai	31-mai	6	3	4	4	3
2010	Frais	21-mai	12-juin	14-juin	12-juin	12-juin	11-juin	-22	-24	-22	-22	-21
2011	Normal	30-mai	n.d	21-mai	22-mai	22-mai	07-mai	n.d	9	8	8	23
2012	Chaud	14-mai	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2013	Frais	17-juin	15-juin	16-juin	19-juin	12-juin	09-juin	2	1	-2	5	8
2014	Normal	26-mai	n.d	23-mai	23-mai	n.d	19-mai	n.d	3	3	n.d	7
2015*	Chaud	14-mai	27-mai	26-mai	23-mai	27-mai	14-juin	-13	-12	-9	-13	-31
2016	Normal	30-mai	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2017	Chaud	22-mai	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2018	Chaud	22-mai	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d	n.d
2019	Normal	27-mai	25-mai	23-mai	24-mai	24-mai	26-mai	2	4	3	3	1
2020*	Chaud	20-mai	30-avr.	14-mai	11-mai	13-mai	07-mai	20	6	9	7	13
2021	Normal	31-mai	02-juin	30-mai	01-juin	26-mai	31-mai	-2	1	-1	5	0
2022*	Chaud	13-mai	18-mai	22-mai	22-mai	16-mai	22-mai	-5	-9	-9	-3	-9
2023*	Chaud	18-mai	25-mai	24-mai	21-mai	25-mai	27-mai	-7	-6	-3	-7	-9
2024*	Chaud	13-mai	14-mai	16-mai	20-mai	14-mai	11-mai	-1	-3	-7	-1	2
2025	Chaud	16-mai	21-mai	18-mai	17-mai	15-mai	03-mai	-5	-2	-1	1	13
$\bar{x}$	—	28-mai	26-mai	27-mai	27-mai	26-mai	30-mai	0,6	0,3	0,6	1,8	-0,4
$\bar{x}$ absolu	—	.	.	.	.	.	.	7,9	6,2	6,9	7,4	9,9

Une nouvelle fois, aucune différence significative ne ressort entre les méthodes en termes d'écarts-jours moyens ($\chi^2 = 1,05$, $df = 4$, $p = 0,90$). L'analyse des rangs moyens indique que la méthode du 15 février présente l'écart moyen le plus faible (**rang = 2,73**), suivie de la deuxième pleine Lune et du coefficient de marée ≥ 100 (2,97), de la température $\geq 16^\circ\text{C}$ (3,03) puis du deuxième périégée (3,30). Ces résultats confirment la tendance observée en rade de Brest où la méthode du T0 au 15 février réduit le plus les écarts (en termes de moyenne, de moyenne absolue et de rang moyen).

L'analyse de sensibilité des T0 en février a donc été réalisée une nouvelle fois, faisant ressortir un minimum local compris entre le 19 et le 27 février (*Annexe IV, B*). Bien que cette période soit plus tardive et plus étendue qu'en rade de Brest, le jeu de données de Quiberon permet de valider le 20

février comme un point de départ fiable (T0) de calcul des 567°.jours, permettant de faciliter et d'affiner la méthode de prédiction.

Finalement, pour anticiper le démarrage de la période de ponte de l'année en cours ou d'un nouveau site faisant l'objet de restauration, il est donc proposé d'utiliser la méthode de décompte des 567°.jours avec un T0 fixé au 20 février. Dès la fin avril (soit deux mois avant les premières opérations de restauration), cette méthode permet de prévoir le caractère précoce ou tardif de la ponte à venir avec une précision de quelques jours.

B | La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz

Le suivi régulier du recrutement naturel sur le gisement huitrier du Roz a pour objectif de mesurer les variations interannuelles du recrutement larvaire, tant dans son intensité que sa dynamique saisonnière. Ce suivi se fait sur des dalles standardisées en aragonite chaulées ©Seaflower. Les données acquises en 2025 viennent actualiser la série de données initiée en 2012 et réalisée par l'Ifremer dans le cadre de l'observatoire OSU-IUEM. Couplé aux données de pêche larvaire, il permet de suivre précisément la dynamique larvaire et le recrutement au fil de la saison pour synchroniser au mieux la pose des modules de restauration.

La figure 8 illustre la série temporelle sur la période de mai à septembre avec la contribution de ce stage pour l'année 2025. Le suivi révèle une variation interannuelle marquée, tant au niveau saisonnier qu'en intensité de recrutement. Une tendance se dégage visuellement des graphiques avec l'apparition des larves qui semble se décaler vers mai au fil des années. Alors que les premières années montrent un recrutement plus tardif et étalé dans la saison, les recrutements larvaires semblent plus précoces à partir de 2016. Concernant l'intensité de recrutement, plusieurs années comme 2012, 2013, 2014, 2015, 2022 et 2024 présentent un recrutement faible avec des valeurs moyennes généralement inférieures à 1 larve/cm². En revanche, les années comme 2016, 2018, 2019, 2020 et 2023 sont caractérisées par un recrutement largement supérieur, avec des pics réguliers autour de 2-4 larves/cm². Les comptages 2025 affichent un recrutement moyen similaire à ces années, ce qui montre une dynamique larvaire favorable pour cette nouvelle année de suivi.

Ainsi, en 2025, un premier pic larvaire est observé au début du mois de juillet, atteignant jusqu'à 3 larves/cm². La pose des écomodules le 30 juin (repère 1) ainsi que l'immersion des damiers aléatoires le 03 juillet (repère 2A) coïncident parfaitement avec ce pic. Cette synchronisation optimale favorise la fixation larvaire sur les écomodules 2025 et contribue au succès de l'expérience des damiers aléatoires par un recrutement important (*cf partie suivante*). Il est intéressant de coupler ces données de comptage benthique avec les données de pêche larvaire réalisée dans la colonne d'eau (*Annexe VII*). Le pic larvaire de début juillet 2025 est également retrouvé dans les bulletins avec plus de 85 larves évoluées au maximum. Ces données confirment la forte présence larvaire sur toute la colonne d'eau et appuient la bonne synchronisation des dates de pose des écomodules 2025 et des damiers aléatoires.

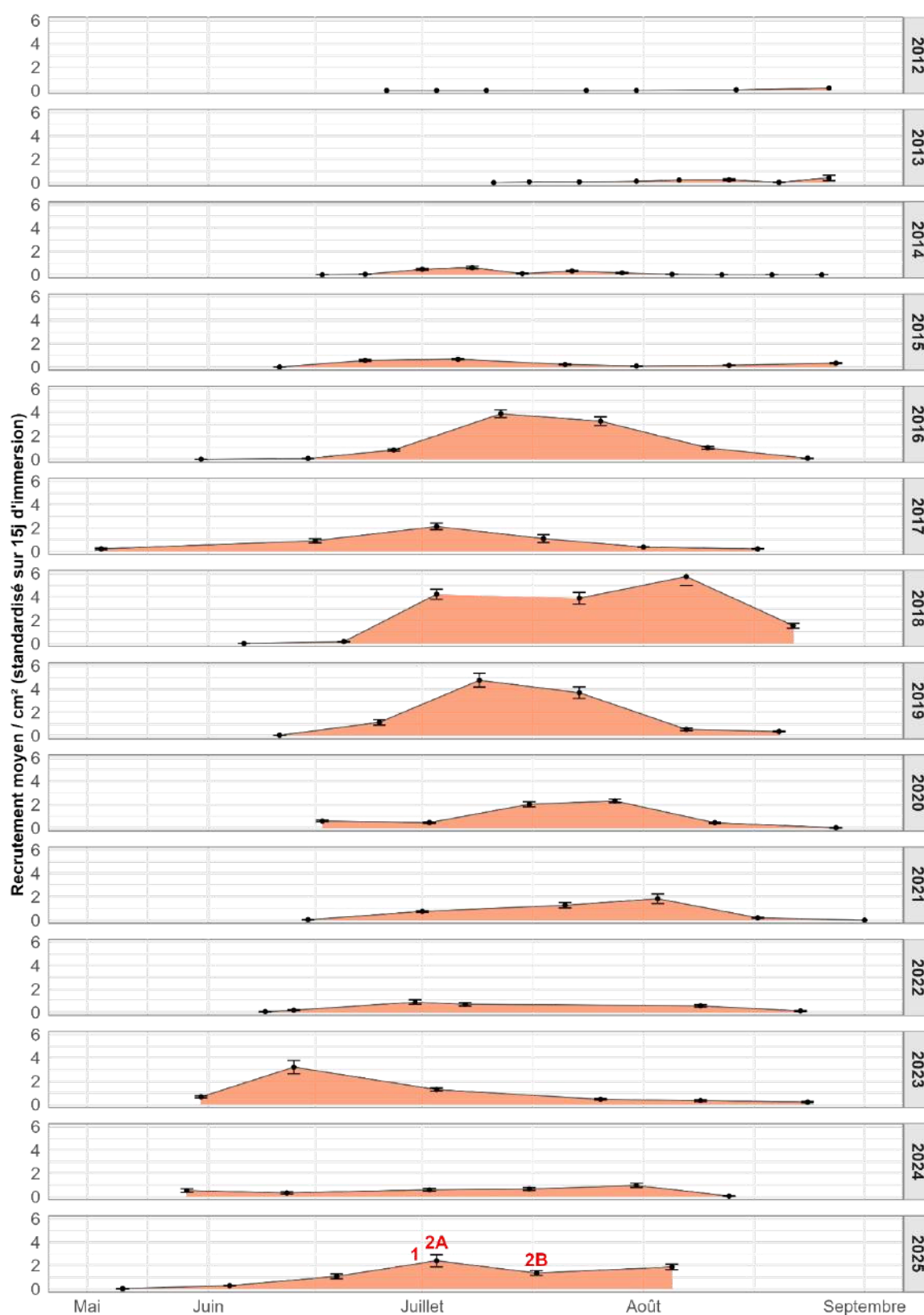


Figure 8 : Suivi temporel du recrutement larvaire moyen ($\pm$ EC) des collecteurs benthiques de 2012 à 2025 entre mai et septembre. Le recrutement s'exprime en nombre de larves par cm^2 pour 15 jours d'exposition (pose et relevage), chaque point correspondant à la date de pose. En 2025, la pose des écomodules de restauration a eu lieu le 30 juin (**repère 1**) puis les damiers aléatoires ont été posés le 3 juillet (**repère 2A**) et relevés le 17 juillet (**repère 2B**) (cf partie suivante). Pour 2018, seules les demi-dallettes ont été comptées puis multipliées par 2, ce qui pourrait surestimer les comptages.

3.2 | Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance

A | Test de nouveaux matériaux pour le recrutement

Afin d'optimiser la méthode de restauration, un accent particulier est porté depuis quelques années sur la recherche de nouveaux matériaux innovants et bio-sourcés comme supports de fixation pour le recrutement larvaire. En 2025 et en travaillant sur des matériaux d'origine sédimentaire (sédiment de dragage portuaires), l'objectif est de tester deux facteurs : l'origine sédimentaire et le taux d'incorporation de coquilles d'huîtres creuses.

Les résultats obtenus pour l'ensemble des matériaux sont présentés sur un premier graphique selon un classement croissant (Figure 9). La figure révèle une tendance globale : les compositions avec 0 %, 20 % et 80 % de coquilles sont les moins performantes avec moins de 10 larves par dallette (par exemple : Landerneau 0 %, Tinténac 20 %, Quimper 80 %). Seul le sédiment de Lanildut se distingue à 0% de coquilles avec une moyenne de 11 ± 4 huîtres. Les compositions les plus performantes sont Quimper 60 %, Tinténac 40% et 60 % et Lanildut 40 %. Une autre information intéressante est que l'ensemble des matériaux ont été moins efficaces que la référence de l'Ifremer en aragonite chaulée, dont la moyenne est de 201 ± 39 larves par dallette.

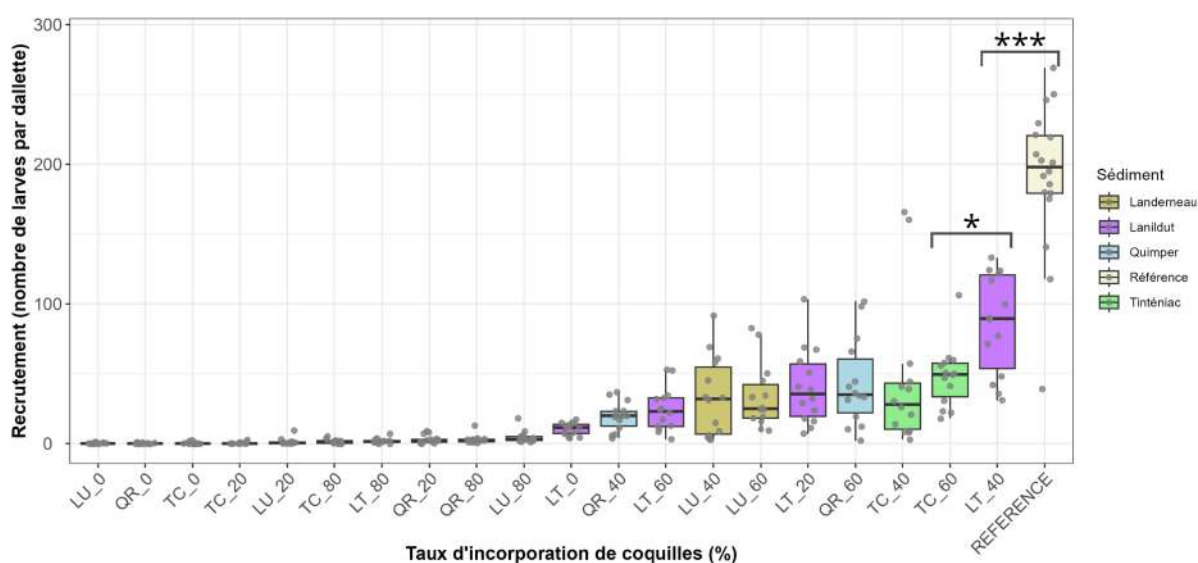


Figure 9 : classement croissant des matériaux selon le succès de recrutement larvaire (LU = Landerneau, LT = Lanildut, QR = Quimper et TC = Tinténac). Les étoiles de significativité proviennent du test post-hoc sur les matériaux (détaillé en annexe ...) : * $p \leq 0,05$; *** $p \leq 0,001$.

Le test non paramétrique de Scheirer-Ray-Hare révèle que le type de sédiment ($H = 25,16$; ddl = 3 ; $p = 1,43 \times 10^{-5}$) , le pourcentage de coquilles ($H = 131,85$; ddl = 4 ; $p < 2.2 \times 10^{-16}$) ainsi que l'interaction des deux ($H = 38,75$; ddl = 12 ; $p = 1,16 \times 10^{-4}$) ont tous un effet significatif sur le recrutement des larves. La valeur élevée du "H" associée à la très faible du *p-value* du pourcentage de coquille signifie que cette variable a un effet particulièrement important sur la variation du recrutement. À noter que la référence n'est pas comptée dans ce test car elle ne possède pas de coquilles d'huîtres. Le test post-hoc de Wilcoxon réalisé par la suite appuie statistiquement les différences de recrutement

précédemment observées (cf. Annexe V). Ce test révèle que le groupe de matériaux allant de QR_40 à TC_40 ne sont pas significativement différents. Par ailleurs, la composition Lanildut à 40% de coquilles est statistiquement plus performante que Tinténia à 60%, mais reste en moyenne largement inférieure à la référence (90 ± 36 vs 201 ± 39 , $p= 7.93e-05$).

En complément de la figure précédente, les boxplots de la figure 10 présentent la variation du recrutement des larves par dallette, en séparant chaque origine sédimentaire. Cette représentation permet de dégager une dynamique presque identique pour tous les sédiments, avec un recrutement quasi-nul à 0% et 20%, suivi d'une augmentation nette du nombre de larves à partir de 40% de coquilles jusqu'à 60%, puis d'un collapse à 80%. Les lettres positionnées au-dessus de chaque boxplot indiquent les groupes statistiquement distincts selon le test post-hoc de Wilcoxon. Il est important de souligner que la figure n'illustre pas les interactions entre les sédiments ; les lettres sont indépendantes pour chaque grille.

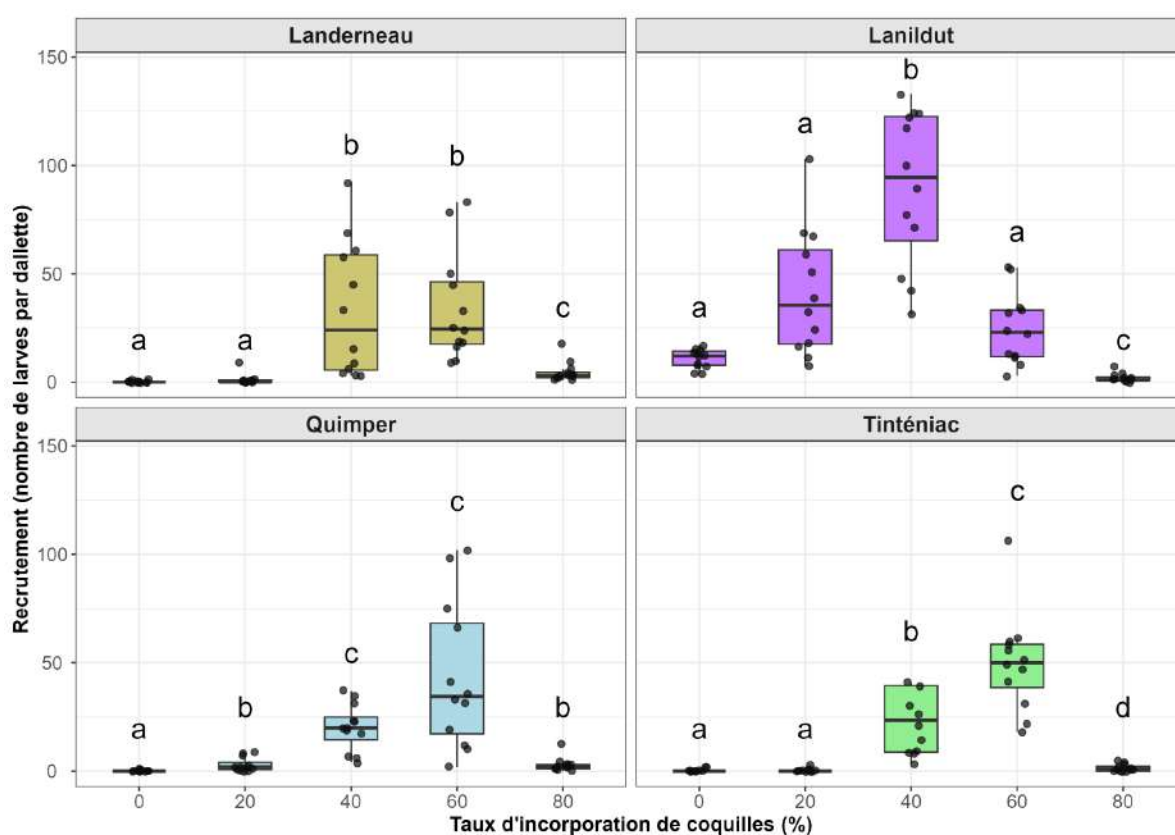


Figure 10 : Boxplots du recrutement larvaire par dallette selon le pourcentage de coquilles d'huîtres pour les quatre origines sédimentaires (Landerneau, Lanildut, Quimper et Tinténia). Les lettres (a, b, c et d) correspondent aux différences de significativité testées entre les pourcentages de coquilles (post-hoc de Wilcoxon) et sont indépendantes pour chaque sédiment.

Les lettres font ressortir l'existence d'un seuil au-delà duquel le recrutement diminue significativement après 60% de coquilles incorporées. Par ailleurs, certaines compositions ne montrent aucune différence significative dans le recrutement. Pour Landerneau, aucun écart notable n'est observé entre 0 % et 20 % (a/a), ni entre 40 % et 60 % (b/b), indiquant que l'augmentation du pourcentage de coquilles n'a pas toujours un effet progressif. Des observations similaires sont faites à Quimper où les taux à 40 % et 60 % (c/c) ne diffèrent pas significativement. L'ensemble de ces

résultats suggèrent que les matériaux enrichis à 60 % de coquilles optimisent le recrutement de manière générale, bien que la composition Lanildut à 40% soit la plus performante. Il est également possible de considérer que l'augmentation de la proportion de coquilles ne garantit pas forcément un meilleur recrutement car ce dernier dépend aussi de l'origine du sédiment.

L'analyse d'un potentiel effet bord dans l'expérience montre que le recrutement moyen observé sur les références placées au bord (188 ± 40 larves/dallette, $n = 7$) est inférieur à celui du centre (217 ± 33 larves/dallette, $n = 9$). Néanmoins, le test t de Student révèle que cette différence n'est pas statistiquement significative ($t = 1,57$, $ddl = 14$, $p = 0,138$) démontrant qu'aucun effet bord significatif n'aurait agi sur les résultats obtenus par cette expérience de damiers aléatoires.

B | Recherche d'indicateurs de performance de la restauration

L'optimisation des méthodes de restauration repose également sur une évaluation affinée de certains indicateurs clés de suivi, en particulier le taux de colonisation des modules ainsi que leur impact potentiel sur l'habitat benthique environnant. Cette section présente les premiers résultats obtenus concernant ces deux indicateurs.

a | Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies

Pour rappel, la méthode de suivi photographique développée vise à estimer, de façon non destructive, la colonisation des éco-modules par les huîtres. Cette approche vise à déterminer le nombre minimal d'individus au T0 permettant de garantir le succès de la restauration défini par la présence d'au moins 5 huîtres adultes par m^2 .

Le graphique ci-dessous (Figure 11) illustre l'évolution temporelle du nombre moyen d'huîtres par module (axe de gauche) et par cm^2 (axe de droite), mesuré sur les dix éco-modules suivis entre septembre 2023 et juin 2025. Différentes photos du même module, prises à chaque date de suivi, illustrent l'évolution de la colonisation. La colonisation initiale au cours de l'été 2023 est proche de 109 ± 20 huîtres/écomodule, cette valeur tombe à 8 ± 5 huîtres/écomodule à 2 ans à l'été 2025. Autrement dit, la mortalité atteint 71,9% la première année puis diminue à 20,3% la deuxième, soit une perte totale moyenne de **92,2%** sur la période (Figure 11). Ce résultat élevé pourrait être causé par plusieurs facteurs comme la prédation, la compétition pour l'espace et la nourriture, les maladies ou encore le décrochage.

Le modèle utilisé pour décrire la dynamique des huîtres sur les modules suit une loi de décroissance exponentielle (courbe rouge). Le modèle de décroissance exponentielle s'appuie sur un taux de décroissance $\lambda = 0,0043 \text{ jour}^{-1}$ ce qui signifie que 0,43% de la population restante disparaît chaque jour. Contrairement à une diminution linéaire, cette perte s'applique toujours à la population résiduelle à chaque instant, entraînant ainsi une décroissance progressive de la population. Malgré cette forte décroissance, le seuil minimal de succès fixé à 5 huîtres par m^2 est toujours dépassé sur les dix modules après deux ans de suivi, avec en moyenne 8 ± 5 huîtres/ m^2 par comptage photographique et 11 ± 2 par comptage en plongée fin juin 2025 (point gris). Bien que la différence de seulement deux huîtres entre les méthodes valide la robustesse du comptage photographique, il reste crucial de poursuivre ce suivi dans le temps afin de vérifier si la mortalité continue de se stabiliser et de s'assurer que le seuil de réussite est maintenu.

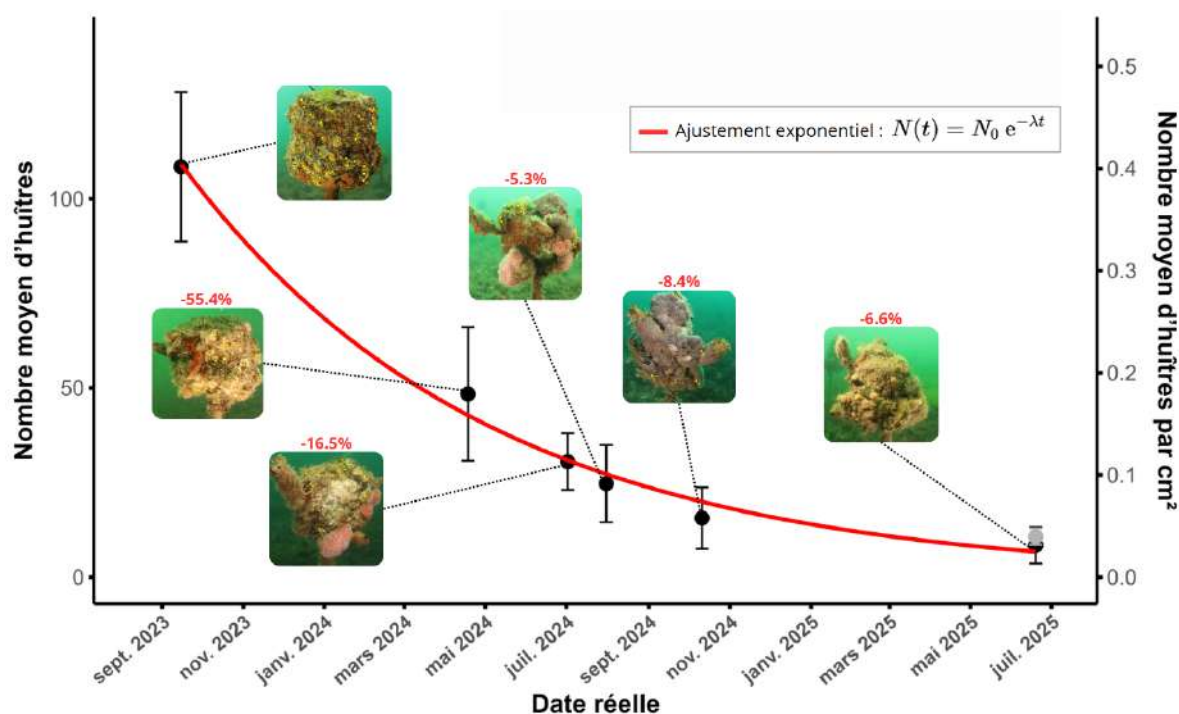


Figure 11 : Évolution temporelle de la densité d’huîtres par module et par cm² sur les 10 éco-modules (+/- Ecart-type). Les photos représentent le même module (©M.Hubert/Ifremer). Les pourcentages en rouge correspondent à la perte moyenne d’huîtres entre deux pas de temps. Le point gris à T6 correspond à la vérification de la méthode sur le terrain (comptage des huîtres en plongée). La décroissance exponentielle est représentée en rouge par l’équation $N(t) = N_0 \times e^{-\lambda t}$; avec $N_0 = 109.2$, $\lambda = 0.0043$ et $t = 643$ jours.

b | Indicateurs pour l’évaluation des impacts benthiques éventuels

L’analyse des photoquadrats a pour objectif de quantifier la composition du substrat et la couverture des différentes catégories benthiques pour évaluer l’effet potentiel des modules sur le fond. En subdivisant chaque photo en 225 cellules à l’aide d’une grille fine, cette méthode permet d’obtenir une comparaison standardisée de la composition écologique des habitats benthiques au Nord, au Centre et au Sud d’un site d’après le protocole de restauration BACI (Before-After-Control-Impact).

Sur la Figure 12 sont comparés les pourcentages de recouvrement par catégorie (“Algues”, “Faune”, “Maërl vivant” et “Autres”) entre les trois stations (NORD, CENTRE, SUD) pour les sites REEFOREST et REHPAR. Visuellement, la structure du recouvrement diffère entre les deux programmes : la station REEFOREST présente un recouvrement en maërl vivant nettement plus élevé avec une médiane dépassant 75 %. Le site REHPAR présente un recouvrement algal plus élevé, notamment dans la station Nord où la médiane atteint près de 60 %. Le recouvrement en faune et en sédiments hétérogènes (variable “Autres”) est faible et similaire entre les deux sites et entre les trois stations.

Pour étayer ces observations visuelles, des analyses statistiques ont été réalisées en s’appuyant sur la méthodologie proposée par Bizien et al. (2024), qui vise à évaluer l’état de conservation des bancs de maërl en rade de Brest. Une analyse de la distribution des données globales et par catégorie est faite afin de voir si ces dernières suivent une loi normale ou non. Les tests de Shapiro-Wilk appliqués ont systématiquement montré des valeurs indiquant un écart significatif à une distribution normale ($p <$

0.05). L'absence de normalité et l'indépendance des données justifient l'utilisation du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis pour comparer la répartition des différentes catégories entre les stations. Les résultats du test n'ont pas mis en évidence de différence significative entre les stations pour aucune des catégories, que ce soit pour REEFOREST (Algues : $p = 0.571$, Faune : $p = 0.225$, Maërl vivant : $p = 0.474$, Autres : $p = 0.256$) ou pour REHPAR (Algues : $p = 0.141$, Faune : $p = 0.328$, Maërl vivant : $p = 0.431$, Autres : $p = 0.198$). Une tendance semble néanmoins se dégager avec une plus faible concentration en algues et une présence de faune plus importante dans les stations du centre où sont placés les éco-modules. Bien qu'aucune variation statistiquement significative n'ait été détectée au sein des sites pour aucune catégorie considérée, il est intéressant de poursuivre cette méthode d'évaluation benthique dans le temps pour voir si cette absence d'effet de la présence des écomodules se confirme.

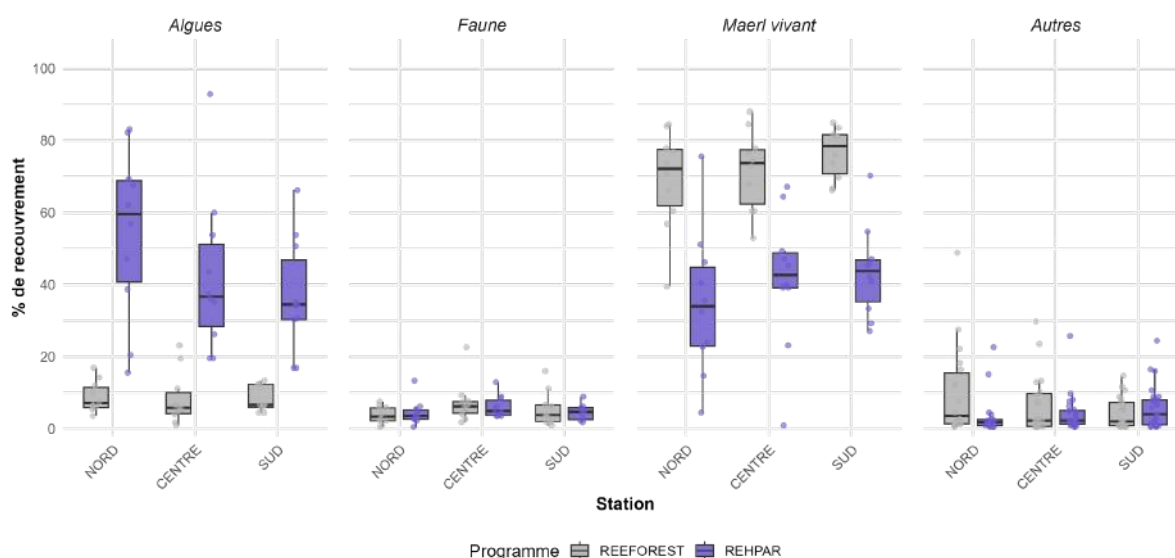


Figure 12 : Pourcentage de recouvrement benthique par catégorie pour les stations REEFOREST et REHPAR le 25/04/2025 en rade de Brest.

En complément, la figure 13 ci-dessous illustre l'évolution temporelle, pour le site REEFOREST, des pourcentages de recouvrement des mêmes quatre grandes catégories benthiques observées dans les quadrats : Algues, Faune, Maërl vivant et Autres. Ces recouvrements sont comparés entre les trois stations d'étude (NORD, CENTRE, SUD), et ce pour trois périodes d'échantillonnage distinctes : juin 2023 (ligne du haut), octobre 2024 (ligne du milieu) et avril 2025 (ligne du bas). Les couleurs varient selon la catégorie : vert pour les algues, jaune pour la faune, rose pour le maërl vivant, et gris pour la catégorie autres. Les astérisques rouges "***" ou "*" signalent des différences significatives entre les stations, identifiées par un test de Kruskal-Wallis.

Les boxplots de la figure 13 permettent de dégager une dynamique saisonnière et spatiale marquée dans la composition des recouvrements benthiques. C'est en juin 2023 que sont observées les différences les plus marquées entre les stations pour les catégories "Algues" ($p = 0.0012$, **), "Faune" ($p = 0.0297$, *), et "Maërl vivant" ($p = 0.0049$, **). Cela démontre une forte hétérogénéité spatiale pendant l'été. En octobre 2024, les différences sont moins marquées : seule la catégorie "Maërl vivant" reste significativement différente ($p = 0.0373$, *).

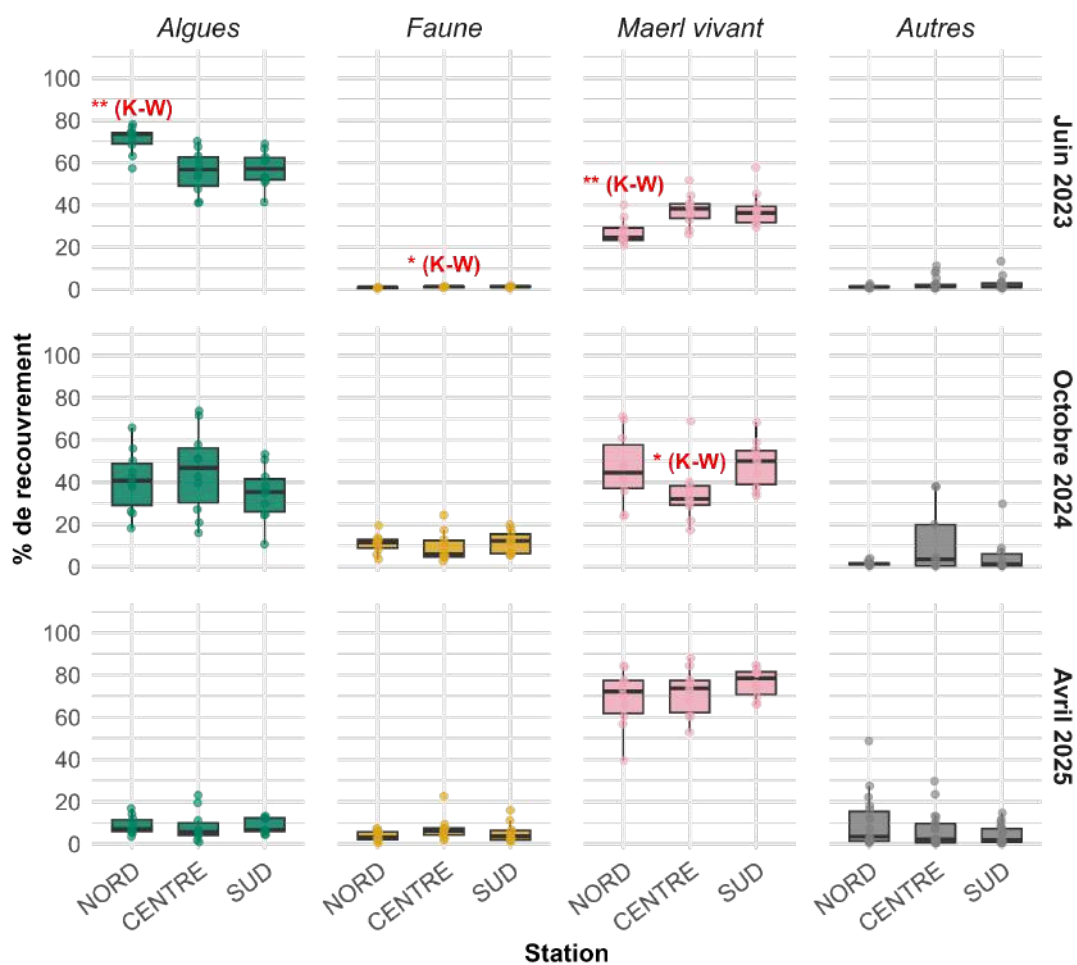


Figure 13 : Pourcentage de recouvrement des principales catégories benthiques observées dans les quadrats (Algues, Faune, Maërl vivant, Autres) dans les stations NORD, CENTRE et SUD pour chaque période d'échantillonnage (Juin 2023, Octobre 2024, Avril 2025). Les astérisques (** ou *) indiquent les catégories pour lesquelles une différence significative entre stations a été détectée à l'aide du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis (noté **K-W**).

Par ailleurs, les recouvrements en algues et en faune deviennent plus homogènes spatialement durant cette période de fin d'été. Enfin, aucune catégorie ne présente de différence significative entre les stations Nord, Centre et Sud en avril 2025, suggérant une homogénéisation spatiale des recouvrements en sortie d'hiver. Il y a néanmoins une dominance marquée en maërl et une biomasse algale plus faible qu'au cours des autres saisons. De manière générale, ce graphique permet de souligner la forte dominance des algues en été, leur diminution progressive à la fin de saison et leur quasi-absence au printemps. Cette dynamique saisonnière est opposée à celle du maërl qui tend à augmenter quand la biomasse algale diminue, vraisemblablement car le recouvrement en algue empêche de distinguer le maërl en dessous. Cette deuxième analyse confirme l'intérêt de ne suivre ce paramètre de recouvrement qu'en sortie d'hiver chaque année pour éviter une trop forte gêne par les algues.

4 | Discussion

A travers cette étude, plusieurs problématiques ont été abordées dans le but final d'optimiser les méthodes de restauration écologique de l'huître plate en France : **(1)** Quelle est la technique optimale pour calculer les degré-jours nécessaires à la maturation des gonades et anticiper ainsi la période de ponte d'*O. edulis* ? **(2)** Quel matériau éco-sourcé est le plus favorable au recrutement larvaire ? **(3)** Y'a t-il un impact des techniques de restauration sur le benthos environnant, et notamment ici sur le maërl ? **(4)** Est-il envisageable de prédire le succès de la colonisation des modules de restauration par un simple suivi photographique non-invasif ?

Afin de répondre à ces quatre questions, différents plans d'expérience, suivis *in situ* et analyses ont été réalisés dans le cadre de ce travail. Cette approche générale a fait appel à des suivis de recrutement larvaire (collecteurs et damiers aléatoires), à des analyses au microscope Keyence 3D ainsi que des traitements d'images (quadrats benthiques et écomodules) sur *Image J*, et bien sûr à des traitements statistiques sous RStudio. Les 4 aspects de cette démarche sont discutés ci-dessous.

4.1 | Amélioration de la prévision de la période de reproduction

A | Optimisation de la méthode des degré-jours

La littérature scientifique cite un seuil de température vers 6°C comme déclencheur principal de la sortie de dormance chez *O. edulis* (Korringa, 1952; Marteil, 1960; Mann, 1979). Cependant, ce seuil est toujours dépassé sur le site du Roz (*Annexe I*), ce qui exclut la température comme seul facteur déclenchant la sortie de dormance. Les dates de la deuxième pleine Lune et de la première marée de vives eaux sont des repères fiables pour débiter le comptage des degrés-jours avec une potentielle causalité biologique, toutefois la date du 20 février apporte une estimation plus précise avec des écarts de prédiction plus faibles.

Il est difficile de trouver de la bibliographie sur le rôle de la photopériode sur les bivalves (Bradshaw et Holzapfel, 2007), mais plusieurs études suggèrent que le phénomène favorise le développement gonadique chez certaines espèces : maturation chez *Pecten maximus* (Duinker et al., 2000; Devauchelle et Mingant, 1991), *Argopecten irradians* (Mallet et Carver, 2009), ou encore un effet combiné photopériode-température chez *Magallana gigas* (Fabioux et al., 2005). Toutefois, ces études utilisent souvent des individus déjà en conditionnement, ce qui limite les conclusions. Chez *Ostrea edulis*, la photopériode ne semble pas clairement influencer la gamétogenèse (Joyce et al., 2013), mais une horloge interne endogène leur permet de capter le rallongement du jour et pourrait potentiellement déclencher la sortie de dormance (Le Moal et al., 2025). La deuxième pleine Lune et les marées de vives-eaux semblent aussi influencer les huîtres plates. Les cycles lunaires, liés aux marées, génèrent une attraction maximale quand la Lune et le Soleil s'alignent ce qui provoque de forts coefficients de marée. Il a aussi été montré que l'espèce est capable de distinguer la lune montante d'une lune descendante, en ouvrant plus grand les valves d'environ 20% à la nouvelle Lune, ce qui suggère un effet significatif de la lune sur le métabolisme (Payton et Tran, 2019).

Il semble donc impossible de dégager un facteur unique permettant la sortie de l'état de dormance chez *O. edulis*. C'est probablement la combinaison des cycles lunaires, des forts coefficients de marée et du rallongement de la photopériode en février qui jouent un rôle dans le ré-démarrage du cycle de reproduction et le déclenchement de la gamétogenèse. De façon pragmatique pour la restauration et pour simplifier la méthode de prédiction de la ponte, la date du 20 février retenue ici constitue un repère pratique pour initier le décompte des degrés-jours, au moins en Bretagne. Cette date s'est révélée pertinente en rade de Brest (Finistère) et en baie de Quiberon (Morbihan), mais doit encore être validée à l'usage sur d'autres sites en France ou en Europe.

B | La série historique d'abondance larvaire et les données 2025 sur le site du Roz

Le suivi temporel du recrutement larvaire depuis 2012 fait ressortir une précocité d'apparition des larves vers mai dans les années récentes sur le site du Roz. Ce phénomène pourrait s'expliquer par le réchauffement global des températures de l'eau dans la zone. Les séries historiques SOMLIT de la rade de Brest (station Sainte-Anne du Portzic), sont disponibles en accès libre sur SEANOE (Rimmelin-Maury et al., 2025) et permettent de suivre la température de l'eau de surface depuis 1998. Ces dernières montrent une hausse des températures de surface d'environ +0,02 °C par an depuis vingt ans, avec une tendance encore plus marquée depuis 2010. La maturation gonadique et la reproduction d'*O. edulis* étant fortement dépendantes de la température (Joyce et al., 2013; Maneiro et al., 2016), ce réchauffement pourrait accélérer la gamétogenèse et déclencher la ponte plus rapidement. Il est donc tout à fait possible que la précocité d'apparition des larves évoluées se poursuive dans les années à venir, et ce potentiellement dès le mois de mai au Roz. Ainsi, il est crucial de poursuivre les suivis temporels dans le cadre de l'OSU-IUEM pour voir l'évolution de cette tendance sur le long terme.

4.2 | Amélioration de la technique de restauration : développement de nouveaux matériaux et de nouveaux indicateurs de performance

A | Test de nouveaux matériaux pour le recrutement

Les tests sur les matériaux Gwilen ont démontré que la composition Lanildut à 40 % de coquilles est significativement plus performante que les autres compositions, bien qu'elle présente un recrutement moyen inférieur à celui des dalles de référence ©Seafloater (90 ± 36 contre 201 ± 39). L'objectif étant de minimiser l'empreinte carbone de la restauration écologique d'*O. edulis*, le matériau retenu pour créer les écomodules de restauration doit si possible être produit localement. L'avantage des matériaux Gwilen est qu'ils s'inscrivent dans une parfaite logique d'économie verte et circulaire en utilisant les sédiments de dragage portuaire locaux compactés et enrichis en poudre de coquilles de *Magallana gigas* produite en Bretagne. Ces deux ressources étant disponibles localement et en grande quantité, ces matériaux répondent parfaitement aux critères de durabilité cités dans la littérature pour limiter les impacts environnementaux de la restauration de l'espèce (Colsoul et al., 2020; Kamermans et al., 2025).

En croisant les résultats obtenus et la littérature, la fixation des larves d'huîtres semble largement influencée par les caractéristiques physico-chimiques du substrat. Dans le cas des sédiments

compactés Gwilen, de nombreux facteurs sont susceptibles d'influencer ces caractéristiques : le degré d'anthropisation du port et de ses bassins versants où sont récoltés les sédiments, la nature et l'intensité des activités de la zone (activités portuaires, pêcheries, agriculture), et plus largement le contexte géomorphologique de la zone (Azrar, 2014). D'un point de vue chimique, les larves d'une espèce de la même famille des Ostreidae (*Saccostrea commercialis*) sont par exemple attirées par la présence d'hydroxyde de calcium Ca(OH)_2 , indiquant qu'un environnement basique est favorable à leur installation (Anderson, 1996). Les substrats enrichis en carbonate de calcium (CaCO_3) coquilliers offrent également une chimie de surface basique qui stimule le recrutement larvaire, que ce soit sur des matériaux en béton enrichis en coquille d'huîtres (Potet et al., 2021) ou dans certaines formulations de substrats mixtes (Colsoul et al., 2020; Kamermans et al., 2025). D'après les informations communiquées par l'entreprise Gwilen, les sédiments de Quimper et Landerneau présentent une forte proportion de limons (environ 75 %), tandis que Lanildut et Tinténac ont une répartition quasi-équilibrée avec 50 % sables et 50 % limons. Les sédiments sableux peuvent contenir beaucoup de débris coquilliers (Wilson, 1979), ce qui pourrait les rendre plus alcalins et potentiellement plus attractifs que les limons. Cependant, étant donné que les sédiments de Quimper et Landerneau sont statistiquement aussi performants que ceux de Tinténac à 40 % et 60 % de coquilles, ces hypothèses doivent être considérées avec précaution. Des analyses géochimiques et écotoxicologiques complémentaires pourraient permettre de mieux comprendre ces observations, en vue d'identifier un type de sédiment encore plus performant que Lanildut.

D'un point de vue physique, la granulométrie et la micro-topographie apportées par les coquilles d'huîtres jouent un rôle prédominant dans l'attraction des larves (Potet et al., 2021). En théorie, plus une proportion de coquilles est élevée, plus une structure tridimensionnelle complexe apparaît en offrant une plus grande surface de recrutement sur le matériau (Corbau et al., 2023). Toutefois, cette logique est limitée par des contraintes mécaniques car à partir de 60% de coquilles, la cohésion du matériau diminue par manque de liant. Ce phénomène explique vraisemblablement la chute de recrutement observée à 80% car le matériau devient très friable, entraînant le détachement des larves initialement fixées. D'après les observations faites au cours de l'expérience, les sédiments de Lanildut sont les plus friables tandis que d'autres comme Quimper et Landerneau sont bien plus résistants.

Pour conclure sur cette partie, la formulation Lanildut à 40 % apparaît comme le meilleur compromis car elle offre un bon recrutement tout en étant plus résistante que les autres formulations à 60 %, ce qui diminuerait le risque d'effritement des modules dans le temps. Cette formulation présente l'avantage d'être totalement issue d'une production locale, au moins pour la Bretagne.

B | Recherche d'indicateurs de performance de la restauration

a | Indicateurs pour l'évaluation de la colonisation sur les éco-modules par photographies

Le suivi photographique non destructif des éco-modules a permis d'évaluer la colonisation par les jeunes huîtres et d'en suivre la dynamique dans le temps. La méthode a été validée par un comptage en plongée donnant des chiffres relativement proches à T+2 ans (8 ± 5 vs 11 ± 2 huîtres/m²), malgré un écart-type plus faible en plongée. Le comptage a permis de dégager une équation de décroissance exponentielle avec un taux de décroissance $\lambda=0.43\%$, décrivant une forte mortalité la première année

(71,9%) qui ralentit la deuxième (20,3%), avec une perte totale de 92,2% sur deux ans. Cette équation pourrait servir de base pour anticiper la performance d'un module relativement tôt après la colonisation initiale.

La dynamique de survie est globalement retrouvée dans des travaux historiques pour cette espèce : sur mille juvéniles âgés de 14 jours, seuls 18 survivent après dix-huit mois (Walne, 1961). Bien qu'il y ait de nombreuses approximations dans la méthode suivi photographique (extrapolation du comptage d'une face sur la surface totale, comptage potentiel d'huîtres mortes, couverture algale), cette approche non-invasive semble robuste d'après les travaux historiques et la vérification du comptage en plongée. Il semble donc pertinent de poursuivre la méthode sur le long terme et de la tester sur différents chantiers de restauration pour la valider totalement. Par ailleurs, il aurait été très intéressant de vérifier si la loi de décroissance exponentielle s'applique à des modules différemment colonisés au départ. Il est tout à fait possible que l'équation obtenue soit unique pour le suivi réalisé ici. Malheureusement, cette analyse n'a pas pu être réalisée au cours du stage faute de temps, mais elle serait cruciale pour affiner la méthode et pour vérifier si elle est généralisable à d'autres taux de recrutement initiaux.

Dans un second temps, l'excellente qualité des photographies sous-marines pourrait permettre l'identification et la mise en place d'un suivi temporel de la macro-faune principale des modules. Contrairement à la méthode de comptage des huîtres, il paraît trop approximatif d'extrapoler la macrofaune observée d'après une seule face photographiée car de nombreuses espèces vivent dans les anfractuosités et seraient donc invisibles sur les photos (blennies, gobies, galathées, crevettes ; Zempléni et al., 2025). De ce fait, il serait important d'assurer en parallèle un comptage régulier en plongée. L'extension de la méthode à ce paramètre biodiversité pourrait permettre de quantifier les rôles de nurserie, de nourricerie et d'abris créés par les agrégats d'huîtres plates sur les modules.

b | Indicateurs pour l'évaluation des impacts benthiques éventuels

Ce travail a finalement permis de tester et d'affiner la méthode d'évaluation de l'impact de la restauration sur le milieu benthique à partir d'une méthode déjà mise en place (Bizien et al., 2024). Que ce soit pour les sites de REEFOREST ou de REHPAR, l'analyse des photoquadrats ne révèle aucune variation statistiquement significative pour les principales catégories "Algues", "Faune", "Maërl vivant", "Autres" entre les stations Nord, Centre et Sud. Cependant, certaines tendances semblent se dessiner avec une concentration algale plus faible et une présence de faune plus importante dans les stations du centre. Cela pourrait être le premier signe d'un enrichissement du fond en organismes se détachant des écomodules. Pour confirmer ou non si cette tendance se démarque, le suivi mérite d'être poursuivi dans le temps en l'associant à un effort d'échantillonnage plus important (par exemple en passant de 10 à 30 quadrats par station).

Par ailleurs, l'analyse des recouvrements benthiques en été, automne et hiver met en évidence une forte hétérogénéité du benthos selon la saison, avec une dominance estivale des algues qui diminue au profit du maërl à mesure que la saison avance. À la lecture des résultats, il est donc préconisé de faire les suivis lors du minimum de recouvrement algal en fin d'hiver, en choisissant un jour avec une faible turbidité. En effet, les algues recouvrent le maërl en été ce qui rend les comptages benthiques difficiles, voire impossibles. Ce constat rejoint des travaux récents (Hélias et al., 2024), démontrant que l'eutrophisation favorise le développement estival d'algues opportunistes pouvant recouvrir

largement les habitats à maërl. Dans les suivis futurs, il sera donc essentiel de prendre en compte ce rôle potentiel de l'eutrophisation, puisque l'augmentation de la biomasse algale durant l'été pourrait masquer le maërl et compliquer l'évaluation de l'état réel du fond.

Il convient également de noter que le temps de traitement à été considérablement réduit au cours de ce travail avec une optimisation de la macro du protocole Life Marha sur *Image J*. Le temps de traitement d'une image a été divisé par quatre, passant de 20 minutes à environ 5 minutes.

5 | Discussion générale de la méthode, limites et perspectives

La méthodologie de restauration des bancs d'*Ostrea edulis* résulte d'une longue réflexion et de nombreux tests depuis plusieurs années en intégrant le triptyque "où, quand et comment restaurer ?". Pour répondre respectivement à questions, les sites choisis doivent avoir des conditions écologiques favorables à l'espèce (température, salinité, présence d'individus résiduels ; Theuerkauf et Lipcius, 2016), les substrats doivent être immergés de manière synchrone avec les pics d'abondance larvaire pour maximiser le recrutement, et enfin les matériaux choisis doivent être efficaces, biodégradables et de préférence issus d'une économie verte et circulaire.

Des premiers essais d'ensemencement du fond avec des coquilles d'huîtres ont apporté quelques résultats, mais un envasement rapide des coquilles et une prédation importante surviennent si aucune action humaine n'est menée régulièrement (Pouvreau et al., 2024). Bien que cette méthode soit la plus simple à mettre en œuvre, elle ne peut être retenue sur le plan écologique car le tapis coquillier étouffe le maërl sous-jacent, espèce pourtant ingénieure qui soutient de nombreuses communautés benthiques (Kamenos et al., 2004; Bulleri et al., 2025). D'autres tests ont particulièrement bien fonctionné sur des structures en fer à béton appelées *Spider-Reefs* (Pouvreau et al., 2024), devenant aujourd'hui de véritables récifs à forte biodiversité sur le site REEFOREST (Annexe VII). Mais ces structures, aussi performantes soient-elles, ne sont pas optimales pour une restauration écologique minimisant les impacts environnementaux (taille des armatures, dégradation du fer) et ce particulièrement au cœur des sites Natura 2000 comme le Roz-Bendy. C'est dans ce contexte qu'a été développée une structure originale à la fois transportable, facile d'installation et écosourcée formée d'un piquet en bois local surmonté d'un collecteur larvaire, appelé écomodule (Pouvreau et al., 2024). Cette méthode simple a pour objectif d'être transférée vers un grand nombre d'opérateurs (bureau d'études, associations, monde pédagogique) pour la mise en œuvre de chantiers de restauration à grande échelle. Elle s'apparente à une technique de jardinage sous marin et présente l'avantage d'être peu coûteuse et facile à mettre en œuvre.

Ce stage a ainsi permis de contribuer à l'optimisation de cette méthode en apportant des réponses majeures : **(1)** La date du 20 février est un bon compromis pour déclencher le décompte des degré-jours car elle offre une bonne précision de la date de ponte et simplifie la méthode initiale basée sur les cycles lunaires. **(2)** La composition des sédiments de Lanildut à 40 % de coquilles d'huîtres broyées est le matériau Gwilen le plus adapté pour les écomodules, car il garantit à la fois un bon recrutement larvaire et une grande résistance à l'abrasion. **(3)** Les rangées d'écomodules n'ont eu aucun impact sur la composition benthique environnante jusqu'à maintenant, et ce peu importe la saison. **(4)** La dynamique de colonisation des huîtres sur les écomodules peut être suivie

de manière non-destructrice par un comptage photographique, mettant en lumière un modèle de décroissance exponentielle.

Malgré les avancées apportées par ce stage, quelques points restent encore à travailler. L'analyse des séries temporelles (dates de ponte, typologies des printemps, apparition des larves sur les collecteurs benthiques) révèle une tendance à la précocité de la reproduction chez *O. edulis*. Cet aspect étant largement dominé par la température (Joyce et al., 2013; Maneiro et al., 2016), il est essentiel de continuer ces suivis pour voir si la dynamique s'accélère dans les années à venir, sachant que les eaux de surface de la rade de Brest se réchauffent en moyenne de 0,02°C par an depuis 1998, avec une accélération notable depuis 2010 (données SOMLIT; Rimmelin-Maury et al., 2025). Par ailleurs, la méthode de suivi photographique fait ressortir qu'il ne reste plus que cinq huîtres par écomodule en moyenne après deux ans, soit le strict minimum d'un récif d'huîtres fonctionnel (*Annexe VI* ; Pouvreau et al., 2021). La quête de matériaux plus performants semble donc indispensable pour améliorer ce faible taux de survie. Pour cela, le partenariat avec l'entreprise Gwilen devrait se renforcer avec des analyses géochimiques et écotoxicologiques sur d'autres sédiments, pour tenter d'identifier des sédiments de dragage encore plus efficaces que celles du port de Lanildut.

Pour conclure cette discussion générale, la restauration écologique des récifs d'huître plate (*O. edulis*) prendra probablement encore quelques années à se développer à grande échelle. Néanmoins, le perfectionnement progressif de la méthode des écomodules et les optimisations apportées par ce travail offrent des résultats très prometteurs pour l'extension du projet à l'échelle française, voire européenne. Pour y arriver, d'importants efforts techniques, administratifs et législatifs restent à faire, notamment pour délimiter les zones à restaurer, mieux connaître les cycles biologiques locaux de l'espèce (suivis de recrutement, pêches larvaires) et assurer la production des modules en quantité suffisante (trouver les matières premières, augmenter la capacité de production). La mise en œuvre actuelle du Règlement National sur la Restauration de la Nature devrait favoriser le développement de ces chantiers de restauration (Laforge et al., 2024).

6 | Conclusion

Pour lutter contre le déclin de l'huître plate (*Ostrea edulis*) en Europe, de nombreux programmes de restauration écologique se sont mis en place, tels que le projet REEFOREST situé en rade de Brest dans lequel s'inscrit ce travail. Ce dernier porte sur l'optimisation de la méthode des écomodules de restauration mise en place par l'Ifremer avec le soutien de l'OFB ; en vue de son transfert à l'échelle française, voire européenne. Les écomodules doivent être immergés en phase avec les pics d'abondance larvaire pour optimiser le recrutement, tandis que les matériaux choisis doivent être efficaces, neutres d'impact et de préférence issus d'une économie verte et circulaire. Pour répondre à ces exigences, ce travail s'est articulé sur l'optimisation de quatre questions :

(1) Quel est le jour optimal pour débiter le calcul des degré-jours nécessaires à la maturation des gonades et anticiper la ponte d'*O. edulis* ?

La date du 20 février semble le meilleur compromis pour débiter le comptage des degré-jours, car elle offre une bonne précision de la date de ponte et simplifie la méthode initiale basée sur les cycles lunaires. Elle permet d'anticiper la préparation des chantiers de restauration dès le printemps.

(2) En collaboration avec l'entreprise Gwilen, quel matériau local et éco-sourcé apporte le meilleur recrutement larvaire ?

L'expérience des damiers aléatoires sur les matériaux Gwilen a révélé que l'origine sédimentaire et le pourcentage d'huîtres incorporées ont un rôle significatif sur le recrutement larvaire. La composition de Lanildut à 40 % de coquilles est particulièrement adaptée pour les écomodules, car elle garantit à la fois un bon recrutement et une grande résistance à l'abrasion.

(3) Y'a-t-il un impact du site de restauration sur le benthos environnant, notamment sur le maërl ?

Une méthode déjà existante du projet Life MARHA (Bizien et al. 2024) a été appliquée pour la première fois sur le site, révélant qu'à ce jour les rangées d'écomodules n'ont eu aucun impact significatif sur la composition benthique environnante, quelle que soit la saison.

(4) Est-il possible de prédire le succès de la colonisation des modules de restauration par un suivi non-destructif ?

Il semble tout à fait possible de suivre la dynamique de colonisation des huîtres sur les écomodules par un comptage photographique. Cette méthode, validée par un comptage en plongée, indique qu'après deux ans la mortalité suit un modèle de décroissance exponentielle.

Ce travail ouvre de nouvelles perspectives pour la méthode de restauration des écomodules. Parmi elles, tester la précision du 20 février sur d'autres endroits (par ex. à l'étang de Thau) pour débiter le comptage des degré-jours ; trouver des sédiments portuaires plus performants que Lanildut en couplant des analyses géochimiques et écotoxicologiques ; tester la méthode de comptage photographique sur d'autres sites et avec des recrutements initiaux différents ; développer une extension du suivi photographique des modules vers la macro-faune principale associée, afin de quantifier les rôles écosystémiques des agrégats d'huîtres (nursérie, nourricerie, abri...).

Ce travail évoque également la nécessité de poursuivre les suivis temporels (pêche de larves, recrutement sur collecteurs benthiques, température de l'eau) afin d'anticiper la précocité éventuelle des pontes d'*O. edulis* dans les années à venir. Au-delà de l'échelle française, cette contribution devrait participer à la mise en œuvre de la loi Restauration de la nature (Laforge et al., 2024), qui vise à restaurer l'espèce et son habitat dans les États membres de l'Union Européenne.

7 | Bibliographie

- Anderson, M. J. (1996)** « A Chemical Cue Induces Settlement of Sydney Rock Oysters, *Saccostrea Commercialis*, in the Laboratory and in the Field ». *The Biological Bulletin* 190 (3): 350-58.
<https://doi.org/10.2307/1543027>.
- Araya-Gonzalez, R. (2012)** « Incidence de la nutrition sur la reproduction et le développement larvaire d'*Ostrea edulis* ». Thèse, Université de Bretagne occidentale.
<https://theses.hal.science/tel-03902951>.
- Azrar, H. (2014)** « Contribution à la valorisation des sédiments de dragage portuaire : technique routière, béton et granulats artificiels ». Thèse, Université de Lille.
- Bajjouk, T., Anouar, H., Chevalier, C., et al. (2023)** « Carte de synthèse des habitats benthiques côtiers des sites Natura 2000 de la Rade de Brest (FR5300046), estuaire de l'Aulne et du site Rivière Elorn (FR5300024) ». Ifremer.
<https://doi.org/10.12770/AD448666-EFF5-4224-9728-23EE9D23F269>.
- Bayne, B. L. (2017)** *Biology of Oysters*. Vol. 41. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Academic press, an imprint of Elsevier.
- Beck, M. W., Brumbaugh, R. D., Airoidi, L., et al. (2011)** « Oyster Reefs at Risk and Recommendations for Conservation, Restoration, and Management ». *BioScience* 61 (2): 107-16.
<https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.2.5>.
- BESE. (2025)** « Ecosystem restoration | With biodegradable products ». Consulté le 20 août 2025.
<https://www.bese-products.com/>.
- Bizien, A., Helias, M., Tauran, A., et Grall, J. (2024)** Elaboration d'un Protocole Visant à Qualifier l'Etat de Conservation des Bancs de Maërl En Rade de Brest Par Relevés Photographiques.
- Blanchet, H., De Montaudouin, X., Lucas, A., et Chardy, P. (2004)** « Heterogeneity of macrozoobenthic assemblages within a *Zostera noltii* seagrass bed: diversity, abundance, biomass and structuring factors ». *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 61 (1): 111-23.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.04.008>.
- Bonhomme, R. (2000)** « Bases and Limits to Using 'Degree.Day' Units ». *European Journal of Agronomy* 13 (1): 1-10. [https://doi.org/10.1016/S1161-0301\(00\)00058-7](https://doi.org/10.1016/S1161-0301(00)00058-7).
- Bosseboeuf, L. (2024)** « Jusqu'au bout ? L'effondrement des ressources marines de la rade de Brest : exploitation, gestion et répétitions (XVIIIe - fin XXe siècles) ». Thèse, Université de Bretagne occidentale. <https://theses.hal.science/tel-05024926>.
- Bradshaw, W. E., et Holzapfel, C. M. (2007)** « Evolution of Animal Photoperiodism ». *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1): 1-25.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110115>.
- Bulleri, F., Schubert, N., Hall-Spencer, J. M., et al. (2025)** « Positive Species Interactions Structure Rhodolith Bed Communities at a Global Scale ». *Biological Reviews* 100 (1): 428-44.
<https://doi.org/10.1111/brv.13148>.
- Burge, C. A., Judah, L. R., Conquest, L. L., et al. (2007)** « Summer Seed Mortality of the Pacific Oyster, *Crassostrea Gigas* Thunberg Grown in Tomales Bay, California, Usa: The Influence of Oyster Stock, Planting Time, Pathogens, and Environmental Stressors ». *Journal of Shellfish Research* 26 (1): 163-72.
[https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26%255B163:SSMOTP%255D2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26%255B163:SSMOTP%255D2.0.CO;2).
- Cano, J., Rosique, M. J., et Rocamora, J. (1997)** « Influence of Environmental Parameters on Reproduction of the European Flat Oyster (*Ostrea Edulis* L.) in a Coastal Lagoon (mar Menor, Southeastern Spain) ». *Journal of Molluscan Studies* 63 (2): 187-96.
<https://doi.org/10.1093/mollus/63.2.187>.

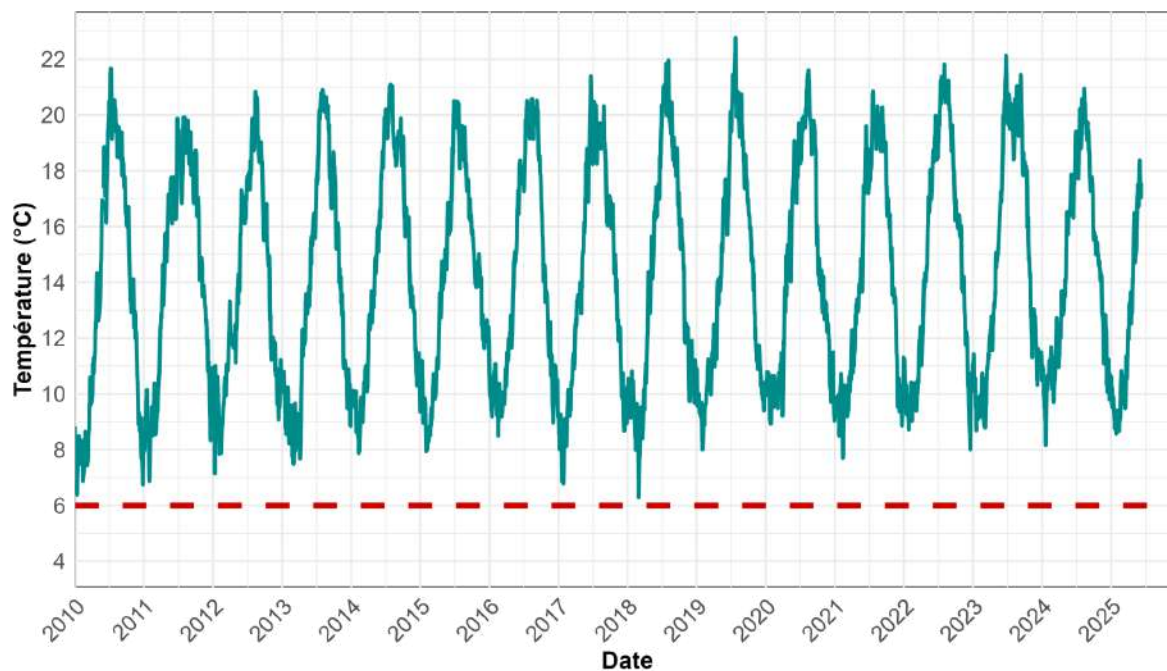
- Castaños, C., Pascual, M., et Camacho, A. P. (2009)** « Reproductive Biology of the Nonnative Oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), as a Key Factor for Its Successful Spread Along the Rocky Shores of Northern Patagonia, Argentina ». *Journal of Shellfish Research* 28 (4): 837-47. <https://doi.org/10.2983/035.028.0413>.
- Chauvaud, L., Jean, F., Ragueneau, O., et Thouzeau, G. (2000)** « Long-Term Variation of the Bay of Brest Ecosystem: Benthic-Pelagic Coupling Revisited ». *Marine Ecology Progress Series* 200 (juillet): 35-48. <https://doi.org/10.3354/meps200035>.
- Colsoul, B., Pouvreau, S., Di Poi, C., et al. (2020)** « Addressing Critical Limitations of Oyster (*Ostrea edulis*) Restoration: Identification of Nature-based Substrates for Hatchery Production and Recruitment in the Field ». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 30 (11): 2101-15. <https://doi.org/10.1002/aqc.3454>.
- Conner, M., Saunders, W. C., Bouwes, N., et Jordan, C. (2016)** « Evaluating Impacts Using a BACI Design, Ratios, and a Bayesian Approach with a Focus on Restoration ». *Environmental Monitoring and Assessment* 188 (10): 555. <https://doi.org/10.1007/s10661-016-5526-6>.
- Corbau, C., Nardin, W., Vaccaro, C., Vona, I., et Simeoni, U. (2023)** « Experimental Design and Field Deployment of an Artificial Bio-Reef Produced by Mollusk Shell Recycling ». *Marine Environmental Research* 183 (janvier): 105833. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2022.105833>.
- Devauchelle, N., et Mingant, C. (1991)** « Review of the Reproductive Physiology of the Scallop, *Pecten Maximus*, Applicable to Intensive Aquaculture ». *Aquatic Living Resources* 4 (1): 41-51. <https://doi.org/10.1051/alr:1991004>.
- Duinker, A., Saout, C., et Paulet, Y. M. (2000)** « Effect of Photoperiod on Conditioning of the Great Scallop ». *Aquaculture International* 7 (6): 449-57. <https://doi.org/10.1023/A:1009298024046>.
- Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., et al. (2005)** « Temperature and Photoperiod Drive *Crassostrea Gigas* Reproductive Internal Clock ». *Aquaculture* 250 (1-2): 458-70. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2005.02.038>.
- Foighil, D. Ó. (1989)** « Role of Spermatozuogmata in the Spawning Ecology of the Brooding Oyster *Ostrea Edulis* ». *Gamete Research* 24 (2): 219-28. <https://doi.org/10.1002/mrd.1120240209>.
- Gercken, J., et Schmidt, A. (2014)** *Current Status of the European Oyster (Ostrea Edulis) and Possibilities for Restoration in the German North Sea*.
- Grabowski, J. H. (2004)** « Habitat Complexity Disrupts Predator–Prey Interactions but Not the Trophic Cascade on Oyster Reefs ». *Ecology* 85 (4): 995-1004. <https://doi.org/10.1890/03-0067>.
- Hélias, M., Grall, J., Jardim, V. L., Toumi, C., et Burel, T. (2024)** « Changes in Maerl-Associated Macroalgal Community Dynamics as Evidence of Anthropogenic Pressure ». *Annals of Botany* 133 (7): 1025-40. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae042>.
- Joubin, L., et Guérin-Ganivet, J. (2009)** « Cartes des gisements de coquilles comestibles des côtes de France ». Version Edition papier. Ifremer. <https://doi.org/10.12770/C502ED30-0D7D-11DE-A4B1-000086F6A603>.
- Joyce, A., Holthuis, T. D., Charrier, G., et Lindegarth, S. (2013)** « Experimental Effects of Temperature and Photoperiod on Synchrony of Gametogenesis and Sex Ratio in the European Oyster *Ostrea edulis* (Linnaeus) ». *Journal of Shellfish Research* 32 (2): 447-58. <https://doi.org/10.2983/035.032.0225>.
- Kamenos, N. A., Moore, P. G., et Hall-Spencer, J. M. (2004)** « Nursery-Area Function of Maerl Grounds for Juvenile Queen Scallops *Aequipecten Opercularis* and Other Invertebrates ». *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES* (Oldendorf Luhe) 274: 183-89. <https://doi.org/10.3354/meps274183>.

- Kamermans, P., Anteau, F., Didderen, K., et al. (2025)** « Novel Settlement Substrates for European Flat Oyster (*Ostrea Edulis*) Restoration ». *Ecological Engineering* 212 (février): 107532. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2025.107532>.
- Klasson, T. (2020)** « Two-Way ANOVA for Unbalanced Data: The Spreadsheet Way ». *United States Department of Agriculture*.
- Korringa, P. (1952)** « Recent Advances in Oyster Biology ». *The Quarterly Review of Biology* 27 (3): 266-308. <https://doi.org/10.1086/399023>.
- Laforge, D., Carré, A., et Laigle, I. (2024)** « La restauration écologique en mer: analyse sémantique, concepts associés et stratégies d'intervention ». *PatriNat (OFB-MNHN-CNRS-IRD)*. <https://mnhn.hal.science/mnhn-04486091v2>.
- Le Moal, A., Tran, D., Payton, L., Pogoda, B., et Meyer, B. (2025)** « Characterization of the Daily and Circadian Valve Behavior of the European Flat Oyster *Ostrea Edulis* ». *Scientific Reports* 15 (1): 14952. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-98746-x>.
- Loosanoff, V. L. (1962)** « Gametogenesis and spawning of the european oyster, *O. edulis*, in waters of maine ». *The Biological Bulletin* 122 (1): 86-94. <https://doi.org/10.2307/1539324>.
- Lubet, P. (1991)** « Reproduction des mollusques ». In *Bases biologiques de l'aquaculture*, Barnabé, vol. 3. Lavoisier.
- Mallet, A. L., et Carver, C. E. (2009)** « The effect of photoperiod on the reproductive development of the northern bay scallop, *Argopecten irradians irradians* ». *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 374 (2): 128-33. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.04.015>.
- Malthus, T. R. (1798)** *An Essay on the Principle of Population*. J. Johnson. Londres.
- Maneiro, V., Pérez-Parallé, M. L., Pazos, A. J., Silva, A., et Sánchez, J. L. (2016)** « Combined Effects of Temperature and Photoperiod on the Conditioning of the Flat Oyster (*Ostrea edulis* [Linnaeus, 1758]) in Winter ». *Journal of Shellfish Research* 35 (1): 137-41. <https://doi.org/10.2983/035.035.0115>.
- Mann, R. (1979)** « Some Biochemical and Physiological Aspects of Growth and Gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* Grown at Sustained Elevated Temperatures ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59 (1): 95-110. <https://doi.org/10.1017/S0025315400046208>.
- Marteil, L. (1960)** « Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* LINNE et *Gryphaea angulata* LAMARCK ». *Revue des Travaux de l'Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes* 24 (3).
- Olivier, M. G., Leroux, E., Rabineau, M., et al. (2021)** « Numerical Modelling of a Macrotidal Bay over the Last 9,000 Years: An Interdisciplinary Methodology to Understand the Influence of Sea-Level Variations on Tidal Currents in the Bay of Brest ». *Continental Shelf Research* 231. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2021.104595>.
- Payton, L., et Tran, D. (2019)** « Moonlight cycles synchronize oyster behaviour ». *Biology Letters* 15 (1): 20180299. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2018.0299>.
- Petton, S., Pouvreau, S., et Dumas, F. (2020)** « Intensive Use of Lagrangian Trajectories to Quantify Coastal Area Dispersion ». *Ocean Dynamics* 70 (4): 541-59. <https://doi.org/10.1007/s10236-019-01343-6>.
- Pogoda, B., Brown, J., Hancock, B., et al. (2019)** « The Native Oyster Restoration Alliance (NORA) and the Berlin Oyster Recommendation: bringing back a key ecosystem engineer by developing and supporting best practice in Europe ». *Aquatic Living Resources* 32: 13. <https://doi.org/10.1051/alr/2019012>.
- Posit Team. (2025)** « RStudio: Integrated Development Environment for R (Version 2025.5.1.513) ». Posit Software, PBC. <https://www.posit.co/>.

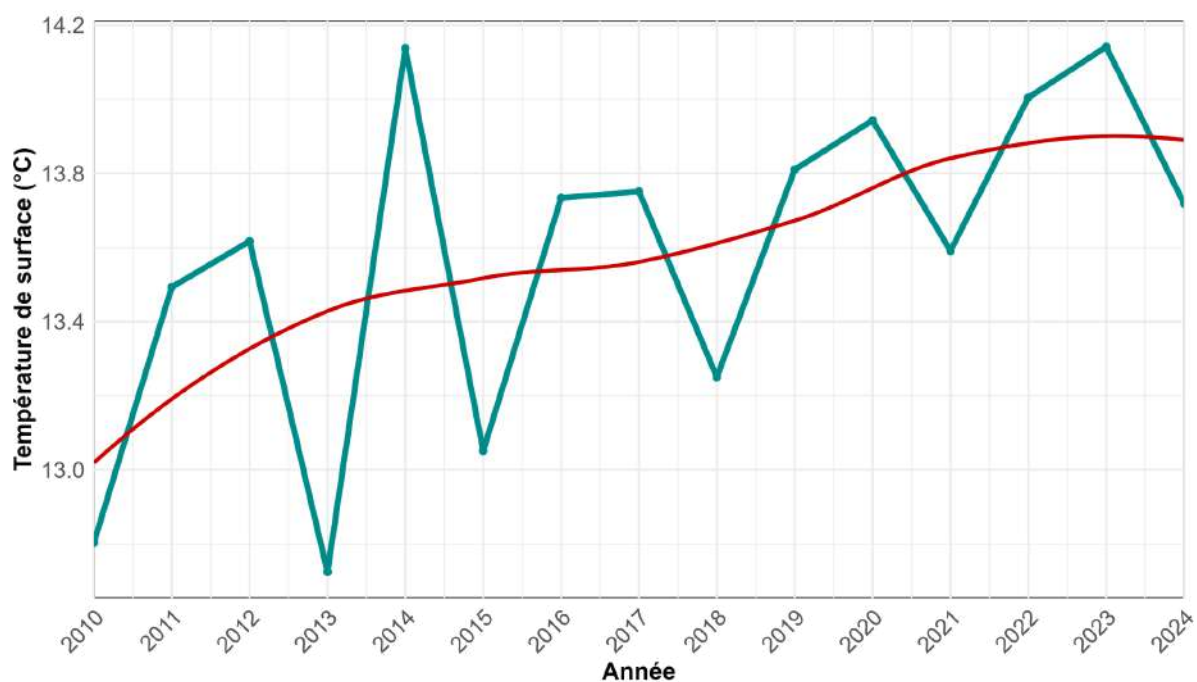
- Potet, M., Fabien, A., Chaudemanche, S., et al. (2021)** « Which Concrete Substrate Suits You? *Ostrea Edulis* Larval Preferences and Implications for Shellfish Restoration in Europe ». *Ecological Engineering* 162 : 106159. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106159>.
- Pouvreau, S. (2023)** Les huîtres, ces architectes essentiels de nos milieux côtiers : Écologie de deux espèces emblématiques, sentinelles du changement global. Soutenance d'HDR. Ifremer. <https://doi.org/10.24351/93937>.
- Pouvreau, S., Cochet, H., Fabien, A., et al. (2021)** Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huîtres plates en Bretagne : le projet FOREVER. Ifremer. <https://doi.org/10.13155/79506>.
- Pouvreau, S., Zempléni, A., et Le Roy, V. (2024)** REEFORREST. REstauration Ecologique des FOrmations Récifales d'huîtres plates et de leurs services EcosySTémiques.
- Rimmelin-Maury, P., Grossteffan, E., Devesa, J., et al. (2025)** « SOMLIT-Portzic time series (French Research Infrastructure ILICO): long-term core parameter monitoring in the Bay of Brest and Iroise Sea ». SEANOE. <https://doi.org/10.17882/91173>.
- Schneider, C. A., Rasband, W. S., et Eliceiri, K. W. (2012)** « NIH Image to ImageJ: 25 Years of Image Analysis ». *Nature Methods* 9 (7): 671-75. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>.
- Shom-IGN. (2021)** « Limite terre-mer ». Version 1. Shom. <https://doi.org/10.17183/LIMTM>.
- Shpigel, M. (1989)** « Gametogenesis of the European flat oyster (*Ostrea edulis*) and Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in warm water in Israel ». *Aquaculture* 80 (3): 343-49. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(89\)90181-6](https://doi.org/10.1016/0044-8486(89)90181-6).
- Suquet, M., Pouvreau, S., Queau, I., et al. (2018)** « Biological characteristics of sperm in European flat oyster (*Ostrea edulis*) ». *Aquatic Living Resources* 31: 20. <https://doi.org/10.1051/alr/2018008>.
- Theuerkauf, S. J., et Lipcius, R. N. (2016)** « Quantitative Validation of a Habitat Suitability Index for Oyster Restoration ». *Frontiers in Marine Science* 3. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00064>.
- Tiago, F., et Wayne, R. (2012)** « ImageJ User Guide - IJ 1.46r ». <https://imagej.net/ij/docs/guide/>.
- Tran, D., Nadau, A., Durrieu, G., Ciret, P., Parisot, J. P., et Massabuau, J. C. (2011)** « Field Chronobiology of a Molluscan Bivalve: How the Moon and Sun Cycles Interact to Drive Oyster Activity Rhythms ». *Chronobiology International* 28 (4): 307-17. <https://doi.org/10.3109/07420528.2011.565897>.
- Walne, P. R. (1961)** « Observations on the Mortality of *Ostrea edulis* ». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41 (1): 113-22. <https://doi.org/10.1017/S0025315400001569>.
- Wilson, J. B. (1979)** « Biogenic carbonate sediments on the Scottish continental shelf and on Rockall Bank ». *Marine Geology* 33 (3): 85-93. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(79\)90076-8](https://doi.org/10.1016/0025-3227(79)90076-8).
- Wilson, J. H., et Simons, J. (1985)** « Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland ». *Aquaculture* 46 (4): 307-21. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(85\)90109-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(85)90109-7).
- Zempléni, A., Pouvreau, S., et Desroy, N. (2025)** « The Epibiotic Community Associated to the European Flat Oyster: A Function of the State of Development of the Reef ». *Restoration Ecology* 33 (1): e14346. <https://doi.org/10.1111/rec.14346>.
- Zu Ermgassen, P. S. E., Bonačić, K., Boudry, P., et al. (2020)** « Forty Questions of Importance to the Policy and Practice of Native Oyster Reef Restoration in Europe ». *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 30 (11): 2038-49. <https://doi.org/10.1002/aqc.3462>.

8 | Annexes

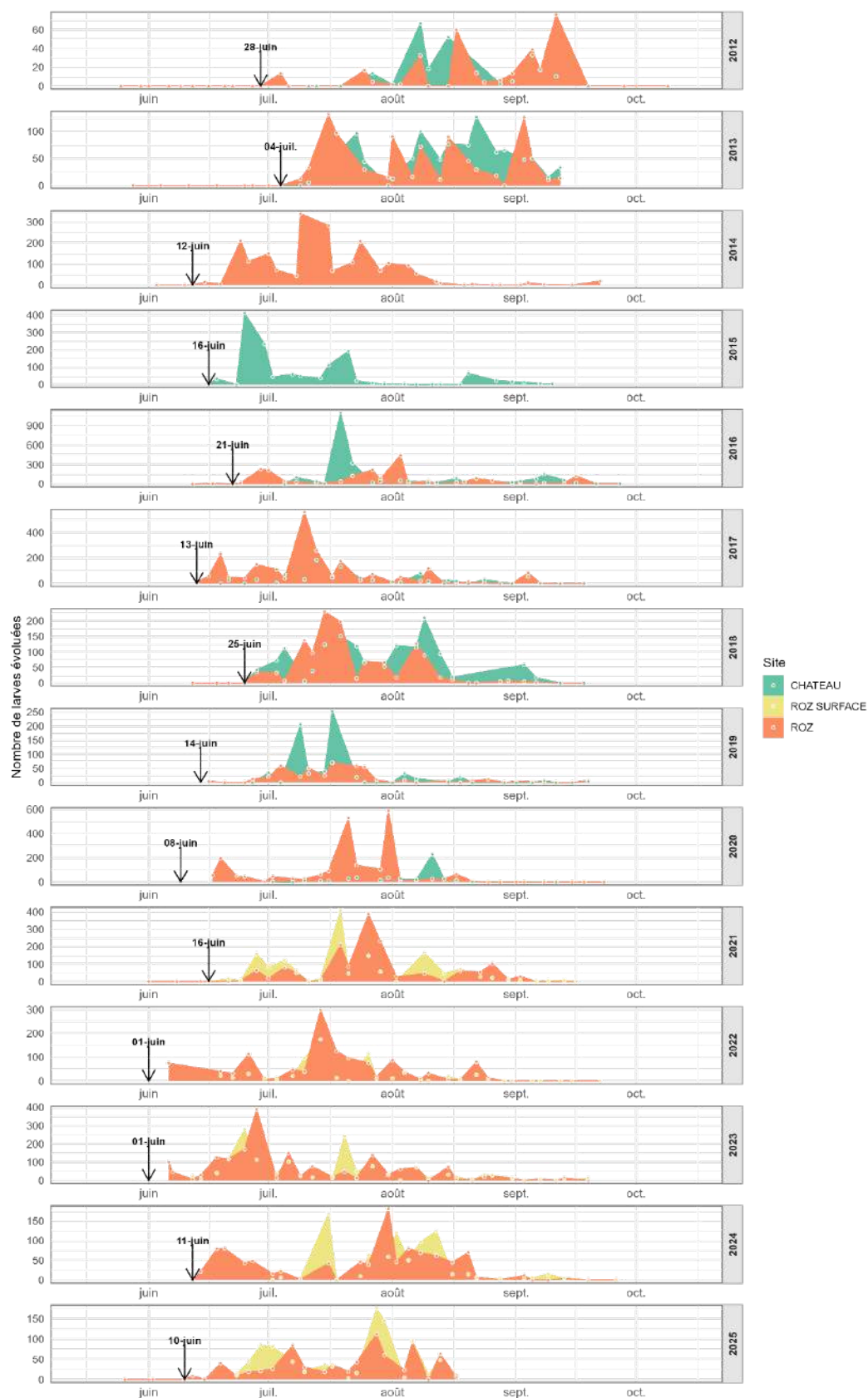
Annexe I : Évolution des températures de fond (en °C) sur le site du Roz depuis 2010. La ligne rouge à 6°C illustre que les températures ne descendent jamais sous cette limite ; qui est pourtant la valeur théorique de sortie de dormance chez *O. edulis* et du déclenchement de la maturation gonadique d'après la littérature.



Annexe II : Évolution des températures de surface (en °C) sur le site de Saint-Anne du Portzic depuis 2010. La courbe rouge est une courbe de tendance moyenne, calculée sur la période 2010-2024 à partir des données SOMLIT (Rimmelín-Maury et al., 2025); elle indique un réchauffement moyen des eaux de surface de presque 1°C sur la période.

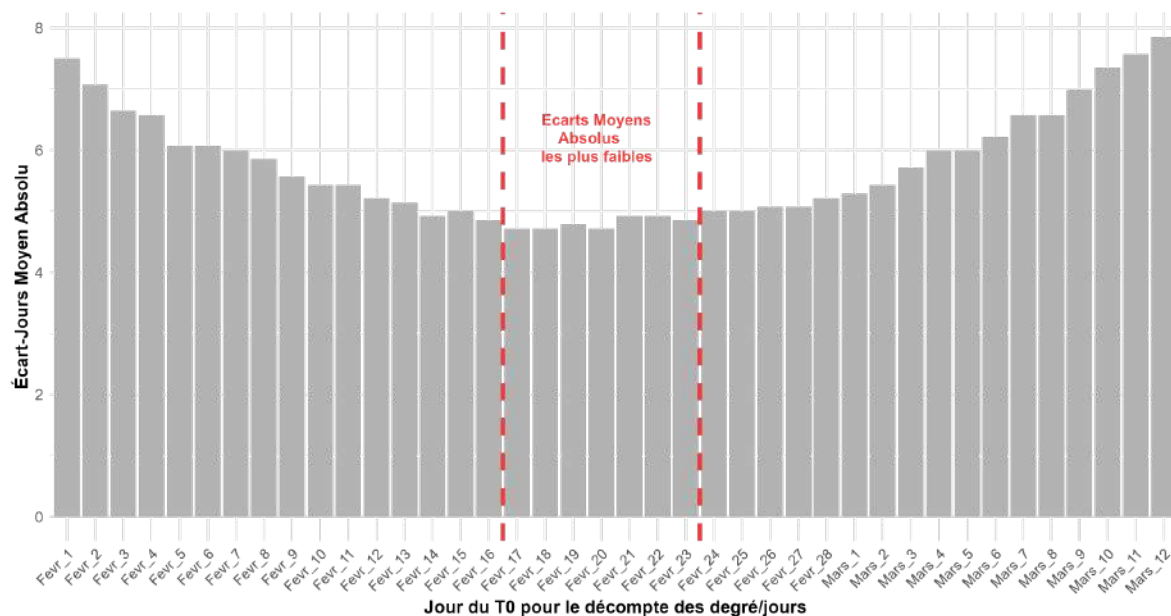


Annexe III : Série temporelle des pêches de larves évoluées (bureau d'études Cochet) depuis 2012 sur les sites du Roz et de la pointe du Château. Les flèches noires indiquent la date d'apparition des larves chaque année, qui est estimée lorsque les pêches larvaires commencent tardivement (2019, 2020, 2021, 2022, 2023). Ces dates servent au rétrocalcul des dates de pontes théoriques.

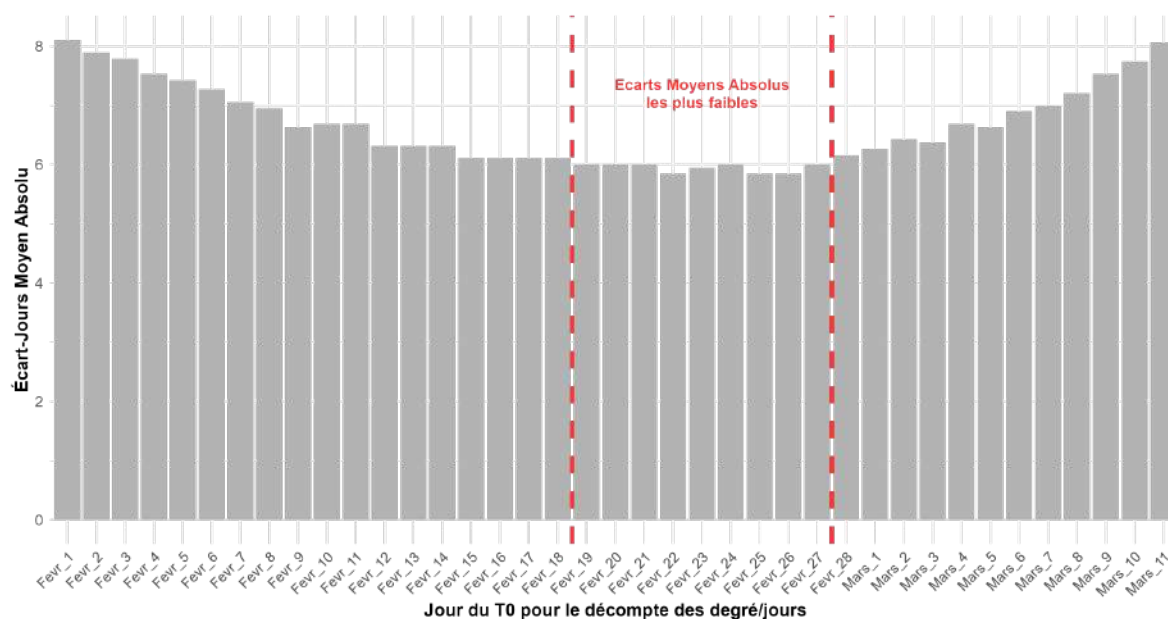


Annexe IV : Écarts-jours moyens absolus selon le jour de démarrage du décompte des 567° jours de maturation gonadique chez *O. edulis* (T0 allant ici du 1er février au 12 Mars) en rade de Brest (A) et en baie de Quiberon (B) entre 2012 et 2024. La zone délimitée en rouge est celle comprenant les T0 avec les écarts absolus les plus faibles en moyenne.

A : Rade de Brest



B : Baie de Quiberon



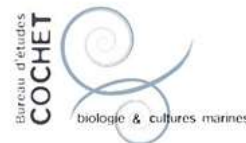
Annexe V : Comparaison par paires (test post-hoc de Wilcoxon avec correction de Holm) des différents matériaux de damiers aléatoires. Les niveaux de significativité sont indiqués par : * $p \leq 0,05$; ** $p \leq 0,01$; * $p \leq 0,001$; NS = non significatif ($p > 0,05$)**

	LU_0	QR_0	TC_0	TC_20	LU_20	TC_80	LT_80	QR_20	QR_80	LU_80	LT_0	QR_40	LT_60	LU_40	LU_60	LT_20	TC_40	QR_60	TC_60	LT_40
QR_0	1 NS																			
TC_0	0.925 NS	0.925 NS																		
TC_20	0.978 NS	0.978 NS	1 NS																	
LU_20	0.217 NS	0.217 NS	0.345 NS	0.273 NS																
TC_80	0.0138 *	0.0138 *	0.0338 *	0.026 *	0.221 NS															
LT_80	0.0016 **	0.0016 **	0.0067 **	0.0045 **	0.046 *	0.576 NS														
QR_20	0.00329 **	0.00329 **	0.00834 **	0.00728 **	0.055 NS	0.376 NS	0.657 NS													
QR_80	0.000314 ***	0.000314 ***	0.00114 **	0.00114 **	0.00723 **	0.195 NS	0.362 NS	0.219 NS												
LU_80	0.34e-05 ***	0.34e-05 ***	0.000167 ***	0.000198 ***	0.00123 **	0.0218 *	0.0447 *	0.129 NS	0.232 NS											
LT_0	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	0.000191 ***	0.000149 ***	0.000165 ***	0.000445 ***	0.00046 ***	0.00421 **										
QR_40	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	0.00014 ***	0.000119 ***	0.000149 ***	0.000445 ***	0.000169 ***	0.000509 ***	0.0255 *									
LT_60	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.59e-05 ***	0.000115 **	0.000142 ***	0.000142 ***	0.000229 ***	0.000337 ***	0.000750 ***	0.0529 NS	0.625 NS								
LU_60	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	8.37e-05 ***	0.000176 ***	0.000305 ***	0.0003805 ***	0.000362 ***	0.00125 **	0.000672 ***	0.0044 **	0.361 NS	0.788 NS	0.854 NS							
LT_20	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	9.97e-05 ***	0.000137 ***	0.000185 ***	0.00172 **	0.266 NS	0.517 NS	0.574 NS						
TC_40	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.99e-05 ***	0.000147 ***	0.000142 ***	0.000142 ***	0.000338 ***	0.000308 ***	0.00102 **	0.0713 NS	0.517 NS	0.977 NS	0.374 NS	0.688 NS					
LU_40	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	0.00032 ***	0.00046 ***	0.000769 ***	0.01 *	0.124 NS	0.254 NS	0.436 NS	0.607 NS	0.436 NS				
TC_60	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	8.37e-05 ***	8.37e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	0.00032 ***	0.00046 ***	0.000769 ***	0.01 *	0.124 NS	0.254 NS	0.436 NS	0.607 NS	0.436 NS				
LT_40	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	9.4e-05 ***	0.00032 ***	0.00046 ***	0.000769 ***	0.01 *	0.124 NS	0.254 NS	0.436 NS	0.607 NS	0.436 NS				
REF	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***	7.25e-05 ***

Annexe VI : Échelle de conservation de l'habitat récifal à *Ostrea edulis* (d'après Pouvreau et al., 2021 et Zu Ermgassen et al., 2020). L'objectif de la méthode est d'atteindre au moins 5 individus par m² (Stade 2) pour un récif d'huître fonctionnel.

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

Annexe VII : exemple de bulletin de pêche de larve de Cochet Environnement au Roz, réalisé le 13/08/2025.



SUIVI DE LA REPRODUCTION DES HUITRES PLATES
EN RADE DE BREST
BULLETIN N°22_2025

Coefficient : 93.....**Vent** : Sud-Ouest 2-7 nœuds

Pleine mer : 8h26

TEMPERATURES et PECHE DE LARVES du 13 août

	TEMPERATURES		PECHE DE LARVES		
	Fond	Surface	Nombre de larves /m ³	% de larves évoluées	Nombre de larves évoluées
Roz	19,5	20	300	21%	63

Prélèvements sur les points Velyger :

Roz surface : 367 larves/m³ et 13% de larves évoluées

Le Loch : 0 larves/m³

Rivière de Daoulas : 233 larves/m³ et 16% de larves évoluées

Annexe VII : Photographie d'une structure en fer à béton (Spider-Reefs) après 4 ans de colonisation (A). Certaines langoustes rouges (*Palinurus elephas*) ont même trouvé refuge dans les formations d'huîtres plates (B). Les deux clichés ont été pris par ©Matthias Hubert / Ifremer.

A : Face supérieure d'un *Spider-Reef* triangulaire colonisé par les huîtres plates



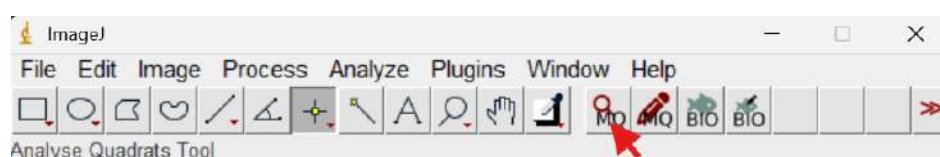
B : Langouste rouge (*Palinurus elephas*) vivant sur la face inférieure de la structure



Annexe IX: Précisions sur le protocole d'analyse des photoquadrats (Projet Life MARHA)

1) Initialisation du logiciel et des macros

ImageJ Fiji (Schneider et al., 2012) est un logiciel gratuit et portable conçu pour l'analyse d'images et l'automatisation de traitements via macros et plugins. Il est téléchargeable à l'adresse suivante : <https://imagej.net/Fiji/Downloads>. Pour cette étude, un fichier ".txt" contient quatre macros dédiées : deux pour l'analyse du quadrat (initiale et secondaire) et deux pour l'analyse de la faune et de la flore (initiale et secondaire). Ce fichier doit être placé dans le dossier toolsets de Fiji (C:\...\fiji-win64\Fiji.app\macros\toolsets) après installation. Un dossier d'icônes doit également être ajouté dans ce répertoire. Après lancement du logiciel, il faut activer les macros via le menu des outils en sélectionnant "Photoquadrats Maerl OFB" (Figure ci-dessous). Quatre nouvelles icônes correspondant aux différentes macros apparaissent alors dans l'interface.

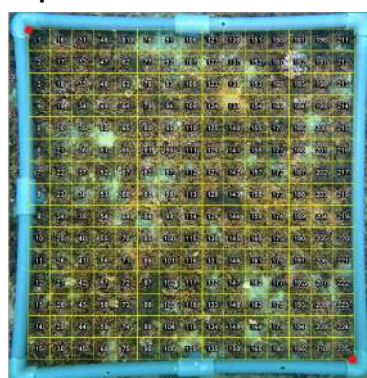


Interface d'ImageJ après activation des macros d'analyse pour photoquadrats

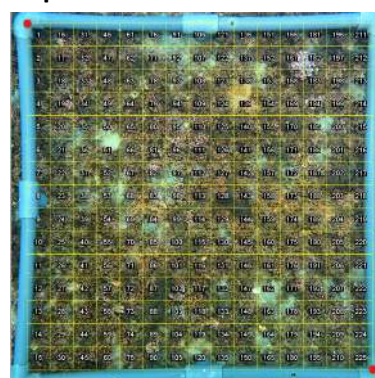
2) Analyse des photoquadrats : étude du recouvrement

L'analyse d'une image commence en cliquant sur l'icône correspondante. Il est nécessaire de : **(1)** Sélectionner un dossier source (contenant les images) et un dossier de sortie (idéalement distinct) **(2)** Indiquer la station associée à l'image **(3)** Redresser l'image si besoin avec *Rotate* (Image > Transform > Rotate), en conservant l'angle utilisé pour d'éventuelles modifications ultérieures. Ensuite, l'utilisateur positionne une grille d'analyse (par défaut 15 lignes × 15 colonnes, soit 225 cellules) en désignant le coin supérieur gauche puis le coin inférieur droit du quadrat à l'aide de l'outil point (Figures ci-dessous). La grille doit rester à l'intérieur du quadrat, sans chevauchement.

Grille bien positionnée à l'intérieur du quadrat



Grille mal positionnée à l'intérieur du quadrat



Positionnement de la grille d'analyse au sein du photoquadrat

Chaque cellule est ensuite catégorisée selon son contenu. Douze catégories sont définies, dont une nouvelle (cyanobactéries) ajoutée en 2022. Deux niveaux de précision sont proposés : **(1)** Mode Simple (non utilisé ici) ou **(2)** Mode Avec détails (utilisé pour cette étude). L'analyse peut se faire : **(1)**

Cellule par cellule (méthode bien plus rapide après optimisation) ou bien **(2)** Par groupes de cellules (plus rapide), en listant les numéros séparés par des points (ex. : 2.59.32.5.12.48). Il est impératif de commencer l'analyse par la cellule 1. Si toutes les cellules restantes appartiennent à la même catégorie, une option permet de les renseigner d'un seul coup.

Pour chaque photoquadrat subdivisée en 225 cases, il est attribué à chaque case une catégorie en fonction de la dominante observée. Le maërl vivant correspond aux fragments rouges ou roses visibles, tandis que le maërl mort désigne les fragments blancs. Toute présence d'organismes animaux (ascidies, étoiles de mer, crabes, poissons...) a été regroupée sous une seule catégorie appelée "Faune" pour simplifier l'analyse taxonomique. À la fin de l'analyse, plusieurs fichiers sont générés :

(1) Un fichier texte [nom du quadrat]_Output détaillant la station, l'index et la catégorie de chaque cellule **(2)** Un fichier .zip contenant le ROI Set, qui regroupe les informations de positionnement des cellules. Depuis la mise à jour de 2022, l'image traitée n'est plus sauvegardée automatiquement ; il est toutefois possible de la sauvegarder manuellement (*Flatten* dans *ROI Manager*, puis *File > Save As*).

Le temps moyen d'analyse d'une image était estimé à 20 minutes après prise en main du protocole en 2024, soit environ 3h15 pour 10 images d'un même site. Après une optimisation de la macro durant le stage, l'analyse se fait dorénavant quatre fois plus vite avec environ 5 minutes par photo soit une durée de moins d'environ une heure pour 10 quadrats.

	Diplôme : Master Spécialité : SML-Biologie Spécialisation / option : Sciences halieutiques et aquacoles (AQUA) Enseignant référent : Hervé Le Bris	
	Auteur(s) : Gueguen Simon Date de naissance : 15/07/2002	Organisme d'accueil : Ifremer Adresse : site expérimental d'Argenton, 11 Presqu'île du Vivier, 29840 Landunvez
	Nb pages : 32 (63 au total) Annexe(s) : 9	Maître de stage : Stéphane Pouvreau
	Année de soutenance : 2025	
Titre français : Optimisation de la méthodologie de restauration écologique de l'huître plate (<i>Ostrea edulis</i>) en France Titre anglais : Optimization of the ecological restoration methodology for the European flat oyster (<i>Ostrea edulis</i>) in France		
Résumé : Pour lutter contre le déclin de l'huître plate (<i>Ostrea edulis</i>) en Europe, de nombreux programmes de restauration écologique se sont mis en place, tels que le projet REEFOREST situé en rade de Brest dans lequel s'inscrit ce travail. Ce programme utilise une structure originale à la fois transportable, facile d'installation et écosourcée, formée d'un piquet en bois local surmonté d'un collecteur larvaire, appelé écomodule. L'objectif de ce travail est d'optimiser cette méthode afin de favoriser son transfert à grande échelle. Quatre axes sont explorés : (1) la définition d'une date optimale pour débiter le calcul des degré-jours jusqu'à la date de ponte, le 20 février offrant le meilleur compromis entre précision et simplicité d'utilisation ; (2) la sélection d'un matériau à la fois recyclé et performant en collaboration avec l'entreprise Gwilen. Les expériences de damiers aléatoires révèlent que les sédiments de Lanildut à 40% de coquilles offrent un recrutement élevé et une bonne résistance mécanique ; (3) l'évaluation des impacts de la méthode sur les habitats benthiques comme le maërl environnant, révélant l'absence d'effet significatif jusqu'à aujourd'hui ; (4) le développement d'un suivi photographique non destructif des huîtres sur les modules sur <i>ImageJ</i>. La mortalité observée suit un modèle de décroissance exponentielle, avec en moyenne cinq individus par module après deux ans.		
Abstract : To counter the decline of the European flat oyster (<i>Ostrea edulis</i>), numerous ecological restoration programs have been implemented, such as the REEFOREST project in the Bay of Brest, within which this study was conducted. This program relies on an original structure that is transportable, easy to install, and eco-sourced, consisting of a local wooden stake topped with a larval collector, called "ecomodule." The aim of this work is to optimize this method to facilitate its transfer on a larger scale. Four main aspects were investigated: (1) defining the optimal starting date for calculating degree-days until spawning, with February 20 emerging as the best compromise between accuracy and ease of use; (2) selecting a material that is both recycled and efficient, in collaboration with the company Gwilen. Random checkerboard experiments revealed that Lanildut sediments containing 40% oyster shells offer high larval recruitment and good mechanical resistance; (3) assessing the impacts of the method on surrounding benthic habitats such as maërl beds, which showed no significant effects to date; (4) developing a non-destructive photographic monitoring of oysters on the modules using ImageJ. Mortality followed an exponential decay model, with an average of five individuals per module after two years.		
Mots-clés : restauration écologique, <i>Ostrea edulis</i> , programme REEFOREST, écomodule Key Words : ecological restoration, <i>Ostrea edulis</i> , REEFOREST program, ecomodule		