

Thèse de Doctorat

Anthony LE BRIS

*Mémoire présenté en vue de l'obtention du
grade de Docteur de l'Université de Nantes
sous le sceau de l'Université Bretagne Loire*

École doctorale : DEGEST (Droit, Economie, Gestion, Environnement, Société et Territoires).

Disciplines : Géographie & Biologie marine

Spécialité : Télédétection, Biologie et écologie côtière

Unité de recherche :

LETG-Nantes Géolittomer UMR 6554-CNRS
Laboratoire Mer Molécules Santé (EA 2160)

Soutenue le 28 novembre 2016

Télédétection hyperspectrale des récifs d'huîtres sauvages (*Crassostrea gigas*)

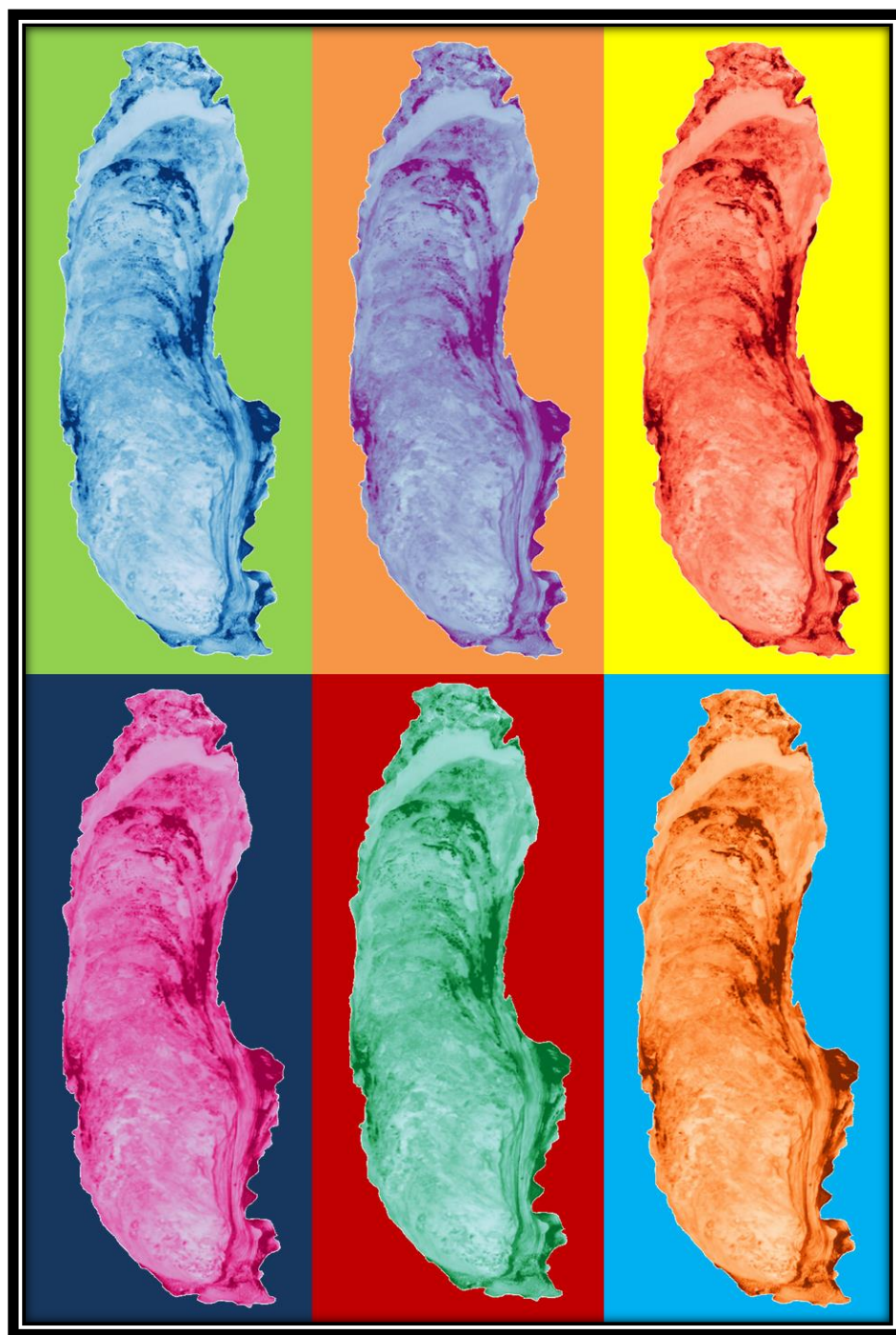
JURY

Rapporteurs : **M. Philippe GOULLETQUER**, Chargé de recherche, Directeur scientifique, IFREMER
M. Kamel SOUDANI, Professeur des Universités, Université Paris-Sud

Examineurs : **M. Chang-Keun KANG**, Professeur des Universités, GIST, South Korea
M. Martin GADE, Maître de Conférences, University of Hamburg
M. Jean-Baptiste FÉRET, Chargé de recherche, IRSTEA (UMR TETIS), Montpellier

Directeur de Thèse : **M. Marc ROBIN**, Professeur des Universités, Université de Nantes
Co-directeur de Thèse : **M. Laurent BARILLÉ**, Professeur des Universités, Université de Nantes

Welcome to the oyster's pop art



Réalisation : Anthony LE BRIS

D'après une image hyperspectrale (HySpex) d'une coquille d'huître et d'une composition colorée de l'indice de végétation NDVI.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes deux directeurs de thèse, Marc ROBIN et Laurent BARILLÉ, sans qui tout cela n'aurait pas été possible. J'ai appris énormément à vos côtés. Merci pour votre présence, pour votre soutien, votre enthousiasme, votre investissement, votre patience, et pour vos conseils tout au long de cette thèse. Vous avez été un duo efficace qui m'a permis de mener à bout ce travail.

Je remercie M. Philippe GOULLETQUER et M. Kamel SOUDANI, d'avoir accepté d'évaluer cette thèse en tant que rapporteurs. Votre expertise sur ce travail me sera grandement profitable. Merci également aux examinateurs, M. Chang-Keun KANG, M. Martin GADE et M. Jean Baptiste FÉRET, pour leur travail de lecture et de critiques constructives sur ce travail.

Un grand merci à Patrick LAUNEAU et Manuel GIRAUD qui m'ont permis d'obtenir de si belles images hyperspectrales de coquilles d'huîtres et de m'avoir donné quelques conseils pour le traitement du signal.

Je tiens aussi à remercier Elisabeth SIMONETTO qui m'a permis d'initier les premiers traitements sur les images Radar.

Je remercie évidemment aussi Vona MÉLÉDER pour ses conseils en HPLC et sur les pigments. Je ne sais pas comment j'aurais fait sans elle pour gérer les « Bip-Bip » inquiétants, les problèmes d'injections ratés et les nombreuses fuites rencontrées sur la machine !!

Merci également à tous ceux qui m'ont accompagné sur le terrain, je pense notamment à Philippe ROSA, Ismaïl BENYOUCEF, Bruno COGNIE, Pierre GERNEZ, Astrid LEROUXEL, Nuria GARCIA-BUENO et Laurent BARILLÉ. J'ai découvert la difficulté de se déplacer sur la vasière, et je me souviens encore de l'épreuve canoë kayak en pleine mer avec Philippe... que de bons souvenirs !

Je tiens à nouveau à remercier Laurent qui m'a permis de voyager jusqu'en Indonésie, où j'ai pu y découvrir de nouvelles personnes, de nouvelles coutumes, de nouveaux paysages... Cette expérience vaut largement le déplacement d'environ un jour et demi de voyage qui est lui-même une expérience à part entière. J'en profite pour remercier Nurjannah NURDIN ainsi que toute son équipe de travail et notamment Akbar, qui nous ont tellement bien accueillis au sein de l'université Hasanuddin à Makassar. Nous y avons découvert la complexité des récifs coralliens et notamment la difficulté de les caractériser par leurs pigments et par télédétection. De cette expérience, j'en garde

des souvenirs formidables, des photos magnifiques et des vidéos sous-marines de coraux et tortues fantastiques !! Tout cela partagé avec toute la famille BARILLÉ (merci à vous tous), ainsi que Vona et Jean-Baptiste.

Je n'aurais certainement pu finir tout ce travail sans le soutien de tous les doctorants post-doc et autres ingénieurs d'études.

Merci à la team Géolittomer : Martin, Fred, Julien, Axel, Adrien, Marie E.B., Marie C., Florent, Marine, Baptiste, Elie, Pierre, Laurie, Romain, Emmanuelle, Yannick. Merci pour tous les bons moments, les pauses déjeuner ensoleillées accompagnées de parties de palets (j'ai encore beaucoup d'entraînement à faire).

Et merci à la team MMS : Nuria, Mathilde, Marta, Astrid, Trang, Cécile, Morgane, Caroline, Eva, Ismaïl, Sigrid, Laurent V., Alexandra L., Tania. Merci à vous tous pour tous les instants partagés, les soirées au bord de l'Edre, qui permettent de décompresser après une dure journée passée à cliquer devant son écran d'ordinateur.

Je termine par remercier tous mes plus proches amis d'enfance et ceux rencontrés sur les bancs de la fac, sans qui je ne serais jamais arrivé jusque-là. Vous êtes les meilleurs, et je me fais une grande joie de pouvoir fêter cela avec vous !!

Merci à toute ma famille proche, mon père préféré, ma mère préférée, mon grand frère préféré (ainsi qu'à Karine et les 3 enfants, quelle famille formidable), et mon petit frère préféré accompagné de Marion. Plus largement, je remercie toute ma famille, oncles, tantes, cousins, cousines, grands-parents, c'est grâce à vous tous que je suis qui je suis !

Merci également à toute ma belle-famille Vendéenne !! Et surtout merci à toi Pauline qui partage ma vie, et à qui j'ai fait endurer ces dernières semaines mon humeur pas toujours bonne, mon stress et angoisses. Maintenant je peux dire que je suis « libéré, délivré... » et que l'on va pouvoir continuer à profiter ensemble.

MERCI A VOUS TOUS

*« Dans les sciences, le chemin est
plus important que le but.*

Les sciences n'ont pas de fin. »

Erwin Chargaff

AVANT-PROPOS

Ce travail de thèse a été réalisé à l'Université de Nantes, au sein des laboratoires LETG-Géolittomer (UMR CNRS 6554) et Mer, Molécules Santé (MMS, EA 2160). Cette thèse a été financée par le Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur, et décerné par la Fédération de Recherche IUML FR-CNRS de l'Université de Nantes, en collaboration avec le pôle excellence LabexMER.

Ce travail a été valorisé à travers des publications (acceptées et soumises) dans des journaux internationaux à comité de lecture, et lors de communications orales dans des congrès nationaux, et internationaux :

Publications

Le Bris, A., Rosa, P., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral remote sensing of wild oyster reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 172, 1–12. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.039.

Le Bris, A., Méléder, V., Giraud, M., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral imaging of the microalgal diversity of oyster shells. En preparation pour *Remote Sensing of Environment*.

Barillé L., **Le Bris, A.**, Méléder, M., Launeau, P., Robin, M., Louvrou I., Ribeiro, L., 2016. Microbial diversity of Pacific oyster shells in contrasted oyster reefs. En préparation pour *PLOSone*.

Rapport

Le Bris, A., Rosa, P., Benyoucef, I., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Utilisation de la télédétection pour l'estimation du stock d'huîtres sauvages en baie de Bourgneuf (partie Loire-Atlantique). Rapport d'étude du projet UTILE financé par le SMIDAP. 110p.

Communications orales

Barillé L., **Le Bris A.**, Cugier P., Dussauze M., Cognie B., Robin M., Launeau P., 2013. Changing status of wild oysters: from invasive species to exploited resource. *ECSA 53 and Ocean & Coastal Management. Estuaries and coastal areas in times of intense change.* 13 – 17 October, Shanghai, China.

Le Bris, A., Rosa, P., Benyoucef, I., Cognie, B., Gernez, P., Robin, M., Launeau, P., Barillé, L., 2013. Spatial and airborne remote sensing of coastal colonization by wild oyster (*Crassostrea gigas*). Presented at the 8th EARSel SIG Imaging Spectroscopy Workshop, the 9th April 2013, Nantes, France.

- Le Bris, A.,** Rosa, P., Benyoucef, I., Cognie, B., Gernez, P., Robin, M., Launeau, P., Barillé, L., 2014. Remote sensing of wild oyster reefs (*Crassostrea gigas*) in a shellfish ecosystem. Presented at the Aquaculture Europe (14) Adding Value, the 15th October 2014, Donostia-San Sebastian, Spain.
- Le Bris, A.,** Rosa, P., Benyoucef, I., Cognie, B., Gernez, P., Robin, M., Launeau, P., Barillé, L., 2015. Comparaison des résolutions multispectrale et hyperspectrale pour la cartographie des récifs d'huîtres sauvages. Présenté au 3^{ème} colloque du Groupe Hyperspectral de la Société Française de Photogrammétrie et de Télédétection. Le 15 mai 2015, Porquerolles, France.
- Le Bris, A.,** Rosa, P., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Robin, M., Launeau, P., Barillé, L., 2015. Example of oyster reef mapping using a spectral library. Summer School Remote sensing in coastal areas. The 27th July 2015, Hasanuddin University, Indonesia.
- Le Bris, A.,** Rosa, P., Lerouxel, A., Méléder, V., Giraud, M., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2015. Hyperspectral remote sensing at microscale of an oyster shell using an imaging spectroradiometer. Summer School Remote sensing in coastal areas. The 28th July 2015, Hasanuddin University, Indonesia.
- Le Bris, A.,** Méléder, V., Giraud, M., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral imaging of the microalgal diversity of oyster shells. OCEANEXT Workshop, the 9th June 2016, Nantes, France

SOMMAIRE

LISTE DES FIGURES	I
LISTE DES TABLES	VII
INTRODUCTION GENERALE	1
CHAPITRE I	11
ETAT DES CONNAISSANCES	11
I.1. L’HUITRE CREUSE <i>CRASSOSTREA GIGAS</i> , « UNE SUPER CONQUÉRANTE »	13
I.1.1. SYNOPSIS – L’OSTRÉICULTURE	13
I.1.2. L’INTRODUCTION DE L’HUITRE CREUSE JAPONAISE	15
I.1.3. LES CLÉS DU SUCCÈS POUR UNE IMPLANTATION RÉUSSIE	18
I.1.3.1. Son aire d’origine	18
I.1.3.2. Mode de reproduction et cycle de vie	19
I.1.3.3. Tolérance aux conditions environnementales	20
La température	20
La salinité	21
Ecophysiologie de l’alimentation	22
I.1.4. INVASION DU LITTORAL ET LIEN AVEC LE CHANGEMENT CLIMATIQUE	22
I.1.5. CONSÉQUENCES ÉCOLOGIQUES DE LA COLONISATION DE <i>CRASSOSTREA GIGAS</i>	25
I.1.5.1. Impacts sur le fonctionnement de l’habitat	25
I.1.5.2. Impact sur les communautés biotiques	27
La flore	27
La faune	28
I.1.6. ÉVOLUTIONS DES MORTALITÉS	32
I.2. LA TÉLÉDETECTION	35
I.2.1. INTERACTION RAYONNEMENT ÉLECTROMAGNÉTIQUE – MATIÈRE	35
I.2.1.1. Le spectre électromagnétique	36
I.2.2. ACQUISITION DES DONNÉES OPTIQUES	37
I.2.2.1. Notions de résolution spatiale	37
I.2.2.2. Notions de résolution spectrale	37
I.2.2.3. Notions de résolution temporelle	38
I.2.2.4. Évolution des capteurs embarqués	39
I.2.2.5. Mesures spectroradiométriques	40
I.2.3. TRAITEMENTS DES DONNÉES OPTIQUES	42
I.2.3.1. Corrections géométriques	42
I.2.3.2. Corrections atmosphériques	43
I.2.3.3. Amélioration du signal – traitements du bruit	44
Minimum Noise Fraction (MNF)	44
Moyenne mobile	45
Enlèvement du continuum	45
I.2.3.4. Les classifications et indices	46
Spectral Angle Mapper (SAM)	47

<i>Les techniques de démixage</i>	48
<i>Evaluation de la précision des classifications</i>	50
<i>Indice de végétation – Le NDVI</i>	50
<i>Dérivées secondes</i>	52
I.2.4. ACQUISITION DES DONNÉES RADAR	52
<i>I.2.4.1. Longueurs d’onde et fréquences</i>	53
<i>I.2.4.2. La polarisation</i>	53
<i>I.2.4.3. Angle d’incidence</i>	54
<i>I.2.4.4. La rétrodiffusion</i>	54
<i>Rugosité</i>	55
<i>Composante diélectrique</i>	55
I.2.5. ACQUISITION DE DONNÉES <i>IN SITU</i>	55
I.2.6. TRAITEMENTS DES IMAGES RADAR.....	57
<i>I.2.6.1. Corrections géométriques</i>	57
<i>I.2.6.2. Corrections radiométriques</i>	57
<i>I.2.6.3. Classification et filtres de textures</i>	58
I.2.7. APERÇU DES IMAGES UTILISÉES	59
<i>I.2.7.1. Données Multispectrales</i>	59
<i>Images SPOT</i>	59
<i>I.2.7.2. Données hyperspectrales</i>	61
<i>Image Aéroportée HySpex</i>	61
<i>Caméra HySpex en laboratoire</i>	61
<i>I.2.7.3. Données Radar</i>	62
<i>Image TerraSAR-X</i>	62
<i>Images RADARSAT-2</i>	62
I.2.8. UTILISATION DE LA TÉLÉDETECTION POUR LES ÉCOSYSTÈMES CONCHYLICOLES	62
CHAPITRE II	65
CARTOGRAPHIE DES RECIFS D’HUITRES SAUVAGES PAR TELEDETECTION	65
II.1. CONTEXTE DE L’ÉTUDE	67
II.2. TÉLÉDETECTION HYPERSPECTRALE DES RÉCIFS D’HUITRES SAUVAGES.....	69
II.2.1. ABSTRACT	69
II.2.2. INTRODUCTION	70
II.2.3. MATERIALS AND METHODS.....	71
<i>II.2.3.1. Study area</i>	71
<i>II.2.3.2. Typology of wild oyster reefs</i>	72
<i>II.2.3.3. Image pre-processing</i>	74
<i>II.2.3.4. Oyster mapping methodologies</i>	74
<i>Field spectroradiometry</i>	74
<i>Spectral Angle Mapper</i>	75
<i>Validation</i>	76
<i>II.2.3.5. Estimation of wild oyster stock</i>	77
<i>II.2.3.6. Statistical analysis</i>	79
II.2.4. RESULTS	79
<i>II.2.4.1. Field spectral reflectance</i>	79
<i>II.2.4.2. Oyster identification</i>	80

II.2.4.3. SAM classification accuracy	83
II.2.4.4. Field biomass and stock assessments	84
II.2.5. DISCUSSION.....	86
II.2.5.1. SAM classification accuracy.....	87
II.2.5.2. Comparison between hyperspectral and multispectral data	88
II.2.5.3. Spectral signatures of wild oysters	88
II.2.5.4. Estimation of wild oyster stocks	89
II.2.6. CONCLUSION	90
II.3. SYNTHÈSE	90
CHAPITRE III	93
ETUDE DE LA VARIABILITÉ SPECTRALE D'UNE COQUILLE D'HUÎTRE	93
III.1. CONTEXTE DE L'ÉTUDE	95
III.2. IMAGERIE HYPERSPECTRALE DE LA DIVERSITÉ DES MICROALGUES À L'ÉCHELLE D'UNE COQUILLE D'HUÎTRE.....	97
III.2.1. ABSTRACT	97
III.2.2. INTRODUCTION	98
III.2.3. MATERIALS AND METHODS	100
III.2.3.1. Sample collection.....	100
III.2.3.2. Hyperspectral imagery of oyster shells.....	100
III.2.3.3. Spectral analysis	103
III.2.3.4. High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analysis	104
III.2.3.5. Statistical analysis	105
III.2.4. RESULTS	106
III.2.4.1. Oyster shells colonization by photosynthetic organisms	106
III.2.4.2. Chromatographic identification of the main classes of photoautotrophs.....	108
III.2.4.3. Spectral identification of photosynthetic organisms	109
III.2.5. DISCUSSION	114
III.2.5.1. Spectral processes.....	115
III.2.5.2. Presence of vegetation	116
III.2.5.3. Microalgal diversity	117
III.2.5.4. Pigment quantification	118
III.2.6. CONCLUSION	119
CHAPITRE IV	121
ETUDE DE LA DIVERSITÉ DES MICROALGUES ASSOCIÉES AUX COQUILLES D'HUÎTRES.....	121
IV.1. DIVERSITÉ MICROBIENNE DES COQUILLES D'HUÎTRES CREUSES DU PACIFIQUE (<i>CRASSOSTREA GIGAS</i>) : COMPARAISON ENTRE DIFFÉRENTES STRUCTURES DE RÉCIFS	123
IV.1.1. ABSTRACT	123
IV.1.2. INTRODUCTION	124
IV.1.3. MATERIALS AND METHODS.....	126
IV.1.3.1. Hyperspectral image analysis.....	128
Data acquisition.....	128
Spectral analysis	128
IV.1.3.2. High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analysis.....	129
IV.1.3.3. Taxonomic identification	129

<i>True boring endobionts</i>	129
<i>Microbial epibionts</i>	129
<i>Statistical analysis</i>	130
IV.1.4. RESULTS	130
IV.1.4.1.1. <i>Spectral reflectance and vegetation index</i>	130
IV.1.4.2. <i>Pigment analysis and second derivatives</i>	134
IV.1.4.3. <i>Taxonomic identification</i>	136
<i>Endobionts</i>	136
<i>Epibionts</i>	138
IV.1.5. DISCUSSION	142
IV.1.5.1. <i>An old story behind an intriguing spectral shape</i>	142
IV.1.5.2. <i>Diversity of the microbial epibionts</i>	143
IV.1.5.3. <i>Difference between the two types of reefs</i>	144
IV.1.6. CONCLUSION	146
CHAPITRE V	147
ETUDE DE LA DYNAMIQUE SPATIO-TEMPORELLE DE LA COLONISATION DES HUÎTRES SAUVAGES À L'ÉCHELLE D'UN ÉCOSYSTÈME CONCHYLICOLE	147
V.1. INTRODUCTION	149
V.2. MATÉRIELS ET MÉTHODES	150
V.2.1. ECHANTILLONNAGE <i>IN SITU</i>	150
V.2.2. ACQUISITION DES DONNÉES OPTIQUES SATELLITAIRES	151
V.2.2.1. <i>Sélection des images multispectrales</i>	151
<i>Images MODIS</i>	151
<i>Images SPOT</i>	152
V.2.2.2. <i>Traitements des images</i>	152
<i>Indice de végétation</i>	152
<i>Variation temporelle de la colonisation des huîtres sauvages</i>	153
V.2.3. STATISTIQUES	153
<i>Biomasse des huîtres en présence de macroalgues</i>	153
<i>Série temporelle MODIS - Le Modèle Linéaire Dynamique (DLM)</i>	153
V.3. RÉSULTATS	154
V.3.1. INTERACTION HUÎTRES / MACROALGUES À MICRO-ÉCHELLE	154
V.3.2. TRAITEMENTS DES DONNÉES OPTIQUES	156
V.3.2.1. <i>Spectroradiométrie</i>	156
V.3.2.2. <i>Analyse de la série temporelle MODIS</i>	157
V.3.2.3. <i>Evolution temporelle des surfaces détectées par les images SPOT</i>	160
V.3.2.4. <i>Surfaces potentiellement colonisables par les huîtres sauvages</i>	163
V.4. DISCUSSION	164
V.4.1. SPECTRORADIOMÉTRIE	164
V.4.2. EVOLUTION DES CEINTURES D'ALGUES BRUNES	164
V.4.2.1. <i>Tendance à la régression</i>	164
V.4.2.2. <i>Ceintures de fucales stables</i>	166
V.5. CONCLUSION	167
CONCLUSIONS GENERALES	169

<i>Télédétection des récifs d'huîtres</i>	<i>171</i>
<i>L'imagerie hyperspectrale à micro-échelle</i>	<i>175</i>
<i>Evolution spatio-temporelle des récifs.....</i>	<i>178</i>
BIBLIOGRAPHIE	181
ANNEXES.....	227

LISTE DES FIGURES

Figure 1. D'après Molnar et al. (2008). Carte mondiale des espèces non-indigènes ayant un impact négatif sur les écosystèmes. La nuisance a été déterminée par un indice d'impact écologique sur une échelle de 1 à 4. Les espèces « nocives » représentées ici ont un indice de 3 ou 4. Les données ont été analysées selon des écorégions définies par les organismes WWF (World Wildlife Fund) et The Nature Conservancy (Spalding et al., 2007).....	2
Figure 2. Sites d'introductions volontaires de l'huître creuse du Pacifique (<i>Crassostrea gigas</i>). Son aire de répartition d'origine, en bleu, se situe au Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. En orange, figurent les 45 écorégions où elle a été introduite. D'après Molnar et al., 2008.	3
Figure 3. Diversité des faciès des récifs d'huîtres sauvages. (A) Récif homogène composé d'une seule couche de coquilles fixées sur la roche. (B) Colonisation éparse de quelques huîtres sauvages (très faible biomasse au m ²). (C) Colonisation dense des tables ostréicoles laissées à l'abandon. (D) Récifs denses dispersés de façon hétérogène et entourés de vase. (E) Récif d'huîtres sauvages avec un empilement de plusieurs couches d'huîtres vivantes (très forte biomasse au m ²).	6
Figure 4. Chronologie de l'ostréiculture, et évolution de la production Française depuis 1900. Les différentes épitoozies marquantes et la succession des espèces natives vers la culture des huîtres introduites <i>Crassostrea gigas</i> sont représentées. D'après Bernard, (2011).	15
Figure 5. Evolution de la production mondiale de l'huître <i>Crassostrea gigas</i> par continent d'après les données FAO 2014. L'axe de droite correspond à la production de l'Asie uniquement.	18
Figure 6. Cycle de vie d'un récif d'huîtres <i>C. gigas</i> (le schéma n'est pas à l'échelle). Après la libération des gamètes, la reproduction s'effectue dans la colonne d'eau (reproduction ovipare). La larve trochophore se transforme en large véligère (taille entre 70 et 300 µm) en environ 2 jours. Elle continue à se développer jusqu'au stade pédivéligère où la larve possède un pied et une tache oculaire. La larve est désormais prête à se fixer sur un substrat favorable pour entamer sa métamorphose en juvénile (naissain) après environ 3 semaines de vie pélagique. D'après (Troost, 2010).	20
Figure 7. Evolution de la distribution spatiale des pontes de <i>C. gigas</i> entre un scénario froid en 1986 et un scénario chaud en 2003 (A). Ces pontes sont corrélées à l'augmentation de la température (B). La ligne noire représente l'isotherme à 18 °C (seuil thermique pour le déclenchement de la ponte). D'après Thomas et al., (2016).....	23
Figure 8. Nombre de jours avec des températures de surface de l'eau supérieures à 22 °C en Baie de Bourgneuf depuis 1970. Les années réunissant les critères de survie larvaire (température supérieure à 22 °C pendant 2 semaines) sont indiquées par une flèche. D'après Cognie et al., 2006.....	24
Figure 9. Exemple d'un récif d'huîtres mis en place aux Pays-Bas pour réduire l'énergie des vagues et l'érosion côtière (D'après De Vriend and Van Koningsveld, 2012).	27
Figure 10. Site d'étude en baie de Bourgneuf du projet régional COSELMAR. Cartographie représentant l'influence de deux ensembles de récifs d'huîtres sauvages (représentés par les zones sombres). L'indice de végétation NDVI met en évidence des halos de microphytobenthos autour des récifs. Les cercles proportionnels orangés correspondent aux variations de biomasses des vers marins polychètes <i>Nephtys hombergii</i>	30
Figure 11. Evolution du taux de mortalité moyen pour des naissains âgés de 18 mois et moins de 12 mois entre 1993 et 2014. C'est données sont issues des programmes REMORA (1993-2007) et RESCO (2008-2014) de l'IFREMER. D'après (Fleury et al., 2015)	33
Figure 12. Représentation schématique des types d'interactions entre le rayonnement électromagnétique incident et la matière.	35
Figure 13. Représentation schématique des types de réflexions selon la rugosité de l'objet.....	36
Figure 14. Spectre électromagnétique découpé selon les longueurs d'ondes.	36

Figure 15. Signature spectrale d'un récif d'huîtres sauvages acquis par différents capteurs. (A) Capteur hyperspectral HySpex caractérisé par 160 bandes contiguës entre 400 et 1000 nm, une FWHM de 4,5 nm et un pas d'échantillonnage de 3,7 nm. (B) Capteur HRG de SPOT5 caractérisé par 3 bandes spectrales entre 400 et 1000 nm et une FWHM représentée par les largeurs de bandes XS1, XS2 et XS3.....	38
Figure 16. Aperçu des résolutions spatiales et spectrales des principales plateformes satellitaires et capteurs aéroportés utilisés pour l'observation de la Terre et des planètes. Les capteurs hyperspectraux (nombre de bandes supérieur à 100) sont embarqués à bord d'un avion dont l'altitude de vol modifie la résolution spatiale. Les résolutions spatiales sont donc données à titre d'information selon l'utilisation de ces capteurs dans la littérature.....	39
Figure 17. Acquisitions radiométriques de terrain. (A) Spectroradiomètre de terrain (ASD). (B) Récif d'huîtres sauvages à croissance « horizontale ». (C) Sédiment sableux. (D) Mares intertidales colonisées par la macroalgue <i>Sargassum muticum</i> . (E) Macroalgues, ceinture d' <i>Ascophyllum nodosum</i> . (F) Biofilm microphytobenthique se développant sur la vasière.	42
Figure 18. Librairie des signatures spectrales de différentes cibles communes en milieu intertidal acquises sur le terrain à l'aide du spectroradiomètre ASD Fieldspec3®.	42
Figure 19. Représentation des composantes MNF nettoyées du bruit. Ces composantes sont issues de la première rotation MNF d'une image hyperspectrale (HySpex). (A) La variance des composantes 1 et 2 contenant beaucoup d'informations. (B) La variance des composantes 100 et 101 contenant beaucoup de bruit.	45
Figure 20. Modélisation des continuums (courbes rouges) à partir d'un spectre de minéraux extrait de la base de données USGS. (A) Continuum estimé par la méthode de Clark and Roush (1984). (B) Continuum modélisé par la méthode MGM de Sunshine et al. (1990). D'après Verpoorter (2009).	46
Figure 21. Représentation schématique de l'angle spectral (θ) entre un spectre de référence (r), et un spectre de l'image (t), dans un espace bidimensionnel de longueur d'onde (Kruse et al., 1993).....	47
Figure 22. Représentation schématique du mélange surfacique dans un pixel de l'image comprenant 50 % de microphytobenthos et 50 % de vase. I_0 représente le rayonnement incident. R1 : Spectre « pur » du microphytobenthos. R2 : Spectre « pur » de la vase nue. R3 : Spectre mélangé du spectre du microphytobenthos et de la vase.	49
Figure 23. Représentation schématique des mélanges intimes sur un récif d'huîtres sauvages. Les spectres purs de coquilles d'huîtres (R3, carbonates de calcium) sont altérés par la présence d'un dépôt de vase et de microphytobenthos. I_0 représente le rayonnement solaire incident, I_A la partie absorbée et I_{TR} la partie transmise du rayonnement.	49
Figure 24. Analyse dérivative d'une diatomée (<i>Cylindrotheca gracilis</i>). (A) Spectre de réflectance acquis en laboratoire. (B) Dérivée première identifiant le point d'inflexion. (C) Dérivée seconde identifiant les principaux pigments: diadinoxanthine (DD), fucoxanthine (Fuco) et chlorophylle c (Chl c).	52
Figure 25. Influence de la structure des objets sur la polarisation.....	54
Figure 26. Acquisition de profil de rugosité in situ à l'aide d'un profilomètre à aiguilles. La largeur du profilomètre est de 1m. Les profils ont notamment été effectués sur des récifs d'huîtres sauvages en position verticale (A) et horizontale (B) ainsi que sur des macroalgues (C) et du sable (D).	56
Figure 27. Utilisation de l'imagerie radar. (A) Bande HH avec les détourages des huîtres et des macroalgues. (B) Classification Minimum distance à partir de l'image TerraSAR-X (bandes HH, HV et Texture)	68
Figure 28. Bourgneuf Bay study area with sample site locations. 1: Muddy rocks mainly colonized by clusters of vertical oysters surrounded by mudflats (2°02'35"W, 47°01'30"N); the dash rectangle corresponds to the map Figure 32. 2: Large rocky areas mainly colonized by horizontal oyster reefs and surrounded by sandy-muddy substrates (2°01'20"W; 47°01'21"N).	72
Figure 29. Typology of wild oyster reefs; left: clusters of vertical oysters surrounded by mudflats (A), details of vertical oyster clusters (B) and their spectral signature (C) and right: horizontal colonization of large rocky areas (D), details of horizontally-growing oysters (E) and their spectral signature (F). Gray areas around the mean values are delimited by min and max spectrum.	73

- Figure 30. Spectral signatures acquired by an ASD FieldSpec® spectroradiometer and used in the spectral library (For clarity not all spectra are shown). Spectral resampling to the HySpex resolution (A) and to the 3 spectral bands of SPOT-5 resolution (B). Black arrows represent spectral absorptions of the chlorophyll c at 632 nm and chlorophyll a at 673 nm. Histograms represent the position and spectral width of SPOT bands. 76
- Figure 31. Methodologies for estimating wild oyster stocks based on surface estimations (systematic sampling applied to the total rocky areas delimited by SAR processing vs. stratified sampling applied to classes identified by hyperspectral processing) coupled to field biomass measurements. 78
- Figure 32. SAM classification based on a field spectral library and applied to muddy rocks mostly colonized by vertical oysters (Figure 28 site 1 – dash rectangle). (A) Surface scattering of the HH polarization on TerraSAR-X image. (B) The field sampling effort for biomass measurements is represented on an aerial photograph in true color. Comparison between hyperspectral data (C) and multispectral data (D) acquired by HySpex and HRG SPOT5 sensors respectively. 81
- Figure 33. SAM classification based on a field spectral library and applied to a large rocky area mostly colonized by horizontal oysters (Figure 28 site 2). (A) Surface scattering of the HH polarization on TerraSAR-X image. (B) The field sampling effort for biomass measurements is represented on an aerial photograph in true color. Comparison between hyperspectral data (C) and multispectral data (D) acquired by HySpex and HRG SPOT5 sensors respectively. 82
- Figure 34. Mean biomass of wild oysters *Crassostrea gigas* for both horizontal and vertical reefs. Black histograms represent the oyster biomass within oyster reefs without macroalgae while gray histograms present the oyster biomass under the macroalgal canopy (*Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*). Bars represent confidence intervals at 95%. Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *. 85
- Figure 35. Wild oyster stocks calculated for the large rocky area (site 2) colonized by horizontal oyster mapped Figure 33 and rocky spots in the mudflat area (site 1) colonized by vertical oysters (Figure 32 represents one of six similar rocky spots used for this stock estimation in muddy area). Two surface estimates have been used as explained Figure 31, coupled to field biomass measurements. One is based on a stratified sampling applied to classes obtained by HySpex data and the other one is based on a systematic sampling applied to the total rocky areas delimited by SAR processing. The sampling effort was three times smaller for surfaces estimated with hyperspectral data ($n = 60$ vs. $n = 180$; see material & methods). Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *, while no significant difference are indicated by “ns” (not-significant). 86
- Figure 36. Fusion des données optiques SPOT et radar TerraSAR-X. (A) Classification par Minimum distance et (B) Classification par Mahalanobis. 91
- Figure 37. Représentation schématique des organismes benthiques. D’après Osinski and Pierazzo, (2012). 95
- Figure 38. Exemple d’un chromatogramme obtenu pour les coquilles broyées d’huîtres. Les pics 1, 2, 3, 4 correspondent aux pigments de la chlorophylle c, la fucoxanthine, la myxoxanthophylle et la chlorophylle a, représentés par leur absorbance. 96
- Figure 39. Spectral processes applied on hyperspectral images of oyster shells using a laboratory HySpex camera. (A) Calibrated reflectance spectra in the visible and NIR infrared ranges (450-850 nm). For the two conditions, spectra were collected on shell areas without epibionts. (B) Smoothed spectra by MNF and band pass filter corrections. (C) Comparison of bare shell spectrum with pure reflectance of calcite from the USGS library. (D) Effects of the presence of crustacean epibionts (cirripeds) on the shell reflectance. (E) Continuum removed standardization of reflectance spectra using the NIR plateau. (F) Second derivative derived from shell reflectance. Spectra (A), (B), (E), (F) were collected on shells without epibionts colonization. 102
- Figure 40. Hyperspectral images of the same oyster shell without treatment (above colonized shells) and after cleaning (below superficially cleaned shells). Left shells represent a RGB composition using canals Red: 640 nm, Blue: 549 nm and Green: 458 nm. Right shells represent vegetation maps using the hyperspectral NDVI (based on the 673 red band and the NIR 750 band) thresholded at 0.05. 107

- Figure 41. (A) Mean NDVI calculated from 20 oyster shells for each condition (bare shells, colonized shells and superficially colonized shells). Bars represent confidence intervals at 95%. Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *. Statistically different groups are indicated by lower case letters (a, b, c). (B) Mean NDVI by shell. Each point represents one shell with function of NDVI values for superficially cleaned condition by the colonized condition. Points are located above the line when higher NDVI was observed for superficially cleaned shells and below the line when higher NDVI was observed for the colonized condition. Bars represent confidence intervals at 95%. 108
- Figure 42. Spectral libraries derived from hyperspectral images (left spectra) and from monospecific cultures in a laboratory (right spectra). Four microalgal classes are represented: diatoms (*Cylindrotheca gracilis*), cyanobacteria (*Spirulina platensis*), rhodophytes (*Porphyridium purpureum*), and chlorophytes (*Dunaliella tertiolecta*). Second derivative spectra were calculated for each classe. Arrows indicate the selected discriminant wavelength for each class (462 nm for diatoms; 524 for cyanobacteria; 571 for rhodophytes and for 647 chlorophytes). 111
- Figure 43. SAM classification based on a second derivative spectral library. Each class is represented by 3 concentrations from low to high (3 colours) using a total of 12 reference second derivative spectra. 112
- Figure 44. Relationships using log-log data of pigment concentrations by HPLC and hyperspectral analysis. (A) Linear regression between NDVI values and chlorophyll a concentration (mg/m^2). (B) Linear regression between second derivative peak at 524 nm and myxoxanthophyll (mg/m^2). (C) Linear regression between second derivative peak at 549 nm and fucoxanthin (mg/m^2). (D) Linear regression between second derivative peak at 647 nm and chlorophyll b (mg/m^2). (A), (B) and (D) were constructed using pooled data from colonized and superficially cleaned shells. (C) was constructed using only colonized shells data since superficially cleaned shells did not contain fucoxanthin. 114
- Figure 45. Typology of *Crassostrea gigas* wild oyster reefs. (A) clusters of vertical oysters surrounded by mudflats (B) details of vertically-growing oysters.(C) horizontal colonization of large rocky areas (D), details of a horizontally-growing oyster; the shell is colonized by a few cirripeds..... 127
- Figure 46. Example of spectral signatures of vertically- and horizontally growing oysters obtained with the HySpex imaging spectrometer A) Reflectance spectra; the thick arrow indicates the chlorophyll a 673 nm absorption band. The thin arrows indicate other absorption features, sometimes corresponding to subtle slope variations. B) Removed-continuum spectra (see Material & Methods), C) Second derivative spectra with the main peaks associated to diagnostic wavelengths: 462, 549, 630 nm for diatoms, 524 for cyanobacteria, 571 for rhodophytes (see Material & Methods). 132
- Figure 47. RGB composite color images (left) and corresponding NDVI spatial distribution (right) images of Pacific oyster shells sampled in two contrasted oyster reefs. Arrows indicate low NDVI areas close to the shell umbo. 133
- Figure 48. RGB composite color image of a vertical oyster shell (left) and the corresponding four second derivatives images obtained at the diagnostic wavelengths: 462 nm for diatoms, 524 nm for cyanobacteria, 571 nm for rhodophytes, 647 nm for chlorophytes. 135
- Figure 49. Comparison of mean second derivatives between vertically- (black) and horizontally (grey) growing oysters at the diagnostic wavelengths: 462 nm for diatoms, 524 nm for cyanobacteria, 571 nm for rhodophytes, 647 nm for chlorophytes. The double asterisk indicates a highly statistical significant difference ($p < 0.01$); ns = not significant. 136
- Figure 50. Microbial euendoliths in host shells of *Crassostrea gigas*, light microscope 1-6. Cyanobacteria. 1-3. *Hyella caespitosa*. 1. General view of the boring pattern near the surface of the oyster shell. 2 Short pseudofilaments. Boring and almost perpendicular to the shell surface long pseudofilament. 4. Filament of *Leptolyngbya terebrans*. Note the trichome (4a) and the empty mucilaginous sheath (4b). 5-6. *Mastigocoleus testarum*. Note on 5 a short lateral T-branch bearing a terminal heterocyte (arrowhead) and an infrequent intercalary heterocyte (arrow). 6. Multicellular 'hair-like' filament (arrow). 7-10. Chlorophytes. 7. Richly branched filaments of the siphonal *Ostreobium quekettii*. 8. Euendolithic codiolium phase with multiple rhizoids of an undetermined ulotrichalean algae. 9- 10. *Eugomontia sacculata*. 9. Endolithic, septate, branched, sporophyte filaments of *Eugomontia sacculata* with the formation of

numerous large sporangial swellings. 10. Sporangium detached from the sporophyte filament of *E. sacculata*. Note the layered walls. Scale bars: 10 μm (2, 4, 5, 6, 7); 20 μm (1, 3, 9, 10); 50 μm (8)..... 137

- Figure 51. Diatoms life-form percent contribution to total diatom abundance found on oyster shells from two contrasted oyster reefs. 141
- Figure 52. Site d'étude et localisation des sites de prélèvements. Les encadrés orangés représentent les masques géographiques qui ont permis d'extraire les valeurs NDVI moyennes à partir des images MODIS. L'étoile verte correspond à l'emplacement de l'herbier de zostères. 151
- Figure 53. Influence de la présence des ceintures d'algues brunes (principales espèces : *Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus*) sur la biomasse des huîtres sauvages. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %. La différence significative au risque de 5 % est représenté par l'astérisque * (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$). 154
- Figure 54. Biomasse moyenne des huîtres pour chaque site en différenciant la présence ou non des macroalgues. Les différences significatives sont représentées par les astérisques (Mann et Whitney : * différence significative, $P < 0,05$; ** différence hautement significative, $P < 0,01$). Ns : différence non significative. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %. 155
- Figure 55. Mesures des réflectances spectrales in situ sur un récif d'huîtres et sur les macroalgues avec la résolution spectrale élevée de l'ASD (A). Les spectres ont été dégradés à la résolution spectrale de SPOT (B) et de MODIS (C). Les variations spectrales dues aux variations de biomasse sont représentées par les spectres en pointillés (B). Le signe (+) représente une augmentation de la biomasse du biofilm présent sur les coquilles, tandis que le signe (-) représente une diminution de la biomasse et du recouvrement des macroalgues. 156
- Figure 56. Cartographie des macroalgues en baie de Bourgneuf à partir du NDVI appliqué à la série temporelle MODIS entre 2000 (A) et 2015 (B) sur les secteurs de La Vendette et La Coupelasse. 158
- Figure 57. Régressions linéaires des valeurs de NDVI moyennes entre 2000 et 2015 pour les secteurs de La Vendette (A) et de La Coupelasse (B) obtenues par traitement des images MODIS. Les équations des droites de régressions ont été obtenues en considérant l'axe des abscisses en jour Julien avec comme date de référence le 6 mars 2000. 159
- Figure 58. Modèle Linéaire Dynamique (DLM) appliqué à la série de données NDVI extraite des images MODIS entre 2000 et 2015 sur la zone de La Vendette (A) et de La Coupelasse (B). La composante saisonnière des macroalgues est représentée pour le site de La Vendette (C) et de La Coupelasse (D) 159
- Figure 59. Variations temporelles de la distribution spatiale des ceintures de macroalgues brunes (*Fucales*) entre 1986 et 2014 sur le secteur de La Coupelasse (Figure 52). La densité des algues est représentée par une gamme de valeurs de NDVI comprise entre 0,5 et 0,9. L'isobathe en pointillé représente le zéro des cartes marines. 161
- Figure 60. Histogramme de l'évolution des surfaces de ceintures d'algues brunes entre 1986 et 2014 à partir d'un traitement NDVI sur une série de 15 images SPOT. 162
- Figure 61. Variations de la distribution spatiale des surfaces de roches colonisées et non colonisées par les macroalgues entre 1986 et 2014. 163
- Figure 62. Exemple de la régression des fucales sur 3 secteurs en Bretagne entre 2006 et 2009. (D'après Ar Gall and Le Duff, 2014). 165
- Figure 63. Evolution temporelle de la répartition des herbiers de zostères entre 1991 (A) et 2009 (B) à partir de l'analyse des NDVI appliqués à la série d'images SPOT (D'après Bargain, 2012; Barillé et al., 2010b). Le tracé orange délimite la zone de La Vendette étudiée pour l'évolution des macroalgues brunes. (C) Variations saisonnières analysées par un DLM basé sur des extractions NDVI d'images MODIS. 167
- Figure 64. Numérisation des hauteurs à partir de photographies de terrain de différents types de substrats caractéristiques des milieux intertidaux. La taille des images est de 1 m^2 avec une résolution de 5 mm. 173

Figure 65. Image TerraSAR-X en polarisation HH (A), HV (B) et après le calcul du coefficient de polarisation (C). La ligne rouge dans la fenêtre HH représente le transect à partir duquel ont été extraites les valeurs du coefficient de rétrodiffusion (D). Les substrats présents le long de ce transect sont représentés par différentes couleurs.....	174
Figure 66. Principe MELSUM. (A) Librairie spectrale de référence. (B) Contributions effectives au spectre inconnu de l'image.	176
Figure 67. Photographies révélant le broutage intensif des gastéropodes <i>Littorina littorea</i> et <i>Patella vulgata</i> sur des thalles d' <i>Ascophyllum nodosum</i> (A), (B) et (C). Les flèches bleues représentent les marques visibles du broutage. Les clichés ont été réalisés par Y. Gruet en septembre 2014 sur le site de Ker-Châlon à l'Ile d'Yeu (46°43'16"N ; 2°20'23"W).....	178
Figure 68. Cartographie des stocks d'huîtres sauvages sur l'ensemble de la baie de Bourgneuf pour l'année 2012. D'après Le Bris et al. (2016a).....	179

LISTE DES TABLES

Tableau 1. <i>Liste des pays d'introduction de l'huître creuse Crassostrea gigas. Lorsque cela est connu, on renseigne : le pays où l'espèce a été introduite, la date de la première introduction, et si elle est désormais établie dans le pays hôte et depuis quelle année. Le rapport de production correspond au pourcentage de C. gigas dans la production totale d'huîtres du pays, lorsque cela est connu. (D'après les données de Ruesink et al., 2005).</i>	16
Tableau 2. <i>Grille d'interprétation du coefficient Kappa</i>	50
Tableau 3. <i>Récapitulatif des bandes Radar de leurs fréquences et longueurs d'ondes (Bonn and Rochon, 1992).</i> ..	53
Tableau 4. <i>Caractéristiques des images SPOT acquises et traitées dans ce travail. UTC : Temps Universel coordonné ; HRV : capteur Haute Résolution Visible ; HRG : capteur Haute Résolution Géométrique. L'heure de basse mer est donnée pour le port de Pornic.</i>	60
Tableau 5. <i>Overall accuracy of the SAM classification for hyperspectral and multispectral data. HySpex data was also degraded at SPOT spectral or spatial resolution. Values indicate the percentage of correctly classified pixels relative to ground truth GPS data for each class. The kappa coefficient calculated with both correctly and wrongly classified pixels relative to each class.</i>	83
Tableau 6. <i>Complete confusion matrix for hyperspectral data for both horizontal and vertical reefs classes. Values indicate the percentage of correctly classified pixels. Lines correspond to classes of the SAM classification while columns correspond to the ground truth GPS acquisition.</i>	84
Tableau 7. <i>Pigmentary composition found for colonized shells and superficially cleaned shells Retention time represents the elution time for each pigment in the HPLC column. Bold pigments correspond to major pigments estimated by the percentage relative to the average content of chlorophyll a.</i>	105
Tableau 8. <i>Pigment concentration expressed by weight ($\mu\text{g/g}$) and surface (mg/m^2) of shells. For each mean $\pm$ 95% ($n = 20$), significant differences between colonized and superficially cleaned shells are tested (t test, $P < 0.01$).</i>	109
Tableau 9. <i>Second derivative peaks for monospecific cultures in laboratory and for hyperspectral images of colonized and superficially cleaned oyster shells. Bold wavelengths represent the discriminant second derivative peak for each class.</i>	113
Tableau 10. <i>Pigment composition detected on oyster shells by HPLC. Pigment in bold represents pigments that were exclusive to taxonomic groups. Source: Jeffrey et al. (2011).</i>	134
Tableau 11. <i>List of 93 diatom taxa found in vertical and horizontal oysters, including details of their relative abundance (%), and their life-forms.</i>	138
Tableau 12. <i>Comparison of diatom diversity indices for oyster shells and microphytobenthos assemblages. Bourgneuf bay assemblage was sampled in a mudflat close to the vertical oyster reefs (Méléder et al., 2007) . The Loire estuary refers to the work of Benyoucef (2014) and the Tagus estuary to the work of Ribeiro (2010). The highest averaged diversities reported in those studies are listed. When available Standard Deviation are provided ($\pm$ S.D.).</i>	146

INTRODUCTION GENERALE

Les environnements côtiers, zones de transition entre la terre et la mer, comptent parmi les plus productifs et les plus diversifiés de la planète. Ces écotones sont influencés par l'interaction des processus biotiques et abiotiques des milieux terrestre et océanique et constituent des écosystèmes privilégiés pour de nombreuses espèces marines, souvent exploités par l'Homme. Ces espaces occupent seulement 8 % de la surface totale des océans mais génèrent près de 40 % des services écosystémiques de la planète, estimés à 12,6 trillion US\$ (Costanza *et al.*, 1997). Les écosystèmes côtiers sont cependant fragilisés par les activités anthropiques qui ne cessent de s'accroître sur le littoral. L'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature) a estimé qu'environ 60 % de la population humaine vivait à moins de 100 km des côtes. Les populations non côtières sont par ailleurs situées majoritairement à proximité des cours d'eau (rivières et fleuves), et peuvent donc affecter indirectement l'environnement marin (Kay and Alder, 2005). Les pressions exercées par les activités anthropiques (activités industrielles, agricoles, exploitation des ressources halieutiques, aquaculture, tourisme, *etc.*) ont un impact néfaste sur la diversité des espèces (Palumbi, 2001 ; Raven, 2002) dont la surexploitation des pêches (55 %) et la perte ou la dégradation des habitats (37 %) qui sont responsables des extinctions marines à l'échelle locale, régionale et globale (Dulvy *et al.*, 2003). Les effets du changement climatique, des pollutions et des perturbations liées au transfert et à l'introduction d'espèces non-indigènes devenant invasives, sont également des facteurs importants des changements du fonctionnement et de la structure des écosystèmes.

Une invasion biologique se fait en plusieurs étapes (Boudouresque and Verlaque, 2002 ; Colautti *et al.*, 2006) et commence tout d'abord par l'introduction, volontaire ou accidentelle, d'une population dans un environnement où elle était auparavant inexistante (Rejmánek *et al.*, 2002). Sa naturalisation (capacité d'une population à se reproduire dans le milieu naturel sans l'intervention de l'Homme) dépend ensuite des conditions environnementales à un moment donné, qui doivent lui être favorables pour sa prolifération (Boudouresque, 2005 ; Eno *et al.*, 1997). Puis, lorsque son installation provoque des perturbations de la biodiversité autochtone, modifie les flux de matières ou impacte les activités économiques humaines engendrant éventuellement des problèmes de santé publique (Boudouresque and Verlaque, 2012 ; Ruiz *et al.*, 1997 ; Zenetos *et al.*, 2011), l'espèce est considérée comme invasive (Boudouresque and Verlaque, 2002). Bien que seulement 0.1 % des espèces introduites deviennent invasives (Lodge, 1993 ; Williamson, 1996), le transfert d'espèces non-indigènes est reconnu par plusieurs auteurs comme l'un des problèmes environnementaux majeurs du XXI^{ème} siècle (Boudouresque, 1999 ; Clout, 1998, 1995 ; Molnar *et al.*, 2008) et constitue une des menaces principales pour les océans d'après l'IUCN (Briggs, 2007 ; IUCN, 2003). Les invasions biologiques sont actuellement considérées comme la seconde cause de perte de biodiversité (Glowka *et al.*, 1994). En réponse aux engagements pris à travers la Convention sur la Diversité Biologique (CDB, article 8h), un règlement du Parlement Européen entré en vigueur en 2015, vise à prévenir,

contrôler et éradiquer la présence de ces espèces exotiques envahissantes. A l'échelle mondiale, très peu de territoires ont été préservés des introductions (ou à défaut de n'avoir aucune information) puisqu'il a été recensé au moins une espèce invasive (ayant engendré de graves perturbations sur l'écosystème hôte) sur 194 des 232 écorégions marines (Figure 1 ; Molnar *et al.*, 2008). Parmi les espèces marines introduites, une majorité de crustacés, mollusques et algues a été signalée.

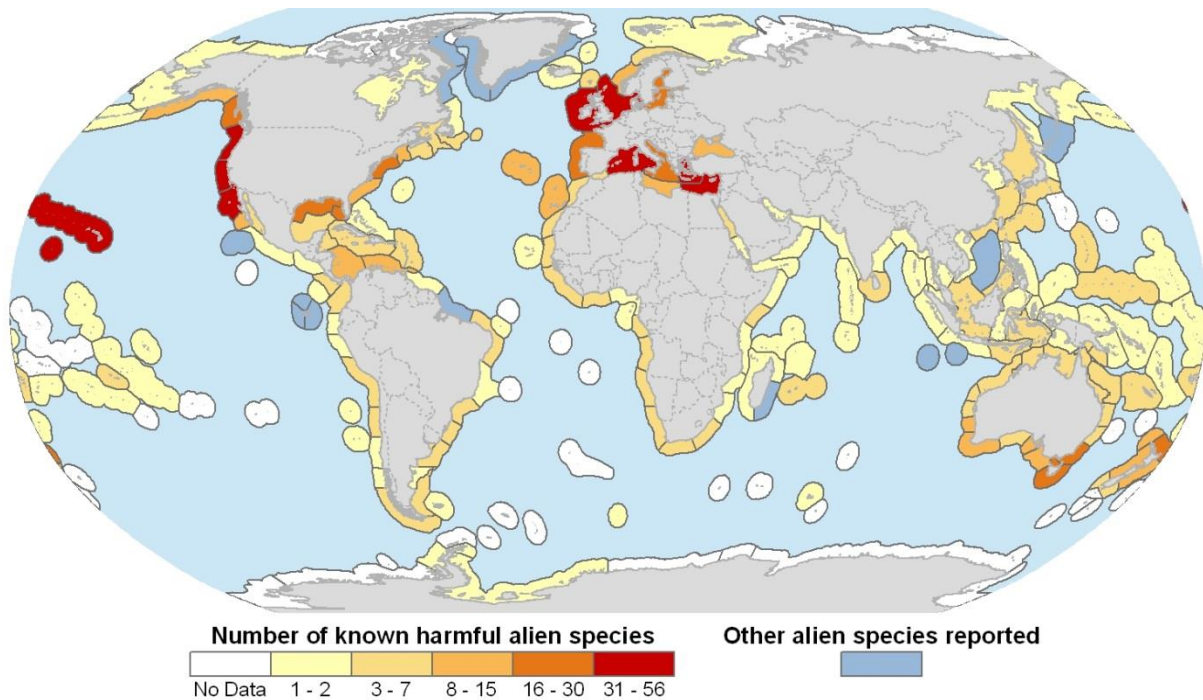


Figure 1. D'après Molnar *et al.* (2008). Carte mondiale des espèces non-indigènes ayant un impact négatif sur les écosystèmes. La nuisance a été déterminée par un indice d'impact écologique sur une échelle de 1 à 4. Les espèces « nocives » représentées ici ont un indice de 3 ou 4. Les données ont été analysées selon des écorégions définies par les organismes WWF (World Wildlife Fund) et The Nature Conservancy (Spalding *et al.*, 2007).

Ces introductions biologiques marines ne sont pourtant pas récentes mais elles se sont accentuées depuis le XV^{ème} siècle, dès le début des premières grandes navigations maritimes (Carlton, 1985 ; Cohen and Carlton, 1998 ; Ruiz *et al.*, 1997 ; Vermeij, 1991) qui ont dispersé des organismes, généralement de façon accidentelle, sur de longues distances d'un continent à un autre. Elles s'accroissent encore de nos jours, puisque 80 % du commerce international s'effectue par la mer (OECD/ITF, 2015), ce qui représente une flotte de près de 90 000 navires d'après l'UNCTAD (UNCTAD, 2015). Les eaux de ballasts des bateaux constituent alors le vecteur principal des transferts biologiques (Carlton, 1998 ; Reise *et al.*, 1999) responsables d'environ 7000 introductions d'espèces par jour dans le monde, d'après l'Organisation Maritime Internationale (OMI). Afin de réduire les risques de prolifération d'espèces exotiques, la Convention BWM (Ballast Water Management) adoptée

en 2004 par l'OMI, entrera en vigueur en 2017. Le développement de l'aquaculture est également un vecteur important dans le transfert d'espèces, mais qui, pour certaines populations, s'est fait de manière intentionnelle pour les besoins économiques de ces activités et notamment en ostréiculture (Carlton, 1992 ; Elton, 2000 ; Grizel and Héral, 1991).

C'est le cas de l'huître creuse du Pacifique (ou huître creuse Japonaise), *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), qui a volontairement été introduite dans de nombreux bassins conchylicoles à travers le monde (Figure 2 ; Molnar *et al.*, 2008) à des fins d'exploitation commerciale (Andrews, 1980 ; Grizel and Héral, 1991 ; Quayle, 1988 ; Ruesink *et al.*, 2005 ; Span, 1978 ; Wolff and Reise, 2002).

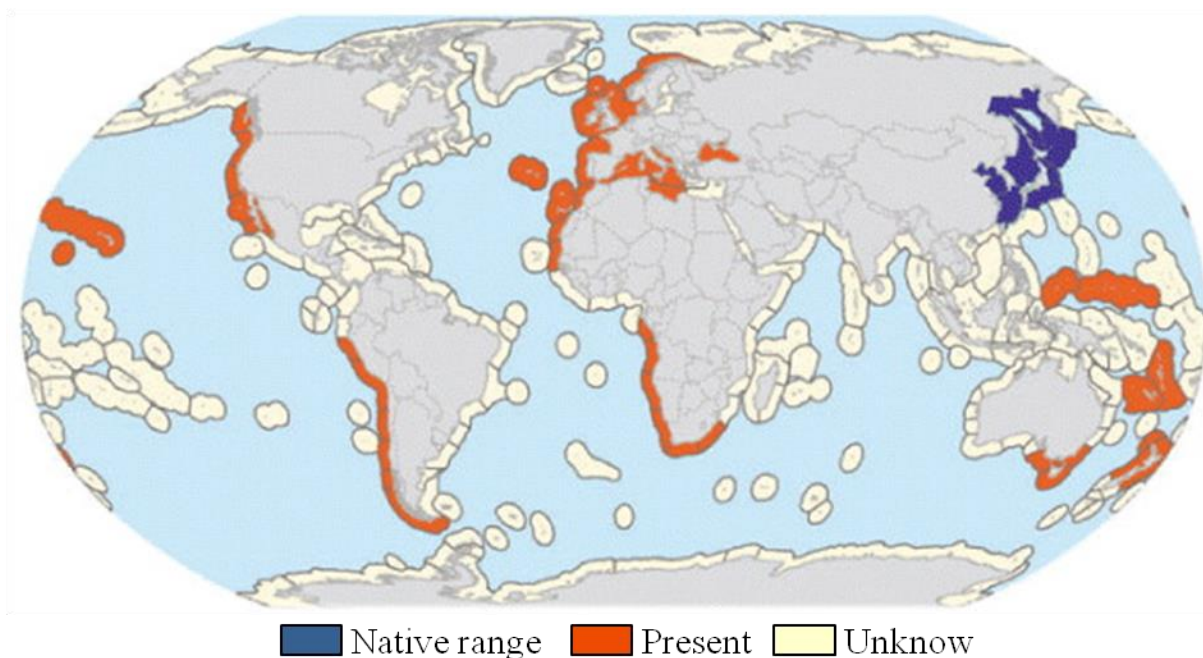


Figure 2. Sites d'introductions volontaires de l'huître creuse du Pacifique (*Crassostrea gigas*). Son aire de répartition d'origine, en bleu, se situe au Nord-Ouest de l'Océan Pacifique. En orange, figurent les 45 écorégions où elle a été introduite. D'après Molnar *et al.*, 2008.

Ses capacités d'adaptation aux conditions environnementales, son taux de croissance rapide, 1,5 à 2 fois supérieur à celui des espèces natives (Bougrier *et al.*, 1986 ; Haure *et al.*, 2001 ; Héral *et al.*, 1986 ; His, 1972 ; Menzel, 1979) et sa résistance face aux épizooties qui décimaient les populations natives, ont été les principaux facteurs du succès de son introduction. Elle représente aujourd'hui 97 % de la production ostréicole mondiale, dominée par la Chine, la Corée du Sud, le Japon et la France (FAO, 2014). Elle s'est établie de manière durable dans l'environnement (capacité à se reproduire naturellement, sans l'intervention de l'homme) dans 17 pays (Ruesink *et al.*, 2005), mais son recrutement au début des années 1990 reste encore très irrégulier et sporadique dans les eaux tempérées

de l'Atlantique Nord (Le Borgne *et al.*, 1973) . Ces dernières décennies ont cependant été marquées par une invasion massive progressant vers des latitudes de plus en plus septentrionales. En Europe, *C. gigas* est retrouvée à l'état sauvage en bordure des côtes de l'Allemagne (Diederich *et al.*, 2005 ; Nehls and Büttger, 2007 ; Reise, 1998), des Pays-Bas (Fey *et al.*, 2009 ; Wehrmann *et al.*, 2000), de l'Irlande (Guy and Roberts, 2010), et jusqu'en Scandinavie à une latitude de 60° N (Wrange *et al.*, 2010). Son expansion a été mise en relation avec le réchauffement global des températures des océans qui a atteint les seuils thermiques nécessaires à sa reproduction et à la survie des larves (Cognie *et al.*, 2006 ; Diederich *et al.*, 2005 ; Dutertre *et al.*, 2010 ; Nehls *et al.*, 2006 ; Thomas *et al.*, 2015 ; Troost, 2010). Son aire de répartition peut encore s'étendre si l'on considère les températures de surface de l'eau (Carrasco and Barón, 2010) mais également d'autres facteurs biotiques et abiotiques (Cardoso *et al.*, 2007). Enfin, sa capacité à se fixer sur n'importe quels substrats durs (tels que les roches mais aussi les débris coquillers) lui donne la possibilité de coloniser aussi bien les roches que les vasières intertidales (Diederich, 2006, 2005 ; Markert *et al.*, 2010 ; Nehls *et al.*, 2006 ; Reise, 1998). L'espèce est qualifiée « d'ingénieur d'écosystème » car son comportement grégaire lui permet de créer d'importants récifs biogéniques constituant de nouveaux habitats (Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). Localement, les récifs de bivalves peuvent modifier le fonctionnement et la structure des écosystèmes. Ils augmentent la richesse spécifique associée par la création d'habitats complexes (Escapada *et al.*, 2004 ; Gouletquer and Héral, 1991 ; Gutierrez *et al.*, 2003 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Lejart and Hily, 2011), enrichissent la colonne d'eau et les sédiments en sels nutritifs (Asmus *et al.*, 1995 ; Dame *et al.*, 1989 ; Prins and Smaal, 1994), améliorent la clarté et la qualité de l'eau par filtration (Ferreira *et al.*, 2011 ; Nelson *et al.*, 2004 ; Newell, 2004 ; Newell and Koch, 2004 ; Prins *et al.*, 1998) et protègent des courants et de l'érosion (Borsje *et al.*, 2011 ; Scyphers *et al.*, 2011 ; Troost, 2010 ; Walles *et al.*, 2015b ; Ysebaert *et al.*, 2012). Cependant, à plus large échelle, ils sont responsables d'une banalisation de l'environnement, au détriment d'habitats remarquables (Green and Crowe, 2013). Les huîtres sont alors en compétition pour l'espace avec des espèces natives telles que les moules, *Mytilus edulis* (Diederich *et al.*, 2005 ; Green *et al.*, 2013 ; Markert *et al.*, 2013 ; Reise, 1998 ; Schmidt *et al.*, 2008 ; Troost, 2010), les herbiers de zostères marines, *Zostera marina* (Everett *et al.*, 1995 ; Kelly *et al.*, 2008 ; Kelly and Volpe, 2007 ; Wagner *et al.*, 2012), les hermines, *Sabellaria alveolata* (Desroy *et al.*, 2011 ; Dubois *et al.*, 2006) ainsi que les espèces d'huîtres autochtones (Krassoi *et al.*, 2008 ; Scanes *et al.*, 2016 ; Zwerschke *et al.*, 2016). Il existe également une compétition trophique intraspécifique lorsque les huîtres se retrouvent à la fois à l'état sauvage et cultivées dans un même milieu. De même, lorsque les limites de la capacité trophique de l'écosystème sont atteintes (McKindsey *et al.*, 2006), cela peut entraîner un ralentissement de la croissance des huîtres cultivées et augmenter le taux de mortalité des individus (Barillé *et al.*, 2010a ; Cognie *et al.*, 2006 ; Héral, 1993 ; Martin *et al.*, 2005).

Les mortalités estivales affectent la production ostréicole depuis plusieurs décennies dans plusieurs régions du monde (Cheney *et al.*, 2000 ; Farley, 1992 ; Imai *et al.*, 1965 ; Soletchnik *et al.*, 1999). Ces mortalités sont liées à des interactions biotiques (gamétogenèse, infestation par des virus et bactéries) et abiotique (température de l'eau, ressource trophique, pluviométrie) complexes. En France, elles se traduisent par des épisodes chroniques qui touchent environ 15 à 30 % des stocks ou par des phénomènes rares et isolés, comme dans le bassin de Marennes-Oléron en 1988 où près de 90 % du stock a été décimé (Bodoy *et al.*, 1990). Cependant depuis 2008, on constate des mortalités estivales exceptionnelles récurrentes comprises entre 60 et 100 % sur l'ensemble des sites de production français et dans d'autres pays (Irlande, Portugal, Royaume-Uni, Nouvelle-Zélande) (Cotter *et al.*, 2010 ; Girard and Pérez Agúndez, 2014 ; Pernet *et al.*, 2012). Elles touchent majoritairement le naissain (âgé de moins d'un an), les juvéniles (entre 12 et 18 mois) et plus récemment les adultes qui ont atteint une taille commercialisable (Degremont *et al.*, 2011 ; Segarra *et al.*, 2010), par l'action combinée d'un herpès virus OsHV-1 μ var et d'une bactérie (*Vibrio splendidus*). Face à ces épisodes de surmortalités qui affectent l'économie des entreprises ostréicoles, des mesures doivent être prises pour limiter les pertes et compenser le manque à gagner. C'est donc naturellement, que de plus en plus de professionnels se tournent vers la collecte des huîtres sauvages, dont le statut change progressivement d'espèce invasive à celui de ressource. Pour certains ostréiculteurs n'ayant pas la trésorerie leur permettant d'acheter du naissain d'écloserie, les gisements naturels apparaissent comme des stocks qui peuvent être exploités pour des huîtres dont la taille correspond à du demi-élevage¹. Ces zones, qui font également l'objet d'une pêche à pied récréative traditionnelle, engendrent de multiples conflits d'usages pour l'accès à la ressource entre les ostréiculteurs, pêcheurs à pied professionnels et de loisir. Cela nécessite donc une gestion intégrant des aspects écologiques, socio-économiques et juridiques. Des arrêtés préfectoraux (annexe 1) ont alors été mis en place pour réglementer et limiter la pêche sur certains gisements sauvages. La réglementation, limitant le nombre de licences attribuées aux pêcheurs à pied professionnels ainsi que les quotas autorisés, est en partie définie par les études de stocks qui sont menées localement par les organismes de pêche (CRC, COREPEM, SMIDAP), l'IFREMER et les universités. Ces études de stocks se basent sur des méthodes qualitatives et quantitatives qui ont traditionnellement été appliquées pour l'étude de la macrofaune benthique et relèvent de stratégies d'échantillonnages aléatoire, systématique ou stratifié selon la zone à étudier (Blanchet, 2004 ; Cognie *et al.*, 2006 ; Krebs, 1989). Ces méthodes sont cependant très coûteuses en termes de temps et de personnels et parfois compliquées à mettre en place dans des environnements difficiles d'accès. En effet, les huîtres sauvages se fixent sur les roches intertidales accessibles

¹ Transfert des huîtres âgées d'environ **18 mois** dans les sites de production. Elles sont alors mises en poches sur des tables métalliques (les techniques d'élevage peuvent varier selon le site de production. La période de demi-élevage dure de 8 à 12 mois pendant laquelle les poches sont retournées et nettoyées régulièrement afin d'enlever les algues épibiontes.

uniquement à marée basse, parfois éloignées du haut de l'estran et nécessite du matériel spécifique pour se déplacer lorsque les récifs se forment sur la vase (à partir d'un substrat dur comme les débris coquilliers). Les échantillonnages doivent également prendre en compte la très forte hétérogénéité des récifs d'huîtres sauvages, dont la biomasse peut représenter seulement quelques centaines de grammes par mètre carré à plus de 50 kg/m² (Figure 3).

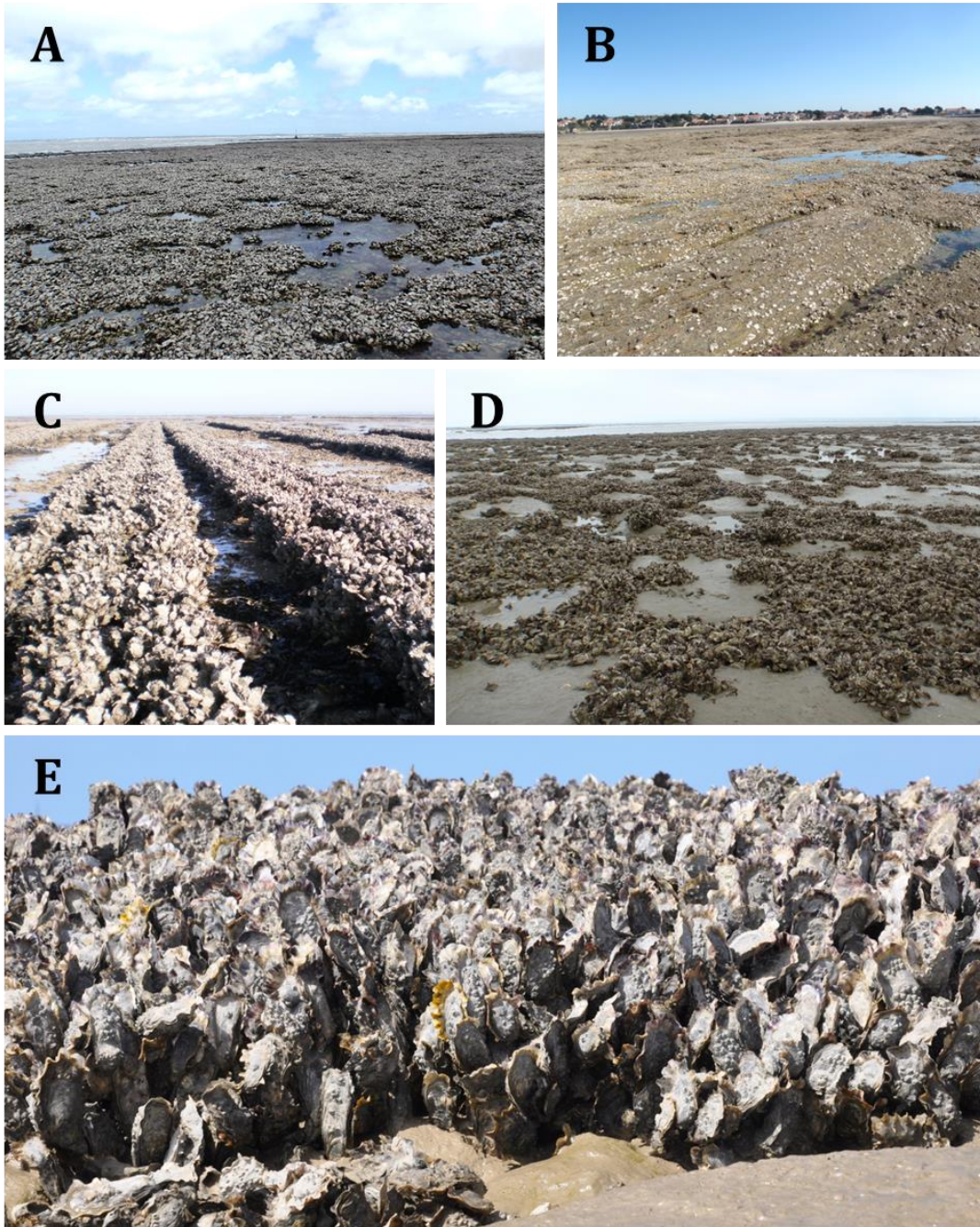


Figure 3. Diversité des faciès des récifs d'huîtres sauvages. (A) Récif homogène composé d'une seule couche de coquilles fixées sur la roche. (B) Colonisation éparse de quelques huîtres

sauvages (très faible biomasse au m²). (C) Colonisation dense des tables ostréicoles laissées à l'abandon. (D) Récifs denses dispersés de façon hétérogène et entourés de vase. (E) Récif d'huîtres sauvages avec un empilement de plusieurs couches d'huîtres vivantes (très forte biomasse au m²).

Il est donc important de trouver de nouvelles techniques complémentaires voire de substitutions pour améliorer l'efficacité, la rapidité et la répétitivité des échantillonnages. L'utilisation de la télédétection satellitale et aéroportée, par ses propriétés synoptiques, offre des perspectives de développement de méthodes automatisées qui peuvent être transposées à différents types d'habitats et à des échelles locale, régionale, nationale, et globale. De manière générale, la télédétection permet d'obtenir des informations sur un objet à distance, par la mesure de la quantité d'énergie électromagnétique qu'il réfléchit en fonction des longueurs d'onde. Les technologies à disposition sont aujourd'hui très variées, allant de la simple photographie en couleur à l'analyse d'images optiques visible proche infra-rouge (multispectrale, hyperspectrale), LIDAR ou RADAR, acquises depuis des plateformes satellitaires ou aéroportées (avion, drone). Elles sont de plus en plus utilisées dans les écosystèmes marins et côtiers et peuvent notamment nous renseigner sur les caractéristiques sédimentaires des vasières (Gade *et al.*, 2008 ; Verpoorter *et al.*, 2009, 2007) ainsi que sur la diversité des habitats benthiques tels que les herbiers d'angiospermes marines (Barillé *et al.*, 2010b ; Ferguson and Korfmacher, 1997 ; Gullström *et al.*, 2006 ; Pasqualini *et al.*, 2005), les microalgues benthiques (Benyoucef *et al.*, 2014 ; Brito *et al.*, 2013 ; Combe *et al.*, 2005 ; Kutser *et al.*, 2006 ; Vona Méléder *et al.*, 2003), les récifs de coraux (Andréfouët *et al.*, 2003 ; Hochberg, 2003 ; Mishra *et al.*, 2006 ; Mumby *et al.*, 2004), d'hermelles (Marchand and Cazoulat, 2003 ; Noernberg *et al.*, 2010) ou de bivalves (Choe *et al.*, 2012 ; Dehouck *et al.*, 2011 ; Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015 ; Schill *et al.*, 2006).

Cependant, dans le cadre spécifique de la cartographie des récifs d'huîtres sauvages, l'utilisation de la télédétection reste encore très marginale en raison des difficultés à identifier précisément ces structures souvent hétérogènes spatialement et spectralement et de les différencier du substrat (roche, vase) ou d'autres organismes benthiques.

L'objectif général de ce travail de thèse est de développer une méthode permettant l'identification des récifs d'huîtres sauvages en utilisant les techniques de télédétection multispectrale, hyperspectrale et radar. Il s'agira dans un premier temps, de comparer différentes résolutions spatiales et spectrales pour l'acquisition de données qualitatives et quantitatives relatives aux gisements naturels d'huîtres. Puis, des données de réflectance à micro-échelle seront analysées selon différentes conditions expérimentales, afin d'identifier les sources de la variabilité spectrale inhérentes à la complexité de ces habitats. Enfin dans une approche plus globale, il sera question d'étudier les interactions entre les huîtres

sauvages et leur milieu et d'évaluer leur dynamique spatio-temporelle à l'échelle d'un bassin conchylicole.

Le premier chapitre présente une synthèse bibliographique des thèmes abordés dans cette thèse. Il dressera dans un premier temps, l'état des connaissances actuelles sur l'huître creuse du Pacifique (*Crassostrea gigas*), en considérant ses caractéristiques physiologiques en lien avec son expansion dans le milieu naturel, et ses interactions écologiques avec les autres communautés benthiques, notamment la microflore associée aux récifs. Dans un second temps, les méthodes de télédétection employées seront détaillées afin de montrer l'intérêt de leur utilisation pour cartographier les récifs d'huîtres sauvages et plus globalement pour décrire des éléments composant la structure d'un écosystème.

Le second chapitre est une étude qui porte sur la comparaison des résolutions spatiales et spectrales pour la détermination qualitatives et quantitatives des récifs d'huîtres sauvages. Cette étude est réalisée dans la baie de Bourgneuf qui figure à la 4^{ème} place des bassins ostréicoles de France. Une image hyperspectrale aéroportée acquise par le capteur HySpex (avec une résolution spectrale composée de 160 bandes contiguës entre 400 et 1000 nm et une résolution spatiale de 1 m) est comparée à une image multispectrale satellitaire acquise par le capteur HRG de SPOT 5 (avec une résolution spectrale de 3 bandes et une résolution spatiale de 10 m). Cette étude met en évidence la nécessité d'obtenir des données avec une haute résolution spectrale (hyperspectrale) et une haute résolution spatiale pour détecter avec précision les récifs d'huîtres sauvages. Des mesures spectroradiométriques sur le terrain, et les spectres de l'image HySpex révèlent également la présence de bandes d'absorptions chlorophylliennes (chlorophylles *a* et *c*) associées aux récifs, et suggèrent donc la présence d'un biofilm de microalgues qui se développe à la surface des coquilles des huîtres.

La présence de ces bandes d'absorptions suggèrent la présence de communautés photosynthétiques épilithiques (microalgues fixées sur les substrats durs tels que la roche ou les coquilles de mollusques) et endolithiques (microalgues qui pénètrent activement et vivent à l'intérieur de la roche ou des coquilles) dont la contribution à la variabilité spectrale des coquilles est étudiée dans **un troisième chapitre**. Pour cela, des coquilles d'huîtres sauvages ont été scannées par une caméra HySpex en laboratoire afin d'obtenir une image hyperspectrale (résolution spectrale de 160 bandes contiguës entre 400 et 1000 nm) avec une résolution spatiale de 200 µm. La comparaison des spectres des images avec une librairie de signatures spectrales a permis de mettre en évidence la présence de 4 classes différentes de microalgues (diatomées, chlorophycées, cyanobactéries et rhodophycées) qui composent ces communautés de microalgues. D'autre part, une analyse pigmentaire à partir de coquilles broyées a été réalisée par HPLC (High Performance Liquid Chromatography). Les pigments photosynthétiques majoritaires des classes de microalgues

présentes ont été quantifiés et corrélés à des longueurs d'ondes spécifiques identifiées sur les images.

Malgré la résolution hyperspectrale du capteur HySpex, il n'a pas été possible de différencier les espèces au sein de chaque classe de microalgues puisqu'elles sont globalement caractérisées par le même cortège pigmentaire et possèdent donc une signature spectrale étroitement similaire. L'objet du **quatrième chapitre** a donc été d'identifier les espèces présentes pour les classes des diatomées, cyanobactéries et chlorophycées. Les protocoles d'extraction des cellules ont été adaptés aux communautés épilithiques (pour les diatomées) ou endolithiques (pour les cyanobactéries et chlorophycées) puis les espèces ont été déterminées par observations microscopiques. Ces observations ont permis de mettre en évidence des différences de biodiversité microalgale en fonction de la typologie récifale.

Enfin, **un cinquième** et dernier **chapitre** vient contextualiser l'évolution spatio-temporelle de la colonisation des huîtres sauvages, dans un écosystème conchylicole, la baie de Bourgneuf. Cette colonisation est mise en parallèle avec celles d'autres espèces benthiques (algues brunes, microphytobenthos, zostères). L'analyse d'une série temporelle d'images SPOT a permis de mettre en évidence une évolution antagoniste de la surface des récifs d'huîtres sauvages et des ceintures de macroalgues brunes sur une période de 30 ans (1986 – 2014). Un indice de végétation (NDVI) a également été appliqué à une série temporelle d'images MODIS, caractérisées par une faible résolution spatiale (250 m) mais une haute résolution temporelle (journalière). L'évolution globale des valeurs des NDVI MODIS, analysés par des modèles statistiques de dynamique linéaire (DLM) a confirmé les tendances observées à plus haute résolution spatiale.

L'ensemble des résultats, des travaux et des méthodes utilisées font l'objet d'une **discussion générale** puis d'une **conclusion** afin de balayer l'ensemble des techniques à disposition qui permettrait d'améliorer les cartographies futures. Une des **perspectives** à ce travail est de poursuivre et d'accroître le couplage entre les données radar et les données optiques qui sont complémentaires pour la détection des structures biogéniques récifales dans les milieux côtiers.

CHAPITRE I

ETAT DES CONNAISSANCES

Dans ce chapitre

*Nous présenterons les principaux faits marquants de l'ostréiculture aux niveaux mondial et national, afin de décrire et comprendre les enjeux de l'invasion de l'huître creuse du Pacifique (*Crassostrea gigas*) et des récentes crises ostréicoles. Nous verrons comment ces populations « ingénieurs d'écosystème », s'intègrent dans leur environnement, impactent l'écosystème et interagissent avec les autres organismes.*

Nous étudierons l'importance de l'utilisation des nouvelles technologies de télédétection pour l'étude des écosystèmes. Nous décrirons les principes fondamentaux, les données à disposition, les méthodes utilisées et les limites rencontrées. Nous verrons comment ces techniques peuvent être appliquées à la détection des huîtres à différentes échelles spatiales et temporelles.

I.1. L'huître creuse *Crassostrea gigas*, « une super conquérante »

Avant de dresser le portrait de l'huître creuse, nous allons parcourir l'historique de la culture des huîtres en France et dans le monde. De la pêche à l'élevage, ces activités sont fortement liées à l'environnement et la qualité des eaux côtières. Les pratiques se sont diversifiées, adaptées et spécialisées au cours du temps, des espaces et des coutumes.

I.1.1. Synopsis – L'ostréiculture

Les huîtres représentent un large groupe de mollusques bivalves dont les nombreuses espèces sont représentées dans toutes les mers du monde. Elles constituent une source alimentaire très appréciée des populations ancestrales dont les premiers signes de collecte remontent vers 2000 avant J.C., par les populations asiatiques qui utilisaient des pieux de bambous en guise de collecteur. En Europe, ce sont les Romains qui furent les premiers à développer des élevages d'huîtres dans des « *ostriaria* », des parcs ostréicoles situés dans des lagunes d'affinage. Des études archéologiques et historiques démontrent également une consommation importante d'huîtres en France depuis le mésolithique (Dupont and Gruet, 2005 ; Gutiérrez-Zugasti *et al.*, 2011), le Moyen Age (Gruet and Prigent, 1986) ou encore à la Renaissance où elles constituent un met très apprécié des Rois de France (Grelon, 1978). La production est alors basée uniquement sur la pêche (par cueillette ou dragage) des gisements naturels d'huîtres plates, *Ostrea edulis*. Dès le XVIII^{ème} siècle, la surexploitation de la ressource cause les premières pénuries des gisements sauvages (Sauzeau, 2005). Des réglementations interdisant la pêche pendant les mois « sans r » (de mai à août), période sensible pour la reproduction, ont été prises pour laisser le temps de reconstituer les stocks. Cela n'a toutefois pas été suffisant pour pérenniser l'exploitation des bancs naturels, ce qui a nécessité de trouver de nouvelles méthodes pour l'élevage des huîtres en contrôlant la production dès le captage du naissain. C'est ainsi qu'est apparue l'ostréiculture moderne, à partir des observations du naturaliste Victor Coste, qui réussit à importer avec succès en 1858 en France, les méthodes de captage appliquées en Italie (Coste, 1861). La production reste cependant fragile, instable et reposant exclusivement sur la culture de la seule espèce d'huître plate *O. edulis*. C'est en 1868 que l'huître creuse, *Crassostrea angulata* (Lamarck, 1819), fut introduite accidentellement en France, sur les côtes de la Gironde, à partir du navire « Le Morlaisien » en provenance du Portugal (Héral, 1989). Elle colonise rapidement le milieu naturel et entre dans l'élevage en parallèle des huîtres plates. Les deux espèces se partagent la production, jusqu'en 1920 où la première crise de mortalité, par épizootie, touche les huîtres plates (Dollfus, 1921). *O. edulis* a complètement disparu de certains sites de production du Sud de la France qui l'ont totalement remplacé par *C. angulata*. La production de cette dernière atteint des records dans les années 1950 avec plus de 85 000 tonnes d'huîtres cultivées. Cependant, dans les années 1960, les populations d'huîtres du Portugal

sont en déclin à cause d'une maladie virale qui affecte les branchies des animaux (Alderman and Gras, 1969 ; Comps, 1970 ; Marteil, 1969). *C. angulata* va alors quasiment disparaître au cours des années 1970. Dans le même temps, deux maladies parasitaires, la marteillose (*Marteilia refringens*) et la bonamiose (*Bonamia ostreae*), continuent d'affaiblir les stocks de l'huître native *O. edulis* (Comps, 1970 ; Grizel *et al.*, 1974 ; Grizel and Tige, 1973). C'est dans ce contexte de crises ostréicoles, qu'a été introduit volontairement, une autre espèce d'huître creuse, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), originaire du Pacifique. Ces huîtres ont été le vecteur pour l'introduction involontaire de beaucoup d'autres espèces y compris des pathogènes (Boudouresque, 2012 ; Murray and Peeler, 2005). Avec les introductions d'adultes, en provenance du Canada, et de naissains en provenance du Japon (Grizel and Héral, 1991 ; Gruet *et al.*, 1976), *C. gigas* a probablement contribué à la dispersion des maladies (Barber, 1997 ; Ruesink *et al.*, 2005). L'huître creuse s'est révélée être plus tolérante face aux pathogènes et aux variations environnementales. Pourtant, une parenté génétique a été mise en évidence entre *C. gigas* et *C. angulata*, qui seraient deux variétés d'une même espèce (Boudry *et al.*, 1998 ; Huvet *et al.*, 2004 ; Menzel, 1974 ; Reece *et al.*, 2008), donnant des hybrides viables et fertiles (Huvet *et al.*, 2001 ; Soletchnik *et al.*, 2002). Les différences morphologiques, physiologiques (Batista *et al.*, 2007 ; Haure *et al.*, 2003 ; Soletchnik *et al.*, 2008) et génétiques (Drinkwaard, 1999 ; Huvet *et al.*, 2000 ; Leitão *et al.*, 2007) qui ont été mises en évidence entre ces deux sous-espèces s'expliqueraient par le fait que les populations européennes de *C. angulata* proviennent d'un faible nombre d'individus asiatiques introduits accidentellement au Portugal au cours du XV^{ème} ou XVI^{ème} siècle (Carlton, 1998, 1996 ; Drinkwaard, 1999 ; Edwards, 1977 ; Huvet *et al.*, 2000 ; Zibrowius, 1991). Alors qu'en 1975, *C. angulata* avait quasiment disparu des suites des épizooties, on constate les premiers captages du naissain de *C. gigas* dans le milieu naturel (Héral *et al.*, 1983). Sa résistance aux maladies et les nouvelles techniques d'élevages en conditions « surélevées » permettent de relancer les activités ostréicoles. Désormais en France, l'essentiel de la production est assurée par l'élevage de l'huître creuse et par une part très faible des huîtres plates (Figure 4).

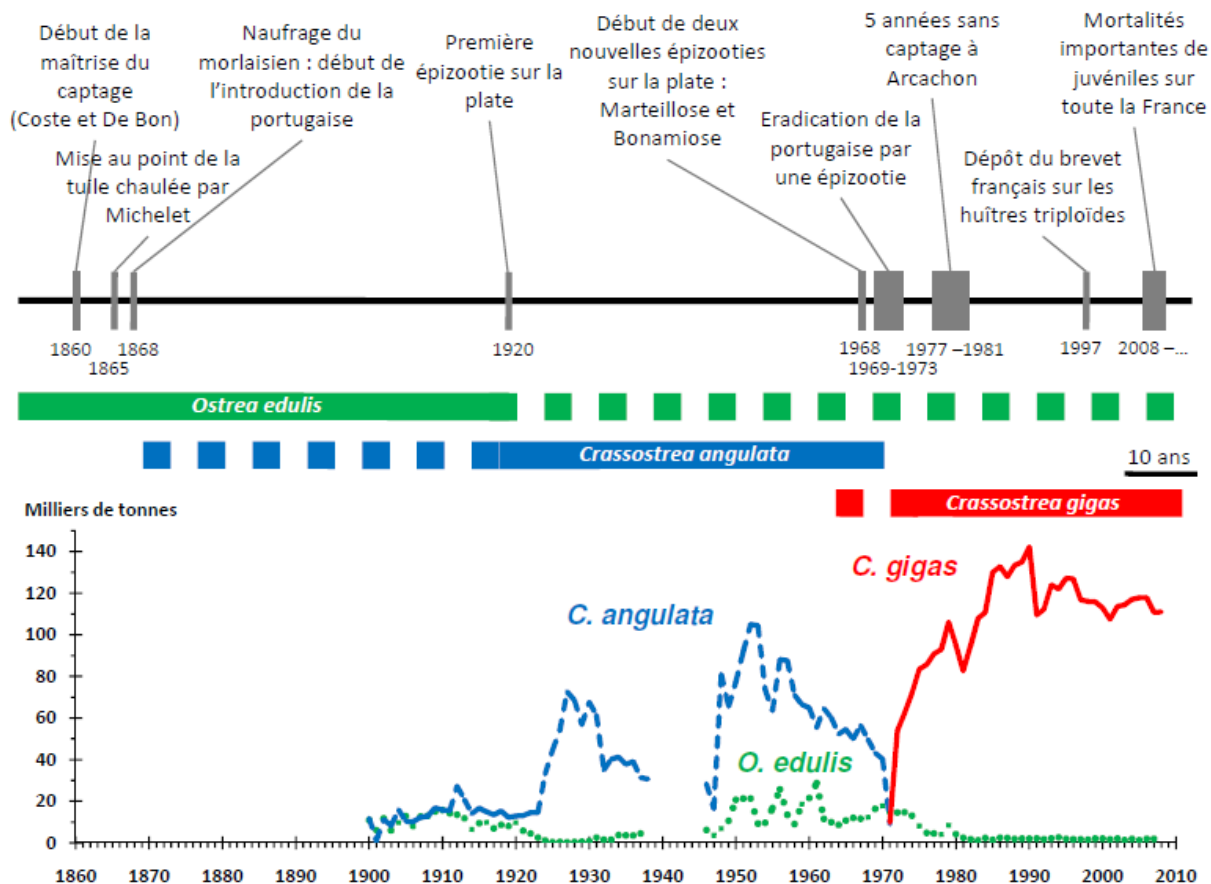


Figure 4. Chronologie de l'ostréiculture, et évolution de la production Française depuis 1900. Les différentes épizooties marquantes et la succession des espèces natives vers la culture des huîtres introduites *Crassostrea gigas* sont représentées. D'après Bernard, (2011).

I.1.2. L'introduction de l'huître creuse Japonaise

L'huître creuse du Pacifique (*C. gigas*) est l'espèce qui a été la plus introduite dans le monde dans le domaine ostréicole. Les premières introductions remarquables se sont effectuées au cours du XX^{ème} siècle sur la façade Ouest des Etats-Unis (Andrews, 1980), en Australie, en Afrique du Sud puis en Europe. En France, il a fallu attendre 1970 et les résultats d'études éco-toxicologiques préliminaires dans son aire d'origine, pour autoriser officiellement l'introduction de cette espèce. Au total, une soixantaine de pays sont concernés par ces introductions (Ruesink *et al.*, 2005). La capacité de cette huître à s'adapter aux variations de température et de salinité, lui a permis de s'établir de façon durable dans au moins 17 pays (Tableau 1).

Tableau 1. Liste des pays d'introduction de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Lorsque cela est connu, on renseigne : le pays où l'espèce a été introduite, la date de la première introduction, et si elle est désormais établie dans le pays hôte et depuis quelle année. Le rapport de production correspond au pourcentage de *C. gigas* dans la production totale d'huîtres du pays, lorsque cela est connu. (D'après les données de Ruesink et al., 2005).

Pays d'introduction	A partir de	Date	Etablissement	Rapport production Exogène / Total
Afrique du Sud	USA (Ouest)	1950	2001	100
Algérie		1984		100
Allemagne	Ecosse	1971	1991	100
Argentine	Chili	1982	1987	100
Australie (Nouvelle-Galles Sud)	Australie	1967	1985	
Australie (Victoria)	Australie	1955	Oui	
Australie (Ouest et Tasmanie)	Japon	1947	Oui	45
Belgique		1990	Oui	
Bélize	USA	1980		
Brésil	Chili	1989	Peu probable	100
Canada (Ouest)	Japon, USA	1912	1925	50
Chili	USA (Ouest)	1983		91
Chine	Japon	1979		0
Corée	USA (Ouest)	1980		0
Costa Rica	USA (Ouest)	1979		
Croatie		1980		0
Danemark	USA, Allemagne	1980	Oui	0
Equateur	USA (Ouest), Chili	1980	Non	100
Espagne	France	1980	Oui	22
Fidji	Japon, USA	1968	Peu probable	
France	Japon, Canada	1966	1975	98
Ile Maurice	USA (Ouest)	1971	Peu probable	0
Iles Anglo-Normandes		1986		100
Irlande	France, Royaume-Uni	1993	Oui	84
Israël	Royaume-Uni	1976	Peu probable	
Italie	France	1972	Oui	100
Japon	USA (Ouest)	1980		0
Malaisie	USA (Ouest)	1980		0
Maroc	France	1966		99
Mexique (Ouest)	USA (Ouest)	1973	Oui	4
Namibie	Chili	1990	Non	100
Norvège	USA (Ouest)	1985		16
Nouvelle-Calédonie	Japon, USA, Australie, Tahiti	1967	Peu probable	100
Nouvelles Hébrides	USA (Ouest)	1972	Non	
Nouvelle-Zélande	Japon, Australie	1958	Oui	83
Palaos	USA (Ouest)	1972	Peu probable	

(Suite)				
Pays d'introduction	A partir de	Date	Etablissement	Rapport production Exogène / Total
Pays-Bas	Canada, Belgique, France, USA	1964	1976	95
France (Polynésie)	USA (Ouest)	1972	Peu probable	
Porto Rico	USA (Ouest)	1980	Non	
Portugal	France, USA (Ouest)	1977	Oui	93
Royaume-Uni	Canada, USA, Hong Kong, Israël	1926	Oui	57
Russie		1976	Peu probable	0
Samoa	USA (Ouest)	1980		
Sénégal		2001		1
Seychelles	Japon	1974	Peu probable	
Singapour		2003	Peu probable	
Slovénie				0
Suède		1980	Non	0
Tahiti	USA (Ouest)	1972	Non	
Tonga	Japon, Australie	1975	Peu probable	
Tunisie	France	1984		
Turquie				
Ukraine		1976	Peu probable	
USA (Alaska)	USA (Ouest)	1980	Peu probable	
USA (Est)	USA (Ouest)	1930	Peu probable	20
USA (Golfe du Mexique)		1930	Non	
USA (Hawaii)	Japon, USA (Ouest)	1926	1960	
USA (Iles Vierges)	USA (Ouest)	1980		
USA (Ouest)	Japon, Corée	1902	Probable	
Vanuatu	USA (Ouest)	1972	Peu probable	

Seules quelques introductions ont échoué dans des eaux trop froides de l'Alaska (Ruesink *et al.*, 2005), ou trop pauvres en nourriture (Eldredge and Humphries, 1994 ; Ruesink *et al.*, 2005) pour assurer sa reproduction. Pour certains pays, son introduction est considérée comme néfaste (Ashton, 2001 ; Blake and Burrows, 2001 ; Orensanz *et al.*, 2002). Mais dans la majorité des zones d'introductions qui pratiquent une activité ostréicole, elle représente un grand intérêt économique (Escapada *et al.*, 2004 ; Leppäkoski *et al.*, 2002 ; MacKenzie Jr *et al.*, 1997). Ces performances de croissance ont largement été approuvées par les producteurs, qui en ont fait l'espèce cultivée dominante supplantant la production des huîtres indigènes (Tableau 1). A l'échelle mondiale, cela a entraîné une quasi monoculture de cette espèce qui représente environ 97 % du marché ostréicole dominé par l'Asie et l'Europe (Figure 5). Pour le continent Américain, *C. gigas* ne représente environ qu'un quart de la production totale d'huîtres (soit 40 000 tonnes) puisque c'est toujours l'huître native *Crassostrea virginica* qui est la plus cultivée (environ 100 000 tonnes). Les principaux pays producteurs de *C. gigas* sont la Chine (4,3 millions de tonnes),

la Corée du Sud (283 000 tonnes), le Japon (184 000 tonnes), et la France (76 000 tonnes) pour une valeur globale d'environ 5 milliards de dollars (FAO, 2014).

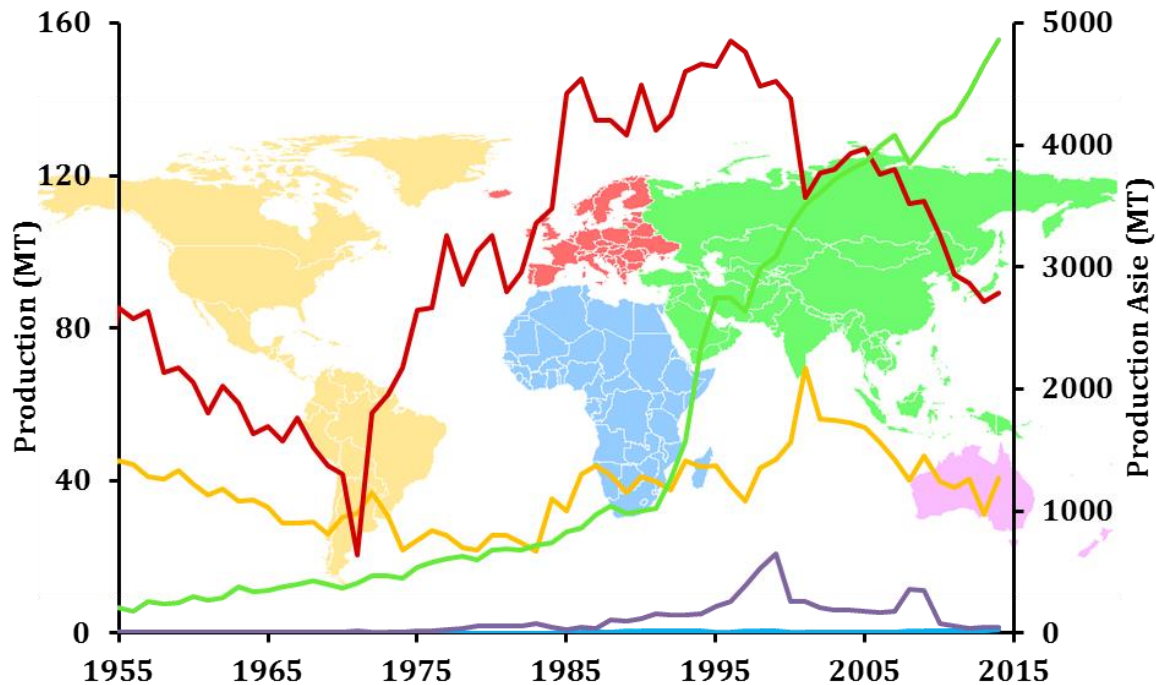


Figure 5. Evolution de la production mondiale de l'huître *Crassostrea gigas* par continent d'après les données FAO 2014. L'axe de droite correspond à la production de l'Asie uniquement.

I.1.3. Les clés du succès pour une implantation réussie

I.1.3.1. Son aire d'origine

Afin de mieux comprendre les raisons de son succès, il faut tout d'abord savoir d'où elle vient et connaître les paramètres initiaux de son environnement. L'huître creuse du Pacifique est originaire du Japon où elle fait l'objet d'une aquaculture ancestrale notamment dans les régions de Miyagi, d'Hiroshima et de Nagasaki (Imai *et al.*, 1965 ; Marteil and Barrau, 1972). D'un point de vue climatique, ces régions sont totalement différentes, avec un climat tropical dans la région de Nagasaki (située plus au Sud) et un climat méditerranéen à Hiroshima. La région de Miyagi, plus au Nord, présente des variations saisonnières de température équivalentes à celles des côtes atlantiques françaises mais bénéficie d'un captage abondant et régulier. En effet, ces zones de captage sont abritées par le relief montagneux qui borde le littoral et sont caractérisées par une faible profondeur d'eau et des températures estivales qui peuvent atteindre 26 à 28 °C, suffisantes pour la reproduction et le recrutement du naissain. Les salinités sont différentes de celles rencontrées en France. Au Japon, elles sont d'environ 30 ‰ en été et de 33 ‰ en hiver tandis qu'en France, elles varient entre 30 ‰ et 35 ‰ et la dessalure intervient en période

estivale. Son aire d'origine ne se limite pas seulement aux côtes Japonaises puisqu'elle est présente des îles Sakhalin en Russie (Latitude 48° N) jusqu'aux côtes Sud-Est de la Chine (Latitude 30° N ; Arakawa, 1990).

I.1.3.2. Mode de reproduction et cycle de vie

Les huîtres creuses *C. gigas* sont des organismes hermaphrodites protandres, c'est-à-dire qu'à la première année de vie benthique, les organismes sont mâles et deviennent majoritairement femelles en fin de vie (Buroker, 1983; Gérard et al., 1995; Guo et al., 1998; Héral and Deslous-Paoli, 1991; Lango-Reynosol et al., 1999). Le cycle de reproduction sur les côtes de l'Atlantique Françaises suit un rythme saisonnier. Une première étape de « repos sexuel » hivernal permet de constituer une réserve d'énergie, qui sera utilisée pour la gamétogenèse (maturation des gonades) au printemps, suivie de la ponte durant la période estivale, qui peut être totale ou s'effectuer en plusieurs fois (Chavez-Villalba, 2001 ; Lango-Reynosol *et al.*, 1999). Enfin une phase de résorption des gamètes résiduels à l'automne, permettant de recréer une réserve énergétique (Beninger *et al.*, 1991). *C. gigas* est une espèce ovipare, c'est-à-dire que la fécondation est externe et s'effectue dans le milieu naturel de façon aléatoire. Elle présente une stratégie de reproduction de type « r », caractérisée par une fécondité élevée, avec l'émission de plusieurs millions de gamètes dans la colonne d'eau (Deslous-Paoli and Héral, 1988; Gérard, 1998; Helm et al., 2004; Héral, 1989), une croissance et une maturation rapides (Lodge, 1993 ; Sakai *et al.*, 2001 ; Williamson and Fitter, 1996). L'émission des gamètes dans la colonne d'eau est déclenchée par des seuils thermiques et se fait de façon synchronisée entre les individus adjacents par des mécanismes chimiques (Galtsoff, 1961 ; His, 1975). Après la fécondation, le cycle de vie des huîtres se distingue par une première phase larvaire pélagique et une phase adulte benthique (Figure 6).

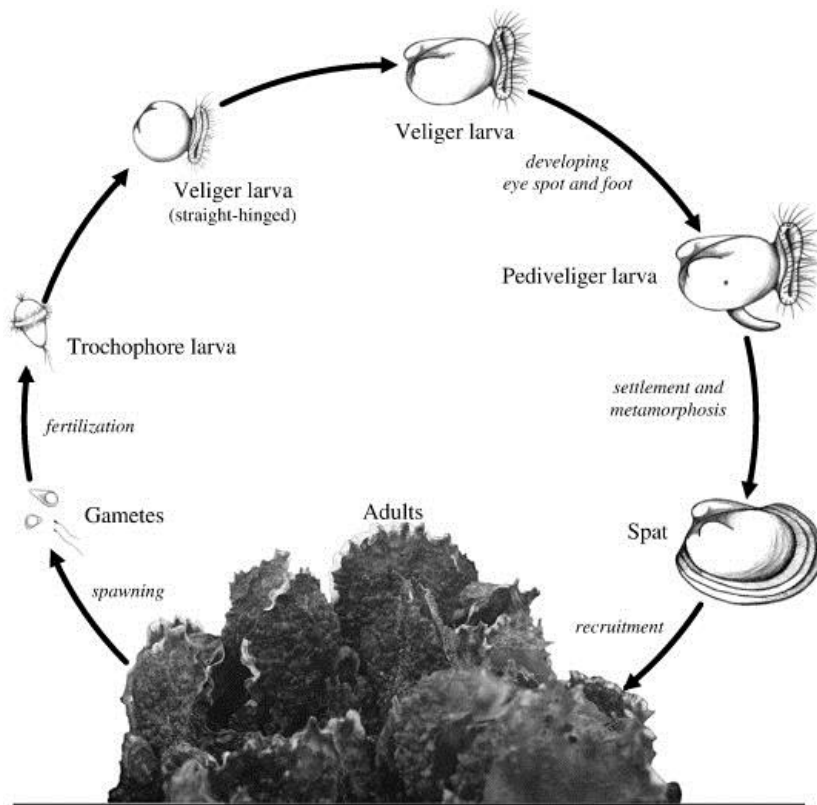


Figure 6. Cycle de vie d'un récif d'huîtres *C. gigas* (le schéma n'est pas à l'échelle). Après la libération des gamètes, la reproduction s'effectue dans la colonne d'eau (reproduction ovipare). La larve trochophore se transforme en large véligère (taille entre 70 et 300 μm) en environ 2 jours. Elle continue à se développer jusqu'au stade pédivéligère où la larve possède un pied et une tâche oculaire. La larve est désormais prête à se fixer sur un substrat favorable pour entamer sa métamorphose en juvénile (naissain) après environ 3 semaines de vie pélagique. D'après (Troost, 2010).

La phase planctonique dure environ 3 semaines au bout de laquelle, après des évolutions morphologiques successives, la larve dite « pédivéligère » cherche un substrat favorable à sa fixation (Waller, 1981). Une fois fixée, c'est le début de la phase benthique sédentaire pour la larve qui se métamorphose en naissain et commence à sécréter sa coquille définitive et les organes de l'adulte (Marteil, 1976). La température du milieu joue un rôle important sur ces organismes poïkilothermes, dont dépend l'ensemble des processus physiologiques à l'état adulte ainsi que le développement et la survie larvaire. Ces organismes sessiles sont d'autant plus dépendants des conditions de l'environnement local puisqu'ils sont incapables de se déplacer, le cas échéant, afin de trouver des conditions plus favorables.

I.1.3.3. Tolérance aux conditions environnementales

La température

La capacité de *C. gigas* à résister à une large gamme de température est l'une des caractéristiques qui lui ont permis de coloniser tous les océans. Chaque étape de sa vie, que ce soit à l'état de larve ou adulte, est contrôlée par des seuils et *optima* thermiques. Durant les premières semaines, le naissain de *C. gigas* requiert une température d'au moins 3°C,

sans quoi la croissance est stoppée, le poids de chair décroît et de fortes mortalités sont observées. En comparaison, les huîtres plates natives *O. edulis*, mieux adaptées aux températures plus fraîches de l'Europe, présentent un meilleur indice de condition et un meilleur taux de survie (Child and Laing, 1998). Une fois que la phase juvénile sensible est achevée, les huîtres adultes peuvent survivre à des températures de -1,9°C (Carrasco and Barón, 2010) à 32°C (Bougrier *et al.*, 1995 ; Rico-Villa *et al.*, 2009) voire supérieures à 40°C (Shamseldin, 1997). Le taux de croissance, qui est plus lent à ce stade que dans la première année de vie de l'huître (Gangnery *et al.*, 2003), est optimal pour une température de 19°C (Bougrier *et al.*, 1995). L'énergie est alors allouée pour la croissance de la chair et de la coquille, puis pour la reproduction. La gamétogenèse est un processus qui est initié à des températures entre 8 et 12°C (Chávez-Villalba *et al.*, 2002; Fabioux *et al.*, 2005; Le Dantec, 1968; Pouvreau and Le Pennec, 2006) et se poursuit jusqu'à la maturation des gonades en période estivale. Vient ensuite la ponte qui n'est déclenchée qu'à partir d'une température de l'eau de 18°C (Castaños *et al.*, 2009 ; Dean *et al.*, 1979 ; Kobayashi *et al.*, 1997 ; Mann, 1979). Selon les régions d'étude, ce seuil thermique n'est pas atteint à la même période et peut entraîner des variations temporelles dans l'émission des gamètes. Dans le cas où le seuil n'est pas atteint, cela peut entraîner l'atrésie des gamètes (Dutertre *et al.*, 2009), et un recyclage de l'énergie dans les tissus de réserve (Méléder *et al.*, 2001). Après l'émission des gamètes et la fécondation dans le milieu naturel, une température entre 20 et 22°C pendant au moins deux semaines consécutives est nécessaire pour le développement optimal des larves (Arakawa, 1990 ; Quayle, 1988 ; Rico-Villa *et al.*, 2009, 2008 ; Shatkin, 1997). Une température trop froide peut causer une mortalité directe chez les larves ou indirecte en augmentant le temps passé dans la colonne d'eau et donc le risque de prédation. Pour pallier les températures plus froides, les huîtres sont capables d'ajuster la quantité de gamètes produits. Ainsi, le nombre moyen d'ovocytes produits est plus important dans les régions situées plus au Nord (Chavez-Villalba *et al.*, 2003 ; Enríquez-Díaz *et al.*, 2009). Ces observations sont partagées par Cardoso *et al.* (2007) qui montre qu'une plus grande partie de l'énergie est dépensée pour le développement des gonades et la production d'ovocytes plus petits chez des populations d'huîtres provenant de la mer des Wadden au Pays-Bas, en comparaison avec des populations de La Rochelle. Cette stratégie d'adaptation, qui peut s'expliquer en partie par les différences de températures mais aussi par la pression de prédation et la disponibilité de la nourriture, permet d'améliorer les chances de dispersion de l'espèce.

La salinité

C. gigas est également une espèce euryhaline, capable de résister à de fortes amplitudes de salinités. Les huîtres peuvent être retrouvées dans les écosystèmes estuariens caractérisés par des salinités entre 2 à 25 ‰ et cultivées dans des marais salants où la salinité peut atteindre 50 ‰ (Héral and Deslous-Paoli, 1991). Les *optima* halins sont

d'environ 20 à 30 ‰ pour la croissance des adultes (Mann *et al.*, 1994), 35 ‰ pour la ponte (Shatkin, 1997), et de 19 à 35 ‰ pour la survie des larves (Mann *et al.*, 1994 ; Rico-Villa *et al.*, 2009). Une salinité supérieure à 50 ‰ cause des mortalités (Héral and Deslous-Paoli, 1991) tandis que les salinités inférieures à 15-20 ‰ vont altérer la filtration de l'animal (Pauley *et al.*, 1988) et la gamétogenèse (Muranaka and Lannan, 1984).

Ecophysiologie de l'alimentation

Pour se nourrir, les huîtres filtrent de grandes quantités d'eau et captent les microalgues (phytoplancton et microphytobenthos remis en suspension) présentes dans la colonne d'eau. Chez les bivalves suspensivores, les branchies, impliquées dans la respiration, jouent également un rôle important dans l'alimentation par la rétention et sélection des particules et leur transport jusqu'à la bouche. Contrairement aux bivalves munis de branchies homorhabdites, comme chez la moule *Mytilus edulis* par exemple, *C. gigas* est pourvu de branchies dites hétérorhabdites lui permettant de pré-sélectionner les particules selon leur taille (Barillé *et al.*, 1993 ; Beninger *et al.*, 2005 ; Cognie *et al.*, 2001). Une fois acheminées vers la bouche, les particules subissent une seconde étape de sélection au niveau des palpes labiaux afin d'améliorer l'efficacité de l'ingestion (Bacon *et al.*, 1998 ; Iglesias *et al.*, 1992 ; Urrutia *et al.*, 2001) en triant les particules minérales ou organiques (Beninger *et al.*, 2008b, 2008a ; Newell *et al.*, 1989), et les espèces de microalgues (Bougrier *et al.*, 1997 ; Cognie *et al.*, 2001). En laboratoire, les expériences sur l'alimentation ont montré que les huîtres étaient capables de filtrer entre 2,5 à 12 L/g/h (Litres par gramme de matière sèche par heure) (Barillé *et al.*, 1997 ; Bougrier *et al.*, 1995 ; Dupuy *et al.*, 2000 ; Gerdes, 1983 ; Kobayashi *et al.*, 1997). Mais les performances de la filtration sont dépendantes de la taille, de la température de l'eau et aussi de la concentration en particules dans la colonne d'eau (Abadie *et al.*, 1999 ; Barillé *et al.*, 1997 ; Bougrier *et al.*, 1995 ; Deslous-Paoli *et al.*, 1987 ; Méléder *et al.*, 2001). Dans le milieu naturel ces performances de croissance sont alors réduites (Wheat and Ruesink, 2013). Cependant, face aux conditions environnementales, et notamment aux fortes turbidités (concentrations en matières en suspension) rencontrées dans les écosystèmes conchylicoles (baies, et estuaires), les huîtres ont la capacité d'adapter la morphologie de leurs organes d'alimentation (branchies et palpes labiaux) .

I.1.4. Invasion du littoral et lien avec le changement climatique

Les introductions nombreuses et répétées de *C. gigas* à travers le monde ont contribué à l'implantation de l'espèce dans de nombreuses régions. Cependant, dans les eaux trop froides de l'Océan Atlantique Nord, il n'était pas attendu qu'elle puisse établir des populations sauvages (Drinkwaard, 1999 ; Gruet, 1970 ; Le Borgne, 1973, p. 197 ; Reise, 1998). Son expansion vers des latitudes de plus en plus septentrionales est un phénomène

relativement nouveau, mis en évidence depuis les années 90 et coïncide avec le réchauffement de la température de l'eau durant cette période (Figure 7).

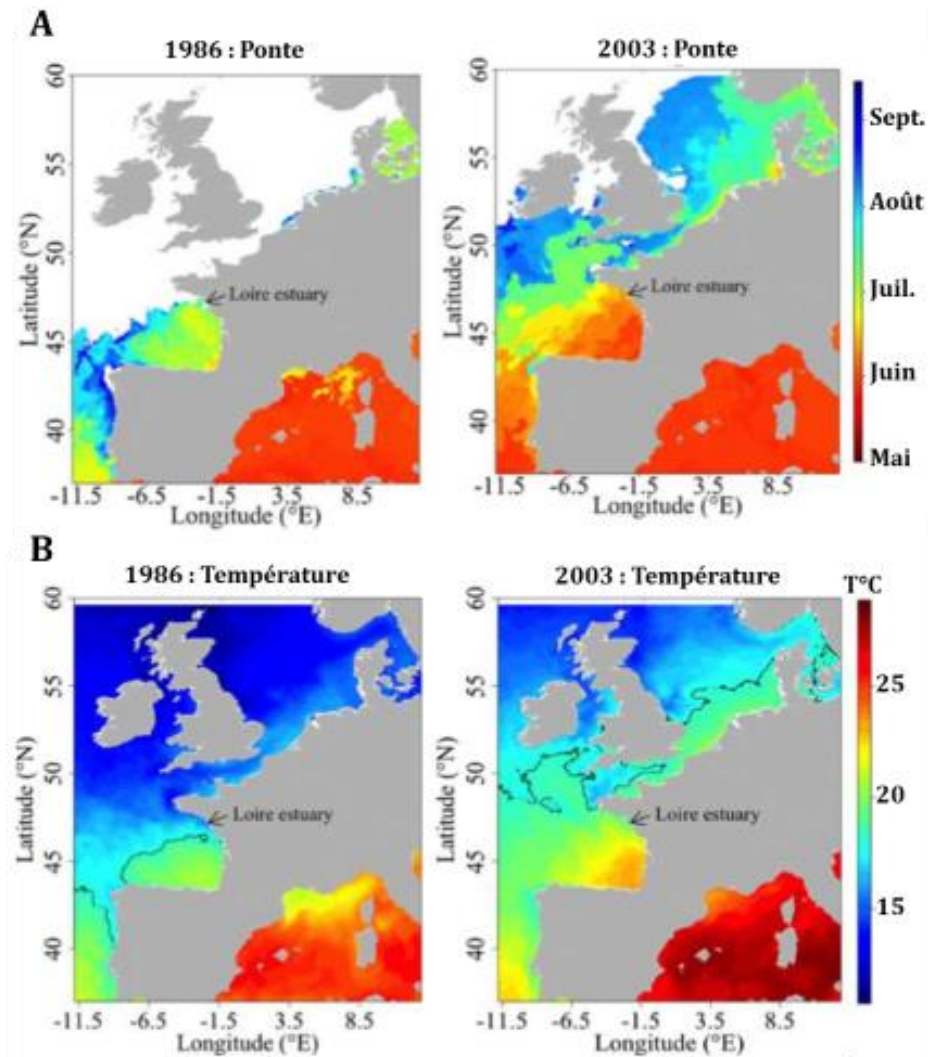


Figure 7. Evolution de la distribution spatiale des pontes de *C. gigas* entre un scénario froid en 1986 et un scénario chaud en 2003 (A). Ces pontes sont corrélées à l'augmentation de la température (B). La ligne noire représente l'isotherme à 18 °C (seuil thermique pour le déclenchement de la ponte). D'après Thomas *et al.*, (2016).

En comparant les températures moyennes des années à faible recrutement et celles à fort recrutement, Diederich *et al.* (2005) ont montré une corrélation significative du recrutement avec des températures plus chaudes de l'eau (d'environ 2 °C) de la mer des Wadden. Sur le littoral atlantique français, le bassin ostréicole de la baie de Bourgneuf était considéré comme la limite Nord pour le recrutement de cette espèce (Dutertre *et al.*, 2009 ; Goulletquer and Héral, 1991 ; Robert and Gérard, 1999). Les températures de l'eau à la période estivale n'étaient pas suffisamment chaudes, hormis quelques années exceptionnelles, pour permettre la survie et le recrutement des larves. Mais à partir de 1995, les événements couplant des températures supérieures à 22 °C pendant au moins 2

semaines consécutives (critères nécessaires pour la survie des larves), ont été plus réguliers et récurrents sur plusieurs années (Figure 8).

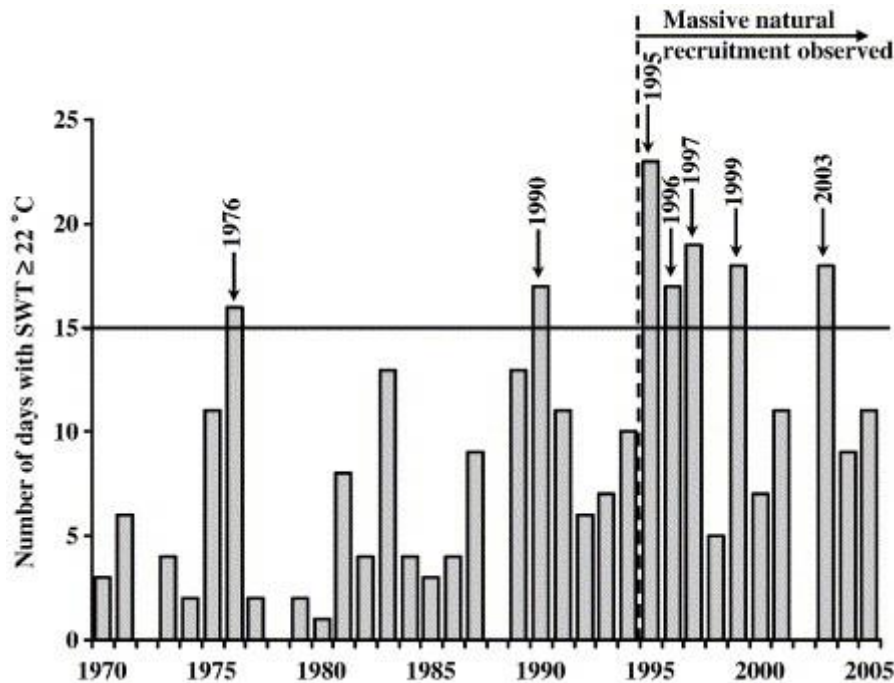


Figure 8. Nombre de jours avec des températures de surface de l'eau supérieures à 22 °C en Baie de Bourgneuf depuis 1970. Les années réunissant les critères de survie larvaire (température supérieure à 22 °C pendant 2 semaines) sont indiquées par une flèche. D'après Cognie *et al.*, 2006.

Crassostrea gigas est désormais considérée comme une espèce invasive le long des côtes de l'Espagne, jusqu'en mer des Wadden (Brandt *et al.*, 2008 ; Cognie *et al.*, 2006 ; Miossec *et al.*, 2009 ; Reise *et al.*, 1999 ; Wehrmann *et al.*, 2000), et la colonisation des littoraux s'accélère compte tenu du réchauffement climatique (Diederich *et al.*, 2004 ; Diederich, 2005). Des recrutements d'huîtres sauvages ont été observés jusqu'en Scandinavie à des hautes latitudes (60 °N), mais la colonisation reste encore limitée aux hivers exceptionnellement doux et aux étés chauds (Wrange *et al.*, 2010). Les hivers rigoureux dans ces régions (Danemark, Norvège, Suède) sont effectivement responsables de fortes mortalités des populations d'huîtres (Büttger *et al.*, 2011 ; Strand *et al.*, 2012). Cette expansion vers les pôles se produit également dans l'hémisphère sud, notamment sur les côtes de l'Amérique du Sud (Carrasco and Barón, 2010 ; Escapada *et al.*, 2004 ; Mendez *et al.*, 2015 ; Orensanz *et al.*, 2002 ; Winter *et al.*, 1984). *C. gigas* figure parmi les 100 espèces les plus invasives en Europe d'après le programme DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe). L'espèce est qualifiée « d'ingénieur d'écosystème », pour sa capacité à modifier le paysage et à impacter, de façon positive ou négative, son environnement physique et les communautés biologiques associées (Cranford *et al.*, 2003 ; Crooks, 2002 ; Dame and Olenin, 2005 ; Gutiérrez *et al.*, 2003).

I.1.5. Conséquences écologiques de la colonisation de *Crassostrea gigas*

Comme beaucoup d'autres espèces de bivalves, telles que les moules, les huîtres peuvent former d'importantes structures biogéniques décrites en utilisant le terme de récif (Jones *et al.*, 1995 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). Cette capacité à former ces récifs en trois dimensions, lui vient de son comportement grégaire. En effet, lorsque les larves au stade pédivéligère cherchent un endroit pour se fixer, elles se dirigent préférentiellement vers les individus conspécifiques déjà en place (Diederich, 2005 ; Fitt and Coon, 1992 ; Lejart, 2009 ; Pascual and Zampatti, 1995 ; Tamburri *et al.*, 2007 ; Wilkie *et al.*, 2013) et sont capables d'explorer le substrat pendant plusieurs jours afin de trouver le support idéal (Tamburri *et al.*, 1992). Les processus de fixation et de métamorphose sont en partie induits par des mécanismes chimiques (excrétion d'ammoniac et production de peptides hydrosolubles) provenant des huîtres adultes et du biofilm de bactéries présent à la surface des coquilles (Buzin *et al.*, 2015 ; Coon *et al.*, 1990 ; Tamburri *et al.*, 1996). Les larves se repèrent également grâce aux ondes et vibrations sonores qui émanent des récifs d'huîtres eux-mêmes (Lillis *et al.*, 2013). Généralement, les huîtres se fixent sur le substrat en position horizontale en épousant la forme de la roche, la valve gauche est alors entièrement cimentée à la roche (Amaral and Simone, 2014 ; Gosling, 2003 ; Soniat *et al.*, 2004). Cependant, elles peuvent adopter une position verticale en se fixant les unes aux autres et, au fur et à mesure des années de recrutement, créer d'importants récifs en trois dimensions (Soniat *et al.*, 2004). Les huîtres ont également la capacité de créer des récifs denses sur des substrats meubles, à partir de simples débris coquilliers, et ainsi former de nouveaux supports solides et rugueux qui émergent des vasières. Ces structures sont persistantes dans le temps étant donné la longévité d'environ 10 ans de ces organismes (Cardoso *et al.*, 2007). De même après un épisode de mortalité, les coquilles vides constituent un substrat favorable pour une recolonisation (Fey *et al.*, 2009). Ces différentes structures sont autant d'habitats plus ou moins riches et complexes qui vont interagir avec les composants de l'écosystème de différentes manières.

I.1.5.1. Impacts sur le fonctionnement de l'habitat

Les récifs d'huîtres du genre *Crassostrea*, participent activement aux cycles biogéochimiques de l'écosystème. L'alimentation suspensivore de ces organismes permet de filtrer d'importantes quantités d'eau, réduisant la concentration en particules en suspension dans la colonne d'eau. Ces organismes augmentent la clarté de l'eau et permettent une meilleure pénétration de la lumière nécessaire pour la végétation immergée (Carroll *et al.*, 2008, p. 200 ; Newell, 2004 ; Newell and Koch, 2004 ; Peterson and Heck, 1999 ; Wall *et al.*, 2008). Les particules non ingérées ou digérées, rejetées par les bivalves (biodéposition des fèces et pseudofèces), enrichissent le sédiment en sels nutritifs tout comme l'excrétion de matières dissoutes (ammoniac, urée...). Ces nutriments régénérés participent à un effet « top-down » qui s'exerce sur les microalgues benthiques

(microphytobenthos) et le phytoplancton qui les réutilisent pour leur croissance et la réalisation de la photosynthèse (Asmus and Asmus, 2005 ; Kaspar *et al.*, 1985 ; Mazouni, 2004 ; Sarà, 2007 ; Swanberg, 1991 ; Wheat and Ruesink, 2013). La consommation des microalgues dans la colonne d'eau permettrait également de réguler les blooms de phytoplancton mais ce contrôle fait encore polémique (Newell *et al.*, 2007 ; Pomeroy *et al.*, 2006, 2007). Pourtant d'autres études portant sur l'eutrophisation des milieux côtiers, décrivent les bivalves comme de bons candidats potentiels pour réduire voire restaurer les écosystèmes soumis à ce phénomène (Bergström *et al.*, 2013 ; Bergström, 2014 ; Lindahl *et al.*, 2005).

Les récifs d'huîtres sont également impliqués dans le cycle du carbone. La formation de la coquille calcaire est un processus qui séquestre une partie du carbone contenu dans la colonne d'eau. Avec leurs fortes densités d'huîtres, les récifs pourraient constituer un puits de carbone significatif et ainsi réduire les flux de ce gaz à effet de serre (Cerco, 2014, 2015 ; Dame *et al.*, 1989 ; Gong *et al.*, 2014 ; Hickey, 2008 ; Tang *et al.*, 2011 ; Wolff and Beaumont, 2011). Cependant ces processus sont complexes et nécessitent une vue d'ensemble de la contribution des bivalves au bilan carbone (Coen *et al.*, 2011 ; Filgueira *et al.*, 2015) qui est probablement minime comparé à la végétation marine (Duarte *et al.*, 2005 ; Nellemann *et al.*, 2010). En effet la formation chimique de la coquille ainsi que la respiration des organismes sont la source d'une libération non négligeable de CO₂ (Allison *et al.*, 2011 ; Hily *et al.*, 2013 ; Lejart *et al.*, 2012 ; Munari *et al.*, 2013).

D'autre part, la présence des structures récifales réduit localement le mouvement des masses d'eau, notamment lorsque les huîtres sont positionnées verticalement (Soniat *et al.*, 2004) et contribue ainsi à la stabilité du sédiment (Dame and Patten, 1981 ; Meyer *et al.*, 1997 ; van Leeuwen *et al.*, 2010 ; Walles *et al.*, 2015b, 2015a). Les récifs d'huîtres sont d'ailleurs des barrières efficaces contre les vagues (Borsje *et al.*, 2011) et peuvent être utilisés pour lutter contre l'érosion côtière. C'est le cas notamment des programmes « Building with nature » dont le but est de construire des digues à partir de coquilles d'huîtres (Figure 9). Ces digues naturelles réduisent l'énergie des vagues et s'autogénèrent par la fixation des larves à chaque période de reproduction, fournissant en outre, un stock de géniteurs et de ressources potentiels. L'efficacité de ce procédé est cependant mitigée, en raison du recouvrement par les sédiments (Walles *et al.*, 2016).



Figure 9. Exemple d'un récif d'huîtres mis en place aux Pays-Bas pour réduire l'énergie des vagues et l'érosion côtière (D'après De Vriend and Van Koningsveld, 2012).

I.1.5.2. Impact sur les communautés biotiques

La flore

Au cours des années 90, en parallèle de l'arrivée massive des huîtres sauvages sur les littoraux, des changements majeurs de la structure de l'écosystème ont été mis en évidence par l'observation de la dégradation et de la régression générale de la flore marine typique de l'estran (*e.g.* Ceintures d'algues brunes et herbiers de zostères). Les fucales (*Fucus vesiculosus*, *F. serratus* et *Ascophyllum nodosum*) constituent un habitat dominant et persistant sur les roches du schorre (John *et al.*, 1992) mais depuis les dernières décennies, ces populations ont fortement régressées sur les littoraux de l'Océan Atlantique. Ces observations ont notamment été rapportées en mer d'Iroise (Le Roux, 2005, 2008 ; Perrot *et al.*, 2006 ; Rossi *et al.*, 2009, 2011), en mer du Nord (Büttger *et al.*, 2008), en mer Baltique (Eriksson and Johansson, 2003 ; Nelson *et al.*, 2004 ; Torn *et al.*, 2006 ; Vogt and Schramm, 1991), et en mer d'Irlande (Davies *et al.*, 2007). Il est donc légitime de se demander dans quelles mesures les huîtres ont un impact néfaste sur la distribution spatiale des ceintures d'algues brunes. Une étude récente a cependant écarté l'implication directe des huîtres sauvages dans la régression des fucales (Lejart, 2009). Certains travaux ont montré que les coquilles d'huîtres étaient un support favorable au recrutement des algues (Green and Crowe, 2013 ; Lejart, 2009). A l'inverse, la présence des algues sur la roche semble limiter le recrutement des huîtres qui préfèrent un substrat dur pour se fixer (Diederich, 2005 ; Lejart, 2009 ; Reise, 1998). D'après de nombreux auteurs, la régression des fucales serait liée aux phénomènes d'eutrophisation (Kautsky, 1991 ; Kautsky *et al.*, 1992, 1986 ; Torn *et*

al., 2006 ; Vogt and Schramm, 1991), et de sédimentation (Eriksson and Johansson, 2003). La forte pression de broutage des gastéropodes est également un facteur majeur de la régulation de ces populations (Coleman *et al.*, 2006) qui peut conduire à une diminution de près de 70 % de l'abondance des producteurs primaires benthiques (Poore *et al.*, 2012). D'autre part, certains secteurs étudiés présentent un changement des communautés benthiques, dont une diminution de l'abondance des macroalgues brunes, avant même que la prolifération des huîtres ait été suffisante pour altérer le fonctionnement de l'écosystème (Büttger *et al.*, 2008). C'est également le cas en Bretagne, où Perrot *et al.* (2006) ont montré une régression d'environ 20 % des fucales entre 1989 et 1998 sur un secteur présentant une faible densité d'huître (Lejart, 2009). En définitive, bien que la régression des fucales facilite le recrutement des huîtres en laissant libre des espaces de roche nue disponibles, ces deux phénomènes semblent être distincts sans lien direct de cause à effet.

Concernant les herbiers de zostères, ceux-ci cohabitent avec les huîtres à des échelles régionales, mais à une échelle locale, ces plantes marines peuvent être influencées par la présence des huîtres. Dans certaines zones géographiques, les huîtres impactent négativement la croissance des zostères à travers l'excrétion de sulfates qui se concentrent dans le sédiment et sont toxiques pour ces plantes (Kelly and Volpe, 2007). Cependant dans des conditions de faible concentration en nutriment dans la colonne d'eau, les huîtres ne semblent pas impacter l'état des herbiers (Wagner *et al.*, 2012) et les effets néfastes sur la croissance n'apparaissent que lorsqu'elles se retrouvent en forte densité (Booth and Heck Jr, 2009 ; Dumbauld *et al.*, 2009). Il apparaît ainsi que la relation bivalves/herbiers soit dépendant des conditions de lumière et des nutriments et aura un impact différent selon les caractéristiques oligotrophe ou eutrophe de l'écosystème (Castorani *et al.*, 2015). (Ward *et al.*, 2003) n'ont constaté aucun effet notable sur la dispersion des herbiers malgré l'augmentation de la densité des huîtres. Il a néanmoins été montré que les pratiques culturelles des huîtres peuvent être mises en cause dans la régression de ces herbiers, par l'augmentation locale des conditions de sédimentation, la diminution de la lumière et de l'apport en nutriments (Dumbauld *et al.*, 2009 ; Everett *et al.*, 1995). Les herbiers de *Z. marina* présentent toutefois une capacité de résilience relativement rapide face à ces perturbations (Dumbauld and McCoy, 2015 ; Skinner *et al.*, 2014).

La faune

Les espèces ingénieurs d'écosystème sont connues pour modifier le paysage, les conditions physico-chimiques de leur environnement mais également les communautés benthiques associées (Gutierrez *et al.*, 2003 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). Ces organismes apportent un substrat dur, hétérogène et complexe favorable à de nombreux organismes épibenthiques. Les bénéfices d'un tel récif tridimensionnel dense sont d'autant plus visibles et marqués, que la structure se développe sur un fond meuble tel que les vasières intertidales (Lejart and Hily, 2011) et s'étendent au-delà des bordures du

récif (van der Zee *et al.*, 2012). La richesse spécifique et l'abondance des organismes associés aux récifs sont significativement plus importantes que sur la vasière avoisinante (Broekhoven, 2005 ; Escapada *et al.*, 2004 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Laugen *et al.*, 2015 ; Lejart and Hily, 2011 ; Markert *et al.*, 2010). Sur les roches intertidales, la présence des huîtres sauvages n'a d'impact sur la macrofaune associée qu'à partir d'un recouvrement élevé, au-delà de 85 %, et notamment lorsque les structures planes (huîtres disposées à l'horizontale) évoluent en trois-dimensions (Lejart, 2009). Il a été estimé qu'un récif présente une diversité 4 et 5 fois plus élevée que sur la vase nue dépourvue de rugosité, et sur la roche nue. En terme d'abondance, elle se trouve 20 fois plus élevée au niveau d'un récif que sur la vase et 5 fois en comparant un récif avec une roche nue (Lejart and Hily, 2011). La présence des récifs a même un effet positif après la mort des huîtres car la structure complexe est conservée par la persistance des coquilles qui augmentent la surface disponible de colonisation (Guo and Pennings, 2012 ; Hollander *et al.*, 2015 ; Norling *et al.*, 2015). Quelle que soit la localisation des récifs d'huîtres sauvages, ceux-ci structurent les communautés benthopélagiques à différents niveaux trophiques (Grabowski and Peterson, 2007), des producteurs primaires (*e.g.* phytoplancton, microphytobenthos) aux consommateurs primaires et prédateurs. Les groupes trophiques dominants sont les suspensivores, brouteurs, dépositivores, détritivores et les carnivores (Lejart and Hily, 2011). Ces habitats jouent un rôle de refuge pour les mollusques, crustacés et polychètes, de nurserie pour les juvéniles de poissons (Coen *et al.*, 1999 ; Grabowski *et al.*, 2005 ; Peterson *et al.*, 2003 ; Soniat *et al.*, 2004) et de nourriceries pour les oiseaux migrateurs (Escapada *et al.*, 2004). A ce jour, encore beaucoup d'études sont menées pour tenter de mieux comprendre les interactions trophiques entre ces communautés intertidales. C'est le cas notamment, en France à travers le programme régional COSELMAR² (Compréhension des Sociaux-Ecosystèmes Littoraux et MARins) réalisé en Pays-de-Loire, dont un des axes principaux de recherche s'est focalisé sur l'impact des récifs d'huîtres sauvages sur les communautés benthiques autotrophes et hétérotrophes. D'importantes campagnes de terrain ont été menées en baie de Bourgneuf entre 2013 et 2016 pour collecter des données sur la granulométrie, la macrofaune, la méiofaune et sur le microphytobenthos des vasières autour de deux récifs d'huîtres sauvages. Les résultats préliminaires de ce programme de recherche ont pu mettre en évidence la présence de halos pérennes de microalgues benthiques autour des récifs (Figure 10). Des différences ont également été mises en évidence autour de la zone d'influence des récifs et le reste de la vasière, sur la composition spécifique de l'épifaune (notamment des gastéropodes, des polychètes et foraminifères). Si les huîtres sauvages ont la capacité d'augmenter la richesse biologique des vasières intertidales en créant des récifs denses, elles ont également la capacité d'altérer la distribution des communautés benthiques natives. C'est le cas dans les nombreux pays qui considèrent cette espèce comme invasive. L'un des cas les plus décrit est celui de la

² <http://www.coselmar.fr/le-projet/biodiversite-et-environnement-littoral-marin.html>

colonisation de *C. gigas*, qui est progressivement en train de remplacer les récifs de moules natives *M. edulis* en mer du Nord (Diederich *et al.*, 2005 ; Green *et al.*, 2013 ; Markert *et al.*, 2013 ; Reise, 1998 ; Schmidt *et al.*, 2008 ; Troost, 2010). Ces deux espèces ingénieurs d'écosystème occupent en effet la même niche écologique pour l'espace, c'est-à-dire un substrat dur, favorable à leur fixation. Les premiers recrutements des larves de *C. gigas* en mer des Wadden se sont effectivement effectués sur les récifs de moules déjà en place et n'ont cessés d'augmenter au cours des années 1990 jusqu'à devenir une espèce dominante du milieu intertidal (Drinkwaard, 1999 ; Leewis *et al.*, 1994).

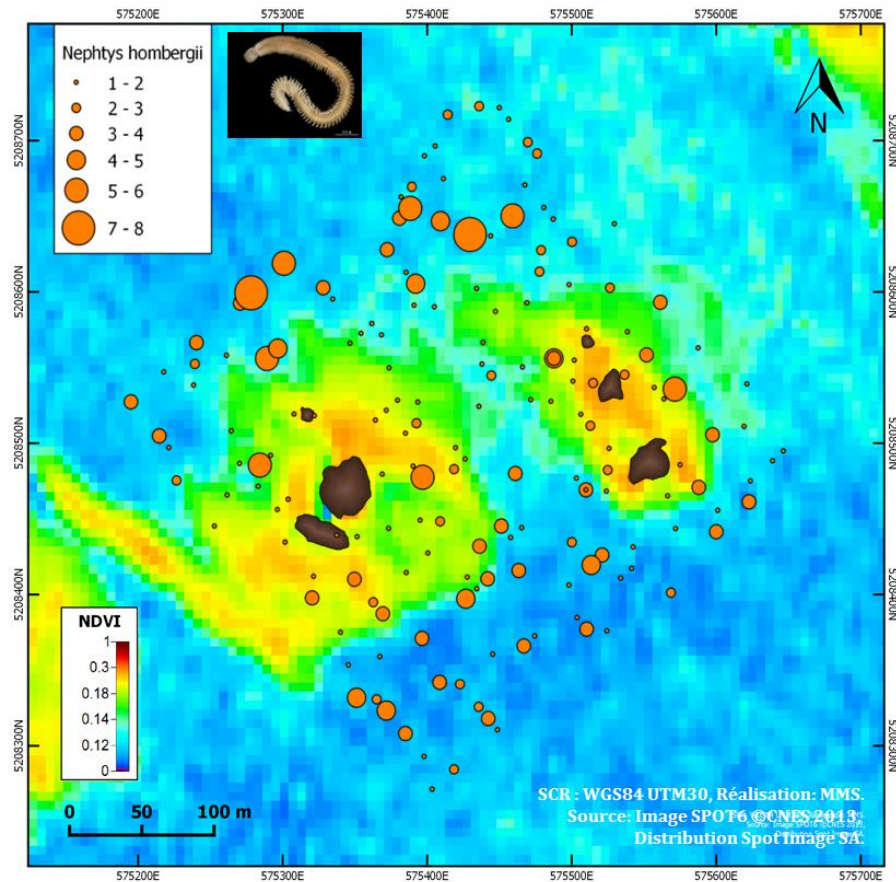


Figure 10. Site d'étude en baie de Bourgneuf du projet régional COSELMAR. Cartographie représentant l'influence de deux ensembles de récifs d'huîtres sauvages (représentés par les zones sombres). L'indice de végétation NDVI met en évidence des halos de microphytobenthos autour des récifs. Les cercles proportionnels orangés correspondent aux variations de biomasses des vers marins polychètes *Nephtys hombergii*.

Parallèlement, sur la même période, on assiste à une régression de l'abondance des moules natives (Büttger *et al.*, 2008 ; De Vlas *et al.*, 2005 ; Nehls *et al.*, 2006 ; Nehls and Büttger, 2007). Cependant, les processus exacts intervenant dans cette compétition restent à élucider. D'un point de vue écologique, ces 2 espèces ingénieurs ont cependant une influence quasi similaire sur l'abondance et la richesse spécifique des communautés

benthiques associées (Kochmann *et al.*, 2008 ; Markert *et al.*, 2010). Il n'y a donc pas de changements significatifs sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème lorsque *C. gigas* supplante *M. edulis*.

D'autres cas de compétition entre *C. gigas* et des communautés de bivalves natives ont été étudiés. C'est le cas par exemple de l'huître *Ostrea edulis* en Europe (Zwerschke *et al.*, 2016) ou de *Saccostrea glomerata* en Australie (Krassoi *et al.*, 2008 ; Scanes *et al.*, 2016) et Nouvelle-Zélande (Dinamani, 1971). Bien que *C. gigas* présente des performances de croissance supérieures aux espèces natives, et se trouve en abondance plus importantes sur certains sites d'étude, son expansion ne semble pas pouvoir supplanter complètement les populations natives. En effet, *C. gigas* colonise préférentiellement le milieu de la zone d'estran tandis que *O. edulis* se trouve plus bas et *S. glomerata* plus haut sur l'estran. De plus, lorsque les populations partagent la même aire de répartition, les huîtres *C. gigas* se trouvent être un support favorable à la fixation des individus natifs. Après plusieurs années de régression, il a toutefois été observé un rétablissement des populations natives de *S. glomerata* en Australie (Birch *et al.*, 2014).

Les habitats d'hermelles *Sabellaria alveolata*, sont également menacés par l'invasion des huîtres. Ces vers tubicoles vivent en colonie en construisant d'importants récifs à partir d'agglomérats de sable dont on retrouve les plus grandes structures biogéniques d'Europe en France (Desroy *et al.*, 2011 ; Dubois, 2003). Cet habitat, protégé par la Directive Européenne Habitat, est en continuelle détérioration. La compétition spatiale et trophique exercée par les huîtres du Pacifique est décrit comme l'un des facteurs menaçant la santé de ces récifs (Desroy *et al.*, 2011 ; Dubois *et al.*, 2006, 2007).

Enfin, l'une des préoccupations majeures de l'établissement de populations d'huîtres sauvages, est la compétition trophique intraspécifique avec les huîtres cultivées. En effet, dans les écosystèmes conchylicoles, l'élevage des huîtres est extensif et dépend directement de la qualité de l'environnement et de la quantité et disponibilité de la ressource. Les huîtres en élevage partagent alors la même ressource trophique que les récifs d'huîtres sauvage. Mais lorsque le nombre d'huîtres en élevage est trop important, la nourriture devient un facteur limitant pour la croissance des individus et constitue un risque pour les rendements ostréicoles. Les huîtres sauvages jouent donc un rôle important dans la capacité trophique d'un écosystème (Inglis, 2000 ; McKindsey *et al.*, 2006). Cette capacité se définit selon des usages physique (aire géographique disponible et physiquement adaptée pour l'implantation d'un type d'aquaculture ; dépendant des caractéristiques hydrodynamiques, type de substrat, profondeur, température), de production (optimisation de la production ; dépendant de la capacité physique de la zone, de la ressource naturelle, mais également des pratiques culturelles), écologique (atteindre un niveau maximum de production sans impacter négativement l'écosystème ; dépendant des activités liées au captage, à l'élevage, à la récolte mais aussi aux pollutions et à l'introduction d'espèces

invasives) et sociaux (intégrant l'ensemble des capacités physique, de production et écologique afin de définir des plans de gestion). Un des buts des plans de gestion des écosystèmes conchylicoles est de pouvoir estimer la capacité trophique d'une zone de production à travers des modèles mathématiques plus ou moins complexes. Ces modèles peuvent estimer les interactions entre la capacité de production et la capacité écologique (Jiang and Gibbs, 2005) et leurs conséquences sur les cultures marines de bivalves (Ferreira *et al.*, 2009). Classiquement, les modèles développés font intervenir des processus écophysologiques de l'espèce ou des espèces étudiées (croissance, alimentation, produits d'excrétion), couplés avec des modèles physiques des paramètres abiotiques (hydrodynamisme, température, charge en particule, concentration en phytoplancton) (Filgueiraa *et al.*, 2015 ; McKindsey, 2013). Pour les huîtres, des modèles de capacité trophique ont été employés pour estimer des performances de croissances selon des techniques d'élevages (Gangnery *et al.*, 2003), les conditions hydrodynamiques (Filgueira *et al.*, 2014), ou encore les concentrations de matière en suspension et phytoplancton (Ferreira *et al.*, 1998 ; Haure and Baud, 1995). D'un point de vue écologique, ces modèles sont également utilisés pour déterminer l'interaction des huîtres avec le phytoplancton (Grangeré *et al.*, 2009) et les populations suspensivores sauvages (Cugier *et al.*, 2010 ; Haure and Baud, 1995). Des mesures de gestion peuvent ensuite être décidées pour améliorer les performances de croissances comme cela a déjà été le cas en baie de Hiroshima, en limitant le nombre de collecteurs de naissain (Héral, 1993) ou en baie de Bourgneuf en détruisant les murets d'anciennes pêcheries laissés à l'abandon (Cognie *et al.*, 2006). Le phénomène de densité-dépendance, traduisant la forte corrélation entre la biomasse totale des mollusques et leur croissance individuelle (Héral, 1991), est désormais amplifié par la colonisation massive des huîtres sauvages sur le littoral. Il en résulte un stress sur l'ensemble des organismes conduisant à un retard anormal de croissance et à d'éventuelles mortalités.

I.1.6. Evolutions des mortalités

Les causes de mortalités chez les huîtres peuvent être multiples et d'origine biotique, comme la prédation (Anderson and Connell, 1999 ; Hedge and Johnston, 2014 ; Rodriguez, 2009) ou abiotique, comme une température trop froide de l'eau (Strand *et al.*, 2012 ; Wrange *et al.*, 2010). Cependant, la cause principale reste la contamination des organismes par des pathogènes. En France, les populations natives d'*Ostrea edulis* ainsi que celles de *Crassostrea angulata* ont déjà été décimées par des maladies virales et parasitaires. L'espèce *C. gigas* connaît également des périodes de mortalités en France (Goulletquer *et al.*, 1998 ; Renault *et al.*, 1994 ; Samain and McCombie, 2007) et dans le monde (Cheney *et al.*, 2000 ; Imai *et al.*, 1965) au cours de la période estivale. Les agents infectieux les plus récurrents sont d'origine virale avec l'herpesvirus OsHV-1, et bactérienne de type *Vibrio splendidus* et *V. aestuarianus* (Garnier *et al.*, 2007 ; Gay *et al.*, 2004 ; Lacoste *et al.*, 2001). Ces

mortalités surviennent principalement en été, lorsque la température de l'eau est suffisante pour permettre le développement et la propagation du virus. Cela correspond aussi à la période de maturation des huîtres qui allouent une part importante de leur énergie pour la reproduction et sont donc plus sensibles aux infections (Cho and Jeong, 2005 ; Goulletquer *et al.*, 1998) et aux changements des paramètres abiotiques tels que la salinité (Luna-González *et al.*, 2008) ou la qualité de la colonne d'eau (Malham *et al.*, 2009 ; Soletchnik *et al.*, 2007). En France, les mortalités estivales sont suivies par l'IFREMER à travers des programmes de surveillance des bivalves (REMORA, RESCO). Entre 1993 et 2007 le taux moyen de mortalité était d'environ 30 % jusqu'à l'été 2008, où une surmortalité anormale et brutale a été mesurée avec la perte de 40 à 100 % du stock de juvénile de moins de 1 an (Figure 11). C'est la crise ostréicole la plus importante rencontrée depuis l'introduction de *C. gigas* à la fin des années 60.

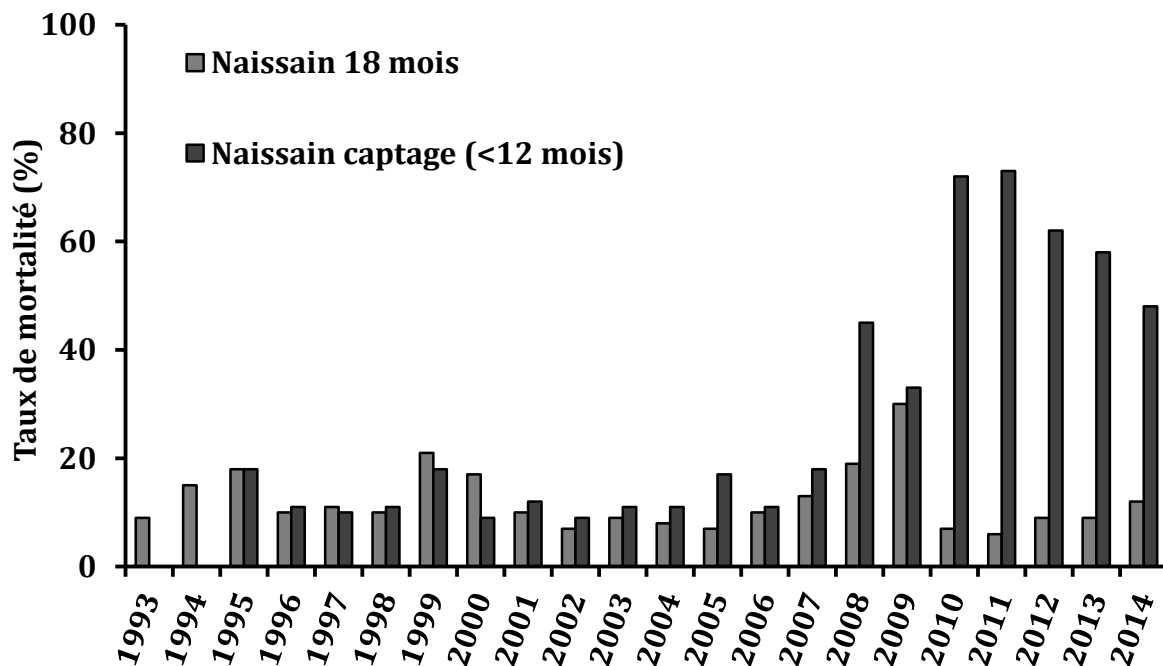


Figure 11. Evolution du taux de mortalité moyen pour des naissains âgés de 18 mois et moins de 12 mois entre 1993 et 2014. C'est données sont issues des programmes REMORA (1993-2007) et RESCO (2008-2014) de l'IFREMER. D'après (Fleury *et al.*, 2015)

Ces mortalités touchent tous les bassins ostréicoles en France, selon une progression du Sud vers le Nord, et sont déclenchées à partir d'un seuil thermique de 16-17 °C (plus faible que le seuil thermique de 19 °C des précédentes mortalités estivales) (Pernet *et al.*, 2012 ; Petton *et al.*, 2015 ; Renault *et al.*, 2014). Ces surmortalités sont associées à la présence d'un variant de l'herpesvirus, encore non décrite jusque-là, le virus OshV-1 μ var (Schikorski *et al.*, 2011 ; Segarra *et al.*, 2010) co-détectée (avec la présence de *V. splendidus*) dans 91 % des lots d'huîtres analysés par l'IFREMER. D'autres cas de mortalités impliquant le virus OshV-1 en Europe ont été rapportés dès 2008, notamment en Irlande, Espagne et Portugal,

mais sur des lots qui avaient été importés de France (Dundon *et al.*, 2011 ; EFSA, 2010 ; Lynch *et al.*, 2012 ; Martenot *et al.*, 2011 ; Roque *et al.*, 2012), puis des cas avérés au Royaume-Uni, en Australie, aux Etats-Unis et Nouvelle-Zélande. Ces mortalités sont de plus en plus précoces sur nos côtes car certains secteurs sont touchés dès le début du mois de mai (Baud *et al.*, 2012). De plus, le phénomène s'est aggravé en 2012 puisque, en parallèle des mortalités des juvéniles récurrentes, une augmentation significative du taux de mortalité des adultes, infectés par *V. aestuarianus*, a été observée (Travers *et al.*, 2014).

Ces mortalités massives affectent l'économie de la filière ostréicole (Girard and Pérez Agúndez, 2014), qui nécessite de mettre en place des mesures de soutien aux professionnels. Un plan de sauvegarde a donc été initié par l'IFREMER en partenariat avec des écloseurs, afin d'approvisionner les ostréiculteurs en naissain obtenus à partir d'individus qui ont présenté une résistance au virus (Baud *et al.*, 2012). Ce plan de réensemencement est accompagné par des projets d'importation d'huîtres adultes d'autres pays, et des autorisations préfectorales locales pour autoriser les pêcheurs à pied professionnels à exploiter les gisements sauvages. Bien que les naissains issus du captage d'huîtres sauvages n'aient pas présenté un meilleur taux de survie face à ces pathogènes, en comparaison avec le naissain d'écloserie (Pernet *et al.*, 2010 ; Petton *et al.*, 2015), les récifs sont probablement constitués par des individus naturellement sélectionnés pour leur résistance.

I.2. La télédétection

La télédétection est utilisée dans cette étude comme un outil permettant d'obtenir des informations à distance sur les huîtres *Crassostrea gigas*. Les techniques utilisées permettent d'établir des cartes de données quantitatives et qualitatives sur les récifs d'huîtres sauvages sur de vastes surfaces qu'il aurait été difficile d'étudier par les méthodes classiques d'échantillonnage. Le développement des techniques permet désormais d'obtenir des informations à des résolutions fines qui sont nécessaires pour mettre en évidence des assemblages microscopiques qui interagissent avec les huîtres et leur environnement. Quel que soit le procédé utilisé pour acquérir de l'information et l'échelle d'étude à laquelle on se place, la télédétection fait appel à des grands principes physiques de l'optique et du traitement du signal électromagnétique qui sont décrits dans cette partie

I.2.1. Interaction rayonnement électromagnétique – matière

Après sa traversée dans l'atmosphère, le rayonnement électromagnétique atteint la surface de la Terre où il va être réfléchi, transmis, diffusé ou absorbé selon les propriétés optiques des cibles (Figure 12). Comme dans l'atmosphère, les cibles à la surface de la Terre peuvent absorber une partie de l'énergie du rayonnement à des longueurs d'onde spécifiques. Cette énergie peut être réémise sous forme de chaleur dans une ou plusieurs longueurs d'onde. Chez les organismes chlorophylliens, une partie de l'énergie absorbée peut également être réémise sous forme de fluorescence à travers les réactions photochimiques de la photosynthèse. Le rapport entre l'énergie absorbée et l'énergie incidente est appelé absorptance (ou coefficient d'absorption α , avec $0 < \alpha < 1$). Une absorptance de 1 correspond à une absorption totale de l'énergie incidente.

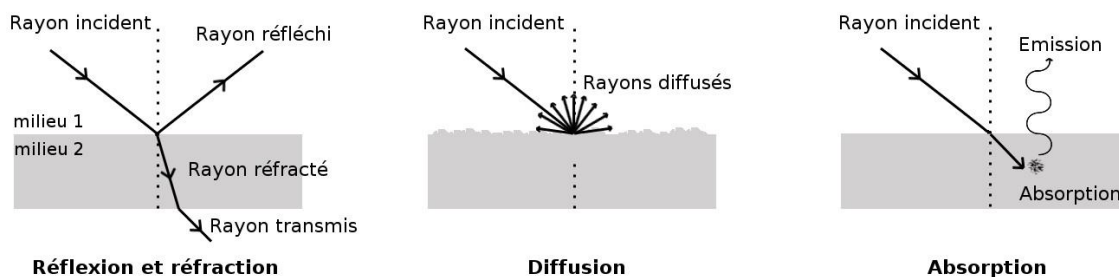


Figure 12. Représentation schématisée des types d'interactions entre le rayonnement électromagnétique incident et la matière.

Une partie du rayonnement est transmis avec éventuellement un changement de direction de la propagation par réfraction (à l'interface air/eau par exemple). Le rapport entre l'énergie transmise et l'énergie incidente est appelé transmittance (ou coefficient de transmission τ , avec $0 < \tau < 1$). Une transmittance de 1 correspond à un objet théorique qui est transparent au rayonnement, c'est le cas du verre pour la lumière visible ou de l'atmosphère pour certaines hyperfréquences utilisées en télédétection radar. Le

rayonnement qui n'est ni absorbé, ni transmis, est réfléchi par la surface. Le rapport entre l'énergie réfléchie et l'énergie incidente est appelé réflectance (ou coefficient de réflexion ρ , avec $0 < \rho < 1$) et représente la mesure utilisée en télédétection optique dans les domaines visible et infrarouge. On distingue différents types de réflexions selon les propriétés géométriques des surfaces (Figure 13).

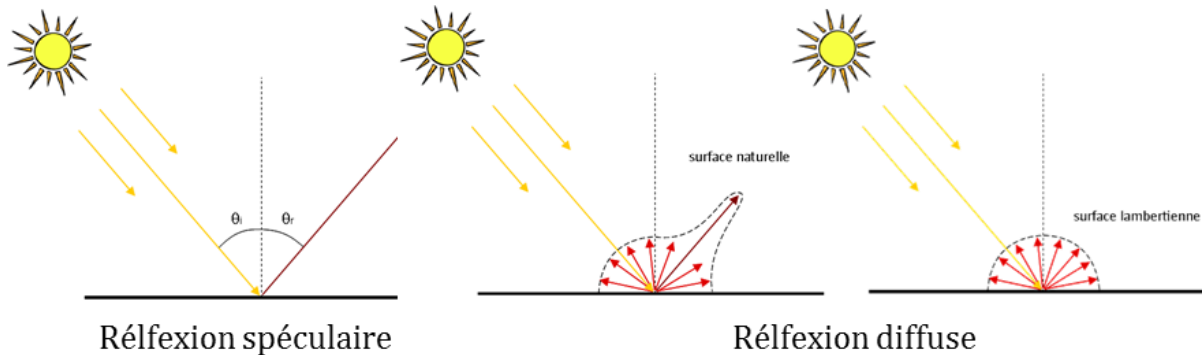


Figure 13. Représentation schématique des types de réflexions selon la rugosité de l'objet.

La réflexion est spéculaire lorsque le rayonnement atteint une surface lisse qui renvoie le rayonnement dans une seule direction selon un angle égal et opposé à l'angle d'incidence. Ce type de réflexion peut s'observer sur les surfaces d'eau calme. Dans le cas d'une surface non lisse, le rayonnement sera diffusé dans toutes les directions. L'intensité sera plus ou moins forte dans une direction selon le type de surface. Dans le cas d'une surface lambertienne, le rayonnement est uniformément réfléchi dans toutes les directions.

I.2.1.1. Le spectre électromagnétique

Le rayonnement électromagnétique est décrit selon des longueurs d'ondes continues que l'on classe selon les domaines d'utilisations (Figure 14). En télédétection optique, il est courant d'utiliser les longueurs d'ondes dans le domaine du visible et proche infrarouge (VIS-PIR entre 400 et 1000 nm) qui ont la particularité d'être fortement transmises dans l'atmosphère. La télédétection Radar, quant à elle, utilise le domaine des hyperfréquences, comme les ondes radio, avec une longueur d'onde centimétrique (environ de 1 à 10 cm).

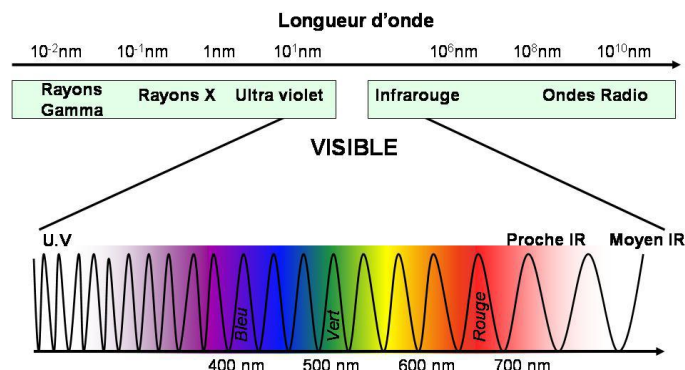


Figure 14. Spectre électromagnétique découpé selon les longueurs d'ondes.

En télédétection optique, les objets cibles seront caractérisés par un spectre de réflectance qui leur est propre, en fonction de leurs propriétés d'absorption et de réflexion à chaque longueur d'onde. En fonction des composantes de la surface étudiée (minéral, organique, liquide), le spectre de réflectance sera caractérisé par des bandes d'absorptions (spécifiques de l'objet) et par sa forme générale traduisant les propriétés physiques du substrat (organisation structurelle de la surface, rugosité, albédo). On parle alors d'une **signature spectrale**.

I.2.2. Acquisition des données optiques

Les données de télédétection optique sont dites passives car elles mesurent la part du rayonnement, émis ou réfléchi, d'un objet provenant du spectre électromagnétique naturel du soleil (Guillaumont *et al.*, 1997). L'interprétation de ces données optiques reposent sur l'analyse des signatures spectrales des surfaces étudiées et vont permettre d'identifier un objet selon les bandes d'absorption et la forme générale du spectre. L'interprétation de ces signatures sera différente selon le choix des instruments utilisés pour l'acquisition des données. Selon les besoins de l'étude, il existe un large choix de capteurs plus ou moins performants embarqués sur diverse plateformes (satellite, avion, drone). Ces capteurs sont donc définis par leurs résolutions spatiale, spectrale, radiométrique et temporelle (Bonn and Rochon, 1996 ; Purkis *et al.*, 2002 ; Robin, 1995).

I.2.2.1. Notions de résolution spatiale

La résolution spatiale d'un capteur dépend de son champ de vision instantanée (Instantaneous Field Of View, IFOV), c'est-à-dire l'angle d'ouverture qui détermine l'aire de la surface visible par le capteur, et de la distance qui le sépare de l'objet. Ainsi, pour une même IFOV, un capteur embarqué sur un satellite pourra couvrir une large surface, mais ne permettra pas de fournir beaucoup de détails, en comparaison d'un capteur embarqué à bord d'un avion. Sur une image, la résolution spatiale se traduit par la taille du pixel qui est la plus petite unité de l'image. Selon le but de l'étude, la résolution spatiale peut varier du kilomètre (donc 1 pixel = 1 km²) pour l'étude des processus globaux en météorologie par exemple (*e.g.* le capteur SEVIRI de METEOSAT-SG) à la résolution sub-métrique pour l'étude précise d'observation de la Terre (*e.g.* le capteur haute résolution de Pléiades).

I.2.2.2. Notions de résolution spectrale

La résolution spectrale d'un capteur est définie par le nombre de canaux disponibles, la largeur de la bande passante (Full Width at Half Maximum, FWHM) et le pas d'échantillonnage spectral (Clark, 2004). Plus le capteur sera performant et plus il sera capable de discriminer deux longueurs d'ondes successives du spectre électromagnétique (Robin, 1995). On distinguera alors des capteurs multispectraux, caractérisés par un

nombre de bandes faible (généralement inférieure à 10 bandes) et une FWHM et un pas d'échantillonnage élevés (supérieur à 50 nm), des capteurs hyperspectraux, caractérisés par un nombre élevé de bandes (supérieures à 100) séparées d'un pas d'échantillonnage de quelques nanomètres. Une meilleure qualité spectrale (*i.e.* hyperspectrale) permettra d'obtenir plus d'informations sur la profondeur des bandes d'absorptions et la forme générale d'une signature spectrale (Figure 15). Il sera alors plus facile de décrire et identifier un objet donné plutôt qu'à partir d'une résolution multispectrale qui ne représente qu'un aperçu succinct de la forme spectrale étudiée. En effet, les zones côtières sont caractérisées par la présence d'habitats benthiques riches et variés (végétation du schorre, herbiers de zostères, microalgues benthiques, macroalgues brunes), qui partagent certaines propriétés spectrales dans le visible et proche infrarouge. De la même manière, les substrats rocheux, les sédiments sablo-vaseux et les récifs biogéniques de la faune benthique sont spectralement proches et nécessitent l'utilisation de données hyperspectrales pour les discriminer (Combe *et al.*, 2005)

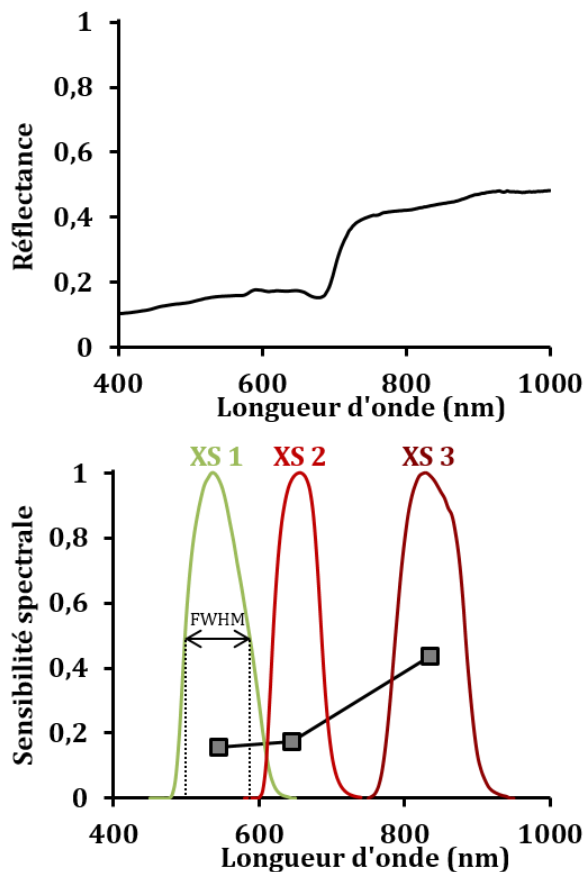


Figure 15. Signature spectrale d'un récif d'huîtres sauvages acquis par différents capteurs. (A) Capteur hyperspectral HySpex caractérisé par 160 bandes contiguës entre 400 et 1000 nm, une FWHM de 4,5 nm et un pas d'échantillonnage de 3,7 nm. (B) Capteur HRG de SPOT5 caractérisé par 3 bandes spectrales entre 400 et 1000 nm et une FWHM représentée par les largeurs de bandes XS1, XS2 et XS3.

I.2.2.3. Notions de résolution temporelle

La résolution temporelle s'applique plutôt aux capteurs satellitaires et non aux capteurs embarqués à bord d'un avion avec lesquelles on peut choisir la date de vol et

d'acquisition. Pour un satellite, cela correspond au cycle orbital, c'est-à-dire l'intervalle de temps nécessaire pour repasser exactement sur la même zone au nadir (point se trouvant directement sous la trajectoire du satellite). Ce cycle de passage peut néanmoins être réduit lorsque l'on peut orienter le capteur. Ainsi, le satellite SPOT a un cycle orbital de 26 jours mais son temps de revisite peut être réduit à 5 jours en orientant sa fauchée (Bonn and Rochon, 1992). Cependant, pour l'étude des écosystèmes côtiers, il est nécessaire d'acquérir des images à marée basse et avec une faible couverture nuageuse. Ces critères de choix sont rarement synchrones avec l'heure du passage et cela limite le nombre d'images disponibles.

I.2.2.4. Evolution des capteurs embarqués

Depuis le début de la conquête spatiale à la fin des années 50, l'Homme n'a cessé d'envoyer des satellites dans l'espace. Plus de 7500 satellites ont été lancés dans l'espace d'après la NASA (NASA, 2016), pour la plupart inactifs. A ce jour, il y aurait environ 1400 satellites actifs, dont près de 20 % sont destinés à un usage d'observation de la Terre (données optiques, radar, météorologie). L'acquisition des données en télédétection pour l'observation de la Terre est donc en continuelle évolution avec l'émergence des nouveaux capteurs. On estime qu'entre 2013 et 2022, plus de 1200 satellites seront lancés dans l'espace dont les 2/3 viendront remplacer les capteurs en activité devenus obsolètes. Les satellites pour l'observation de la Terre couvrent déjà une large gamme de résolutions spatiale et spectrale (Figure 16).

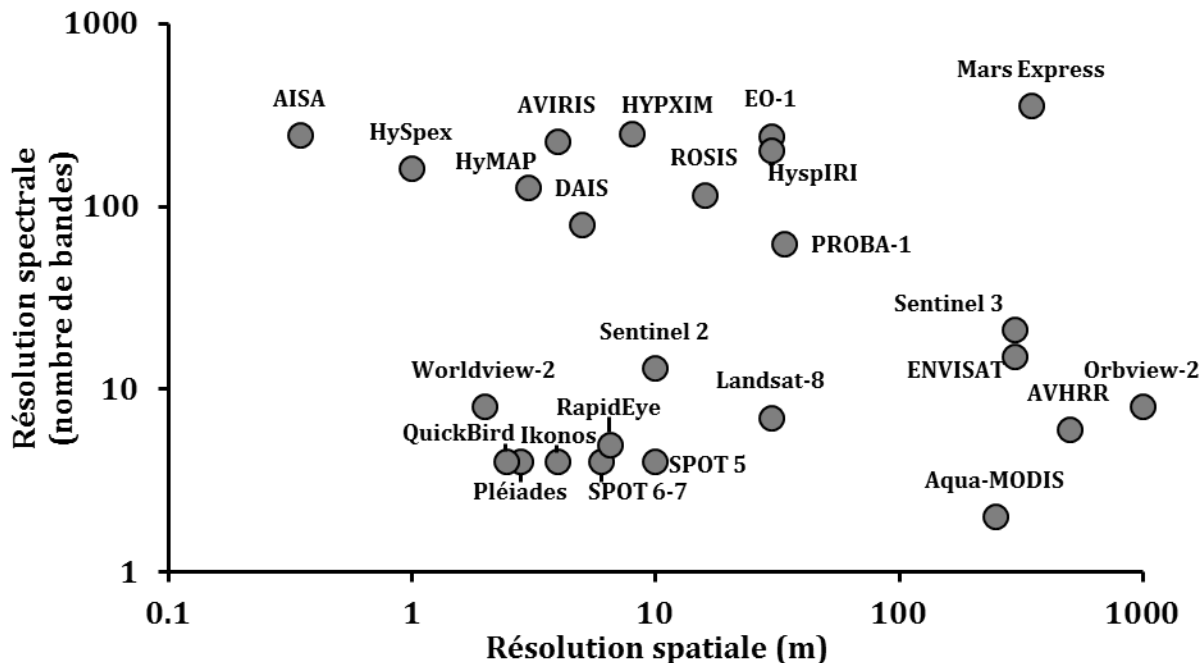


Figure 16. Aperçu des résolutions spatiales et spectrales des principales plateformes satellitaires et capteurs aéroportés utilisés pour l'observation de la Terre et des planètes. Les capteurs hyperspectraux (nombre de bandes supérieur à 100) sont embarqués à bord d'un

avion dont l'altitude de vol modifie la résolution spatiale. Les résolutions spatiales sont donc données à titre d'information selon l'utilisation de ces capteurs dans la littérature.

Il existe cependant encore très peu de capteurs hyperspectraux embarqués à bord de satellite. Seul le capteur Hyperion permet d'obtenir des données sur la Terre avec une résolution de plus de 200 bandes spectrales mais son rapport signal sur bruit est jugé mauvais en comparaison des capteurs aéroportés. Le capteur satellite CHRIS embarqué sur la plateforme PROBA-1 offre également des produits intéressants, jusqu'à 62 bandes spectrales avec une résolution spatiale de 34 m. Des images hyperspectrales satellitaires des environnements côtiers ont également été acquises par le capteur HICO (Hyperspectral Imager for the Coastal Ocean), mais son activité a cessé en 2014. Le capteur OMEGA embarqué sur le satellite MarsExpress est quant à lui destiné à l'observation de la planète Mars. Cependant, les missions HypIRI³ (Lee *et al.*, 2015) coordonné par la NASA ou encore HYPXIM organisé par le CNES (Lefèvre-Fonollosa and Michel, 2012 ; Michel and Lefèvre-Fonollosa, 2011), offrent de bonnes perspectives à court ou moyen terme. Ces capteurs seraient caractérisés par plus de 200 bandes spectrales avec une résolution inférieure à 10 nm dans le visible et proche infrarouge (380 – 2500 nm), et une résolution spatiale de 30 m pour HypIRI et jusqu'à 8 m pour HYPXIM.

I.2.2.5. Mesures spectroradiométriques

En plus des données acquises par les capteurs imageurs embarqués, des mesures peuvent être effectuées à l'aide de spectroradiomètres. Ces appareils ont la capacité, tout comme les capteurs hyperspectraux, de mesurer le rayonnement électromagnétique réfléchi sur une large gamme de longueur d'onde avec une résolution spectrale fine. Cependant, le spectroradiomètre ne permet pas de réaliser une image de la surface, mais seulement d'effectuer une mesure ponctuelle sur une petite surface. Dans notre cas, un spectroradiomètre ASD FieldSpec3® (MacArthur *et al.*, 2006) a été utilisé pour obtenir des mesures de références sur le terrain et en laboratoire. Il mesure la radiance ($\text{mW.cm}^{-2}.\text{nm}^{-1}.\text{sr}^{-1}$) entre 350 et 2 550 nm avec un intervalle d'échantillonnage de 1,4 nm entre 350 et 1050 nm et de 2 nm entre 1 000 et 2 500 nm, pour une résolution spectrale de 3 à 10 nm. Le rayonnement incident est lui aussi mesuré à partir d'un diffuseur parfait de type Spectralon® (surface lambertienne blanche), réfléchissant 99 % du rayonnement dans toutes les directions. Le rapport entre l'énergie réfléchie et l'énergie incidente permet ensuite de calculer la réflectance de la cible. Sur le terrain, les mesures ont été effectuées sur des cibles caractéristiques de l'estran (*e.g.* Récifs d'huîtres sauvages, ceintures d'algues brunes, sable, microphytobenthos, vase nue, eau claire et turbide) (Figure 17). L'acquisition de ces données *in situ* est indispensable pour évaluer la variabilité spectrale de chaque objet et peut être utilisée par la suite pour calibrer et analyser les images satellitaires et

³ <https://hyspiri.jpl.nasa.gov/>

aéroportées. L'ensemble des données collectées constitue une base de données, qualifiée de **librairie spectrale**, contenant les signatures spectrales spécifiques à chaque type de surface. La forme générale du spectre, l'albédo (pouvoir réfléchissant d'une surface) et les bandes d'absorptions permettent d'identifier les objets (Figure 18).

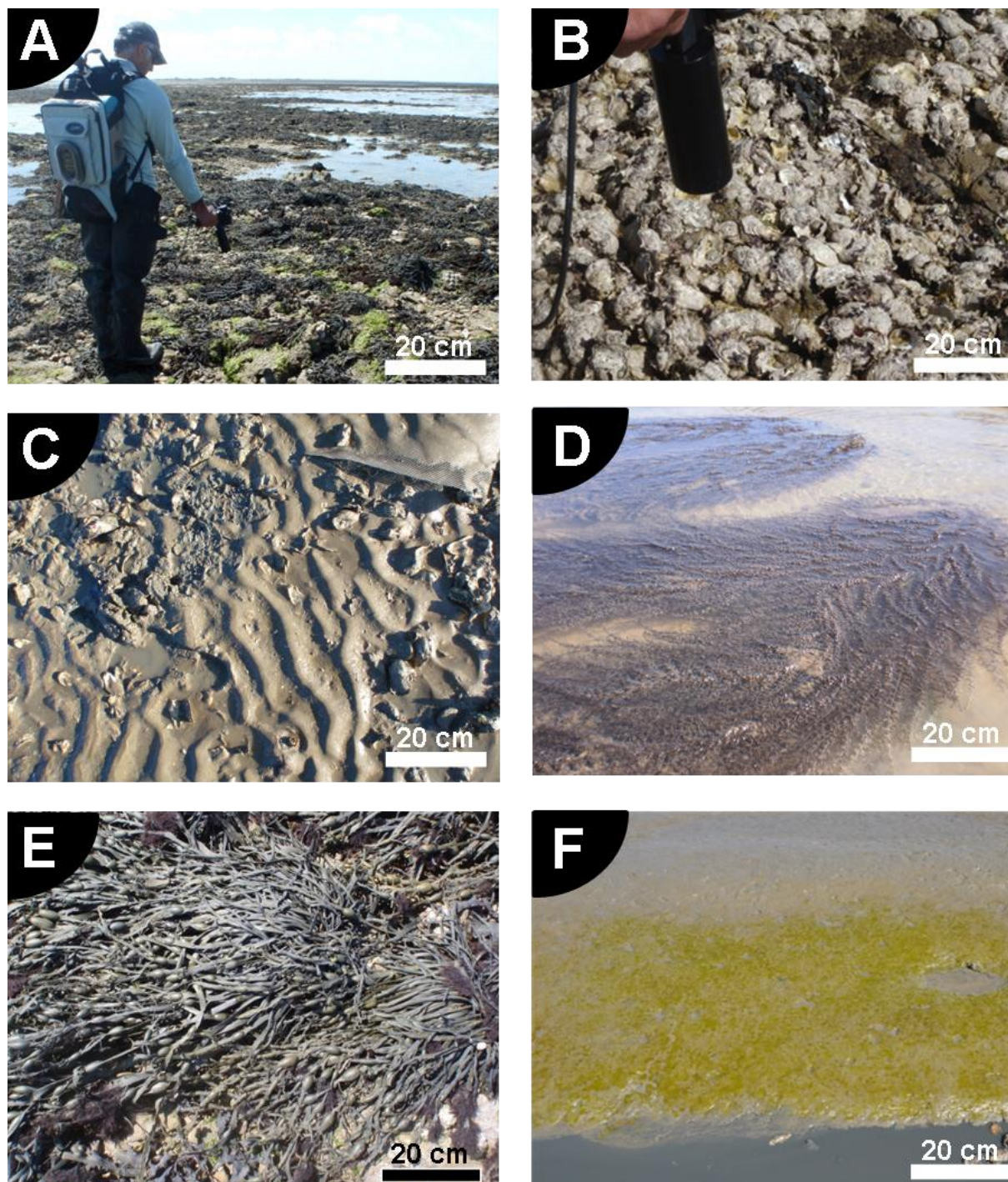


Figure 17. *Acquisitions radiométriques de terrain. (A) Spectroradiomètre de terrain (ASD). (B) Récif d'huîtres sauvages à croissance « horizontale ». (C) Sédiment sableux. (D) Mares intertidales colonisées par la macroalgue Sargassum muticum. (E) Macroalgues, ceinture d'Ascophyllum nodosum. (F) Biofilm microphytobenthique se développant sur la vasière.*

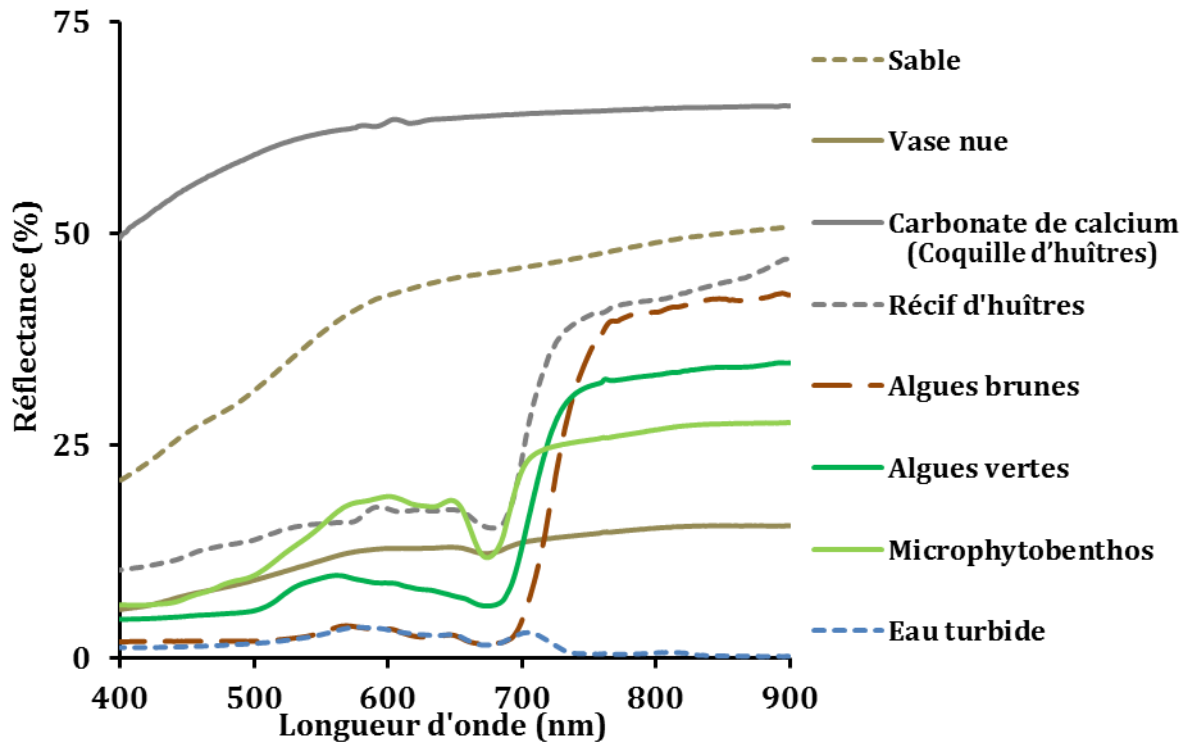


Figure 18. *Librairie des signatures spectrales de différentes cibles communes en milieu intertidal acquises sur le terrain à l'aide du spectroradiomètre ASD Fieldspec3®.*

I.2.3. Traitements des données optiques

Avant l'analyse des images optiques, il est nécessaire d'appliquer certaines corrections afin de minimiser les perturbations générées lors de l'acquisition de la scène. Ces perturbations sont principalement liées aux mouvements de la plateforme (*e.g.* effets de roulis, tangage et lacet d'un avion), au capteur lui-même (*e.g.* rapport signal/bruit inhérent à l'instrument) ainsi qu'à la diffusion du signal électromagnétique lors de la traversée de l'atmosphère. Cela va impacter à la fois la géométrie de la scène et l'information spectrale contenue dans chaque pixel.

I.2.3.1. Corrections géométriques

Cette étape permet de rectifier les déformations spatiales liées au capteur, à l'angle de vue, au relief et à la représentation des images dans un référentiel géographique connu.

En général, les compagnies impliquées dans l'acquisition des images fournissent aux utilisateurs un produit pré-traité défini dans le système de projection international UTM (Universal Transverse Mercator), dans le système géodésique WGS-84. Cependant, chaque pays possède son propre système de projection qui, pour la France, correspond au système géodésique RGF93, associé à la projection Lambert conique conforme (Lambert 93). Cette projection est notamment utilisée au niveau national pour les cartes de l'IGN (Institut national de l'information géographique et forestière) et l'orthophotographie du littoral Atlantique (Ortholittorale2011®). Lorsque l'on adapte la projection à la zone d'étude, cela peut entraîner des décalages, parfois de plusieurs mètres, qu'il est nécessaire de corriger. Dans ce travail, lorsque cela a été nécessaire, les images ont été calées entre elles à partir d'une image de référence en définissant des points d'ancrage (ou points d'amers) à des coordonnées précises.

I.2.3.2. Corrections atmosphériques

Dans le cas des capteurs passifs en télédétection optique, le signal capté correspond au rayonnement solaire qui arrive à la surface de la Terre et qui est ensuite réfléchi. Avant d'atteindre le capteur, le rayonnement électromagnétique est affecté à deux reprises (en descendant vers la cible puis en remontant vers le capteur) par sa traversée de l'atmosphère. Les gaz contenus dans l'atmosphère ainsi que la vapeur d'eau et les aérosols (particules fines) vont absorber, diffuser et transmettre une partie du signal de façon plus ou moins importante selon les longueurs d'onde.

La réflectance des surfaces est donc obtenue après correction des effets de l'atmosphère qui peut se faire selon différentes techniques. Traditionnellement, les corrections se faisaient empiriquement (méthode de l'« Empiric Line correction ») en se basant sur des références théoriques blanches (*i.e.* réfléchissant 100 % du signal) et noires (*i.e.* absorbant 100 % du signal) (Baugh and Groeneveld, 2008 ; Smith and Milton, 1999). Il est cependant difficile d'obtenir de telles références dans la nature (par convention, les mesures étaient réalisées sur des surfaces de sable sec et d'eau profonde) et cela nécessite des mesures à chaque acquisition d'image. Des modèles de transfert radiatif ont donc été développés afin d'estimer la transmittance des gaz atmosphériques et la diffusion par les aérosols. Dans notre étude, c'est la correction FLAASH (Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercubes) qui a été employée pour corriger les

images. Cette méthode s'appuie sur l'algorithme MODTRAN 4 (MODerate resolution atmospheric TRANsmission) développé par l'US Air Force pour simuler les transferts radiatifs pour différentes conditions météorologiques (Berk *et al.*, 1987). Son paramétrage nécessite des informations sur la date et l'heure d'acquisition, l'altitude du capteur, les conditions météorologiques (*e.g.* densité de la vapeur d'eau), et la localisation de la scène

déterminant le choix du modèle atmosphérique et d'aérosols (selon la saisonnalité et la latitude).

I.2.3.3. Amélioration du signal – traitements du bruit

Le bruit est un facteur inhérent aux capteurs et aux conditions environnementales lors de l'acquisition des images. Il est décrit par le rapport signal sur bruit (S/B) et définit la qualité d'un capteur. De façon générale, plus une cible est sombre, réfléchissant une part faible du rayonnement, et plus ce rapport S/B diminue. Ce rapport peut être amélioré en augmentant le temps d'intégration de l'énergie lumineuse. D'autre part, dans le cas des données hyperspectrales, l'acquisition spectrale se fait de manière continue sur une large gamme de longueur d'onde. Il est donc inévitable d'obtenir des informations redondantes entre des canaux adjacents puisque les propriétés de réflectance des matériaux restent généralement stables sur des intervalles plus ou moins grands de longueur d'onde. Ces données peuvent être décorréliées entre elles au moyen d'analyses en composantes principales (ACP).

Minimum Noise Fraction (MNF)

La technique MNF (Green *et al.*, 1988) permet de réduire le bruit en éliminant l'information redondante contenue dans le spectre. Elle se décompose en deux ACP (Analyse en Composantes Principales) successives. La première transformation est basée sur l'estimation de la matrice de covariance du bruit. Les données de la composante bruit sont alors projetées dans un nouvel espace avec une unité de variance pour toutes les bandes, sans inter-corrélation de bande à bande. A cette étape les composantes sont nettoyées du bruit et rangées par ordre décroissant d'unité de variance. Ainsi, les composantes associées à une valeur bien supérieure à 1 sont considérées comme porteuses d'information et leur variance est due à la variabilité des données. A l'inverse, si les composantes affichent des valeurs inférieures à 1, c'est que leur variance est due au bruit. Ces composantes peuvent être représentées visuellement en nuage de points pour représenter la variance contenue dans les différentes composantes (Figure 19). La forte variance contenue dans les premières composantes (bande 1 et 2) s'explique par un contenu riche en informations dont il est possible de distinguer spectralement des matériaux distincts (Figure 19A). A l'inverse, les dernières composantes sont pauvres en informations et contiennent énormément de bruit (Figure 19B) rendant la discrimination de classes impossible. Une fois que l'on a déterminé le nombre de composantes à conserver (toutes les composantes contribuant significativement à l'information, contenant 95 % de la variance), les composantes sont projetées dans leur espace d'origine sans tenir compte des composantes bruitées.

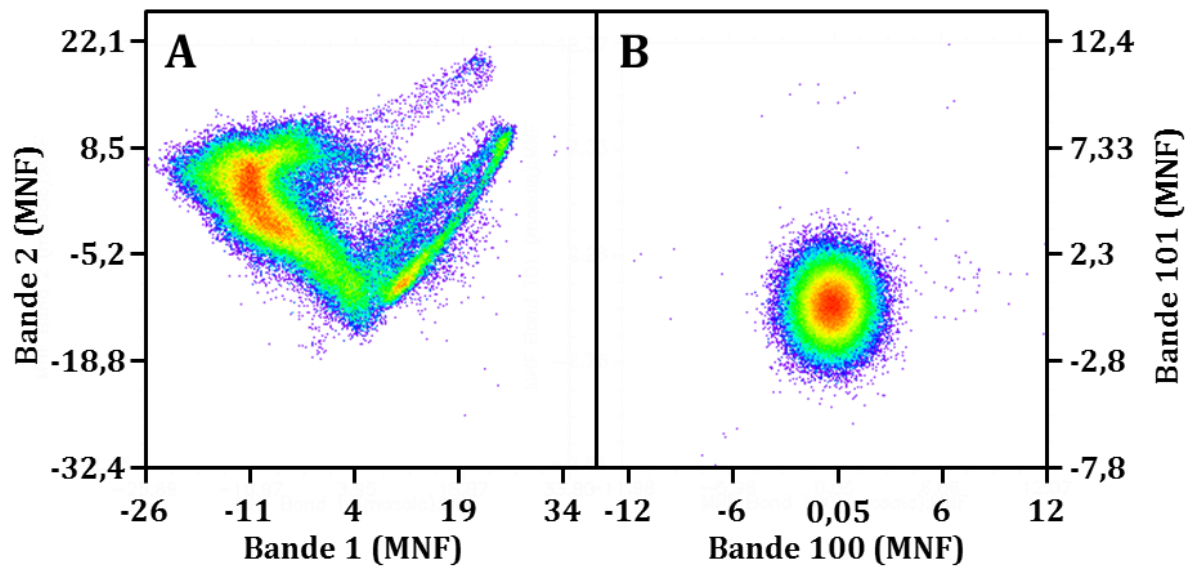


Figure 19. Représentation des composantes MNF nettoyées du bruit. Ces composantes sont issues de la première rotation MNF d'une image hyperspectrale (HySpex). (A) La variance des composantes 1 et 2 contenant beaucoup d'informations. (B) La variance des composantes 100 et 101 contenant beaucoup de bruit.

Moyenne mobile

Afin de réduire le bruit sur les spectres, il est possible de lisser les spectres en appliquant une moyenne mobile. Dans ce travail, un filtre d'une FWHM à 9 nm, c'est-à-dire une moyenne mobile calculée tous les 9 nm, a été appliqué sur l'ensemble des données spectroradiométriques de terrain et de laboratoire, ainsi que sur les images hyperspectrales.

Enlèvement du continuum

Le continuum d'un spectre correspond à l'enveloppe générale de celui-ci. Il est caractérisé par les propriétés de diffusion des surfaces et modulé par de nombreux paramètres tels que la taille des particules, la forme, la réflectivité, la rugosité, l'orientation et la teneur en eau. Il représente toutes les variations spectrales qui ne peuvent être expliquées par les bandes d'absorption. L'analyse des images hyperspectrales à partir des bibliothèques acquises *in situ* ou en laboratoire, nécessite *a priori* d'obtenir des données comparables. Or, les conditions d'acquisition en laboratoire seront différentes de celles rencontrées lors des mesures sur le terrain. Il est donc nécessaire de standardiser les spectres et les images hyperspectrales en suivant un protocole identique, notamment par le retrait du continuum. Plusieurs techniques ont été développées afin d'estimer et de retirer l'effet du continuum. Clark and Roush (1984) ont décrit le continuum comme étant l'ensemble des segments tangents aux maxima locaux des bandes d'absorptions. Il est par la

suite retiré de la réflectance globale en divisant l'ensemble du spectre par ce continuum (Figure 20).

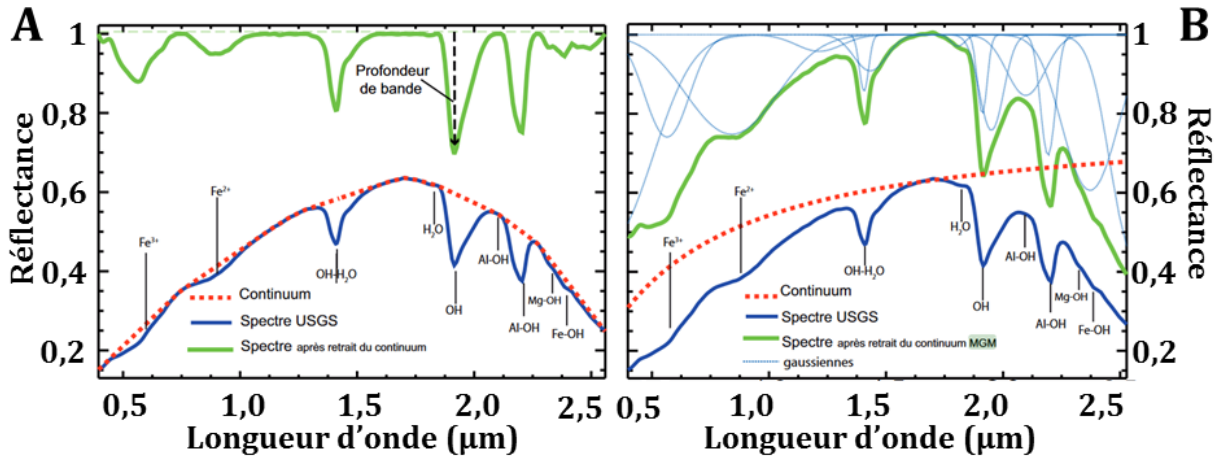


Figure 20. Modélisation des continuums (courbes rouges) à partir d'un spectre de minéraux extrait de la base de données USGS. (A) Continuum estimé par la méthode de Clark and Roush (1984). (B) Continuum modélisé par la méthode MGM de Sunshine et al. (1990). D'après Verpoorter (2009).

Une autre méthode couramment utilisée est le Modèle Gaussien Modifié (MGM). Il a été développé par Sunshine *et al.*, (1990) et adapté notamment par Combe *et al.* (2005) pour l'étude de la biomasse du microphytobenthos sur les vasières intertidales. La méthode consiste à modéliser un spectre de réflectance par la somme des bandes d'absorption qui le compose sous forme de gaussiennes et d'un continuum linéaire dans le domaine des nombre d'onde (Figure 20). Il présente l'avantage de conserver la forme générale du spectre et d'être indépendant des bandes d'absorptions. Dans le cas de la végétation par exemple (*e.g.* étude du microphytobenthos), l'intérêt de la méthode MGM est de pouvoir récupérer la profondeur des bandes d'absorptions, ainsi que leur largeur à mi-hauteur (FWHM) à des longueurs d'onde particulières, associées à la présence des pigments photosynthétiques et d'en caractériser la biomasse (Barillé *et al.*, 2007 ; Combe *et al.*, 2005). Cette méthode a depuis été améliorée et automatisée par Verpoorter (2009) à l'aide des dérivées secondes, sensibles à la position des bandes d'absorption. Dans notre cas d'étude, le MGM a été utilisé afin d'estimer et de retirer le continuum caractérisé par une droite passant au plus près du plateau proche infrarouge (Figure 20).

I.2.3.4. Les classifications et indices

Les logiciels de traitement d'images offrent un large choix dans les méthodes de classifications, qu'elles soient supervisées ou non supervisées. Dans le cas des méthodes supervisées, cela nécessite la connaissance *a priori* de références composant l'image (*i.e.* signatures spectrales, ou des régions d'intérêts - ROI, délimitant l'aire des objets). Les

techniques dites non supervisées, quant à elles, ne nécessitent pas de connaissances *a priori* des objets qui composent l'image. Elles sont automatiques et sont généralement basées sur les statistiques d'un groupe de pixels. Dans ce travail de thèse, de nombreux tests ont été effectués afin de déterminer la capacité d'une méthode à identifier les récifs d'huîtres sauvages et les discriminer des autres surfaces communes en milieu intertidal (*e.g.* microphytobenthos, vase, roche, ceintures d'algues brunes, *etc.*). La suite de cette partie s'attache à décrire les classifications et les autres méthodes qui ont été efficaces ou qui méritent une attention particulière.

Spectral Angle Mapper (SAM)

La classification supervisée par Spectral Angle Mapper (SAM), décrite par Kruse *et al.*, (1993), est basée sur la comparaison de similarité angulaire θ , en radian, entre les spectres d'une image et les spectres de référence (*i.e.* signatures spectrales) acquis sur le terrain ou en laboratoire (Figure 21). L'approche considère les valeurs d'un pixel à chaque longueur d'onde comme un vecteur dans un espace à N dimensions (égales au nombre de bandes). L'écart angulaire entre deux spectres est calculé à partir de l'équation suivante (Kruse *et al.*, 1993):

$$\theta = \cos^{-1} \left(\frac{\vec{t} \cdot \vec{r}}{\|\vec{t}\| \cdot \|\vec{r}\|} \right)$$

Avec $\vec{t}$, le vecteur du spectre de l'image ; $\vec{r}$, le vecteur du spectre de référence.

L'affectation de chaque pixel de l'image à une classe prédéfinie, se base sur la valeur de cet angle qui mesure la différence entre le vecteur du spectre de référence et son homologue sur l'image. Plus l'angle formé entre les deux vecteurs est petit et plus la similarité entre eux est grande. Ainsi, le pixel de l'image est affecté à la classe avec laquelle il a le plus petit écart angulaire.

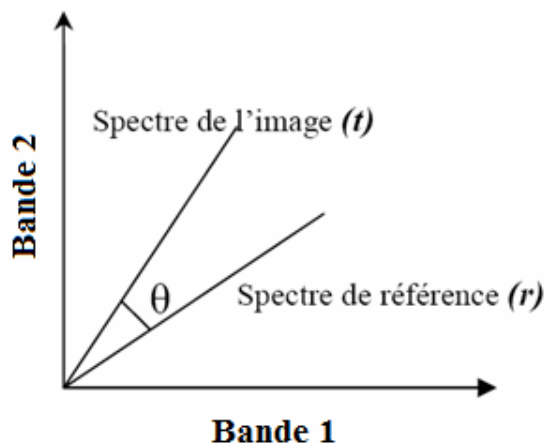


Figure 21. Représentation schématique de l'angle spectral (θ) entre un spectre de référence (r), et un spectre de l'image (t), dans un espace bidimensionnel de longueur d'onde (Kruse *et al.*, 1993).

Cette approche est peu sensible aux variations de l'éclairement (albédo) dont l'augmentation ou la diminution n'affecte pas la direction du vecteur mais plutôt son amplitude (Clark *et al.*, 1995).

Les techniques de démixage

Dans ce travail, des tests de démixage pixellaire ont été menés afin d'estimer la proportion de chaque objet présent dans un pixel. Les méthodes proposées sont généralement basées sur des mélanges linéaires comme c'est le cas pour le Linear Spectral Unmixing (LSU). Cette technique analyse les proportions de chaque cible présente dans un pixel à partir d'une librairie de signatures spectrales identifiant les pôles purs (ou endmembers). Ainsi, dans un pixel composé d'un mélange linéaire surfacique de vase et de microphytobenthos, l'application des signatures spectrales de ces deux classes permet de déterminer que le spectre observé pour ce pixel est composé d'un mélange à 50 % de vase nue et 50 % de microphytobenthos (Figure 22). Cependant, dans le milieu naturel, il est rare d'observer de tels mélanges surfaciques puisque dans la majorité des cas, les surfaces se superposent entre elles et la réflectance mesurée correspond aux interactions intimes et non linéaire entre les couches successives. C'est le cas des récifs d'huîtres sauvages qui, en fonction des conditions environnementales, se retrouvent couverts de vase et de microalgues qui sédimentent sur les coquilles (Figure 23). La méthode LSU n'est donc pas adaptée à notre cas d'étude car elle se base sur des mélanges surfaciques théoriques. Le LSU, proposé en routine dans les traitements de classification du logiciel ENVI, peut cependant être amélioré en ajoutant manuellement des spectres théoriques. Ainsi, Combe *et al.* (2008) ont développé le modèle MELSUM (Multiple-Endmember Linear Spectral Unmixing Model) caractérisé par l'addition d'un spectre plat (à une réflectance de 0,1), une pente positive (de 0 à 0,1) et une pente négative (de 0,1 à 0) afin de tenir compte des effets d'albédo, d'illumination, de rugosité et de textures qui ne sont pas considérés dans les autres méthodes de démixage.

Des méthodes de démixage non-linéaire existent mais elles requièrent la connaissance de nombreux paramètres de la cible, notamment des composantes d'absorbance, de rugosité, et des coefficients de réflexion. Il serait quasiment impossible d'obtenir ces paramètres de façon réaliste sur les récifs d'huîtres sauvages présentant une organisation très complexe.

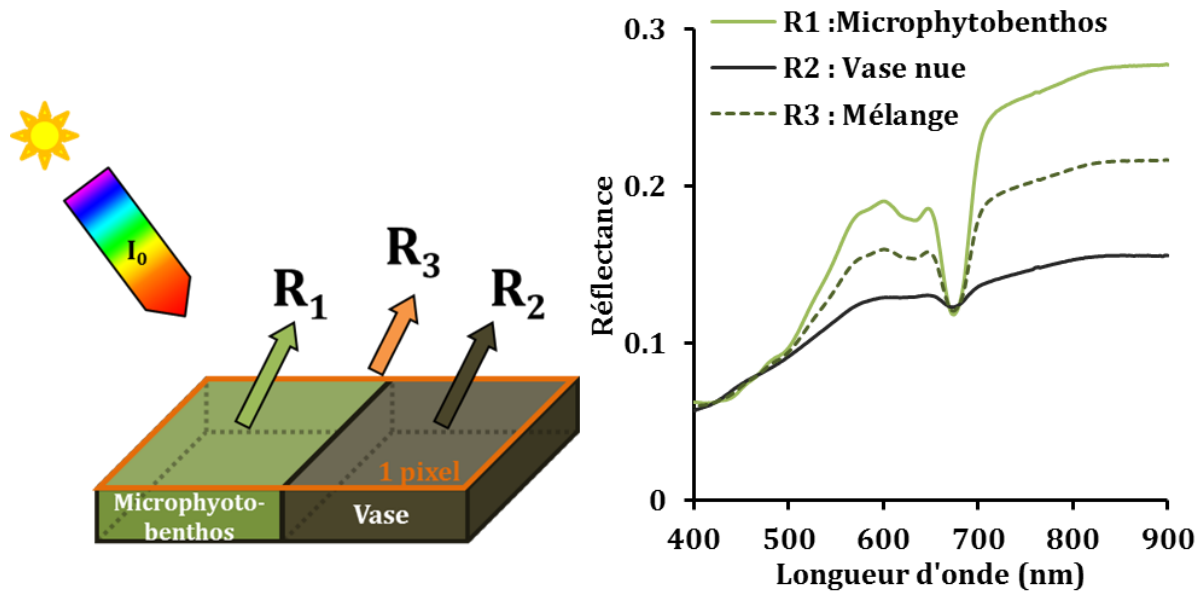


Figure 22. Représentation schématique du mélange surfacique dans un pixel de l'image comprenant 50 % de microphytobenthos et 50 % de vase. I_0 représente le rayonnement incident. R1 : Spectre « pur » du microphytobenthos. R2 : Spectre « pur » de la vase nue. R3 : Spectre mélangé du spectre du microphytobenthos et de la vase.

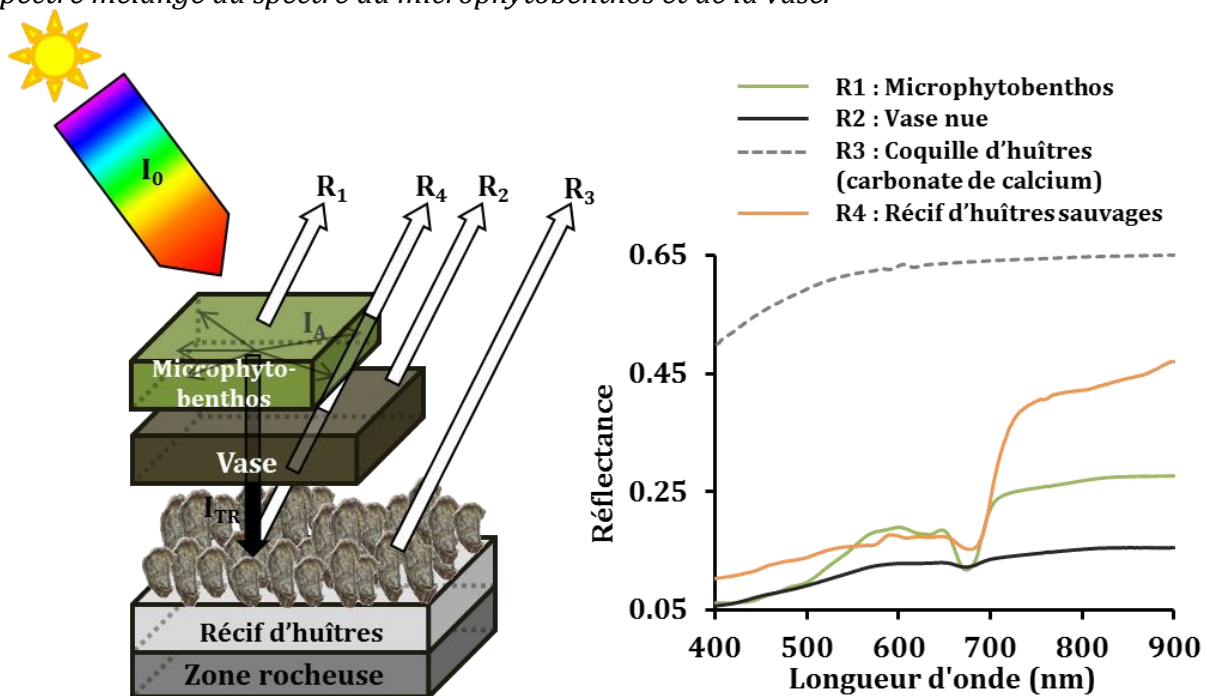


Figure 23. Représentation schématique des mélanges intimes sur un récif d'huîtres sauvages. Les spectres purs de coquilles d'huîtres (R3, carbonates de calcium) sont altérés par la présence d'un dépôt de vase et de microphytobenthos. I_0 représente le rayonnement solaire incident, I_A la partie absorbée et I_{TR} la partie transmise du rayonnement.

Evaluation de la précision des classifications

La précision des classifications est estimée grâce aux relevés GPS effectués sur le terrain autour des récifs d'huîtres sauvages (verticales et horizontales), des ceintures de macroalgues, du microphytobenthos et des mares intertidales. Ces relevés GPS définissent des classes d'apprentissages qui sont comparées aux surfaces classées à l'aide d'une matrice de confusion (tableau de contingence). La précision globale (Overall Accuracy, OA) peut alors être estimée et le coefficient Kappa est calculé selon l'équation :

$$K = \frac{(p_o - p_c)}{(1 - p_c)}$$

Avec p_o , la proportion d'accord observée (accord réel) ; p_c , la proportion d'accord aléatoire (concordance espérée sous l'hypothèse d'indépendance des jugements).

L'interprétation de l'indice Kappa peut se faire selon la hiérarchie proposée par Landis and Koch (1977) (Tableau 2).

Tableau 2. Grille d'interprétation du coefficient Kappa

Accord	Kappa
Presque parfait	> 0.81
Fort	0.61 – 0.80
Modéré	0.41 – 0.60
Faible	0.21 – 0.40
Très faible	0.0 – 0.20
Désaccord	< 0

Indice de végétation – Le NDVI

Les surfaces végétalisées sont très étudiées dans le domaine de la télédétection car elles présentent des absorptions particulières du fait de la présence de pigments photosynthétiques. Des indices de végétation, développés à partir des propriétés radiométriques, biophysiques et biochimiques de la végétation (Gitelson, 2004), sont donc utilisés pour décrire les caractéristiques du couvert végétal. Ils présentent des sensibilités variables liées aux conditions du milieu (éclairage, substrat sous-jacent). Sur l'ensemble des indices disponibles, le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index ; Tucker, 1979) est le plus couramment utilisé dans ce type de traitement (Gitelson *et al.*, 1996). Le principe de calcul du NDVI se base sur la différence de réflectance caractéristique de la végétation entre les longueurs d'onde Rouge (R) et proche infrarouge (PIR), selon l'équation :

$$NDVI = \frac{PIR - R}{PIR + R}$$

Avec PIR, la valeur de la réflectance correspondante à la bande proche infrarouge ; R, la valeur de la réflectance correspondante à la bande rouge (Rouse *et al.*, 1974).

Les valeurs de NDVI s'échelonnent de -1 à +1 (les valeurs négatives correspondent à l'eau) en fonction de la présence ou l'absence de végétaux, de leur biomasse, du pourcentage de couverture et de l'intensité photosynthétique. Les valeurs faibles correspondent à des couvertures en végétaux faibles et principalement à des micro-organismes photoautotrophes (*i.e.* biofilm de diatomées) alors que valeurs élevées correspondent à des couvertures en végétaux denses et caractéristiques des macrophytes (*i.e.* macroalgues et angiospermes). Bien que cet indice soit utilisé comme un proxy de la biomasse présente, il ne permet pas de distinguer les espèces végétales observées et il est parfois difficile à interpréter lorsque la couverture éparses des macrophytes chevauche une couverture dense de micro-organismes photosynthétiques. Cependant, les organismes photosynthétiques ont la particularité de contenir un cortège pigmentaire différent selon les classes d'algues (macroalgues et microalgues), de cyanobactéries, ou de plantes supérieures (Jeffrey and Vesk, 1997) dont l'identification est possible par l'étude de l'absorbance et de la réflectance des pigments caractéristiques.

Chez les organismes photoautotrophes, la chlorophylle *a* est le pigment essentiel à la réalisation complète du processus de photosynthèse. Les autres pigments photosynthétiques « accessoires » interviennent de façon secondaire dans la photosynthèse en optimisant la collecte des photons de l'énergie lumineuse (Post *et al.*, 1984) et sont parfois impliqués dans des mécanismes de photoprotection (comme certains caroténoïdes tels que les diadinoxanthine, diatoxanthine et carotènes) (Falkowski and Raven, 2013). Ces pigments accessoires comprennent des chlorophylles (notamment *b*, *c* et *d*), des caroténoïdes (fucoxanthine, diadinoxanthine, canthaxanthine, zeaxanthine, myxoxanthophylle, et bien d'autres), et des phycobiliprotéines (phycocyanine et phycoérythrine). Certains de ces pigments sont spécifiques à la présence d'une classe en particulier. La présence de chlorophylle *c* par exemple, est spécifique aux diatomées qui composent le microphytobenthos (Brotas and Plante-Cuny, 1998 ; Jeffrey and Vesk, 1997 ; V. Méléder *et al.*, 2003), tandis que la chlorophylle *b*, est présente chez l'ensemble des algues vertes. Sur un spectre de réflectance, il est ainsi possible d'associer la présence d'une bande d'absorption (à une longueur d'onde donnée) à un pigment photosynthétique. Si la bande d'absorption de la chlorophylle *a* à 673 nm est très marquée sur les spectres de réflectance des végétaux, ce n'est pas toujours le cas pour les autres pigments accessoires. Il est parfois nécessaire d'avoir recours à des traitements complémentaires qui vont accentuer les absorptions.

Dérivées secondes

L'analyse en dérivée première des spectres de réflectance est utilisée pour quantifier la biomasse végétale à partir du point d'inflexion entre la bande d'absorption de la chlorophylle *a* et le plateau proche infrarouge (Broge and Mortensen, 2002 ; Collins, 1978 ; Demetriades-Shah *et al.*, 1990 ; Filella and Penuelas, 1994). En outre, les dérivées secondes ont la particularité de pouvoir repérer plus facilement des bandes d'absorption peu perceptibles sur le spectre en réflectance (Figure 24).

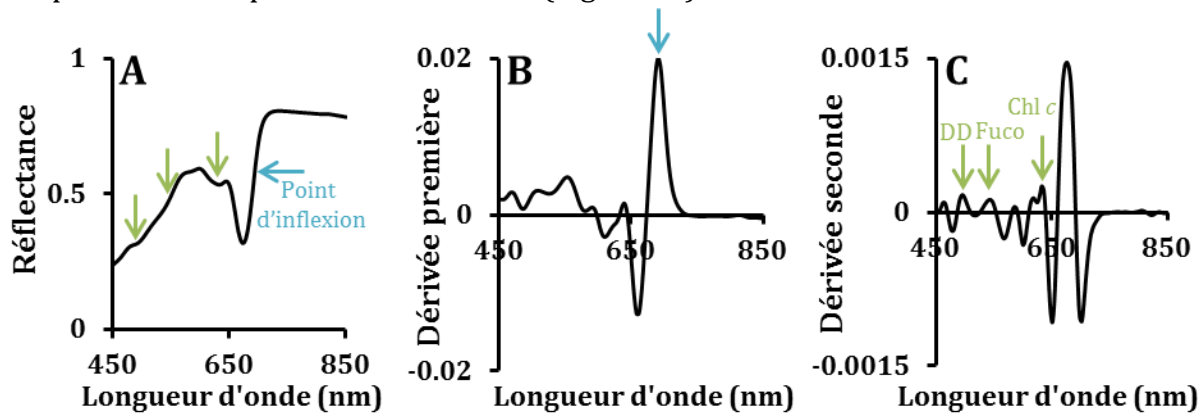


Figure 24. Analyse dérivative d'une diatomée (*Cylindrotheca gracilis*). (A) Spectre de réflectance acquis en laboratoire. (B) Dérivée première identifiant le point d'inflexion. (C) Dérivée seconde identifiant les principaux pigments: diadinoxanthine (DD), fucoxanthine (Fuco) et chlorophylle c (Chl c).

L'analyse dérivative présente l'avantage de réduire l'influence du substrat et d'être moins impacté par les effets d'éclairement (Tsai and Philpot, 1998). En revanche, ces méthodes sont plus sensibles au bruit et nécessitent au préalable de lisser les spectres de réflectance (Demetriades-Shah *et al.*, 1990 ; Tsai and Philpot, 1998). Les dérivées secondes sont souvent utilisées pour l'étude des pigments des microalgues benthiques des vasières intertidales et leur quantification (Jesus *et al.*, 2014 ; Méléder *et al.*, 2013).

L'acquisition et le traitement des données optiques peuvent donc nous renseigner à plus ou moins grande échelle sur la diversité des substrats et sont notamment efficaces pour l'identification des pigments photosynthétiques des végétaux. Cependant, les écosystèmes côtiers présentent également des surfaces aux textures variables, allant des vasières relativement planes, aux roches intertidales et récifs de bivalves rugueux. Les données radar, sensibles à la rugosité de surface peuvent donc s'avérer complémentaires des données optiques.

I.2.4. Acquisition des données Radar

Contrairement aux données optiques, les données radar (Radio Detection And Ranging) sont dites actives car le signal mesuré est généré artificiellement par un émetteur.

De nos jours, la plupart des radars imageurs exploitent le principe de synthèse d'ouverture (SAR, Synthetic Aperture Radar), permettant d'améliorer la résolution azimutale (résolution transversale parallèle à la direction du déplacement) en comparaison des capteurs classiques à ouverture réelle. Les systèmes radar nous donnent des informations sur la distance des objets (par la mesure du temps de retour d'onde) et enregistrent l'amplitude du signal selon les paramètres de fréquence, de polarisation et d'angle incident déterminés lors de l'émission de l'onde.

I.2.4.1. Longueurs d'onde et fréquences

Les systèmes radar utilisent le domaine des micro-ondes, ce qui leur donne l'avantage de pouvoir acquérir des données de jour comme de nuit et sous presque toutes les conditions météorologiques (*i.e.* présence de nuages) sans être perturbés. On classe les hyperfréquences selon des grands domaines d'utilisation (Tableau 3). La longueur d'onde définit l'intensité de pénétration dans le milieu, ainsi, plus la longueur d'onde est élevée, et plus on effectue une mesure en profondeur du milieu (Ulaby, 1982). L'onde électromagnétique émise à la surface sera réfléchiée selon ses propriétés diélectriques et géométriques et dépendra des paramètres de rugosité, d'humidité et de composition (Fung *et al.*, 1994 ; Ulaby *et al.*, 1986) mais également de sa polarisation.

Tableau 3. *Récapitulatif des bandes Radar de leurs fréquences et longueurs d'ondes (Bonn and Rochon, 1992)*

Bande	Fréquence (GHZ)	Longueur d'onde (cm)
P	< 0.3	> 100
L	1 - 2	15 - 30
S	2 - 4	7,5 - 15
C	4 - 8	3,75 - 7,5
X	8 - 12	2,5 - 3,75
Ku	12 - 18	1,67 - 2,5
K	18 - 27	1,11 - 1,67
Ka	27 - 40	0,75 - 1,11

I.2.4.2. La polarisation

La polarisation décrit la direction du champ électrique d'une onde électromagnétique par rapport au plan d'incidence. Pour les systèmes radar, ces ondes peuvent être configurées selon une polarisation linéaire verticale ou horizontale. Quatre configurations d'émission-réception peuvent alors être définies : en polarisation parallèle HH, VV, ou croisée HV, VH. La structure de l'élément cible déterminera la quantité d'énergie réémise et mesurée par le capteur (Figure 25). Ainsi, pour une forêt par exemple, une polarisation VV est sensible aux structures verticales, telles que des troncs d'arbres, la

polarisation HH donnera des informations sur le sol situé sous les arbres et la polarisation HV est sensible aux structures en volume telles que les houppiers des arbres.

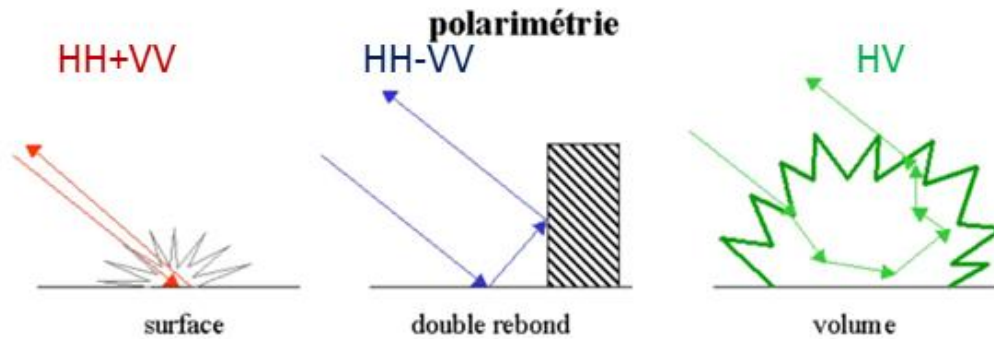


Figure 25. Influence de la structure des objets sur la polarisation

Les capteurs Radar peuvent être caractérisés par des combinaisons de polarisation simple (unique HH ou VV, éventuellement HV ou VH), bipolarisée (HH et HV, VV et VH ou HH et VV) ou alternée (HH et HV alternant avec VV et VH). Les systèmes présentant les quatre types de polarisation (HH, VV, HV, VH) sont dits polarimétriques. Les cibles rencontrées auront des propriétés polarisantes différentes et pourront donc être caractérisées par la différence d'intensité qui sera renvoyée dans les différentes polarisations.

I.2.4.3. Angle d'incidence

L'angle d'incidence correspond à la direction de propagation incidente et à la normale de la surface dans le plan de propagation. Certains capteurs bénéficient d'antennes à visées variables, comme c'est le cas pour RADARSAT par exemple, qui peut acquérir des images avec un angle de vue entre 20° et 50°. L'angle d'incidence est un facteur important à prendre en compte dans l'interprétation du signal rétrodiffusé car il peut être responsable de déformations géométriques (effets de repliement, dilatation, ombre). De plus, le signal radar est plus sensible à la rugosité des surfaces observées avec des angles d'incidences élevés (Baghdadi *et al.*, 2008b, 2008a ; Zribi and Dechambre, 2003). En outre, il est également important de prendre en considération la direction ascendante ou descendante du satellite lors de l'acquisition de l'image.

I.2.4.4. La rétrodiffusion

Lorsque le signal est émis de l'émetteur radar, celui-ci vient interagir avec la surface illuminée et l'onde est diffusée dans toutes les directions. La partie du signal qui revient à l'antenne radar correspond au signal rétrodiffusé et sera défini par un coefficient de rétrodiffusion (σ_0). Compte tenu de la variabilité considérable des surfaces, le coefficient de rétrodiffusion est exprimé en décibels (dB) et dépend notamment de la rugosité de la surface et de sa composante diélectrique.

Rugosité

La rugosité d'une surface déterminera l'intensité et la direction de la diffusion de l'onde comme cela a été décrit précédemment. La composante de rugosité ne peut être intégrée que si la dimension de l'objet n'est pas trop différente de la taille de la longueur d'onde d'émission. En outre, il a été montré que la relation entre le signal radar et la rugosité est plus importante dans la bande L que dans les bandes X et C (Baghdadi *et al.*, 2008a ; Ulaby *et al.*, 1986).

Composante diélectrique

Elle correspond à la teneur en eau du matériau étudié et de la longueur d'onde utilisée. C'est le facteur qui déterminera l'intensité du signal rétrodiffusé (Fellah, 1997). De façon générale, pour toutes les fréquences, on observera une augmentation de la constante diélectrique, et donc du signal rétrodiffusé, avec l'augmentation de la teneur en eau (Ulaby *et al.*, 1982). Ainsi, pour l'eau de mer, caractérisée par une composante diélectrique élevée, le signal ne va pénétrer que de quelques millimètres sous la surface et seule la rugosité créée par les vagues sera mesurée par rétrodiffusion.

I.2.5. Acquisition de données *in situ*

Le profilomètre à aiguilles est un outil couramment utilisé pour effectuer des mesures de rugosité *in situ*. De manière générale, la dimension du profilomètre est de 1 m de large et il est constitué de 50 aiguilles espacées de 2 cm. Le principe est simple, des aiguilles coulisent à travers un support fixe afin d'épouser la surface du sol et d'établir un profil de rugosité (Figure 26). Le profilomètre est équipé d'un niveau à bulle afin de pouvoir le positionner parfaitement parallèle à la surface du sol et ainsi s'affranchir des effets de pentes. Le profil est ensuite photographié, numérisé sur ordinateur et les hauteurs des têtes d'aiguilles sont mesurées en fonction du quadrillage de référence sur le support. L'indice de rugosité d'une surface est défini par **l'écart-type des hauteurs** (H_{rms}^2) des irrégularités de surfaces (hauteur quadratique moyenne : Root Mean Square, RMS) et la **longueur de corrélation** (L) entre deux points indépendants (Ogivily, 1991 ; Ulaby *et al.*, 1986 ; Girard and Girard, 2010). Il est nécessaire de relever plusieurs profils pour chaque type de surface afin d'obtenir une erreur d'échantillonnage convenable (inférieure à 10 %) (Bryant *et al.*, 2007 ; Lievens *et al.*, 2011 ; Oh and Kay, 1998).

L'écart-type des hauteurs se calcule par l'équation suivante :

$$H_{rms}^2 = ((Z(x) - (Z))^2)$$

Avec $Z(x)$, l'altitude mesurée à l'abscisse du profil au point x, et (Z) , la hauteur moyenne des points du profil définie par :

$$\bar{Z} = \frac{1}{N} * \sum_{i=1}^N Z_i(x)$$

Avec N, le nombre d'altitude Zi disponible dans le profil.

La longueur de corrélation (L), correspondant à la distance à partir de laquelle les points ne sont plus corrélés, se calcule par la fonction d'autocorrélation suivante :

$$p(u) = \frac{((Z(x+u) - \bar{Z})) * (Z(x) - \bar{Z}))}{Hrms^2}$$

Avec u, la distance entre 2 points.

Lorsque la distance u augmente, les points s'éloignent et sont de moins en moins corrélés et la fonction d'autocorrélation diminue. Selon le niveau de rugosité de la surface, la fonction d'autocorrélation peut être représentée par une forme exponentielle (surface lisse), ou une gaussienne (surface rugueuse) (Altese *et al.*, 1996 ; Oh *et al.*, 1992 ; Rakotoarivony, 1995 ; Ulaby *et al.*, 1982).

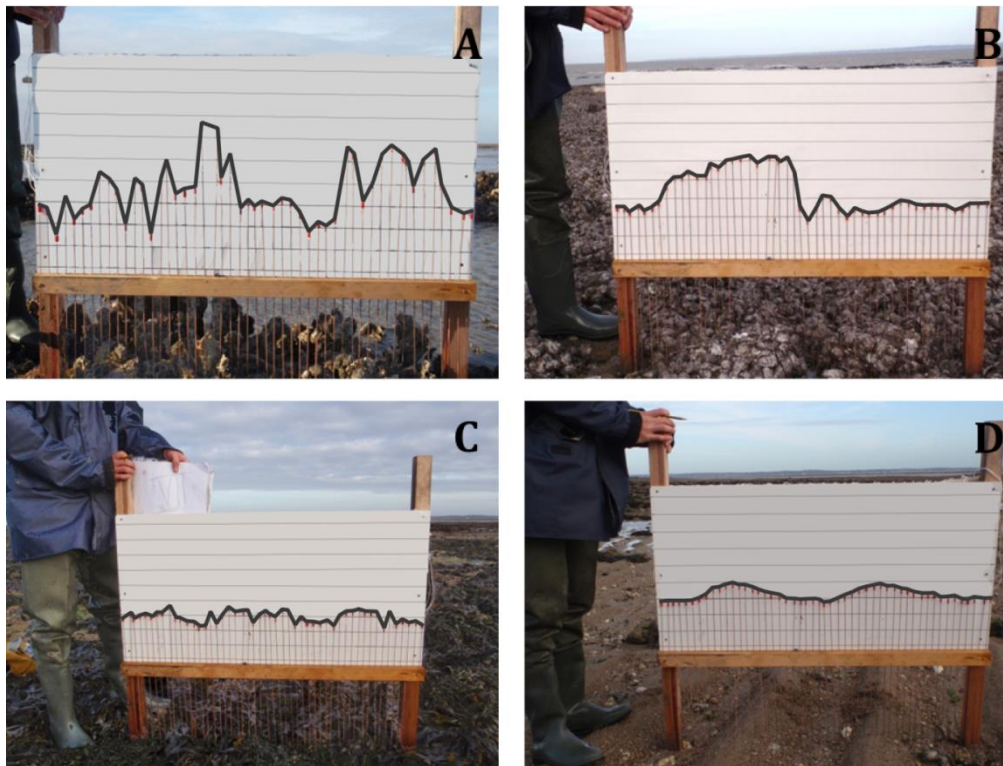


Figure 26. Acquisition de profil de rugosité in situ à l'aide d'un profilomètre à aiguilles. La largeur du profilomètre est de 1m. Les profils ont notamment été effectués sur des récifs d'huîtres sauvages en position verticale (A) et horizontale (B) ainsi que sur des macroalgues (C) et du sable (D).

En raison du nombre limité de données acquises sur le terrain et de la précision centimétrique des mesures du profilomètre, ces profils n'ont pas été utilisés pour calibrer images radar. Ces données sont utilisées comme un indicateur complémentaire de la rugosité des surfaces rencontrées sur l'estran. Des instruments plus sophistiqués et performants, mais également plus coûteux, tels que les rugosimètres laser, permettent de scanner toute la surface avec une précision millimétrique. Ces données permettent d'obtenir des images de la microtopographie et peuvent ensuite être couplées aux images satellites radar.

I.2.6. Traitements des images radar

I.2.6.1. Corrections géométriques

L'acquisition des données radar diffère sensiblement de celle des données optiques. En effet, la visée est latérale et cause une certaine distorsion de l'image. Les objets situés à une portée proximale (distance la plus proche du nadir) paraissent comprimés en comparaison des objets situés sur une portée distale (éloignée du nadir). Ce phénomène peut être corrigé lors de la prise de vue de l'image, par l'acquisition de plusieurs images pour une même scène. Ainsi, un traitement dit multi-visée (« multilook ») permet de former une image « Single Look Complex » (SLC) où la taille et la distance des objets seront respectées, incluant également les informations de position (longitude et latitude). Les effets de décalage entre les images et lors d'un changement de projection sont corrigés de la même manière que les images optiques, à partir de points de contrôles aux positions GPS connues.

I.2.6.2. Corrections radiométriques

Le signal reçu sera caractérisé par son amplitude et sa phase que l'on représente par des canaux I (partie réelle) et Q (partie imaginaire). Le niveau de gris permet de définir la réflectivité de l'objet au sol. Ces données sont obtenues après des traitements radiométriques préalables afin de réduire l'effet du chatoiement (speckle). Le speckle est un phénomène d'interférence aléatoire entre les ondes réémises des surfaces ciblées et se traduit par une image en niveau de gris à l'aspect granuleux. Il est souvent considéré comme un bruit sur l'image mais est en réalité indispensable au traitement de l'information. Le traitement multilook permet en partie de réduire ce phénomène, en moyennant les données d'un même pixel issues de plusieurs images (Cantalloube and Nahum, 2000). Lorsqu'une seule image est acquise, ce traitement multilook se fait au détriment de la résolution spatiale et le pixel est rééchantillonné par deux, c'est-à-dire que la résolution spatiale est deux fois moins élevée. Pour corriger numériquement le chatoiement, il existe

différents types de filtre tels que le filtre de Lee (Lee, 1980), de Frost (Frost *et al.*, 1982), ou de Kuan (Kuan *et al.*, 1985). Ces filtres sont appliqués sur des fenêtres de pixel (exemple 3x3, ou 5x5) mais n'auront pas le même effet et la même efficacité pour réduire l'effet speckle tout en conservant une qualité optimale de l'image (Lopes *et al.*, 1990 ; Ozdarici and Akyurek, 2010 ; Serkan *et al.*, 2008).

Il est possible par la suite de calibrer les images en calculant le coefficient de rétrodiffusion qui se définit, selon Laur *et al.* (1998), par l'équation :

$$\sigma_0 = \left(\frac{1}{N} \sum_{i,j=1}^{i,j=N} DN_{ij}^2 \right) \frac{\sin \alpha}{K \cdot \sin \alpha_{ref}}$$

Avec N le nombre de pixels de la surface ; DN_{ij} la valeur du compte numérique au pixel (i, j) ; K la constante de calibration du capteur ; α l'incidence locale ; α_{ref} l'incidence moyenne de la scène.

Ce coefficient de rétrodiffusion est exprimé en décibel (dB) selon la formule :

$$\sigma_{0dB} = 10 \log_{10} \sigma_0$$

I.2.6.3. Classification et filtres de textures

Etant donné la sensibilité des données radar pour la rugosité et la texture de surface, plusieurs filtres de textures ont été utilisés. Ces filtres sont appliqués selon une fenêtre de pixels (en général 3x3) et par rapport aux statistiques de moyenne ou de variance par exemple. Ces filtres apportent des informations complémentaires sur le contour des roches, les rides dessinés sur la vasière (présence de sillons et banquettes) et la présence de récifs d'huîtres sauvages. Ils auront également des résultats différents selon les polarisations auxquelles ils sont appliqués. Dans cette étude, les analyses de textures ont été utilisées comme prétraitement des classifications. En effet, le résultat des filtres de co-occurrence sur la moyenne, la variance et le contraste pour chaque polarisation (HH et HV dans notre cas) sont considérés comme des couches uniques. Elles sont ensuite compilées avec le rapport des bandes HV/HH pour former une image à 7 bandes. Puis, comme pour les images optiques, des classifications classiques supervisées et non supervisées, sont appliquées à l'ensemble de l'image.

Dans le cas de l'étude des huîtres sauvages, Dehouck *et al.* (2011) ont montré que le couplage des données radar et optique pouvaient améliorer les classifications. Il a donc également été testé l'ajout des 3 bandes dans le visible et proche infrarouge du capteur HRG de SPOT5 aboutissant à une image à 10 bandes.

I.2.7. Aperçu des images utilisées

I.2.7.1. Données Multispectrales

Images SPOT

Parmi les programmes de télédétection du CNES, la constellation SPOT fournit des images à haute résolution depuis 1986 à travers les 5 satellites lancés entre 1986 et 2002 (SPOT 1 à 5). Les générations 1, 2, 3 sont équipées d'un instrument HRV (Haute Résolution Visible) offrant une résolution spatiale de 20 mètres en mode multispectral (3 bandes spectrales). La génération SPOT 4 est dotée d'un capteur HR VIR (Haute Résolution Visible et InfraRouge) avec une bande supplémentaire dans le Moyen InfraRouge (MIR). La génération SPOT 5 est équipée d'un instrument HRG (Haute Résolution Géométrique) améliorant la résolution spatiale à 10 mètres (au lieu de 20 mètres pour les générations précédentes). La résolution spectrale des satellites SPOT est caractérisée par 3 larges bandes spectrales dans le visible et le proche infrarouge (Figure 15) : la bande XS1 dans les longueurs d'onde vertes (500 – 590 nm), la bande XS2 dans les longueurs d'onde rouge (610 – 680 nm) et la bande XS3 dans les longueurs d'onde du proche infrarouge (PIR ; 790 – 890 nm). Les générations SPOT 4 et SPOT 5 présentent une 4^{ème} bande dans le moyen infrarouge (MIR ; 1 580 – 1 750 nm) qui n'est cependant pas exploité dans cette étude en raison de la présence d'eau qui absorbe fortement ces longueurs d'onde. Les images SPOT doivent être acquises pour de bonnes conditions météorologiques avec une nébulosité réduite et une heure proche de la marée basse. Les images sont acquises suivant plusieurs critères de sélection : (i) cadrage de la zone d'étude (ii) couverture nuageuse inférieure à 10 % (iii) cycle des marées, *i.e.* zone intertidale découverte, afin de ne conserver que celles permettant une analyse optimale de l'estran (Tableau 4). Une série temporelle sur près de 30 ans a donc pu être reconstituée au niveau de la baie de Bourgneuf permettant de recueillir des informations spatiales sur la végétation benthique (macroalgues, microalgues, zostères) et les récifs d'huîtres sauvages.

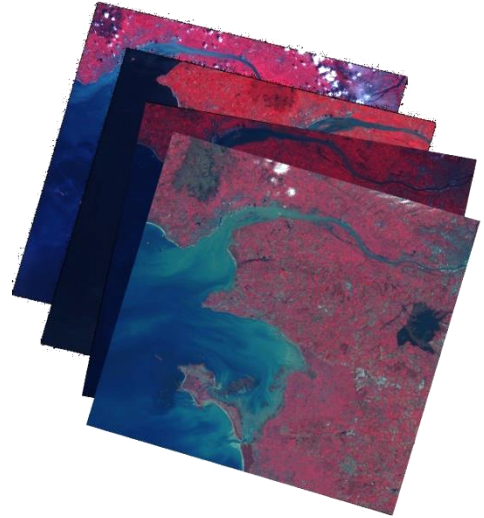
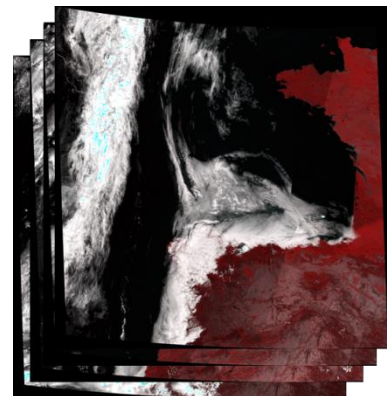


Tableau 4. *Caractéristiques des images SPOT acquises et traitées dans ce travail. UTC : Temps Universel coordonné ; HRV : capteur Haute Résolution Visible ; HRG : capteur Haute Résolution Géométrique. L'heure de basse mer est donnée pour le port de Pornic.*

Date	Plateforme/ capteur	Résolution spatiale (m)	Heure d'acquisition (UTC)	Heure basse mer (UTC)	Coefficient de marée	Hauteur d'eau (m)
1986.06.09	SPOT1/HRV1	20	11h40	10h55	71	1.79
1991.08.28	SPOT2/HRV2	20	11h37	11h35	90	1.08
1993.08.20	SPOT2/HRV1	20	11h33	11h30	111	0.29
1996.09.16	SPOT2/HRV2	20	11h33	11h45	87	1.14
1997.10.18	SPOT1/HRV2	20	11h26	11h15	111	0.35
1998.09.21	SPOT1/HRV2	20	11h32	10h19	89	1.67
1999.12.23	SPOT1/HRV2	20	11h24	10h09	104	1.23
2002.09.24	SPOT5/HRG2	5	10h55	11h30	84	1.42
2003.09.26	SPOT5/HRG2	5	11h37	9h51	100	2
2005.09.18	SPOT5/HRG1	10	11h29	9h53	107	1.73
2007.06.02	SPOT2/HRV2	20	11h23	10h38	74	1.69
2008.07.22	SPOT2/HRV1	20	11h13	12h25	80	1.8
2009.09.08	SPOT5/HRG1	10	11h22	11h56	87	1.29
2012.11.16	SPOT5/HRG1	10	11h09	11h22	104	0.48
2014.12.06	SPOT5/HRG2	10	10h02	9h41	89	0.99

Images MODIS

Les instruments MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) sont des spectroradiomètres embarqués à bord des satellites héliosynchrones Terra et Aqua, lancés successivement par la NASA en décembre 1999 et en mai 2002 dans le cadre du programme de recherche Earth Observing System (EOS). Ces capteurs possèdent une fauchée de 2330 km qui leur permet d'observer chaque point de la Terre tous les un à deux jours. Les produits MODIS sont fournis gratuitement par le Département des Etudes Géologiques des Etats-Unis (United States Geological Survey, USGS) et sont téléchargeables sur la plateforme Earth Explorer⁴ où ils sont distribués à l'échelle du globe terrestre sous forme de dalles de projection sinusoïdale. Ces scènes acquises avec une fréquence journalière présentent une résolution spatiale de 250m et possèdent deux bandes de réflectance dans le rouge et le proche-infrarouge, centrées à 645 et 857 nm (Vermote & Wolfe, 2015). Ce sont des produits de niveau 2, ortho-rectifiés et exprimés en réflectance au



⁴ <http://earthexplorer.usgs.gov/>

sol après la correction atmosphérique de Vermote *et al.* (1997). Les scènes MODIS ont été choisies sur la période située entre mars 2000, premier mois d'acquisition du satellite Terra, et septembre 2015. Ces scènes ont été acquises avec une couverture nuageuse minimale et à la faveur de marées de vives-eaux, à une heure proche de la marée basse afin que la zone intertidale soit aussi découverte que possible.

I.2.7.2. Données hyperspectrales

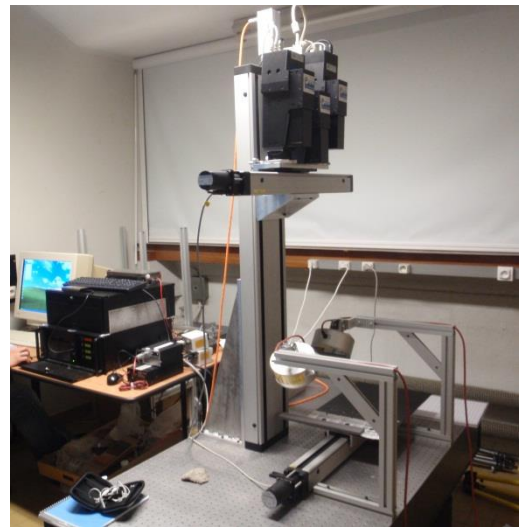
Image Aéroportée HySpex

Une image hyperspectrale acquise avec le spectromètre imageur HySpex embarqué à bord d'un avion a été utilisée. Les lignes de vol sont constituées de 160 bandes spectrales contiguës entre 400 et 1000nm avec une résolution spectrale de 4,5 nm et séparées par un pas d'échantillonnage d'environ 3,7 nm entre chaque bande. Elles sont aussi caractérisées par une résolution spatiale élevée (1 pixel = 1 m²), liée à l'altitude de vol de l'avion. L'image hyperspectrale a été acquise le 21 septembre 2009 lors d'une campagne aéroportée organisée par la société ActiMar dans le cadre de l'OSUNA (Observatoire des Sciences de l'Université Nantes Atlantique). L'image est composée d'une vingtaine de lignes de vol qui ont été géorectifiées et géoréférencées par la société ActiMar.



Caméra HySpex en laboratoire

La caméra HySpex (installée au laboratoire de Planétologie et Géodynamique de Nantes) a également été utilisée dans des conditions de laboratoire. Elle est composée de 3 capteurs dont un dans le domaine du visible (capteur identique à celui embarqué en avion lors de la campagne aéroportée) et deux dans l'infrarouge à ondes courtes (SWIR). Le capteur SWIR-i est composé de 147 bandes entre 950 et 1 650 nm et le capteur SWIR-m est composé de 239 bandes entre 1 300 et 2 500 nm. La caméra est fixée à un support fixe qui est réglable en hauteur pour acquérir des images à un mètre voire 30 cm. La résolution spatiale des pixels varie entre 200 et 800 µm selon la hauteur et le capteur utilisé. Les

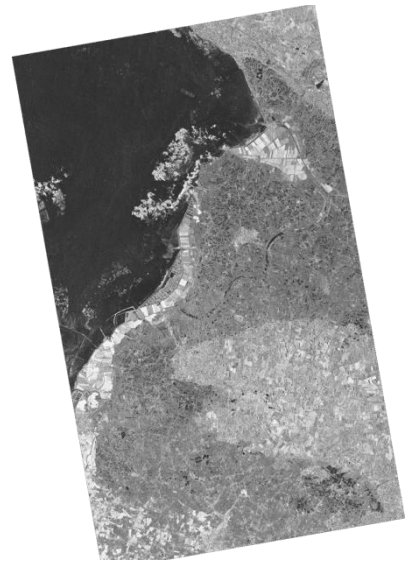


échantillons sont placés sur un plateau mobile. Les échantillons sont isolés de la lumière extérieure et ce sont deux lampes halogènes à 100 W positionnées à 45° qui éclairent le plateau.

I.2.7.3. Données Radar

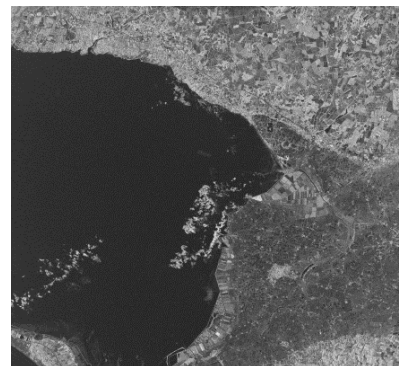
Image TerraSAR-X

Ce travail de thèse a pu bénéficier de l'acquisition d'une image TerraSAR-X à travers le GIS BreTel. Elle est datée du 12 décembre 2013 et est caractérisée par une résolution spatiale à 2,75 m (dégradée à 5,5 après les prétraitements multilook) et une polarisation HH et HV (dual polarization). L'acquisition s'est faite en direction ascendante avec un angle incident de 44,1°. La scène a été prise au-dessus de la zone d'étude en baie de Bourgneuf à une heure proche de la marée basse (heure de passage 18h00, heure de la marée basse 18h50). L'image a été fournie au format 1B, c'est-à-dire géoréférencée.



Images RADARSAT-2

Une image d'archive RADARSAT-2, acquise par le CLS (Collecte Localisation Satellites) a également pu être récupérée. L'image est fournie en mode SLC (Single Look Complex) et est caractérisée par une résolution spatiale de 2 m et une polarisation simple HV. L'angle d'incidence au moment de l'acquisition était de 43,6° avec une direction descendante. La scène est datée du 18 août 2013, a été prise à une heure proche de la marée basse (heure de passage 6h10, heure de la marée basse 7h00).



I.2.8. Utilisation de la télédétection pour les écosystèmes conchyliques.

Dans la littérature, il existe peu de travaux de télédétection appliqués à la cartographie des huîtres. Ce dernier paragraphe fait l'état des connaissances existantes, très parcellaires, et qui vont de la photo-interprétation à l'utilisation de l'imagerie radar. Cette dernière technique est celle qui a fait l'objet de plus de développements récents.

En télédétection optique, Grizzle *et al.* (2002) et Garvis *et al.* (2015) ont analysé le contraste de photographies aériennes pour définir l'état de santé des récifs d'huîtres. Les

zones brillantes étaient attribuées aux récifs morts et les zones sombres aux récifs en vie. Ces photographies ont permis d'établir une série temporelle de la dégradation des récifs de l'huître native *C. virginica* entre 1943 et 2009, bien avant l'avènement des capteurs satellitaires. Une étude similaire a été menée pour suivre l'évolution de la colonisation de *C. gigas* aux Pays-Bas entre 1980 et 1990 (Kater and Baars, 2004). Ces images ont cependant un contenu spectral restreint, caractérisé par des images en noir et blanc, ou au mieux, par une bande spectrale supplémentaire dans le proche infrarouge pour les plus récentes. Les traitements sont donc limités à la numérisation des principales structures récifales par photo-interprétation.

Il faut attendre les travaux de Schill *et al.* (2006) pour réellement exploiter l'information spectrale d'images multispectrales (du capteur AISA) et hyperspectrales (du capteur HyMAP). A travers une typologie détaillée de récifs naturels d'huîtres, ils ont mis en évidence une importante variabilité spectrale en fonction de la présence d'eau, de vase et de la saison (*i.e.* développement d'algues épibenthiques). A notre connaissance, c'est le seul travail existant dans la littérature de télédétection hyperspectrale des récifs d'huîtres. Il s'agit cependant d'un rapport dans lequel l'analyse de la variabilité spectrale des récifs n'est pas très développée. En effet, la typologie récifale n'inclut pas les récifs d'huîtres se développant horizontalement sur les zones rocheuses ni les effets à micro-échelle (*i.e.* à l'échelle des coquilles) sur la variation spectrale.

En ce qui concerne la télédétection par imagerie radar, les études menées sur les milieux intertidaux étaient pour la plupart destinées à décrire les caractéristiques sédimentaires (Gade *et al.*, 2008 ; Park *et al.*, 2009 ; van der Wal *et al.*, 2005). Elles se sont cependant révélées efficaces pour la détection des récifs d'huîtres sauvages qui se forment sur la vasière (Choe *et al.*, 2012 ; Dehouck *et al.*, 2011 ; Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015). En effet, les récifs ont une rugosité élevée, en comparaison des surfaces lisses de vase environnantes, qui est facilement perceptible par les images SAR, sensibles à la texture. Pourtant, ces techniques ne permettent pas de discriminer les différentes espèces de bivalves ingénieurs (*e.g.* huîtres *versus* moules) ni d'observer les différentes structures de récifs d'huîtres (*e.g.* huîtres en position verticales *versus* horizontales). En outre, Regniers *et al.* (2015, 2014) ont proposé une méthode basée sur l'analyse de la texture à partir d'une image panchromatique Pléiades à très haute résolution spatiale combinée à une image radar. Les résultats ont montré qu'il était possible différencier les zones d'élevages des huîtres en raison de leur fort niveau de texture par rapport à la vasière. En revanche, il n'a pas été possible de discriminer les sites de production actifs des sites de production abandonnés (sur lesquels les huîtres sauvages viennent se fixer) ni des récifs d'huîtres sauvages qui présentent des variations de textures similaires.

D'autres méthodes de télédétection, non développées dans ce manuscrit, ont été explorées pour la détection des huîtres. C'est le cas des données LIDAR (Light Detection and

Ranging) par exemple, qui permettent d'obtenir une topographie fine de la zone d'étude grâce à un laser mais n'ont pas non plus la capacité de distinguer les configurations des récifs (Schill *et al.*, 2006). En milieu subtidal, seules les données acoustiques (SONAR, Sound Navigation and Ranging) ont la capacité de cartographier le fond à travers la masse d'eau. Cette technique a été explorée avec plus ou moins de succès pour la cartographie des récifs d'huîtres submergés (Grizzle *et al.*, 2008 ; Pinn *et al.*, 1998 ; Powell *et al.*, 1995 ; Smith *et al.*, 2001).

CHAPITRE II

*CARTOGRAPHIE DES RECIFS D'HUITRES
SAUVAGES PAR TELEDETECTION*

II.1. Contexte de l'étude

Cette étude s'est déroulée en Baie de Bourgneuf (47°0'N, 2°10'O), située sur la côte atlantique. C'est un important site ostréicole qui était considéré comme la limite nord de l'aire géographique de reproduction de l'huître *Crassostrea gigas*. Cependant, au cours de la décennie 1990-2000, la prolifération des huîtres s'est étendue à ce bassin et aux autres sites ostréicoles au nord de la France. Pour tenter de gérer l'invasion, des campagnes de terrain ont été organisées par l'IFREMER, les comités des pêches (COREPEM et CRC) et l'Université de Nantes afin d'évaluer les stocks d'huîtres sauvages dans la baie (Cognie *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2004, 2005). A la suite de certaines de ces études, des mesures de gestion ont été prises, comme l'enlèvement des murets des anciennes pêcheries complètement colonisés par ces organismes. Ces campagnes de mesures se basent sur des échantillonnages fastidieux, longs et coûteux, et qui mobilisent beaucoup de personnel. Depuis l'été 2008, des surmortalités récurrentes affectent en moyenne 80 % du naissain, et les huîtres sauvages sont considérées comme une ressource qui peut être exploitée par les professionnels. Des arrêtés préfectoraux sont alors mis en place afin d'accorder une licence de pêche à des pêcheurs à pieds professionnels, d'identifier les zones, des dates et des quotas de pêches (annexe 1). Ces quotas sont en partie définis les service déconcentrés de l'Etat et par les études de stocks qui sont menées régulièrement par les organismes des pêches (CRC et COREPEM). Il est donc nécessaire de développer une technique qui permettrait de cartographier de façon rapide, automatique et régulière, les récifs d'huîtres sauvages.

Le but de ce chapitre est donc d'évaluer les techniques de télédétection multispectrale et hyperspectrale pour détecter les récifs d'huîtres sauvages. Une première cartographie a été réalisée à partir d'images radar TerraSAR-X et RADARSAT-2 qui sont sensibles à la rugosité créée par les récifs. Cependant, cette technique n'a pas permis d'identifier les huîtres sauvages, notamment lorsqu'elles se fixent sur les roches intertidales. La rugosité détectée par le capteur correspond alors à la roche sous-jacente. Ces données cartographiques sont donc présentées ci-dessous, sous forme de préambule à ce chapitre. Afin de traiter l'image TerraSAR-X acquise en décembre 2012, des relevés GPS sur le terrain ont été effectués afin de délimiter les zones d'intérêts (notamment les récifs d'huîtres sauvages et les macroalgues brunes (Figure 27).

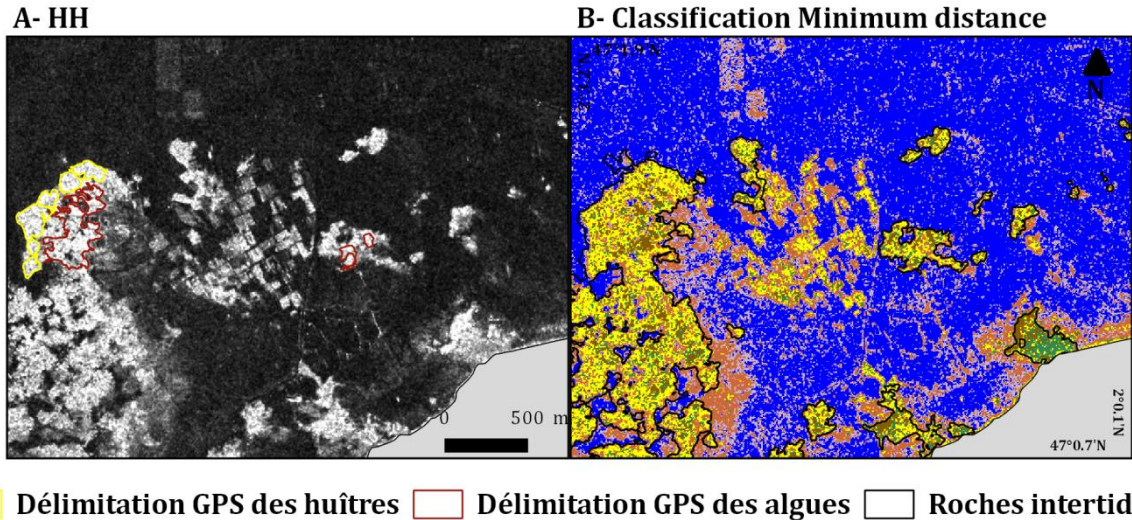
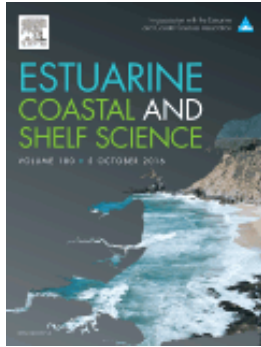


Figure 27. Utilisation de l'imagerie radar. (A) Bande HH avec les détourages des huîtres et des macroalgues. (B) Classification Minimum distance à partir de l'image TerraSAR-X (bandes HH, HV et Texture)

La classification, basée sur les bandes HH, HV et les analyses de textures n'ont pas permis de différencier les types de récifs d'huîtres, ni même des algues (Figure 27B). Cependant, elles ont permis de détourner avec précision la surface des roches (représentées par le détourage noir sur la Figure 27B). Dans ce chapitre, l'image TerraSAR-X aura permis de sélectionner et d'extraire les zones rocheuses favorables à la colonisation des huîtres, pour pouvoir y appliquer les traitements des images optiques.

II.2. Télédétection hyperspectrale des récifs d'huîtres sauvages.



D'après un article publié dans la revue *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, accepté le 23 Janvier 2016.

Le Bris, A., Rosa, P., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral remote sensing of wild oyster reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 172, 1-12. Doi :10.1016/j.ecss.2016.01.039.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.ecss.2016.01.039>

II.2.1. Abstract

The invasion of the wild oyster *Crassostrea gigas* along the Ouestrern European Atlantic coast has generated changes in the structure and functioning of intertidal ecosystems. Considered as an invasive species and a trophic competitor of the cultivated conspecific oyster, it is now seen as a resource by oyster farmers following recurrent mass summer mortalities of oyster spat since 2008. Spatial distribution maps of wild oyster reefs are required by local authorities to help define management strategies. In this work, visible-near infrared (VNIR) hyperspectral and multispectral remote sensing was investigated to map two contrasted intertidal reef structures: clusters of vertical oysters building three-dimensional dense reefs in muddy areas and oysters growing horizontally creating large flat reefs in rocky areas. A spectral library, collected *in situ* for various conditions with an ASD spectroradiometer, was used to run Spectral Angle Mapper classifications on airborne data obtained with an HySpex sensor (160 spectral bands) and SPOT satellite HRG multispectral data (3 spectral bands). With HySpex spectral/spatial resolution, horizontal oysters in the rocky area were correctly classified but the detection was less efficient for vertical oysters in muddy areas. Poor results were obtained with the multispectral image and from spatially or spectrally degraded HySpex data, it was clear that the spectral resolution was more important than the spatial resolution. In fact, there was a systematic mud deposition on shells of vertical oyster reefs explaining the misclassification of 30% of pixels recognized as mud or microphytobenthos. Spatial distribution maps of oyster reefs were coupled with *in situ* biomass measurements to illustrate the interest of a remote sensing product to provide stock estimations of wild oyster reefs to be exploited by oyster producers. This work highlights the interest of developing remote sensing techniques for aquaculture applications in coastal areas.

Keywords: Benthos, *Crassostrea gigas*, hyperspectral, oyster reefs, remote sensing, Tidal flats.

II.2.2. Introduction

Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) is the main bivalve species cultivated worldwide (FAO, 2006 ; Forrest *et al.*, 2009). This species was introduced into European waters in the seventies to replace the Portuguese oyster (*Crassostrea angulata*) which had been greatly reduced by a large-scale epizootia outbreak (Grizel and Héral, 1991). With the increase of water temperature, spawning and larval survival were gradually observed toward northern latitudes, and oysters progressively colonized intertidal areas, forming dense reefs (Diederich, 2005 ; Dutertre *et al.*, 2010). Feral *C. gigas* is now considered as an invasive species with different impacts on receiving communities (Troost, 2010). Among these impacts, the most obvious is a direct spatial and trophic competition with local species such as the blue mussel (*Mytilus edulis*) (Diederich *et al.*, 2005 ; Diederich, 2006 ; Green *et al.*, 2013 ; Markert *et al.*, 2013 ; Schmidt *et al.*, 2008 ; Troost, 2010) . Wild oysters also became trophic competitors with cultivated conspecifics causing slower growth and economic losses for the oyster farmers (Cognie *et al.*, 2006). In France, they were considered as a pest by the oyster industry. However since 2008, recurrent mass summer mortalities of oyster spat were observed along the European coasts with a subsequent decline of the cultivated stock (Cotter *et al.*, 2010 ; Pernet *et al.*, 2012 ; Girard and Pérez Agúndez, 2014). As a consequence, the status of the wild oyster changed radically and in some areas oyster producers envisaged exploiting their population as a resource to compensate for their losses. This situation induced conflicts with recreational and professional fishermen generating a need to map and manage wild oyster reefs. However, in many areas of the Ouest European Atlantic coast, these reefs grow in rocky areas within large intertidal mudflats notoriously inaccessible and hard to sample. Traditional ground surveys are therefore time-consuming, expensive and require a substantial human effort in these areas (Cognie *et al.*, 2006). Thus, there is a growing interest and need for the development of reliable remote sensing tools to provide a synoptic view of wild oyster reefs in coastal areas.

Aerial photography has been used to detect live and dead oyster reefs using brightness differences (Grizzle *et al.*, 2002 ; Kater and Baars, 2004). However, the specific spectral properties related to reflected electromagnetic radiations at different wavelengths cannot be exploited with panchromatic photographs. A preliminary investigation with a multispectral resolution was tested for oyster mapping in Sud Carolina (NOAA, 2003). More recently, microwave remote sensing with synthetic aperture radar (SAR) was used to map bivalve beds (mussels and oysters) in intertidal areas (Choe *et al.*, 2012 ; Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015). Choe *et al.* (2012) showed that polarimetric characteristics of SAR images can be used to distinguish surface roughness of oyster reefs from that surrounding

mudflat. However, this technique did not permit the discrimination of bivalve species (Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015), and was not tested to discriminate distinct tridimensional configuration (*e.g.* horizontally vs. vertically developed oysters) as can be observed for oyster reefs. Additional optical data in visible and near-infrared domains could improve classifications of intertidal mudflats (van der Wal and Herman, 2007) and oyster reefs detection (Dehouck *et al.*, 2011). Visible-near infrared (VNIR) data are very useful to map intertidal vegetation such as seagrass (Pasqualini *et al.*, 2005 ; Barillé *et al.*, 2010) or microphytobenthic biofilms (Brito *et al.*, 2013 ; Benyoucef *et al.*, 2014) but the richness of absorption bands due to photosynthetic and accessory pigments cannot *a priori* be exploited for bivalve beds. Moreover, the broadband resolution of many multispectral VNIR sensors may be a limit for their detection (Girouard *et al.*, 2004). This restriction could be overcome by using high resolution hyperspectral data. Surprisingly, this technique has only been tested by Schill *et al.* (2006) to map Eastern oyster reefs (*Crassostrea virginica*) based on their spectral reflectance. They suggested that hyperspectral remote sensing could be useful for mapping shellfish resources but observed a high spectral variability within the oyster habitat. Therefore, evaluating the efficiency of hyperspectral data remains to be assessed and generalized to different ecosystems, species and reef typology. For instance, none of the studies previously cited using radar data considered the common situation in Ouestrern Atlantic bays where oyster reefs can be found in intertidal flats but also in adjacent rocky areas growing with a distinct configuration.

This study aimed to produce spatial distribution maps of wild oyster reefs for two contrasted reef typologies found in mudflats and rocky areas using hyperspectral data from the airborne sensor HySpex. A comparison was performed between HySpex data and SPOT satellite HRG multispectral data to evaluate the role of the sensor's spectral resolution. HySpex maps were spatially and spectrally degraded to compare overall accuracy at different resolutions. In this study, spectral signatures of oyster shells have been analyzed using *in situ* spectroradiometric measurements obtained for different conditions. Finally, we propose a simple method using reef distribution maps and *in situ* measurements of oyster biomass to illustrate the interest of a remote sensing product for the management of this resource at the scale of a shellfish ecosystem.

II.2.3. Materials and methods

II.2.3.1. Study area

Bourgneuf Bay, located Sud of the Loire estuary on the French Atlantic coast (47°02' N, 2°07' W) (Figure 28), is a macrotidal bay with a maximum tidal amplitude of 6 m. 100 km² of the total bay area (340 km²) is intertidal. It is a site of extensive aquaculture of the oyster *C. gigas* (Thunberg), ranking fifth in France with a production of 7000 metric tons on 1000 ha of on-bottom cultures. The intertidal zone comprises large mudflats and rocky

areas but smaller rocky spots are found in the middle of the mudflat. Two types of wild oyster reefs can be observed: reefs situated in rocky spots within the mudflat which are hardly accessible (Figure 28, Site 1) and those found in the large rocky areas with a much easier access (Figure 28, Site 2).

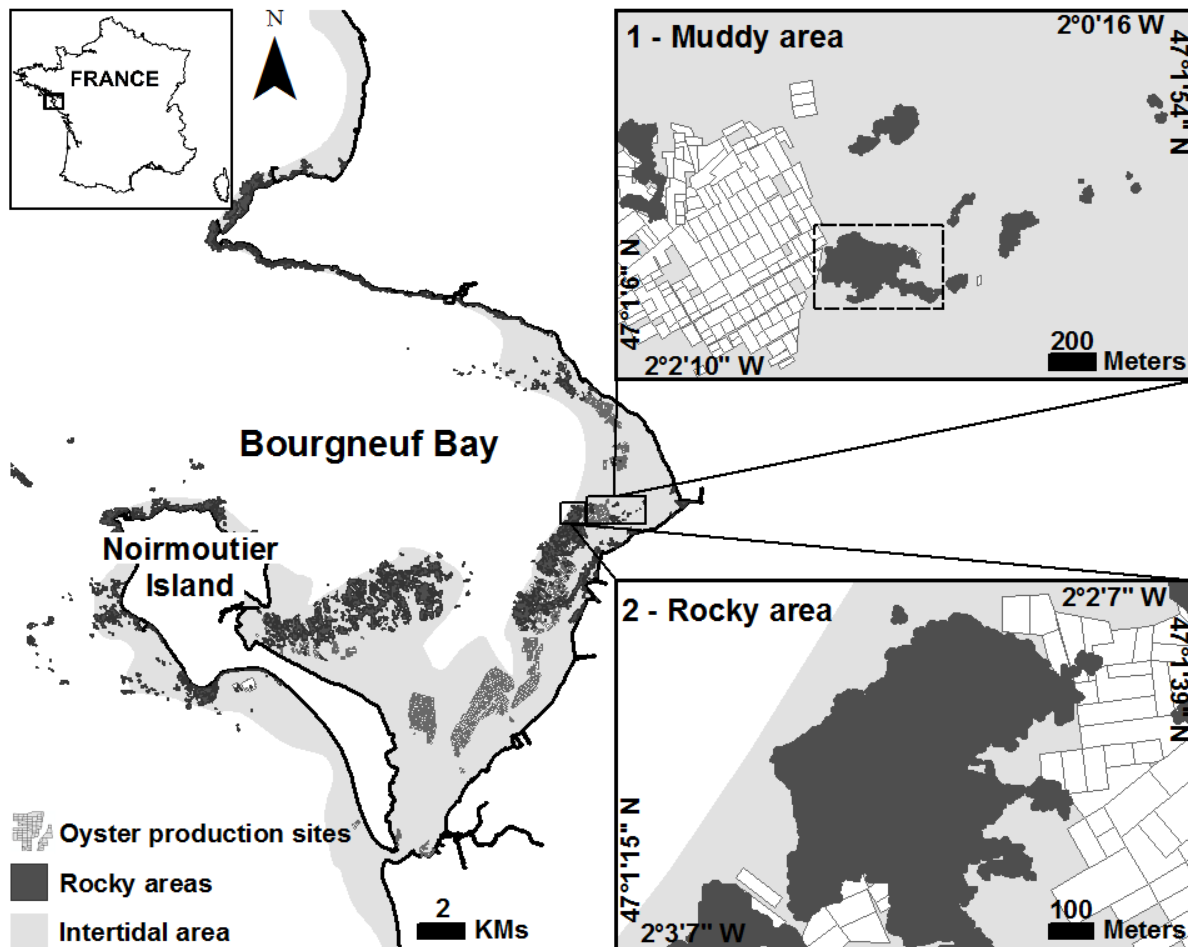


Figure 28. Bourgneuf Bay study area with sample site locations. 1: Muddy rocks mainly colonized by clusters of vertical oysters surrounded by mudflats ($2^{\circ}02'35''$ W, $47^{\circ}01'30''$ N); the dash rectangle corresponds to the map Figure 32. 2: Large rocky areas mainly colonized by horizontal oyster reefs and surrounded by sandy-muddy substrates ($2^{\circ}01'20''$ W; $47^{\circ}01'21''$ N).

II.2.3.2. Typology of wild oyster reefs

Two distinct forms of colonization can be observed: clusters of vertical oysters building three-dimensional dense reefs in the muddy area (Figure 29A, Figure 29B) and oysters growing horizontally creating large flat reef structures in rocky areas (Figure 29D, Figure 29E). The first form is very similar to the one described for Sud-Carolina's oyster reefs (NOAA, 2003). A further distinction can be made according to the mud deposition. In

the muddy area, oyster shells were dark and partially covered by mud, while in rocky areas, in the absence of any mud deposition, oyster shells had a brighter color. Spectral responses of each reef were obtained with a field portable spectroradiometer ASD FieldSpec3®, measuring the radiance ($\text{mW.cm}^{-2}.\text{nm}^{-1}.\text{sr}^{-1}$) between 350 and 2500 nm with a spectral sampling interval of 1.4 nm up to 1050 nm and 2 nm up to 2500 and a spectral resolution from 3 to 10 nm. Surface reflectance was determined by measuring the light reflected by a ~99% reflective Spectralon® reference panel (Figure 29C, Figure 29F).

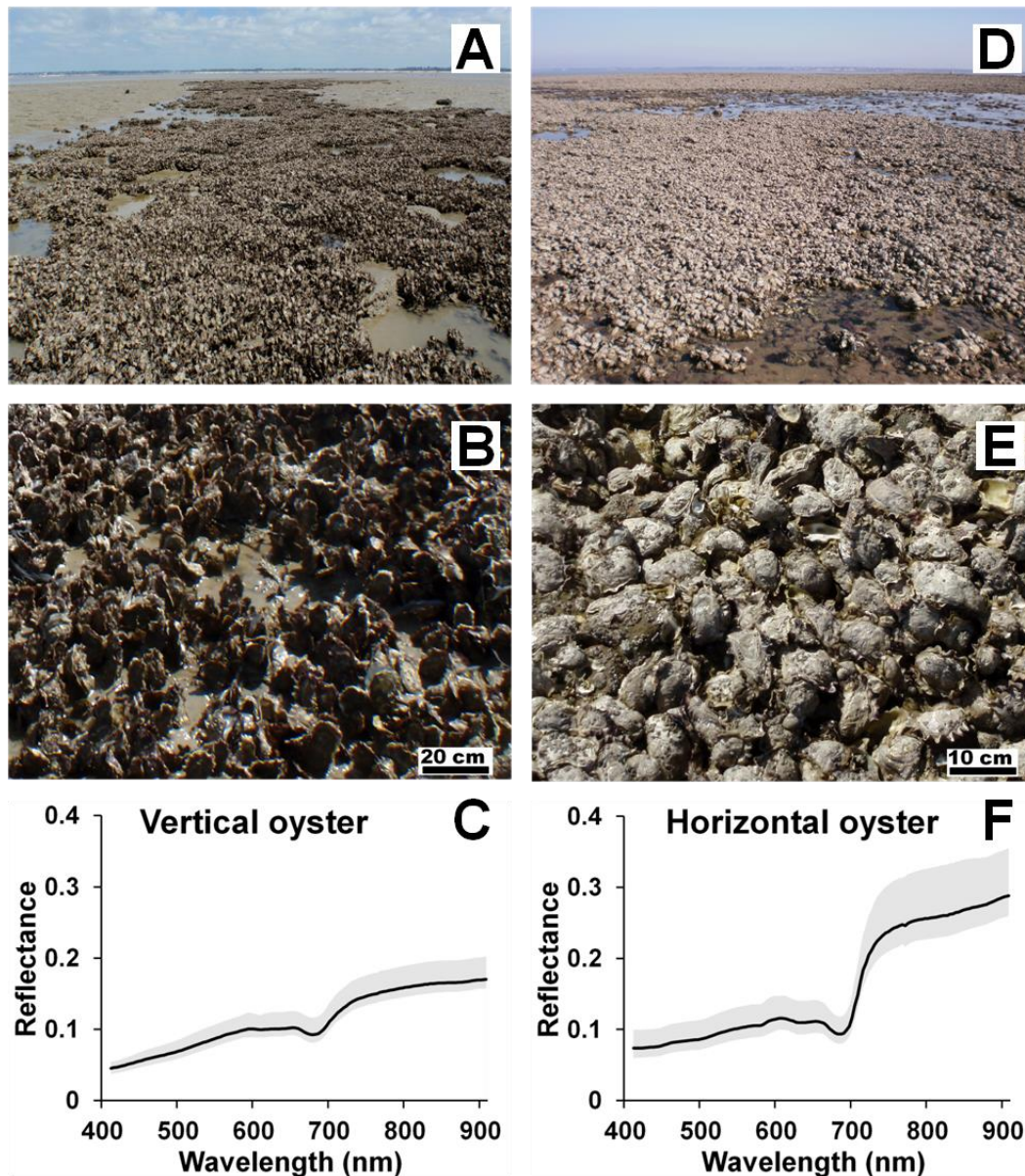


Figure 29. *Typology of wild oyster reefs; left: clusters of vertical oysters surrounded by mudflats (A), details of vertical oyster clusters (B) and their spectral signature (C) and right: horizontal colonization of large rocky areas (D), details of horizontally-growing oysters (E)*

and their spectral signature (F). Gray areas around the mean values are delimited by min and max spectrum.

II.2.3.3. Image pre-processing

Bourgneuf bay was imaged by a HySpex VNIR 1600 camera on September 21st, 2009, during an airborne campaign. This sensor provides a spectral resolution of 4.5 nm in 160 contiguous channels between 400 and 1000 nm. A mosaic of around 20 flight lines over the study area was obtained for a high spatial resolution of 1 m² per pixel. A multispectral image was also acquired by the HRG sensor of SPOT-5 satellite on September 8th, 2009. It is characterized by 4 wide bands (500-590 ; 610-680 ; 780-890 ; 1580-1750 nm) and a spatial resolution of 100 m² per pixel. Both hyperspectral and multispectral images were acquired at low tide, in cloud-free conditions (<10%). Images were calibrated to ground reflectance using the FLAASH (Fast Line-of-sight Atmospheric Analysis of Spectral Hypercubes) atmospheric corrections module, incorporating the MODTRAN4 transfer code (Matthew *et al.*, 2000). For Bourgneuf Bay, a middle latitude summer atmospheric model was used combined with a maritime aerosol model. MNF (Minimum Noise Fraction) transformations combined with a band-pass filter of 9 nm were applied to the images to remove noise and redundant information. A geographical mask of the terrestrial part and a radiometric mask of the water were applied to identify the intertidal area. Within this area, another mask was applied to distinguish all rocky surfaces from the mudflat itself since wild oysters do not develop directly in the mud, and are systematically associated to a hard substrate. This mask was performed using an X-band SAR image (9.65 GHz) obtained from the TerraSAR-X sensor. These radar data were acquired at low tide in HH and HV polarization with an incident angle of 44.1° and a spatial resolution of 2.75m. The sensitivity of the backscattering coefficient (σ°) to surface roughness allowed the differentiation of roughened rocky areas from smoother mudflat areas in the intertidal area (Figure 32A and Figure 33A). Only rocks delimited by the radar image were used for hyperspectral and multispectral classifications using HySpex and SPOT sensors.

II.2.3.4. Oyster mapping methodologies

Field spectroradiometry

Reflectance spectra of the main sediments and marine vegetation that can be present within a pixel were recorded in the field using the ASD FieldSpec3®. Spectral responses of microphytobenthos (benthic unicellular photoautotrophs typically composed of diatoms, dinoflagellates, euglenoids or cyanobacteria), bare mud, macroalgae, and other targets found in the intertidal area around or within oyster beds were measured in the VNIR range between 400 and 900 nm, as absorption by the water is strong beyond 900 nm. A spectral resampling was applied on the *in situ* spectral library to match the specific spectral range of

the hyperspectral or multispectral images. Spectral signatures were measured along transects and averaged to calculate a mean spectrum for each surface. All spectroradiometer readings were taken under clear sky conditions close to dates of image acquisitions. *In situ* spectral signatures were also acquired in different seasons (March, June, July and November), for spring and neap tides and with acquisitions in a 2-h interval around the low tide to take into account variations due to desiccation. This work also benefited from a library of intertidal spectra collected during previous field campaigns (Combe *et al.*, 2005 ; Barillé *et al.*, 2010 ; Kazemipour *et al.*, 2012).

Spectral Angle Mapper

The supervised Spectral Angle Mapper (SAM) classification (Kruse *et al.*, 1993) was performed to identify wild oyster reefs, using a spectral library obtained *in situ* with spectroradiometric measurements (Figure 30). This classifier was selected because it has been widely applied for intertidal and marine benthic environment (*e.g.* Belluco *et al.*, 2006 ; Kutser and Jupp, 2006), and had been used successfully in the studied site to map microphytobenthos (Combe *et al.*, 2005). In addition, classically supervised classification methods, more sensitive to solar illumination were tried. For example minimum distance and maximum likelihood classifications or texture filters based on variance and entropy were tested but did not give satisfying results. In the SAM method the spectral angle is independent of the length of the two vectors, which has the interesting property of removing albedo variations and topographic effect (Kruse *et al.*, 2003 ; Combe *et al.*, 2005). Spectral similarity was determined by calculating the angle (θ) between spectra for each band considering them as n-dimensional vectors in space (where n equals the number of hyperspectral or multispectral bands):

$$\theta \left(\begin{matrix} \vec{t} \\ \vec{r} \end{matrix} \right) = \cos^{-1} \left(\frac{\vec{t} \cdot \vec{r}}{\|\vec{t}\| \|\vec{r}\|} \right) \quad (1)$$

Where t is the unknown spectrum from pixels of images and r the reference spectrum from the field library. Small deviation indicates strong similarity between the unknown spectrum and the reference. Pixels were assigned to a determined class according to a maximum threshold (in radians) above which they were not classified.

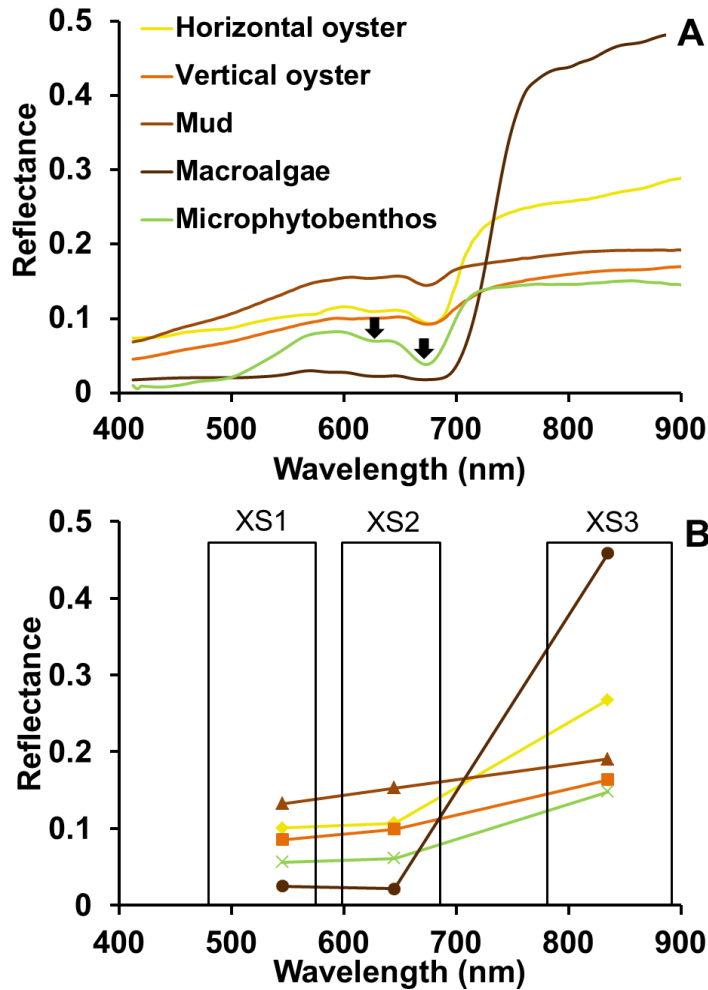


Figure 30. Spectral signatures acquired by an ASD FieldSpec® spectroradiometer and used in the spectral library (For clarity not all spectra are shown). Spectral resampling to the HySpex resolution (A) and to the 3 spectral bands of SPOT-5 resolution (B). Black arrows represent spectral absorptions of the chlorophyll c at 632 nm and chlorophyll a at 673 nm. Histograms represent the position and spectral width of SPOT bands.

Validation

Accuracy assessments of SAM classifications were performed using a confusion matrix (Congalton, 1991). The Kappa coefficient (K) and the overall accuracy (OA) were chosen as measures of agreement between classification results and validation data (Belluco *et al.*, 2006). The latter is based on the comparison with Regions Of Interest (ROIs) identified *in situ* with GPS for each class. Each ROI was randomly selected and covered areas several times larger than the coarser pixel size. Overall accuracy was computed by dividing the number of validation pixels correctly classified by the total number of validation pixels irrespective of the class, whereas the kappa coefficient takes into account all the classes as well as the pixels wrongly classified due to a random agreement:

$$K = (p_o - p_c) / (1 - p_c) \quad (2)$$

Where p_o represents the proportion of correctly classified validation sites and p_c , the proportion of agreement occurring by chance. The kappa interpretation is defined by

means of ranks starting from 0 to 0.20 for a poor agreement up till 0.80-1 for an almost perfect agreement. These indices were applied for both reef types in muddy and rocky areas and for HySpex and SPOT-5 images. Spatial and/or spectral degradations of the hyperspectral image were performed: 1) to obtain a high spectral resolution (HySpex 160 bands) associated to a lower spatial resolution (100m² of SPOT-5) and 2) a low spectral resolution of 3 large bands of SPOT-5 associated to a high spatial resolution (1m² of HySpex) in order to analyze the effect of the spatial and spectral resolution on the classification results.

II.2.3.5. Estimation of wild oyster stock

Oyster biomass cannot be directly estimated by photointerpretation or remote sensing (undetectable multi-layers) and to assess wild oyster stock at the scale of an ecosystem, surface estimation must be combined with biomass field measurements. A previous estimation of wild oyster stocks had been performed in this study site using aerial orthophotographs associated to a systematic field sampling of oyster biomass using 0.25 m² quadrats (Cognie *et al.*, 2006). Among the rocky areas, these authors did not discriminate oyster reefs and macroalgal belts, and the sampling strategy was applied to the total rocky surfaces. Field observations revealed that there are oysters under the macroalgal cover even though the density is much less important compared to oyster reefs. This previous method proposed by Cognie *et al.* (2006) based on sampling strategy applied to the entire rocky surface, was used as a reference to compare the approach proposed in this study (Figure 31).

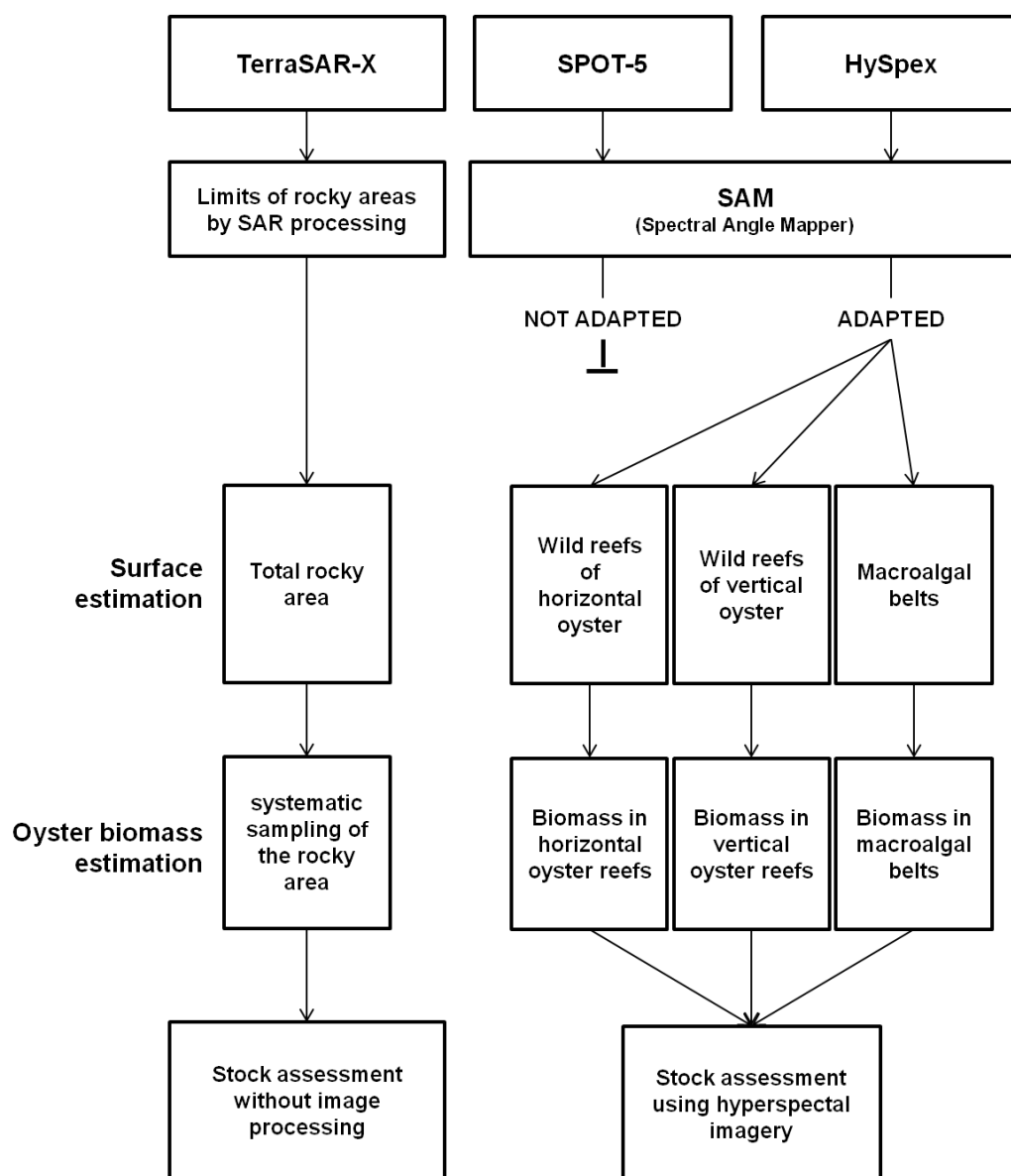


Figure 31. Methodologies for estimating wild oyster stocks based on surface estimations (systematic sampling applied to the total rocky areas delimited by SAR processing vs. stratified sampling applied to classes identified by hyperspectral processing) coupled to field biomass measurements.

For the estimation of rocky areas, we used TerraSAR-X sensor which is sensitive to surfaces roughness. A systematic sampling was applied to the total surfaces (rocky areas and rocks within the mudflats) with 180 sampling points. This was considered as the maximal sampling effort since for one point (one quadrat) it could take up to half an hour to collect oysters tightly attached together and to the substratum. For each 0.25 m² quadrat, oyster biomass (total weight) was measured with an electronic balance, and expressed in kg.m⁻². The stock was defined by the product of the surface by the average oyster biomass per m². For the estimation based on HySpex data, 3 classes were used: horizontal oyster reefs,

vertical oyster reefs, and macroalgal belts. To sample the oyster biomass a stratified random sampling was applied (Krebs, 1989), and it was decided to reduce the sampling effort by three, with 60 sampling points, equally distributed ($n=20$ per class) since the three classes covered approximately the same surfaces.

II.2.3.6. Statistical analysis

All statistical analysis were conducted using XLSTAT 10 software (Addinsoft, France). The normality and heteroscedasticity of data distributions were tested before each analysis using the Shapiro test. Oyster biomass means were compared using the t-test. Mann-Whitney tests were used to compare stock assessments between a field systematic survey and a remote sensing estimation.

II.2.4. Results

II.2.4.1. Field spectral reflectance

The spectral shapes of the two types of oysters were generally similar in the visible range (between 400 and 700 nm) with a slightly steeper slope at blue-green wavelengths for vertical oysters (Figure 29C, Figure 29F). A striking common feature was an absorption band at 673 nm, characteristic of chlorophyll-*a*, and suggesting the permanent presence of photosynthetic organisms on the shells. This absorption band is the fingerprint of marine vegetation as shown in spectra of macroalgae and microphytobenthos (Figure 30A). However, there were no macroalgal epibionts visible at the surface of oyster shells whatever their types (vertical. vs. horizontal). This suggests that the 673 nm absorption band was associated to unicellular organisms that were not detected visually. The spectrum of microphytobenthos, which develop biofilms on muddy sediments, systematically showed another absorption band at 632 nm (Figure 30A). This absorption is due to chlorophyll *c* and identifies the class of diatoms. This absorption, although less pronounced, could be observed on the spectral response of horizontally developed oysters (Figure 30A). These spectral features could only be detected with the hyperspectral resolution. After a spectral re-sampling at the spectral resolution of the 3 large SPOT-HRG bands (Figure 30B), these pigment absorptions disappeared and spectral shapes tended to be similar in the visible part. In the Near-Infra Red (NIR, 700-900 nm), spectral reflectance was clearly higher for horizontal oysters than for those growing vertically (Figure 29C, Figure 29F). The flatter surface of horizontal oyster reefs probably explains these NIR differences. The vertical oyster reefs showed systematically a lower NIR plateau and this difference could still be detected at lower spectral resolution (Figure 30B). In fact, vertical oysters often had a spectral shape that resembles that of mud (Figure 30A), which tends to cover this type of reef.

II.2.4.2. Oyster identification

Two examples of maps obtained with the SAM classifications are presented respectively a rocky zone within the muddy area where oysters grow mainly vertically (Figure 32) and a portion of the large rocky area where oyster grow mainly horizontally (Figure 33). With the hyperspectral resolution, it was possible to detect oysters on the rocky zone within the muddy area as well as macroalgae and microphytobenthos (Figure 32C). The latter could even be observed on the orthophotograph as brown-green biofilms covering most of the mudflat (Figure 32B). Consistent spatial variations of microphytobenthos were identified (Figure 32C), with higher biomass detected in the vicinity of a channel next to the cultivated oyster areas (see Combe *et al.*, 2005). Biofilms of low biomass of microalgae were also detected within the rocky area delimited by SAR processing (Figure 32C). This was confirmed *in situ*, and corresponds to muddy patches colonized by microphytobenthos, contributing to the fragmented aspect of the vertical-oyster reef (Figure 29A). With the multispectral data, SAM did not correctly discriminate oyster classes from microphytobenthos and most of the mudflat was identified as oyster reefs (Figure 32D). Macroalgae observable as dark spots on the orthophotograph (Figure 32B) was the only class that showed a consistent distribution on the SPOT image (Figure 32D). For the rocky area, SAM maps obtained with HySpex images identified large areas of horizontal-oyster reefs bordered by smaller zones of vertical-oyster reefs in the lower intertidal area, in accordance with field observations (Figure 33C). Similarly, it was possible to detect the many intertidal pools colonized by macroalgae, which characterize this rocky area. That was not the case for the multispectral image (Figure 33D). Moreover, oyster reefs got confused with microphytobenthos, while macroalgae were the only class consistently identified with SPOT-5 image (Figure 33D). In addition to this general description, *in situ* GPS acquisitions were used to quantitatively assess the accuracy of these SAM classifications.

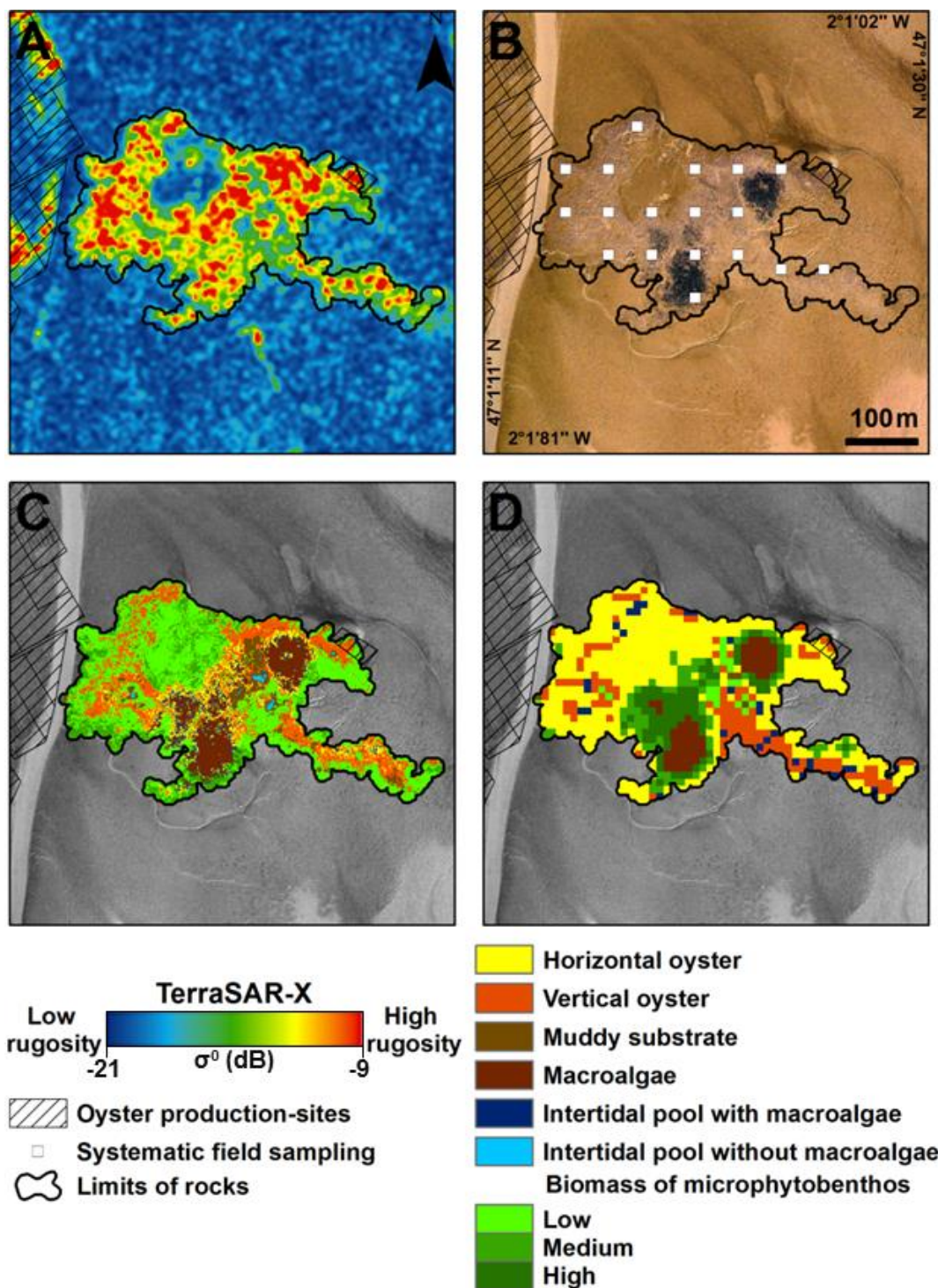


Figure 32. SAM classification based on a field spectral library and applied to muddy rocks mostly colonized by vertical oysters (Figure 28 site 1 – dash rectangle). (A) Surface scattering of the HH polarization on TerraSAR-X image. (B) The field sampling effort for biomass measurements is represented on an aerial photograph in true color. Comparison between hyperspectral data (C) and multispectral data (D) acquired by HySpex and HRG SPOT5 sensors respectively.

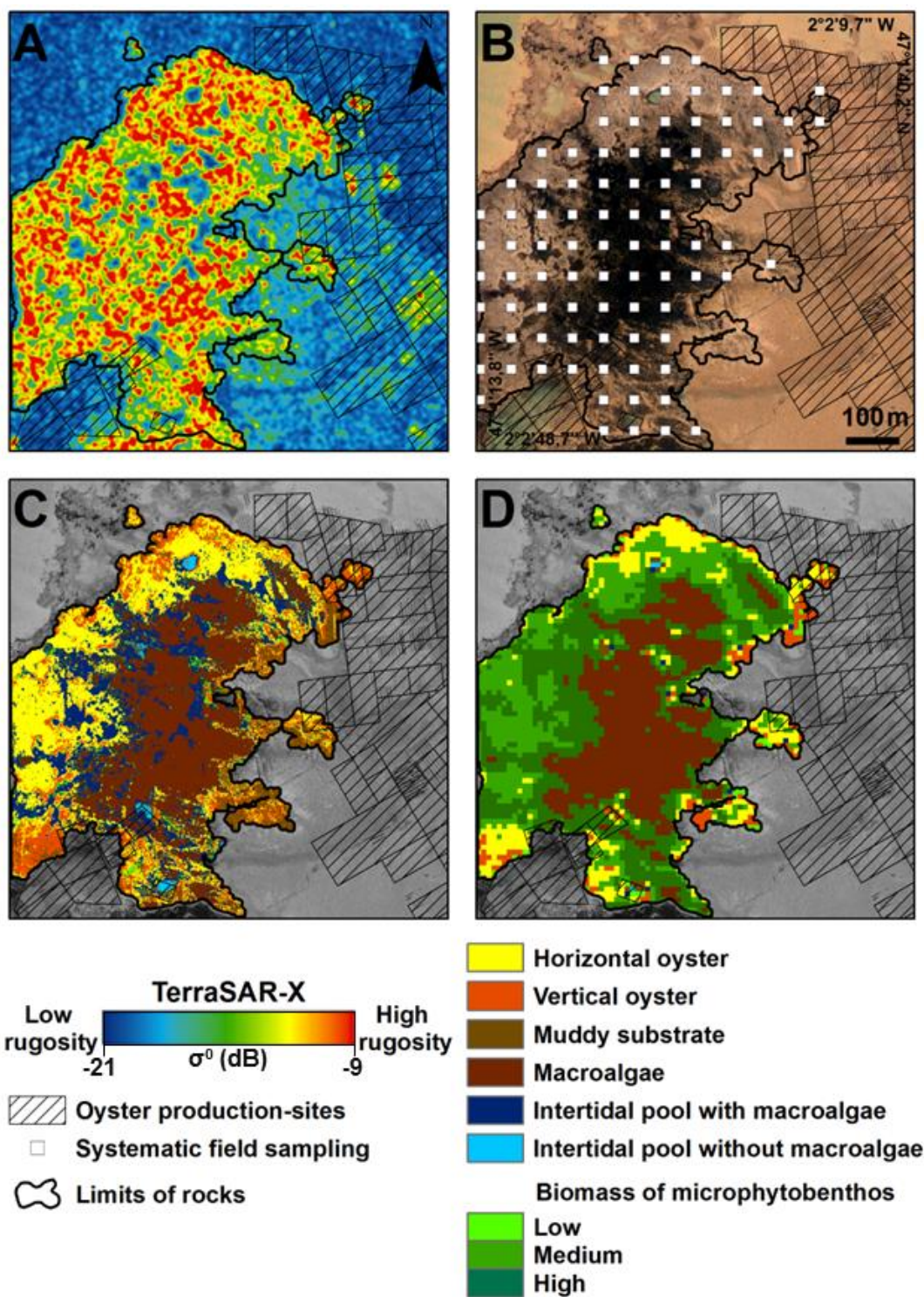


Figure 33. SAM classification based on a field spectral library and applied to a large rocky area mostly colonized by horizontal oysters (Figure 28 site 2). (A) Surface scattering of the HH polarization on TerraSAR-X image. (B) The field sampling effort for biomass measurements is represented on an aerial photograph in true color. Comparison between hyperspectral data (C) and multispectral data (D) acquired by HySpex and HRG SPOT5 sensors respectively.

II.2.4.3. SAM classification accuracy

The overall accuracy and kappa coefficient calculated from the confusion matrices confirmed that the best results were obtained using the HySpex image whatever the type of oyster reef (muddy area with vertical oysters vs. rocky area with horizontal oysters) (Tableau 5).

Tableau 5. Overall accuracy of the SAM classification for hyperspectral and multispectral data. HySpex data was also degraded at SPOT spectral or spatial resolution. Values indicate the percentage of correctly classified pixels relative to ground truth GPS data for each class. The kappa coefficient calculated with both correctly and wrongly classified pixels relative to each class.

	SAM Classes	HySpex	SPOT	HySpex (Spatial degradation)	HySpex (Spectral degradation)
Muddy area (Site 1)	Horizontal oyster	40.2	23.6	30.5	24.6
	Vertical oyster	69.3	40.0	63.3	32.1
	Macroalgae	91.7	95.3	90.2	88.4
	Microphytobenthos	91.1	22.6	80.4	14.0
	Muddy substrate	53.2	0.3	44.0	52.2
	Overall accuracy	71.7	47.5	65.9	44.3
	Kappa coefficient	0.59	0.31	0.51	0.3
Rocky area (Site 2)	Horizontal oyster	78.1	8.6	58.5	63.8
	Vertical oyster	62.1	32.5	60.7	31.7
	Macroalgae	97.5	92.6	98.3	95.6
	Intertidal pool with macroalgae	63.8	0.4	54.7	18.1
	Muddy substrate	49.5	28.0	49.5	49.1
	Overall accuracy	75.5	32.6	67.4	54.8
	Kappa coefficient	0.68	0.23	0.58	0.45

The lower spectral (3 bands) and spatial (100 m²) resolutions of SPOT-5 resulted in a significant decrease of accuracy, with kappa coefficients between 0.23 and 0.31 compared to 0.59 and 0.68 for HySpex. When comparing the spatially or spectrally degraded HySpex images, it was clear that the spectral resolution was greater than the spatial resolution, to correctly identify the classes (Tableau 5). For HySpex spectrally degraded to SPOT bands, the kappa coefficient dropped to 0.30 in the muddy area, close to the value obtained with

the multispectral image. Brown macroalgae were the best classified throughout the different resolutions, confirming that this type of vegetation could be identified whatever the available number of bands. The full confusion matrix for HySpex (Tableau 6) revealed that horizontal oysters in the rocky area were correctly classified at 78.1% while 14.7% were assigned to the vertical-oyster class, such that oyster reefs was generally identified at approx.. 92.8%. However, vertical oysters in the muddy area were classified at 69.3% while the remaining pixels were misclassified as microphytobenthos (12.1%) or mud (14.1%). Indeed, rocky patches in the muddy area are characterized by frequent sub-pixel mixtures of oysters, mud and microphytobenthos which were more difficult to discriminate despite the high spatial and spectral resolutions of HySpex data.

Tableau 6. Complete confusion matrix for hyperspectral data for both horizontal and vertical reefs classes. Values indicate the percentage of correctly classified pixels. Lines correspond to classes of the SAM classification while columns correspond to the ground truth GPS acquisition.

		Vertical oyster
Muddy area (Site 1)	Horizontal oyster	3.4
	Vertical oyster	69.3
	Macroalgae	0.1
	Microphytobenthos	12.1
	Mud	14.1
	Intertidal pool with macroalgae	0.1
	Intertidal pool without macroalgae	0.6
		Horizontal oyster
Rocky area (Site 2)	Horizontal oyster	78.1
	Vertical oyster	14.7
	Macroalgae	1.0
	Microphytobenthos	0.7
	Mud	1.3
	Intertidal pool with macroalgae	4.3
	Intertidal pool without macroalgae	0

II.2.4.4. Field biomass and stock assessments

The biomass of vertically growing oysters in muddy areas reached an average of 42 kg.m⁻², which is significantly higher than the mean biomass of 16 kg.m⁻² for horizontal oysters growing in rocky areas (Figure 34 ; t-test, p < 0.05).

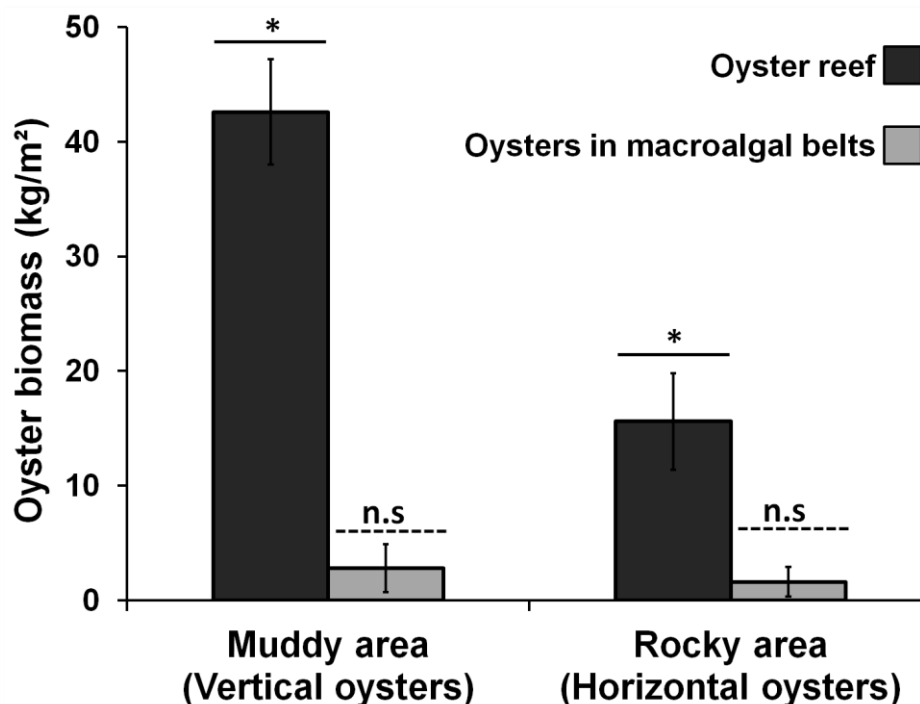


Figure 34. Mean biomass of wild oysters *Crassostrea gigas* for both horizontal and vertical reefs. Black histograms represent the oyster biomass within oyster reefs without macroalgae while gray histograms present the oyster biomass under the macroalgal canopy (*Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*). Bars represent confidence intervals at 95%. Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *.

The average oyster biomass found in macroalgal belts showed no significant difference (t-test, $p > 0.5$) between muddy and rocky areas with 2.8 kg.m^{-2} and 1.8 kg.m^{-2} respectively. However, these oyster biomasses in areas colonized by dense macroalgae were significantly lower (t-test, $p < 0.05$) than those measured in oyster reefs regardless of the vertical or horizontal configuration. These different biomasses were subsequently used to compare oyster stock estimations in two test areas (rocky vs. muddy) shown in Figure 32 and Figure 33, and using surfaces based either on the total rocky areas or oyster classes identified by hyperspectral images (Figure 35). A stratified random sampling was applied using HySpex surface estimations and compared to a reference based on a systematic survey applied indistinctly to a total surface area delimited by SAR images (e.g. Figure 32B, Figure 33B). In the rocky area, there were no significant differences between the two stock estimations, in spite of a sampling three times smaller effort to estimate the biomass in the surfaces identified by HySpex (vertical oyster reef, horizontal oyster reef, macroalgal belts) (Figure 35. Mann-Whitney, $p > 0.05$). However, in the muddy test area, the wild oyster stock estimated with hyperspectral data was significantly lower than the one based on the traditional survey used as a reference (Figure 35. Mann-Whitney, $p < 0.05$).

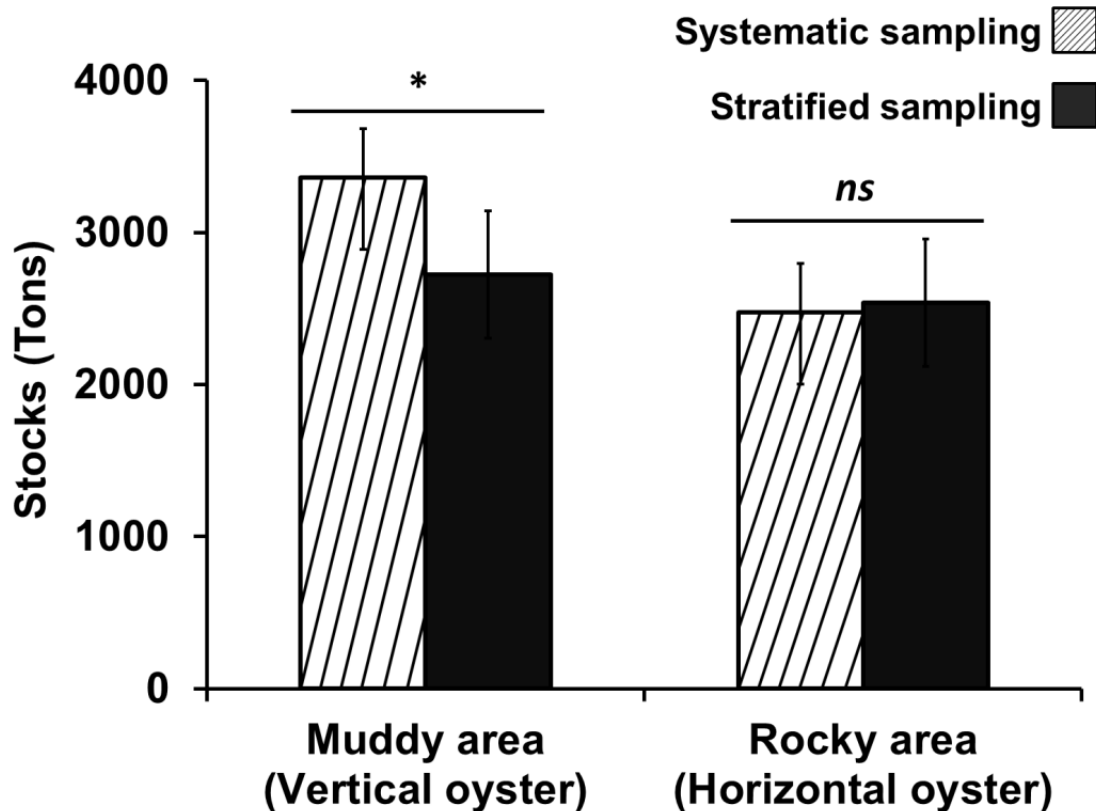


Figure 35. Wild oyster stocks calculated for the large rocky area (site 2) colonized by horizontal oyster mapped Figure 33 and rocky spots in the mudflat area (site 1) colonized by vertical oysters (Figure 32 represents one of six similar rocky spots used for this stock estimation in muddy area). Two surface estimates have been used as explained Figure 31, coupled to field biomass measurements. One is based on a stratified sampling applied to classes obtained by HySpex data and the other one is based on a systematic sampling applied to the total rocky areas delimited by SAR processing. The sampling effort was three times smaller for surfaces estimated with hyperspectral data ($n = 60$ vs. $n = 180$; see material & methods). Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *, while no significant difference are indicated by “ns” (not-significant).

II.2.5. Discussion

The analysis of SAM classifications obtained from hyperspectral processing revealed that it was possible to distinguish wild intertidal oyster reefs, using an *in situ* spectral library, but variable accuracy was obtained depending on the reef typology. Schill *et al.* (2006) have done pioneering work showing the interest of VNIR hyperspectral remote sensing for mapping intertidal shellfish resources in the southeast US. However, the typology of wild reefs formed by the American oyster *C. virginica* in Florida or Louisiana is more diverse than those described in our study (Grizzle *et al.*, 2002). Indeed, Schill *et al.* (2006) observed a high degree of spectral variability within the oyster habitat particularly

with vertical standing oysters and suggested that the interest of using an *in situ* spectral library was marginal. The automated techniques they used to extract endmembers from images have been successfully applied in several studies (Elmore *et al.*, 2000 ; Quental *et al.*, 2013 ; Tompkins *et al.*, 1997), and this technique is particularly useful when it is difficult to obtain ground truth data (Purkis and Pasterkamp, 2004 ; Rosso *et al.*, 2005). In our case, the use of a classification method based on an *in situ* spectral library gave better results than automatic endmember extraction methods, and it can be applied retrospectively on multi-temporal images characterized by different spectral or spatial resolutions (Leiper *et al.*, 2014 ; Purkis and Pasterkamp, 2004). This represents a minor technical divergence between our two studies, and the hyperspectral data clearly offer possibilities for more accurate large-scale mapping of oyster reefs compared to traditional methods based on photointerpretation.

II.2.5.1. SAM classification accuracy

In this study, the accuracy of the method differed according to the reef type. It was lower for vertical reefs in the muddy area for which the overall accuracy (OA) was 71% due to a misclassification concerning mud and microphytobenthos. Oyster shells are characterized by intimate mixtures that are between the spectral responses related to the shell mineralogy (Aragonite), to the presence of mud and a microalgal biofilm, and very often to several epibionts such as cirripeds. Moreover, vertical oysters are characterized by a stronger heterogeneity at the pixel scale, with clusters of oysters and mud patches. Sub-pixel mixing is a recurrent constraint for class separation (Mishra *et al.*, 2006 ; Mumby and Edwards, 2002 ; Yamano and Tamura, 2004) which can be overcome with linear unmixing models (Byrd *et al.*, 2014), but the latter are not adapted for the non-linear processes inherent to intimate mixtures. Non-linear spectral mixture analysis may be used in such situations but they are more complex and the results can be difficult to interpret (Chen and Vierling, 2006). To map vertical oyster reefs with a higher accuracy will be a challenge in muddy areas for VNIR sensors. The OA was higher in the rocky area with 78% of pixels correctly classified as horizontal oysters and 93% of pixels correctly classified as oyster reef. Interestingly, the two main types of intertidal vegetation, macroalgae and microphytobenthos, were consistently well classified (from 91 to 97%) which is a real advantage of high resolution VNIR data not provided by microwave remote sensing. The hyperspectral data has been applied successfully to map benthic vegetation by exploiting subtle spectral features due to phytopigment absorption in the VIS (*e.g.* Phinn *et al.*, 2008 ; Kazemipour *et al.*, 2012). Beyond the use of an oyster reef map for the management of wild oyster stocks as a resource for aquaculture, our classification method can be useful to simultaneously and accurately map benthic vegetation. In fact, the influence of oysters on benthic primary producers through top-down or bottom-up processes is an issue for shellfish ecosystems (Newell, 2004).

II.2.5.2. Comparison between hyperspectral and multispectral data

The analysis of SAM classifications obtained from SPOT-5 satellite data showed that the reduced dimensionality of multispectral data combined with coarser pixels did not permit the identification of wild oyster reefs based on spectral shapes made up of three large VNIR spectral bands. Overall accuracies were below 50% for the two reef types. Schill *et al.* (2006) similarly reported that broadband sensors did not have the ability to map shellfish habitats. When HySpex data were convolved to simulate degraded spatial (10 m pixel with 160 spectral bands) or spectral (3 bands with 1 m pixel), the result showed that a high spectral resolution was greater than a high spatial resolution. This observation is shared by Underwood *et al.* (2007) who compared AVIRIS and Landsat sensors, or Girouard *et al.* (2004) for geological mapping. Many studies emphasized the finer discrimination obtained for various environments from narrow hyperspectral bands compared to a broadband resolution (*e.g.* wetlands vegetation, Schmidt and Skidmore, 2003 ; Zomer *et al.*, 2009 ; benthic macroalgae, Vahtmäe *et al.*, 2006 ; coral reefs, Botha *et al.*, 2013 ; Kutser and Jupp, 2006). Nevertheless in this study, for rocky areas better results were observed for horizontal oysters detected using 1 m vs. 10 m pixels with the same 3 broad spectral bands. The increased spatial resolution probably reduced the number of mixed pixels that may be responsible for misclassifications. For tidal marshes vegetation, Belluco *et al.* (2006) indicated that spatial resolution affected classification accuracy greater than spectral resolution. In fact, a judicious choice of wavelengths can significantly improve the capability of a multispectral sensor (Hedley *et al.*, 2004 ; Hochberg and Atkinson, 2003). Typically, three narrow bands in the visible range (496 nm, 586 nm and 675 nm) can be used to identify microphytobenthos (Combe *et al.*, 2005). Although SPOT-5 data did not enable the identification of oyster reefs, the macroalgal belts were successfully classified (over 92%), and their spatial distribution was consistent with HySpex results. Guillaumont *et al.* (1993) have used SPOT imagery to map the distribution of the main intertidal macroalgae (*Ascophyllum nodosum*, *Fucus vesiculosus*; Phaeophyceae, Fucales), which are the species found in our study site. This means that reliable time-series of macroalgal distribution can be produced using multispectral data as has already been done for seagrass beds (Barillé *et al.*, 2010). Temporal variations of the spatial distribution of macroalgae over the past 2 or 3 decades would be useful to investigate if these variations can be related to the invasion of intertidal areas by wild oysters in the early 1990's (Dutertre *et al.*, 2010).

II.2.5.3. Spectral signatures of wild oysters

Field spectroradiometric measurements of the two types of oyster reefs - the first composed of vertical oysters growing on rocks in the muddy area ; the second constituted by oysters growing horizontally on large rocky areas - revealed a surprising common spectral feature. All oyster shells showed an absorption band at 673 nm characteristic of the chlorophyll *a* absorption (Figure 29), but there was no macroalgae colonizing the shells.

This suggests the systematic presence of unicellular photoautotroph organisms that were not detectable visually. This explains why oyster shells colonized by a microalgal biofilm display spectral shapes in the visible wavelength range (400–700 nm) that resembles that of a microphytobenthos biofilm (Figure 30). In vertical oyster reefs, there is a deposition of fine muddy particles on the shells and it is essentially this fine mud layer which is colonized by microalgae. The situation is different for the horizontal oyster reefs located on large rocky areas with a stronger hydrodynamism. There was less mud on the surface of the bright white shells which suggests that microalgae are closely associated to the shell itself. It is however beyond the scope of this work to elucidate this phenomenon, which is probably more complex than expected, since signs of endolithic microalgae were observed in some shells. In contrast to the similarities observed for visible wavelengths for the two types of reefs, horizontal oysters in rocky areas showed a higher reflectance at the NIR plateau (700-900 nm). The upwelling radiance is very likely stronger for the flat surfaces made up of horizontal shells. On the contrary, the three-tridimensional structure of the vertical reef creates shade and glint areas and a stronger bidirectional reflectance distribution function (BRDF) effect. This structure is likely characterized by multiple scattering. We tested *a posteriori* the effect of the sole geometric configuration (horizontal vs. vertical) with an experimental reconstitution with cleaned shells, and a higher NIR reflectance was indeed obtained with oysters organized horizontally. In fact, a higher VNIR albedo was observed, but the spectral shape was not modified. The presence of mud particles deposited on vertical oyster shells also contributed to their lower NIR spectral shape. Oyster signatures therefore share spectral similarities with microphytobenthos and mud which explains why confusion has arisen between these three classes. However, horizontal oysters had a stronger spectral identity and this higher NIR reflectance is never observed with mud and microphytobenthos (Mélédér *et al.*, 2003 ; Barillé *et al.*, 2011).

II.2.5.4. Estimation of wild oyster stocks

Biomass estimation cannot be retrieved from remote sensing data only and field measurements are necessary (Kater and Baars, 2004). A previous stock assessment of wild oysters was performed in Bourgneuf Bay using photointerpretation and *in situ* biomass sampling (Cognie *et al.*, 2006). Rocky areas were only analyzed generally, and neither oyster reefs nor macroalgal belts were identified. In this work, the discrimination of these surfaces with hyperspectral data was used to apply a stratified random sampling for the three main classes (Figure 31). Compared to a systematic sampling strategy, similar mean stocks and confidence intervals were obtained with a reduced sampling effort (Figure 34). The stock was however underestimated for wild reefs in the muddy area due to the confusion previously described in spite of the high spectral resolution of HySpex. For this type of reefs composed of vertical oysters, it would be interesting to test radar data which detect surface roughness variations (*e.g.* Van der Wal *et al.*, 2005 ; Gade *et al.*, 2008).

Dehouck *et al.* (2011) have shown the potential of TerraSAR-X in Arcachon Bay to map oyster-farming racks and oyster beds. Choe *et al.* (2012) used successfully multi-frequency polarimetric SAR data to map oyster reefs established on two mudflats in Corée from their particular texture. However, the distinction was made between oyster reef areas and bare sediment, and it would be interesting to see if their approach is effective for intertidal rocks characterized by a higher roughness. Gade *et al.* (2014) were also able to identify shellfish beds in the Wadden Sea with SAR data (oysters and mussels combined), but they could not reliably distinguish the two types of bivalve beds. From these works, it was suggested to combine radar with optical data to generalize oyster reef discrimination (Dehouck *et al.*, 2011 ; Gade *et al.*, 2014), but to our knowledge radar and hyperspectral data have not been associated yet. The limitation of hyperspectral data to identify oyster reefs in muddy areas must however be put into perspective. In Bourgneuf bay, this type of reef represents less than 2% (16 ha) compared to the rocky areas (1186 ha) where horizontal oysters can be observed. Along the French coast, wild oysters mostly colonized the lower part of rocky intertidal areas, often competing for space with mussel beds, and hyperspectral surveys should be adapted to map their spatial distribution.

II.2.6. Conclusion

Visible near-infrared remote sensing can be a useful tool for mapping wild oyster distribution in large intertidal areas for which it is difficult to obtain comprehensive ground data. However, as stated by Gade *et al.* (2014) for SAR imagery, our study showed that hyperspectral data could not solely be used to map the various types of oyster reefs. A combination of SAR/hyperspectral should be investigated. We must also remind the reader that there are subtidal oyster reefs (Kater and Baars, 2004) which are not detectable with these techniques in turbid coastal waters, and which would require the use of acoustic methods (Twichell *et al.*, 2007). The intimate spectral mixtures observed at the level of oyster shells with the phytopigment absorption bands was a characteristic common to the two reef types (*e.g.* vertically and horizontally grown oysters). This characteristic seems to be associated with the amount of mud covering oyster reefs in varying degrees, conditioning the presence/absence of different types of microalgal biofilms: epipellic, epilithic or endolithic (Round *et al.*, 1990). This variability should be investigated at a finer scale and we plan to use the HySpex camera in the laboratory to characterize these microscale spectral features. This knowledge may be useful for optimizing the spectral library of wild oysters and improving the mapping of their habitat.

II.3. Synthèse

Les données hyperspectrales ont donc pu mettre en évidence les deux types de récifs d'huîtres sauvages contrairement à l'image SPOT. L'une des perspectives annoncée dans ce

chapitre est le couplage des données optiques et des données radar. Ces techniques ont déjà été testées dans le bassin d’Arcachon pour améliorer les classifications optiques (Dehouck *et al.* 2011). Pour la baie de Bourgneuf, des tests ont été réalisés en combinant les données radar TerraSAR-X et une image SPOT (Figure 36).

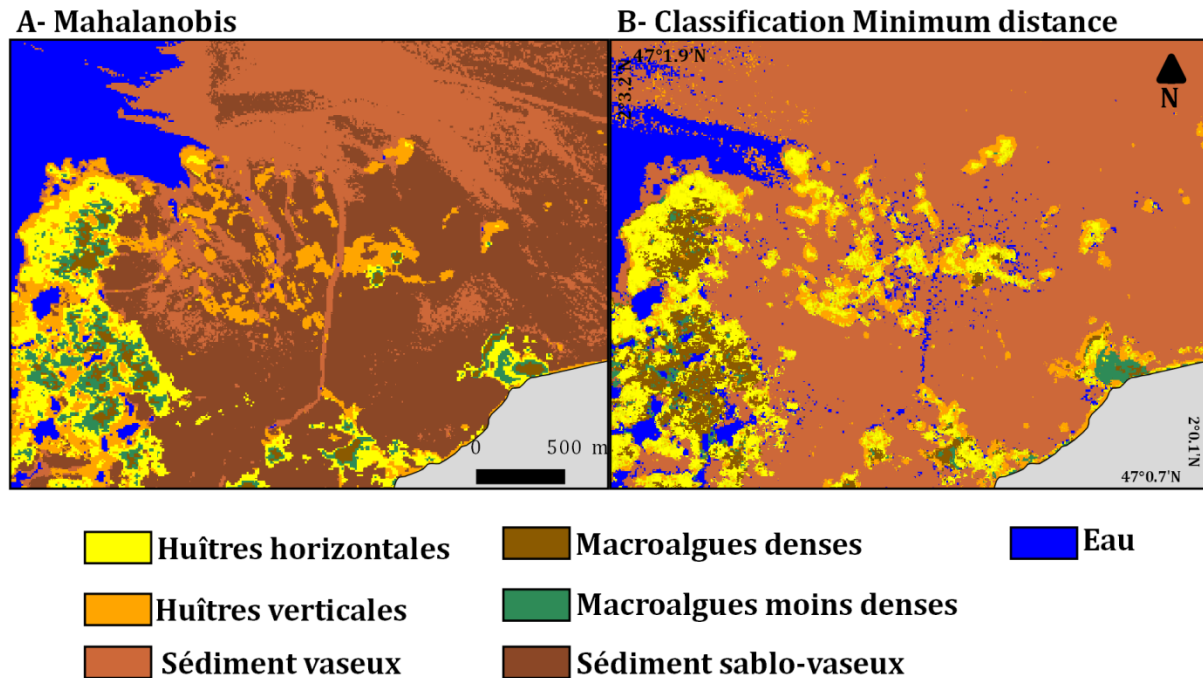


Figure 36. Fusion des données optiques SPOT et radar TerraSAR-X. (A) Classification par Minimum distance et (B) Classification par Mahalanobis.

La fusion des données SPOT et radar a permis de considérablement améliorer les classifications qui ont été obtenues avec uniquement l’une ou l’autre des technologies. Il est possible de distinguer les macroalgues des huîtres sur la roche et même de différencier certains récifs d’huîtres horizontales et verticales (Figure 36). D’autres études complémentaires seraient néanmoins nécessaires pour évaluer la précision des classifications et tenter d’étendre la zone d’étude à l’ensemble de la zone rocheuse en baie de Bourgneuf.

CHAPITRE III

*Etude de la variabilité spectrale d'une coquille
d'huître*

III.1. Contexte de l'étude

Dans le chapitre précédent, les acquisitions hyperspectrales sur les récifs d'huîtres sauvages ont mis en évidence la présence de bandes d'absorption caractéristiques des pigments photosynthétiques. Afin de mieux comprendre la variabilité spectrale qui existe à l'échelle d'un récif d'huîtres sauvages, il est nécessaire de travailler à une échelle spatiale plus fine, celle de la coquille. Les coquilles des huîtres sont formées de carbonates de calcium (principalement de l'aragonite et de la calcite). La partie la plus externe de la coquille, composée de calcite, est généralement claire mais peut prendre des teintes particulières, parfois jaunes, violacées, brunes (Amaral and Simone, 2014 ; Nehring, 2006). Ces coquilles sont des supports favorables pour la colonisation d'organismes tels que les crustacés cirripèdes qui recouvrent parfois entièrement la coquille. La présence de cette faune épibionte va donc avoir un impact sur la variabilité spectrale à l'échelle de la coquille en modifiant les effets d'albédo et d'ombres.

Cependant, dans l'océan les substrats benthiques sont rapidement colonisés par des microalgues benthiques et/ou planctoniques qui viennent se déposer à la surface de la coquille. Selon leur disposition sur le substrat, on distinguera les cryptoendolithes qui colonisent les interstices de la roche, les chasmoendolithes qui habitent les macro-fissures, les euendolithes qui pénètrent activement dans le substrat et hypolithes qui vivent sous la roche.

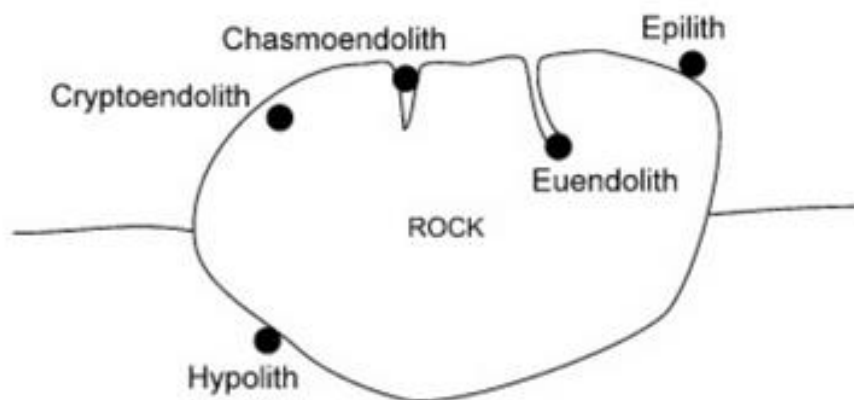


Figure 37. Représentation schématique des organismes benthiques. D'après Osinski and Pierazzo, (2012).

Dans ce chapitre, les microalgues épilithes et endolithes ont été analysées à partir d'images hyperspectrales des coquilles d'huîtres à l'aide d'une caméra HySpex (dont les caractéristiques ont déjà été détaillées (cf. I.2.7.2.) et de la composition pigmentaire analysée par chromatographie. L'HPLC est une technique de séparation analytique dont le principe repose sur l'absorption spécifique des longueurs d'onde de chaque pigment ainsi que de leur

séparation selon le temps de rétention dans une colonne (Brotas and Plante-Cuny, 2003) (Figure 38).

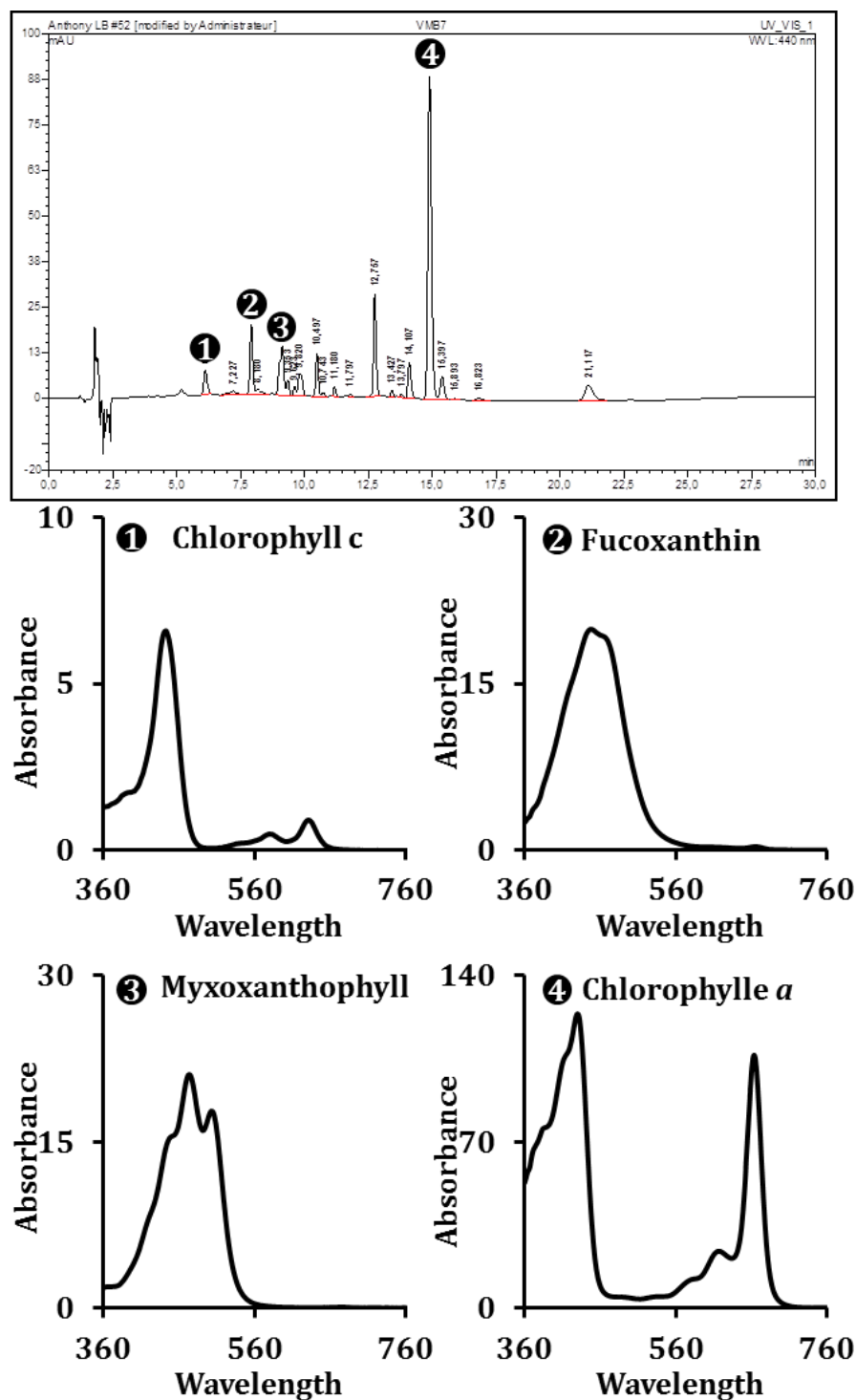


Figure 38. Exemple d'un chromatogramme obtenu pour les coquilles broyées d'huîtres. Les pics 1, 2, 3, 4 correspondent aux pigments de la chlorophylle c, la fucoxanthine, la myxoxanthophylle et la chlorophylle a, représentés par leur absorbance.

III.2. Imagerie hyperspectrale de la diversité des microalgues à l'échelle d'une coquille d'huître.



D'après un article à soumettre dans la revue *Remote Sensing of Environment*

Le Bris, A., Méléder, V., Giraud, M., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016. Hyperspectral imaging of the microalgal diversity of oyster shells.

III.2.1. Abstract

Wild oysters *Crassostrea gigas* are widespread organisms which create dense reefs structure in rocky and mudflat intertidal areas. Firstly considered as an invasive species, its status progressively became a resource since mass summer mortalities affecting cultivated spat oysters. Recent oyster stock maps were produced using hyperspectral images which help to define management strategies of this resource. Hyperspectral oyster signatures acquired in situ surprisingly revealed the presence of absorption bands characteristic of photosynthetic organisms colonizing the shell. The present study aimed to characterize the spectral variability of the shell at microscale. Oyster shells were then imaged using the hyperspectral HySpex camera in a laboratory with a sub-millimeter spatial resolution. NDVI was applied on images considering two process conditions: oyster shells covered by mud and epibionts and superficially cleaned oyster shells. Second derivative ($\delta\delta$) of reflectance spectra from four microbial cultures were calculated and applied on images using a Spectral Angle Mapper (SAM) classification. Finally, pigments contained into crushed shells were analyzed by High Performance Liquid Chromatography (HPLC). SAM maps revealed two kinds of biofilms: an upper epilithic community mainly composed of diatoms and rhodophytes and an endolithic biofilm living incrustated into the shells and mainly composed of cyanobacteria and chlorophytes. Pigment analyses have enabled to link microalgal classes to a specific pigment characterized by one wavelength of a second derivative peak: myxoxanthophyll at 524 nm for cyanobacteria, phycoerythrin at 571 nm for rhodophytes, chlorophyll *b* at 647 nm for chlorophytes and the peak at 462 nm correlated with chlorophyll *c* for diatoms. Good linear relationships between pigment contents and second derivative peak height were obtained for cyanobacteria, chlorophytes and diatoms while phycobiliproteins of rhodophytes could not be analyzed with our HPLC protocol. Other significant relationship was found using NDVI values and the ubiquitous chlorophyll *a* pigment which could be used to calibrate airborne images of the wild oyster reef

distribution. This study revealed the importance of the overlooked wild oyster reef habitats in coastal ecosystems for marine epilithic and endolithic biofilms.

Key words : oyster shells, *Crassostrea gigas*, hyperspectral, epibionts, endobiontes, HPLC, diatoms, cyanobacteria

III.2.2. Introduction

The wild oyster *Crassostrea gigas* became a significant economic resource for coastal industries after exceptional mortalities of cultivated oysters occurring each summer since 2008 (Girard and Pérez Agúndez, 2014 ; Pernet *et al.*, 2012). Marine authorities requiring recurrent and cost-effecting techniques to improve stock management over time. Remote sensing methods progressively substitute traditional ground surveys using GPS and photograph interpretation which were time consuming. Most of studies showed the efficiency of SAR techniques to detect emergent shellfish habitat boundaries in intertidal areas (Choe *et al.*, 2012 ; Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015). The polarimetric signal can be readily used to highlight the reef roughness from surrounding mudflats but it is still not possible to distinguish bivalve species (Gade *et al.*, 2014). Optical data could not be used *a priori* to detect oyster reefs since the calcite constituting the shell did not have sufficient distinguished absorption band in the VNIR domain (350 - 1000nm) while they occurs over 1.6µm (Crowley, 1986 ; Gaffey, 1986 ; Zaini *et al.*, 2012). However, schill *et al.* (2006) showed a strong variability of oyster reef spectral signatures under a wide range of environmental conditions and their aggregation level using VNIR hyperspectral data (350-1000nm). More recently, Le Bris *et al.* (2016b) investigated the capacity of hyperspectral data combined with very high spatial resolution to map wild oyster reefs. Surprisingly, shell reflectance systematically revealed intriguing chlorophyll *a* absorption at 673 nm even though no macro-vegetation colonized the shell. Another absorption band had been detected at 632 nm which is commonly observed for microphytobenthos biofilms growing on the surrounding mudflats characterizing the chlorophyll *c* absorption of diatoms (Méléder *et al.*, 2013). These optical properties suggest the presence of an epilithic biofilm colonizing the external shell surface.

These pioneer organisms are able to rapidly colonize all surfaces in the sea (Cooksey and Wigglesworth-Cooksey, 1995 ; Williams *et al.*, 2000) and play a major role in coastal ecosystems as food sources for many grazers (Hill and Hawkins, 1991 ; Thompson *et al.*, 1998, 2004 ; Underwood, 1984a ; Underwood *et al.*, 1992) and as primary producers (Brotas and Catarino, 1995 ; Underwood and Kromkamp, 1999 ; Yallop *et al.*, 1994). Biofilms formations comprise complex assemblages of diatoms, euglenids, cyanobacteria, and chlorophytes (D'alelio *et al.*, 2010 ; Gillan and Cadée, 2000 ; Pantazidou *et al.*, 2006 ; Radea *et al.*, 2010) with a dominance of diatoms in temperate coastal areas (Hill and Hawkins, 1991 ; Nagarkar and Williams, 1997) attached to the substratum by secretion of

extracellular polymeric substances (EPS) (Chamberlain, 1976 ; Cooksey, 1992 ; Ferreira and Seeliger, 1985). Studies focusing on the biofilm distribution revealed a spatial and temporal variability at small scale on rocky shores (Anderson, 1995 ; Hutchinson *et al.*, 2006 ; Thompson *et al.*, 2005 ; Underwood and Chapman, 1998) as well as found for microphytobenthos biofilms on intertidal mudflats (Brotas and Catarino, 1995 ; Guarini *et al.*, 1998 ; Jesus *et al.*, 2005 ; Orvain *et al.*, 2012 ; Spilmont *et al.*, 2011). However, few studies investigated epilithic biofilms on mollusc shells while the micro-morphology represent suitable habitat for the microalgal settling (Cante *et al.*, 2008 ; D'alelio *et al.*, 2010 ; Gutiérrez *et al.*, 2003). Moreover, the occurrence of marine shell-penetrating endolithic cyanobacteria and chlorophytes is often underestimated whereas first descriptions were established since the 19th century (Bornet and Flahault, 1889). These endolithic phototrophs boring and living inside the substrate were rather known to play harmful role degrading the shell and causing mollusks mortalities. In contrast, some studies described benefits for their net photosynthesis contribution (Tribollet *et al.*, 2006). Nowadays, techniques to investigate biofilms were still destructive by scraping the external surface (Bischoff and Wetmore, 2009 ; MacLulich, 1986 ; Patil and Anil, 2005) or chemical dissolution of the calcareous substratum (Le Campion-Alsumard *et al.*, 1995 ; Pantazidou *et al.*, 2006 ; Radtke and Golubic, 2005) for further light microscopic or scanning electron microscopy (SEM) observations. The discrimination of microalgal taxons often requires others destructive High Performance Liquid Chromatography (HPLC) which are able to efficiently quantify their signature pigments, *e.g.* fucoxanthin for diatoms, chlorophyll *b* for chlorophytes and myxoxanthophyll for cyanobacteria (Brotas and Plante-Cuny, 2003).

However, there is a growing interest to quantify the biomass using non destructive remote sensing techniques at small scale applying appropriate wavelength ratio in the red and near infrared plateau (Kühl and Polerecky, 2008 ; Murphy *et al.*, 2004, 2009). Moreover hyperspectral camera offer the possibility to improve quantification and composition of benthic biofilms by combining high spectral and spatial resolutions (Chennu *et al.*, 2013 ; Jesus *et al.*, 2014 ; Méléder *et al.*, 2013 ; Perkins *et al.*, 2016). The most common technique use second derivative spectra analysis to detect small changes in the hyperspectral reflectance which all absorption due to specific pigments result in a distinct second derivative peak. Jesus *et al.* (2014) associated the second derivative peak at 548 nm for the fucoxanthin pigment, the 590 nm peak to zeaxanthin and 650 nm for chlorophyll *b* absorption while the 524 nm peak was attributed to the myxoxanthophyll absorption (Méléder *et al.*, 2013) and 570 nm to the phycoerythrin (Perkins *et al.*, 2015). Spectral analysis could depend of the bottom composition (Barillé *et al.*, 2011 ; Kazemipour *et al.*, 2011) which may influence their interpretation. Application of specific continuum removal process (Combe *et al.*, 2005) seems to be necessary for reflective marine shells in comparison to microphytobenthos analysis growing on darker substrates. This is further

complicated by the presence of multilayer colonization of epilithic and endolithic microalgae resulting in intimate mixtures and affect spectral signatures.

In this study, hyperspectral images of oyster shells were acquired with a microspatial resolution using a HySpex laboratory camera. The spatial variability of photosynthetic epilithic and endolithic microalgae was investigated in cases of intact and cleaned shells conditions. The hyperspectral resolutions enable to apply various spectral analysis including hyperspectral vegetation indices and spectral angle mapping classification applied on second derivative spectra. The spectral diversity was compared to monospecific biofilms of diatoms (*Cylindrotheca gracilis*), cyanobacteria (*Spirulina platensis*), Chlorophytes (*Dunaliella tertiolecta*) and rhodophytes (*Porphyridium purpureum*). Pigment analyses of crushed samples were also performed to describe the pigment composition using HPLC. Finally the possibility to quantify specific pigments for each microalgal class was investigated using their second derivative peaks.

III.2.3. Materials and Methods

III.2.3.1. Sample collection

The study took place in Bourgneuf Bay (47°02' N, 2°07' W) a shellfish ecosystem located on the French Atlantic coast. This bay is characterized by an intertidal area of 100 km² composed of large mudflats and rocky areas partially colonized by wild oyster reefs. In these rocky areas oysters grow horizontally creating large flat reef structures (Le Bris *et al.*, 2016). A total of approximately 80 oysters were randomly collected on this type of reef (47°01' N, 2°02' W). Oysters were brought back to the laboratory in a cooler in the dark to be immediately processed for spectral and pigment concentrations analysis. Only the flat upper valves were kept and two conditions were analyzed. For the first condition, the shells were analyzed without any treatment, as they were in the field *ie.* keeping the epibionts colonizing the shells (mainly cirripeds) and the thin mud layer that can be deposited, while for the second condition shells were washed and brushed to remove the mud and all the epibionts. These two conditions were applied to distinguish the microalgae that would colonize the surface of the shell and can be described as epilithic from those which may found inside the shell itself corresponding to endolithic life-forms.

III.2.3.2. Hyperspectral imagery of oyster shells

Images were acquired using a HySpex camera set up in the laboratory. The HySpex VNIR sensor provides a spectral resolution of 4.5 nm and a spectral sampling of 3.7 nm in 160 contiguous channels between 400 and 950 nm. The camera was fixed at 1 m above samples to obtain a spatial resolution around 200 µm per pixel. Samples were isolated of the ambient light and the artificial illumination was controlled by two halogen quartz lamp

(100 W). The optimal integration time was 20 ms to improve the signal-to-noise ratio. Geographical masks of the background were applied and each shell was individually vectorized. A radiometric calibration was applied to transform radiance images in reflectance values by dividing each pixel with a 20% reflective Spectralon® reference panel offering a near-lambertian scattering (Figure 39A). MNF (Minimum Noise Fraction) transformations combined with a band pass filter of 9 nm were applied to smooth spectra by removing noise and redundant information, without modifying the spectral shape (Figure 39B). Superficially cleaned shells spectra were more reflective than colonized shells because larger cleaned portions revealed the bright spectral response of calcium carbonates (calcite and aragonite), the main mineral found at the surface of oyster shells (Dauphin *et al.*, 2013 ; Stenzel, 1963) (Figure 39C). Colonized shells were also darker due to the presence of a fine mud layer at the surface of the shell, covering also the epibionts. In fact, the latter generated higher albedo in the visible range (450-700 nm) and a marked slope in the NIR range (750-900 nm) that was not present in superficially cleaned shells without epibionts (Figure 39D). These brightness variations of the background can have a significant effect on the calculation of vegetation indices (Barillé *et al.*, 2011). In order to remove the background contribution, to eliminate the albedo variations due to epibionts, the overall shape (continuum) of each reflectance spectrum was removed (Combe *et al.*, 2005) (Figure 39E). Removed-continuum spectra were then processed into second derivatives because second derivative values can amplify minute changes in the reflectance spectra, allowing the separation of pigment absorption features from the different taxonomic groups (Jesus *et al.*, 2014) (Figure 39F).

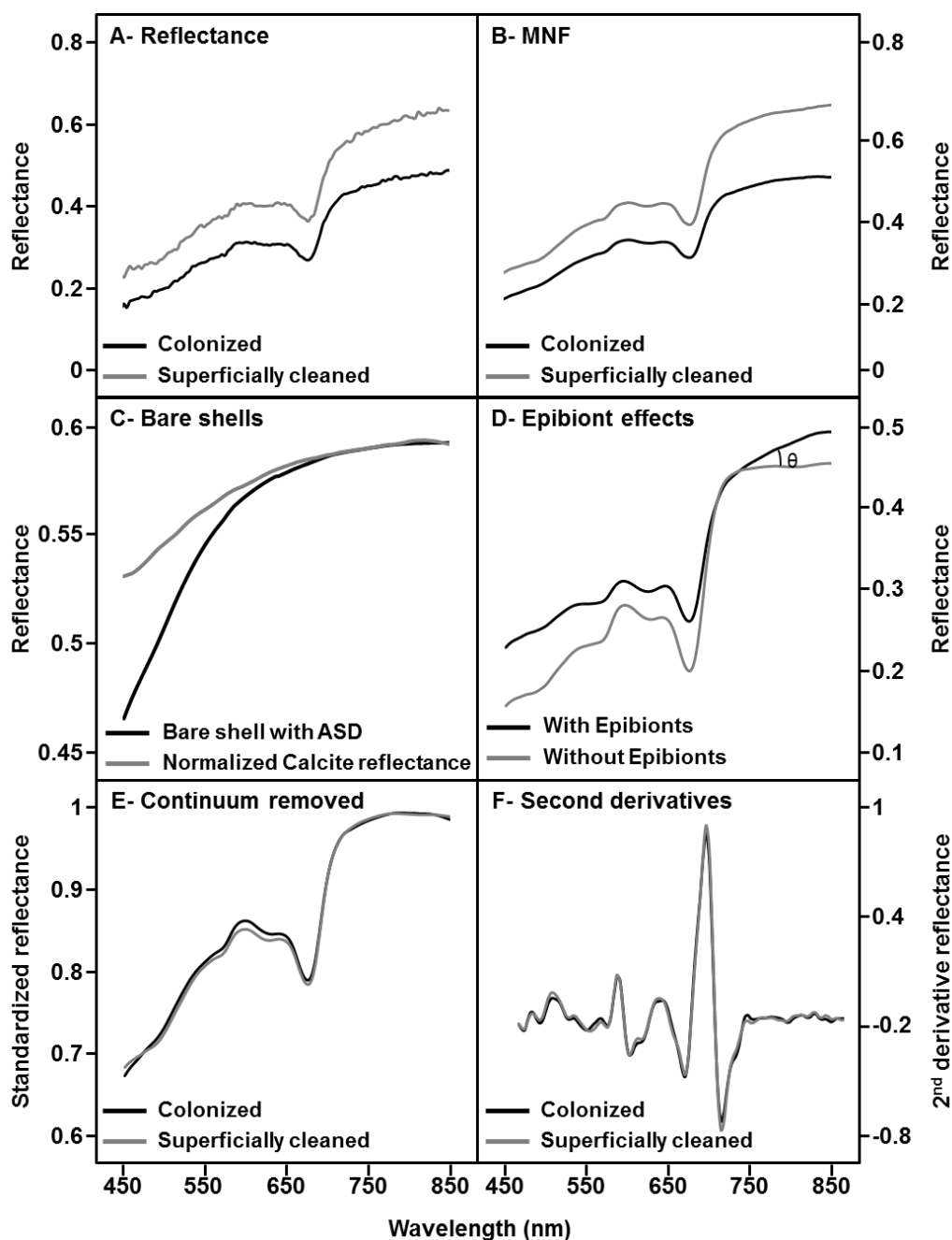


Figure 39. Spectral processes applied on hyperspectral images of oyster shells using a laboratory HySpex camera. (A) Calibrated reflectance spectra in the visible and NIR infrared ranges (450-850 nm). For the two conditions, spectra were collected on shell areas without epibionts. (B) Smoothed spectra by MNF and band pass filter corrections. (C) Comparison of bare shell spectrum with pure reflectance of calcite from the USGS library. (D) Effects of the presence of crustacean epibionts (cirripeds) on the shell reflectance. (E) Continuum removed standardization of reflectance spectra using the NIR plateau. (F) Second derivative derived from shell reflectance. Spectra (A), (B), (E), (F) were collected on shells without epibionts colonization.

III.2.3.3. Spectral analysis

An hyperspectral NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) was calculated using the chlorophyll *a* absorption band at 673 nm and a Near InfraRed (NIR) band positioned on the NIR plateau at 750 nm. NDVI was used to identify the presence of vegetation colonizing the shells:

$$NDVI_{HySpex} = (R_{750} - R_{673}) / (R_{750} + R_{673})$$

A lower threshold at 0.05 was applied to exclude pixels without photosynthetic organisms but which display a positive NDVI. This value was estimated from the spectral response of white shells with their surface abraded, revealing the calcite layers (Figure 39D), and whose slope between the red and NIR wavelength results in such positive values (with a maximum NDVI observed at 0.05). There was no macrophyte visible at the surface of any shells and it was hypothesized that the chlorophyll *a* absorption band detected in a previous work (Le Bris *et al.*, 2016b) was associated to unicellular photoautotrophs that are not detected visually. An analysis of the literature revealed that we could indeed expect four classes of photosynthetic organisms colonizing the shells of Mollusks: diatoms, chlorophytes, cyanobacteria and rhodophytes, the latter under the form of spores and propagules (Haydar and Wolff, 2011 ; Pantazidou *et al.*, 2006). To identify these four classes we used a spectral library obtained with Fieldspec3 FR® spectroradiometer by Méléder *et al* (2013). This library comprised three species of eukaryotic micro-algae *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae, Chlorophyta), *Cylindrotheca gracilis* (Diatoms, Heterokontophyta), *Porphyridium purpureum* (Bangiophyceae, Rhodophyta) and cyanobacteria, *Spirulina platensis* (Oscillatoriaceae, Cyanophyta). In fact each microalgae was characterized by three concentrations from low to high, and the spectral library was therefore constituted of 12 reference spectra. This spectral library was first resampled to match the spectral bandwidth of HySpex images. Selection of purest endmembers on hyperspectral images was performed using a spectral analyst (Kruse and Lefkoff, 1999) implemented in ENVI software based on Spectral Angle Mapper (SAM) and Spectral Feature Fitting (SFF) algorithms. Spectral similarity was determined by calculating the angle (θ) between references and image spectra for SAM (Kruse *et al.*, 1993) while SFF (Clark *et al.*, 1990) determines a least-squares-fit band by band. The agreement ranged from 0 to 1 with 0 values indicating bad matching while 1 indicating perfect matching. Both analyses were applied to images using spectra from the library as reference to find similar correspondences and build a spectral library of reflectance derived from shell images (Figure 42). A supervised Spectral Angle Mapper (SAM) classification was then performed on shell images using second derivative calculated from the laboratory library. A pixel was assigned to one of the 12 classes (Four microalgae species x 3 concentrations) according to its stronger spectral similarity with the reference spectra. Further Linear Unmixing

classifications (LSU) were also tested to estimate the proportion of each species in a pixel but it did not give satisfying results likely due to intimate mixtures.

III.2.3.4. High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analysis

After radiometric measurements, all shells were immediately frozen at -80 °C and lyophilized during 72 hours for pigment extraction. The sediment still present on the colonized oyster was collected by gently brushing each shell. Then the two types of shells (colonized vs. superficially cleaned) were entirely crushed into a powder. All the shells and the sediment were subjected to the same extraction protocol which was made in the dark with 5 to 15 mL of 95% cold buffered methanol (2% ammonium acetate) for 15 min at -20 °C. After centrifugation (at 3000 g, 15 min, 4 °C), the supernatant was filtered using a Whatman membrane filter (0.2 µm) and diluted volume-to-volume in 1M ammonium acetate. A volume of 100 µL was injected during 30 min in a Waters SunFire C18 column (4.6 mm x 150 mm ; 3.5 µm particle size) preceded by a pre-column. The elution solvents used were 1M of ammonium acetate in methanol (20:80) and methanol-acetone (60:40). The solvent gradient adapted by Méléder *et al.* (2003) was a flow rate of 1 mL.min⁻¹. Pigment extracts were analyzed using their elution times and their absorption characteristics measured by a photodiode array at 440 nm and a fluorescence detector. Peaks were calibrated with chlorophyll *a* (Chl *a*), chlorophyll *b* (Chl *b*) and β-carotenes standards from Sigma and chlorophyll *c* (Chl *c*), fucoxanthin (fuco), lutein (lut) and zeaxanthin (zea) standards from DHI (DHI, Hørsholm, Danemark). For occurrence of others carotenoids without purified standards, contents were semi-quantitatively estimated as a percentage relative to the chlorophyll *a* content (Tableau 7).

Tableau 7. *Pigmentary composition found for colonized shells and superficially cleaned shells*
Retention time represents the elution time for each pigment in the HPLC column. Bold pigments correspond to major pigments estimated by the percentage relative to the average content of chlorophyll *a*.

Retention Time	Colonized	Superficially cleaned
5.3	Chlorophyllide <i>a</i>	Chlorophyllide <i>a</i>
6.0	Chlorophyll <i>c</i>	Chlorophyll <i>c</i>
6.9	Siphonaxanthin	Siphonaxanthin
7.1	Peridinin	-
7.8	Fucoxanthin	-
8.3	Neoxanthin	Neoxanthin
8.6	Violaxanthin	Violaxanthin
9.0	Myxoxanthophyll	Myxoxanthophyll
9.8	Zeaxanthin	Zeaxanthin
10.4	Lutein	Lutein
11.1	Siphonein	Siphonein
11.7	Canthaxanthin	Canthaxanthin
13.3	Chlorophyll <i>b</i>	Chlorophyll <i>b</i>
14.3	Crocoxanthin	-
15.2	Chlorophyll <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
20.6	β -caroten	β-caroten

Our HPLC protocol was adapted to extract liposoluble photosynthetic pigments but the hydrosoluble phycobiliproteins (*e.g.* phycocyanin and phycoerythrin) characteristics of rhodophytes were not analyzed.

III.2.3.5. Statistical analysis

Continuum removing and second derivative calculation were automatized through the IDL interface of ENVI software particularly effective for hyperspectral processes. Specific script codes were firstly developed for microphytobenthos analysis (Combe *et al.*, 2005 ; Kazemipour *et al.*, 2012) and adapted for oyster shells issues. All statistical analysis were conducted using SIGMASTAT software. The normality and heteroscedasticity of data distributions were tested before each analysis using the Shapiro test. One-way parametric ANOVA was used to compare NDVI values and when appropriate, Tukey tests were carried out *a posteriori* to determine which factor levels differed from the others. Pearson correlation was used to assess relationships between second derivative wavelengths and pigment concentrations.

III.2.4. RESULTS

III.2.4.1. Oyster shells colonization by photosynthetic organisms

The RGB composite images of the same oyster submitted to the two shell treatments (colonized shell vs. superficially cleaned shell) showed striking visual differences (Figure 40, RGB composite). The colonized shell appeared darker due to the mud deposition and the epibiont colonization, while the cleaned shell was brighter, with most of the shell itself left visible with conspicuous green patches suggesting the presence of microalgae. This difference was translated spectrally by a systematic higher albedo for cleaned shells (Figure 39B). The continuum removal process was therefore applied to all spectra in order to remove these albedo and background variations, before the computation of vegetation indices. The removed-continuum spectra of colonized vs. superficially cleaned shell were superimposed in the near infrared, but slight differences remained in the visible range, indicating differences in absorptions related to variations in photosynthetic and accessory pigments (Figure 39C). All reflectance spectra analysed in this study shared the same characteristics as those measured during an airborne campaign at the oyster reef scale with the same HySpex sensor (Le Bris *et al.*, 2016b). They all showed an absorption band at 673 nm characteristic of the chlorophyll *a* absorption, and secondary absorptions between 450 and 650 nm. The high resolution imaging of the shells confirmed the systematic presence of photosynthetic organisms with NDVI values ranging from 0.05 to 0.4 (Figure 40). The mean NDVI values of both colonized and superficially cleaned shell were significantly different from the mean NDVI of bare white shells without any biolocolonization (ANOVA, $P < 0.01$ and Tuckey *a posteriori* $P < 0.01$) (Figure 41A). Interestingly, the positive NDVI values of the superficially cleaned shell condition were associated to obvious distinct spatial patterns compared to the colonized shell (Figure 40). This suggested the detection of 2 independent layers of photosynthetic organisms: an upper layer on colonized shells corresponding to photoautotrophs associated to surface of the complex structure made up by the shell, the epibionts and the sediment particles and a lower layer detected on superficially cleaned shells, but that was originally hidden by epibionts and sediments, corresponding to organisms living inside the shell. Microscopic observations confirmed the presence of microbial endoliths creating tunnels and boreholes inside the shells. The highest NDVI values detected on the cleaned shells were associated to the green spots visible on the RGB image which could be attributed to these boring photosynthetic organisms. The mean NDVI of the superficially cleaned shells, 0.16 ± 0.03 (SD) was significantly higher than the mean NDVI of the colonized shells 0.11 ± 0.02 (SD) (Figure 41A ; Tuckey *a posteriori* $P < 0.01$). This surprisingly suggested that the biomass of the endolithic microbial assemblage may be higher than the biomass of the assemblage colonizing the surface of the shell. Nineteen out of the twenty oyster shells imaged with the hyperspectral camera showed a higher mean NDVI for the endolithic assemblage compared to the epilithic assemblage (Figure 41B).

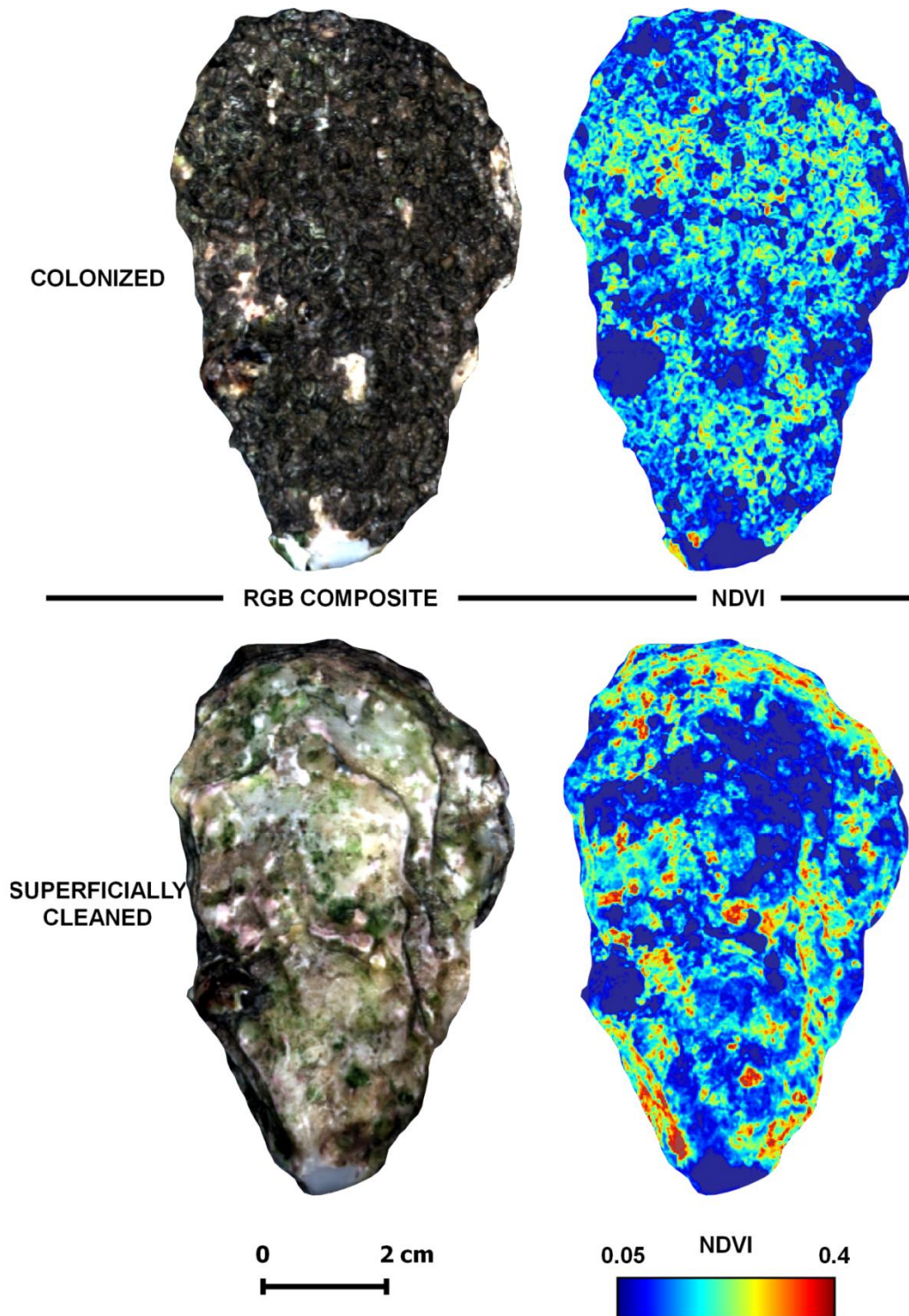


Figure 40. Hyperspectral images of the same oyster shell without treatment (above colonized shells) and after cleaning (below superficially cleaned shells). Left shells represent a RGB composition using canals Red: 640 nm, Blue: 549 nm and Green: 458 nm. Right shells

represent vegetation maps using the hyperspectral NDVI (based on the 673 red band and the NIR 750 band) thresholded at 0.05.

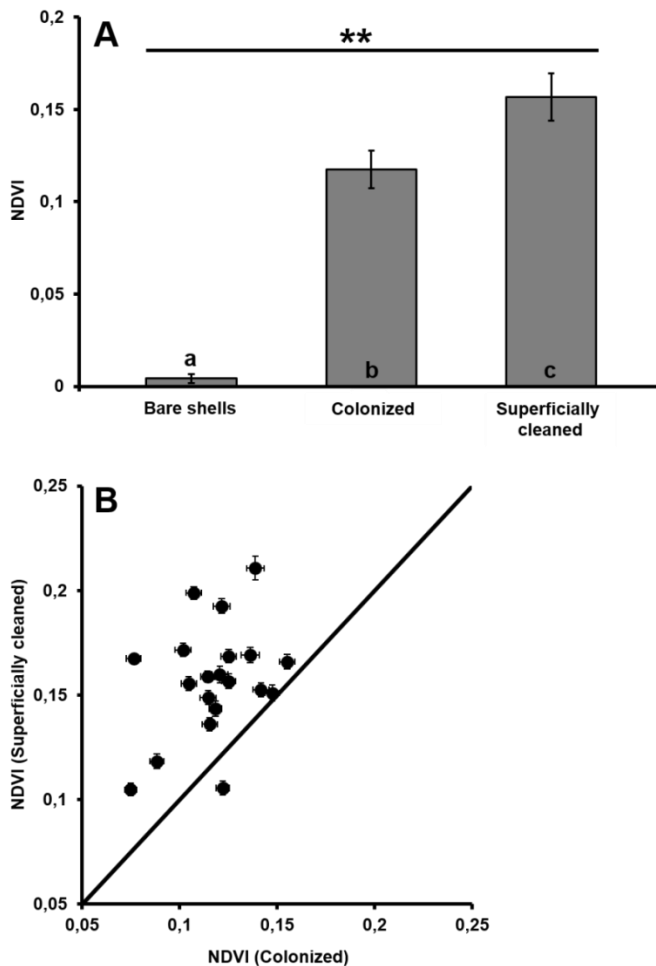


Figure 41. (A) Mean NDVI calculated from 20 oyster shells for each condition (bare shells, colonized shells and superficially colonized shells). Bars represent confidence intervals at 95%. Significant statistical analyses ($p < 0.05$) are indicated by *. Statistically different groups are indicated by lower case letters (a, b, c). (B) Mean NDVI by shell. Each point represents one shell with function of NDVI values for superficially cleaned condition by the colonized condition. Points are located above the line when higher NDVI was observed for superficially cleaned shells and below the line when higher NDVI was observed for the colonized condition. Bars represent confidence intervals at 95%.

III.2.4.2. Chromatographic identification of the main classes of photoautotrophs

HPLC analysis revealed unexpected pigment diversity associated to oyster shells with differences according to the shell treatment (colonized vs. superficially cleaned shell) (Tableau 7). Colonized shells were mainly characterized by the presence of chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, fucoxanthin, myxoxanthophyll, lutein and zeaxanthin whereas major pigments found for superficially cleaned shells were chlorophyll *a*, chlorophyll *b*, β -caroten, myxoxanthophyll, lutein and siphonaxanthin. Some of these pigments are the biomarker of three main classes of photosynthetic organisms: fucoxanthin and chlorophyll *c* indicated the presence of diatoms, chlorophyll *b*, lutein, neoxanthin, violaxanthin, crocoxanthin and siphonaxanthin indicated the presence of chlorophytes (green algae), while, myxoxanthophyll and canthaxanthin indicated the presence of cyanobacteria. Other

pigments were common to more than one class such as zeaxanthin which can be found both in chlorophytes and cyanobacteria and siphonein present in chlorophytes and euglenids. Fucoxanthin was not detected on the superficially cleaned shell condition suggesting that diatoms were not a main contributor to the endolithic assemblages. On the opposite, siphonaxanthin was mainly observed on superficially cleaned shells indicating that chlorophytes may be found preferentially as boring endoliths. Chlorophyllide *a* was the only degradation product detected. The mean pigment concentrations were estimated using standard and expressed by shell weight ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) or surface ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) of shells (Tableau 8). Contents of Fucoxanthin, Myxoxanthophyll, zeaxanthin and chlorophyll *a* were significantly higher for colonized than for superficially cleaned shells. No significant differences were observed for the amounts of chlorophyll *b* and *c*. As expected, the highest concentration was observed for chlorophyll *a* since it was present for all microalgal classes. Concentrations were globally superior for colonized oyster shells because epilithic and endolithic layers were including whereas only the epilithic communities was estimated.

Tableau 8. *Pigment concentration expressed by weight ($\mu\text{g/g}$) and surface (mg/m^2) of shells. For each mean $\pm$ 95% ($n = 20$), significant differences between colonized and superficially cleaned shells are tested (t test, $P < 0.01$).*

Pigment	Shell Weight ($\mu\text{g/g}$)		Shell Surface (mg/m^2)	
	Colonized	Superficially cleaned	Colonized	Superficially cleaned
Chlorophyll <i>c</i>	0.08 ± 0.03	0.01 ± 0.02	0.48 ± 0.16	0.12 ± 0.15
	P<0.01		P<0.01	
Fucoxanthin	0.31 ± 0.08	0.00 ± 0	1.54 ± 0.56	0.00 ± 0
	P<0.01		P<0.01	
Myxoxanthophyll	1.16 ± 0.2	0.21 ± 0.06	6.87 ± 1.12	1.25 ± 0.35
	P<0.01		P<0.01	
Zeaxanthin	0.49 ± 0.08	0.12 ± 0.02	2.90 ± 0.45	0.78 ± 0.2
	P<0.01		P<0.01	
Chlorophyll <i>b</i>	0.67 0.57	0.59 ± 0.6	4.29 ± 3.82	5.2 ± 5.4
	P=0.9		P=0.9	
Chlorophyll <i>a</i>	14.34 ± 1.67	4.43 ± 1.26	85.9 ± 10.1	31.8 ± 13.04
	P<0.01		P<0.01	

III.2.4.3. Spectral identification of photosynthetic organisms

The pigment analysis validated the choice of the species chosen in the spectral library: *C. gracilis* (diatom), *S. platensis* (cyanobacteria), and *D. tertiolecta* (chlorophyte). *P.*

purpureum was added as a representative of the class of rhodophytes whose pigment were not analysed by the HPLC protocol. The spectral analysis from library references was able to found the occurrence of the four main microalgal classes on hyperspectral images of oyster shells with agreement matches over 0.8 for both SAM and SFF indices (Figure 42).

Second derivatives were used to identify the main pigment absorption features assigned to each positive peak and to compare the spectral library with the equivalent spectra retrieved from the hyperspectral images (Figure 42). SAM classification maps using second derivative from the spectral library as references clearly showed a structural shift of the microbial assemblages colonizing the oyster shells. The four classes were present on the two shell conditions but colonized shells were mostly covered by a mixture of diatoms and rhodophytes dominating the epilithic community of the shell surface (Figure 43).

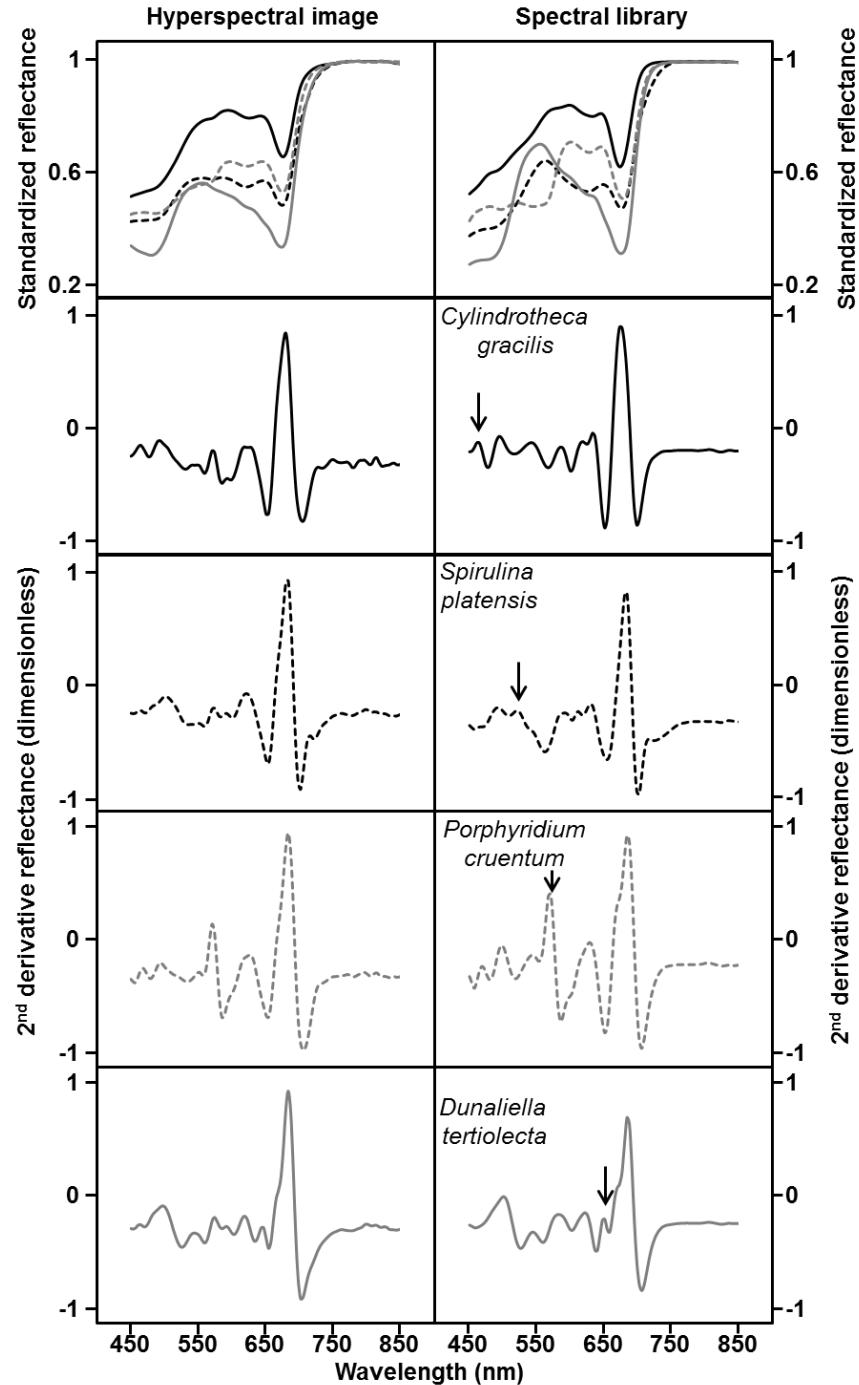


Figure 42. Spectral libraries derived from hyperspectral images (left spectra) and from monospecific cultures in a laboratory (right spectra). Four microalgal classes are represented: diatoms (*Cylindrotheca gracilis*), cyanobacteria (*Spirulina platensis*), rhodophytes (*Porphyridium purpureum*), and chlorophytes (*Dunaliella tertiolecta*). Second derivative spectra were calculated for each classe. Arrows indicate the selected discriminant wavelength for each class (462 nm for diatoms; 524 for cyanobacteria; 571 for rhodophytes and for 647 chlorophytes).

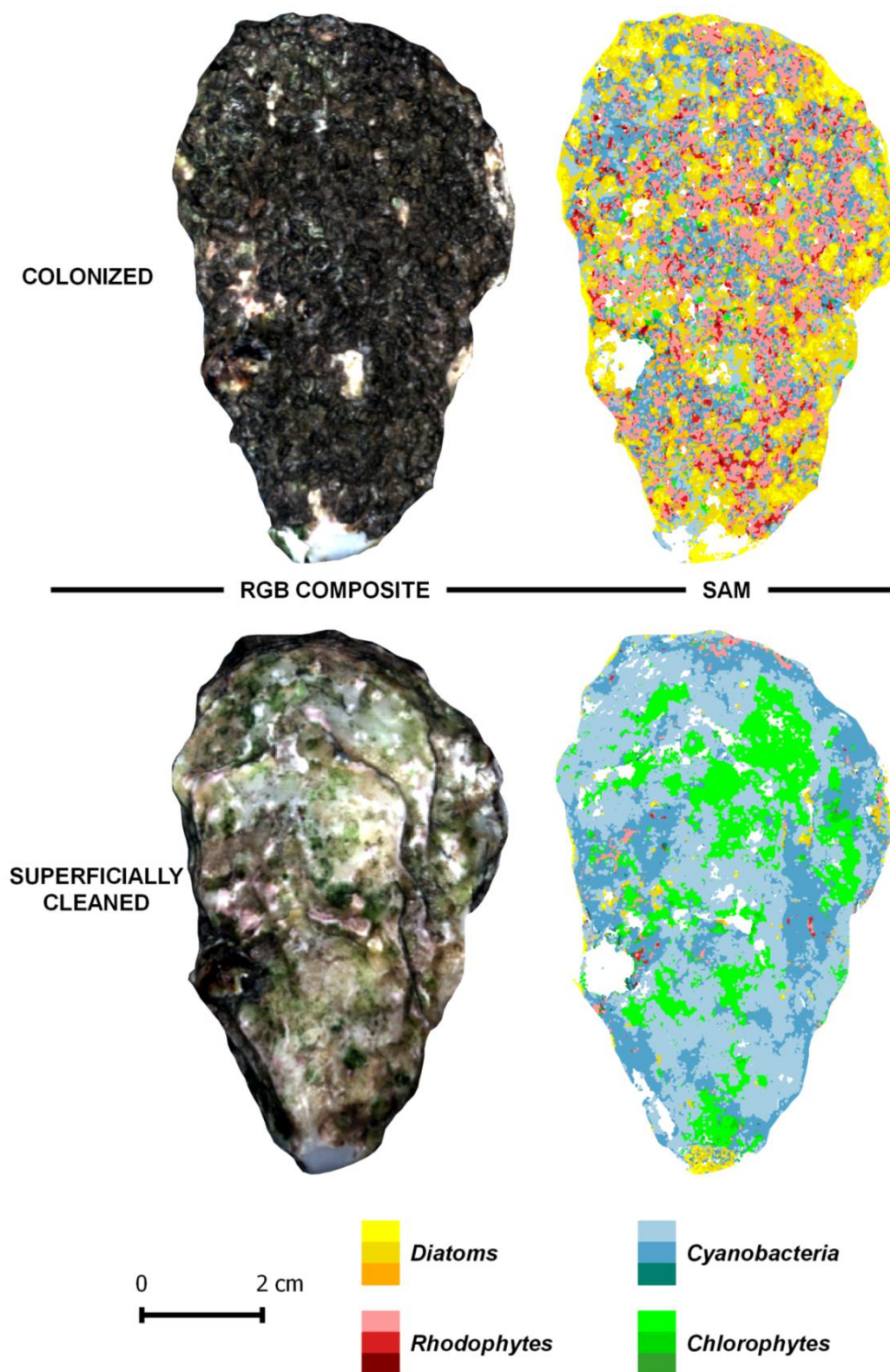


Figure 43. SAM classification based on a second derivative spectral library. Each class is represented by 3 concentrations from low to high (3 colours) using a total of 12 reference second derivative spectra.

A contrasting pattern was observed for superficially cleaned shells which were mainly colonized by cyanobacteria and chlorophytes, suggesting that they were the main organisms characterizing the endolithic assemblages. The almost absence of diatoms on SAM maps of superficially cleaned shells corroborated the fact that fucoxanthin was not detected on these shells by HPLC (Tableau 7). The colour gradients for each class described the estimated biomass variation over the shells. Although the main class was displayed per pixel using the SAM classification, it was possible to find a mixture of all classes in the pixel. In fact, several second derivative peaks were non-specific but four of them were only found in one class of photoautotroph, both in the spectral library and the images (Tableau 9).

Tableau 9. *Second derivative peaks for monospecific cultures in laboratory and for hyperspectral images of colonized and superficially cleaned oyster shells. Bold wavelengths represent the discriminant second derivative peak for each class.*

Peak (Wavelength, nm)	Laboratory cultures				Hyperspectral images	
	<i>Cylindrotheca gracilis</i>	<i>Spirulina platensis</i>	<i>Dunaliella tertiolecta</i>	<i>Porphyridium cruentum</i>	Colonized	Superficially cleaned
462	+				+	+
469				+		
491-494	+	+			+	+
498-502			+	+		
524		+			+	+
545-549	+	+	+	+	+	+
571				+	+	+
586-589	+	+	+			
618-623	+		+			
629-633	+	+		+	+	+
647-651			+		+	+
680	+	+	+	+	+	+

One peak at 462 nm ($\delta\delta_{462}$) was characteristic of diatoms, a second peak at 524 nm ($\delta\delta_{524}$) identified the cyanobacteria, a third peak at 571 nm was characteristic of rhodophytes, and finally a fourth peak at 647-651 nm ($\delta\delta_{647}$) could be used to identify chlorophytes (Tableau 9). The relevance of these wavelengths as markers of the microbial classes was comforted

in fitting linear regressions to log-log data between pigments and specific positive derivative peaks (Figure 44). Significant relationships were obtained with the concentration of myxoxanthophyll and $\delta\delta_{524}$ ($R^2 = 0.75$, $P < 0.01$, $RMSE = 0.21$ for colonized and superficially cleaned shells, Figure 44B), the concentration of fucoxanthin and $\delta\delta_{549}$ ($R^2 = 0.76$, $P < 0.01$, $RMSE = 0.16$ for colonized shells, Figure 44C), and the concentration of chlorophyll *b* and $\delta\delta_{647}$ ($R^2 = 0.52$, $P < 0.01$, $RMSE = 0.19$ for colonized and superficially cleaned shells, Figure 44D). The relationship between NDVI values and the chlorophyll *a* concentration indicate that NDVI is a good indicator to predict the amount of chlorophyll *a* pigment ($R^2 = 0.77$, $P < 0.01$, $RMSE = 1.5$, for colonized and superficially cleaned shells, Figure 44).

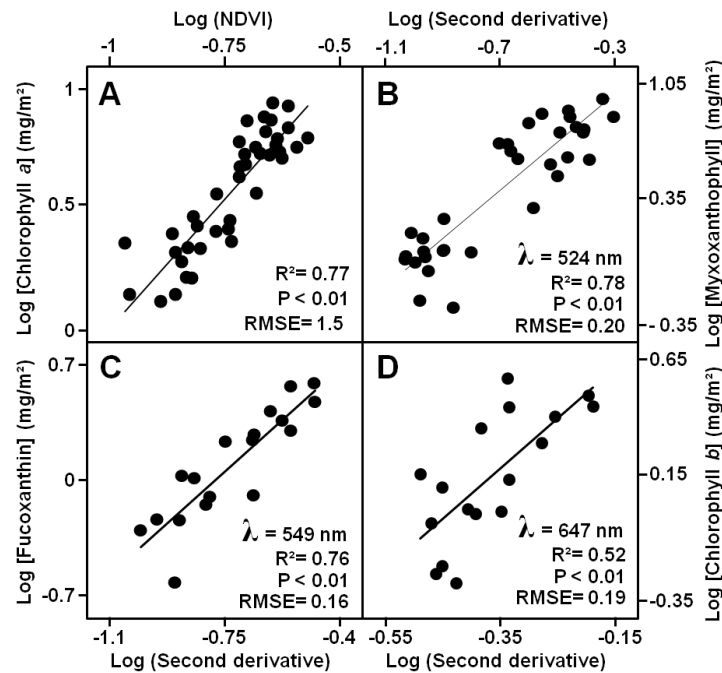


Figure 44. Relationships using log-log data of pigment concentrations by HPLC and hyperspectral analysis. (A) Linear regression between NDVI values and chlorophyll *a* concentration (mg/m^2). (B) Linear regression between second derivative peak at 524 nm and myxoxanthophyll (mg/m^2). (C) Linear regression between second derivative peak at 549 nm and fucoxanthin (mg/m^2). (D) Linear regression between second derivative peak at 647 nm and chlorophyll *b* (mg/m^2). (A), (B) and (D) were constructed using pooled data from colonized and superficially cleaned shells. (C) was constructed using only colonized shells data since superficially cleaned shells did not contain fucoxanthin.

III.2.5. DISCUSSION

This study has demonstrated the presence of photosynthetic microorganisms colonizing oyster shells using a common vegetation index applied on HySpex images with a sub-millimeter spatial resolution. Previous study already showed the presence of chlorophyll *a* (at 673nm) and chlorophyll *c* (at 632 nm) absorptions on oyster shell

reflectance using a hyperspectral sensor but at a reef scale (Le Bris *et al.*, 2016). Our laboratory experimental conditions revealed existence of two successive levels of microalgal biofilms constituted by: 1) an upper external colonization on oyster shells covered by epibionts and mud (as they were collected on the field without prior washing) and ; 2) an underlying biofilm living incrustated inside the shell that was impossible to remove after a superficial cleaning (by brushing and scraping). Occurrence of microalgae was not quite surprising since they are able to rapidly create biofilms on any exposed under- water surfaces (Dayton, 1971 ; MacLulich, 1986) whose those living at the surface of hard substrate (such as oyster shells) are called epilithic. Endolithic communities living incrustated inside the substratum can be differentiated into chasmoendolith and cryptoendolith forms (which live in fissures or natural pores) or euendoliths which are able to actively penetrate carbonate substrates (Bornet and Flahault, 1889 ; Carpenter, 1845 ; Le Campion-Alsumard, 1979 ; Lukas, 1973). Those biofilms mainly consist of autotroph prokaryotes (cyanobacteria) and eukaryotes (diatoms, chlorophytes and rhodophytes) which may therefore be characterized by the presence of photosynthetic pigments. Chlorophyll *a* is the main pigment indicator for biomass and productivity quantifications (Brotas and Plante-Cuny, 1998 ; De Jonge, 1994 ; Guarini *et al.*, 1998 ; Kelly *et al.*, 2001 ; MacIntyre *et al.*, 1996) whose many vegetation indices were performed from its strong spectral absorption band at 673 nm. However, some spectral calibrations are *a priori* necessary to remove contributions of other mineralogic materials responsible of albedo and slope modifications (Clark *et al.*, 2003).

III.2.5.1. Spectral processes

Calibration processes are necessary to overcome differences in brightness and enabling spectral shapes and spectral indices comparison. Hyperspectral images acquired with the HySpex sensor were calibrated using a gray reference panel at 20% (Spectralon®) instead of the white reference (at ~99%) causing saturation over the brightest pixels. Indeed, oyster shells are mainly composed of calcium carbonates (calcite and aragonite) (Dauphin *et al.*, 2013 ; Stenzel, 1963) which are highly reflective and relatively flat in the visible and near infrared domain. Calcium carbonate are mainly characterized by absorptions in the MIR domain (Adler and Kerr, 1962 ; Gaffey, 1986). However, oyster shells sampling from the field displayed strong spectral variations in visible and NIR ranges according to environmental conditions, the oyster reef structure and presence of photosynthetic absorption bands (Le Bris *et al.*, 2016b ; Schill *et al.*, 2006). Besides the mud covering shells modifies albedo, the presence of cirripeds on shells seems to contribute to the overall reflectance creating a slight slope in the NIR range (700-900nm). This could explain by the external exoskeleton of barnacles composed of calcareous plates (Bourget, 1977 ; Rodríguez-Navarro *et al.*, 2006 ; Swift, 2012) whose micro-crystals of calcite are randomly arranged inducing more scattering effects. The moisture content may also change visible and NIR spectra towards a higher reflectance slope during dehydration of samples

(Bogrekci and Lee, 2004 ; Nolet *et al.*, 2014 ; Verpoorter *et al.*, 2014). Armstrong (1993) and Fyfe (2003) similarly showed a slope increase in NIR reflectance due to epibionts fouling marine angiosperm leaves. However, they attribute this reflectivity to algal epiphytes whose NIR optical properties depend of their internal structure. In our case, only microalgae colonize oyster shells which are characterized by total transparency in the NIR domain (Kazemipour *et al.*, 2011 ; Méléder *et al.*, 2003) revealing the reflectance of the underlying substratum. It was thus necessary to remove the continuum (including calcite and mud reflectance contributions, roughness and moisture) to retrieve the true pigment feature absorptions from microalgal biofilms. The continuum was estimated using the MGM (Modified Gaussian Model) method developed by Sunshine *et al.* (1990) and adapted by Combe *et al.* (2005) for microphytobenthos purposes. It is based on a straight line intersecting the red plateau (800-900 nm) according to the transparent NIR optical properties of biofilms. It has the advantage to be independent of the absorption bands while maintaining the overall spectral shape in contrary to other widely used continuum removal techniques (Carrère *et al.*, 2004 ; Clark and Roush, 1984 ; Kruse, 1988). These processes are even important when spectral libraries are used. In our case, a laboratory spectral library of 4 monospecific cultures of the main algal classes (diatoms, cyanobacteria, chlorophytes and rhodophytes) was built following 3 increasing biomasses for each class. Same protocol processes were applied on this spectral library (a spectral resampling to match the image spectral resolution, a MNF and a continuum removal) to make it comparable with HySpex images.

III.2.5.2. Presence of vegetation

The presence of associated microalgae has been already demonstrated by microscopic observations or indirect respiration measurements during low tide (Lejart *et al.*, 2012). However, few studies attempted to quantify the biomass of microalgae from their reflectance. To our knowledge, this study is the first to characterize epilithic and endolithic microalgal biofilms from visible and near infrared images using the common NDVI index. Others studies have already been conducted on epilithic biofilms on rocky areas (Murphy *et al.*, 2009 shown a strong relationship between NDVI and other vegetation indices (*e.g.* the Ratio Vegetation Index ; RVI), with the chlorophyll *a* content of epilithic biofilms. Nevertheless, these indices may saturate with higher amount of chlorophyll *a*. For the upper vegetation, Buschmann and Nagel (1993) showed a saturation in the red wavelength around 680 nm which reaching its minimum for a threshold concentration of chlorophyll *a* at 100 mg.m⁻². Méléder *et al.* (2003) noted the same saturation for microphytobenthic biofilms when chlorophyll *a* concentration was greater than 100 mg.m⁻². This resulting in an underestimation of the amount of chlorophyll *a*. In this case, the band at 632 nm specific of chlorophyll *c* is recommended instead the red one, for the vegetation ratio calculation. However, in our study, the concentrations of chlorophyll *a* rarely reached

this threshold at 100 mg.m⁻². According to the literature, epilithic biofilms generally present amount of chlorophyll *a* between 0 and 12 mg m⁻² (Boaventura *et al.*, 2002 ; Dye and White, 1991 ; Lasiak and White, 1993 ; MacLulich, 1986 ; Murphy *et al.*, 2009 ; Underwood, 1984a, 1984b). For some regions, however, it is possible to find concentrations greater than 200 mg.m⁻² (Nagarkar and Willams, 1999 ; Nicotri, 1977). In our case the NDVI showed a good linear relationship for chlorophyll *a* estimation. Moreover, hyperspectral images of oyster shells revealed significant higher NDVI values after a superficially cleaning (removal of mud and crustacean epibionts). This suggests a significant primary contribution of endolithic communities against epilithics. Same trends were shown for endoliths in coral reefs which play a major role in primary production according to the authors (Tribollet *et al.*, 2006 ; Wanders, 1977). Chlorophyll *a* is a ubiquitous pigment found in all. NDVI values which is related to the amount of chlorophyll *a*, is used as a proxy to estimate the total biomass of photosynthetic microorganisms (Brotas and Plante-Cuny, 1998 ; Cariou-Le Gall and Blanchard, 1995 ; De Jonge, 1994 ; Guarini *et al.*, 1998 ; Kelly *et al.*, 2001 ; MacIntyre *et al.*, 1996 ; Riaux-Gobin *et al.*, 1987). However, it is clear that other secondary pigments, other than chlorophyll *a*, could be used to estimate microalgal biomasses (Millie *et al.*, 1993).

III.2.5.3. Microalgal diversity

A spectral library of reference signatures for monoculture in a laboratory was applied to hyperspectral shell's images to map the spatial distribution of diatoms, rhodophytes, cyanobacteria and chlorophytes. Results obtained were consistent with literature where endolithic biofilms were mainly composed by cyanobacteria and chlorophytes than the upper epilithic biofilm of diatoms and rhodophytes (Pantazidou *et al.*, 2006 ; Raghukumar *et al.*, 1991). However, SAM classification maps associated one of the four classes to a category according to the dominant microalgal class for each pixel. This means that pixels were probably constituted by a mixing of the four classes. The Linear Spectral Unmixing (LSU) model, implemented in the ENVI software, was tested to retrieve the sub-pixel contribution for each class but it gave poor results not interpretable. Furthermore, non-linear unmixing models would enhance classifications but require knowledge on complex parameters as scattering coefficient at the microstructure of the oyster shell. However, the alternative method MELSUM (Multiple-Endmember Linear Spectral Unmixing Model), developed by Combe *et al.* (2008) for mineralogical mixing is based on additive straight line endmembers which take into account albedo and illumination variations. This method was tested on few pixels in our images and gave good estimations of the sub-pixel contribution. Then it should provide good perspectives for this work when it can be applied to the whole image.

In our study, the phycoerythrin pigment was associated to the rhodophyte *Porphyridium purpureum* with the marked absorption at 571 nm. However, phycobiliproteins were also specific in some cyanobacteria that may influence spectral

reflectance at 571 nm and 615 nm (Bermejo Román *et al.*, 2002 ; Golubic *et al.*, 1999 ; Jesus *et al.*, 2014 ; Smith and Alberte, 1994). Then, a possible overestimation of rhodophytes in spite of cyanobacteria cannot be excluded. Further spectral experimentations should be conducted on other monospecific cyanobacteria cultures.

III.2.5.4. Pigment quantification

Although chlorophyll *a* is the main and ubiquitous photosynthetic pigment, presence of other secondary pigments could provide information on the microalgal composition (Jeffrey and Vesk, 1997 ; Millie *et al.*, 1993 ; Paerl *et al.*, 2003 ; Stauber and Jeffrey, 1988). The specific pigment absorption band analyses were performed using second derivative which are enable to characterize small absorptions undetectable on overall reflectance spectra (Demetriades-Shah *et al.*, 1990). In this study, absorption bands at 462 nm for diatoms, 524 nm for cyanobacteria, 571 nm for rhodophytes and 647 nm for chlorophytes were selected. Traditionally, diatoms were identified by their absorption band at 632 nm for chlorophyll *c* (Mélédér *et al.*, 2003) or 548 nm for fucoxanthin (Aguirre-Gomez *et al.*, 2001 ; Barillé *et al.*, 2007 ; Jesus *et al.*, 2014) but in this study, they are partly mixed with other pigment absorption bands. Then, in our case, the pic at 462 nm showed greater efficiency to discriminate this class and was positively correlated with presence of chlorophyll *c*. Others studies already showed same correlation between chlorophyll *c* and 460-462 nm range (Bidigare *et al.*, 1990 ; Grzymiski *et al.*, 1997 ; Hoepffner and Sathyendranath, 1991). Others pigment (myxoxanthophyll, phycoerythrin, chlorophyll *b*) were also selected for their capabilities to discriminate microalgal classes, and at a specified wavelength according to the literature (Brotas and Plante-Cuny, 2003 ; Kazemipour *et al.*, 2012 ; V. Mélédér *et al.*, 2003 ; Murphy *et al.*, 2005). Then, derivative peaks for fucoxanthin, chlorophyll *b* and myxoxanthophyll were confronted to the pigment concentration obtained by HPLC analysis. It exists good relationship for these pigments ($R^2 = 0.76$ for fucoxanthin at 549 ; $R^2 = 0.78$ for myxoxanthophyll at 524 nm and $R^2 = 0.52$ for chlorophyll *b* at 647 nm). However, observations data were slightly scattered. This can be firstly explained by intimate mixtures which may alter second derivative height. On the other hand, pigment extraction were performed from the whole crushed oyster integrating pigments deeply incrustated into the shell and which are not detected by the HySpex camera, and resulting in an underestimation of the pigment content. Indeed, Jesus *et al.* (2014) obtained better linear relationship from monospecific cultures, but observed lower relationship when mixed biofilms occurred. Moreover, phycobiliprotein content was not quantified with the current HPLC protocol while it was responsible for a marked second derivative peak at 571 nm (Perkins *et al.*, 2016) and required further studies on pure culture of cyanobacteria.

III.2.6. Conclusion

The results presented in this study revealed the presence of epilithic and endolithic biofilms associated to oyster shells which were highlighted by hyperspectral acquisitions. Second derivative analysis showed capabilities to determine presence of diatoms, cyanobacteria, rhodophytes and chlorophytes microalgae based on their overall spectral signatures. Moreover, the combining HPLC measurements with specific peaks at 462 nm, correlated to the chlorophyll *c* of diatoms, 524 for myxoxanthophyll of cyanobacteria and 647 nm for chlorophyll *b* of chlorophytes, gave good relationships. These findings suggest that it is possible to use non-destructive remote sensing methods to quantify pigment concentration. Further spectral and HPLC studies were required to distinguish contributions of rhodophytes or cyanobacteria in the 524 – 571 nm spectral range. All these data could not however, be used to identify the microbial species diversity since pigment absorptions are quite common for a whole algal group. Further microscopic observations are needed to reach this level of precision but are currently under processed in another study (Barillé *et al.*, unpubl.). The method developed in this study should be tested during field experimentations over wild oyster reefs. Indeed, the role of these reef habitats available for benthic microalgal colonization has been widely overlooked.

CHAPITRE IV

*Etude de la diversité des microalgues associées aux
coquilles d'huîtres*

IV.1. Diversité microbienne des coquilles d'huîtres creuses du Pacifique (*Crassostrea gigas*) : Comparaison entre différentes structures de récifs



D'après un article à soumettre dans la revue *PLOS One*

Barillé L., Le Bris, A., Méléder, M., Launeau, P., Robin, M., Louvrou I., Ribeiro, L., 2016. Microbial diversity of Pacific oyster shells in contrasted oyster reefs.

IV.1.1. Abstract

Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg) is the main bivalve species cultivated in the world. With global warming allowing its reproduction and larval survival at higher latitudes, this species is now recognized as invasive and creates wild oyster reefs all over the world. In this study the spatial distribution of photosynthetic assemblages colonizing the shells of wild *C. gigas* was investigated on both a large scale (two contrasted reef typologies found in mudflats and rocky areas) and small scale (within individual shells) using an hyperspectral imager. The microspatial distribution of all phototrophs was obtained by mapping the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). Second derivative ($\delta\delta$) analysis of hyperspectral images at 462, 524, 571 and 647 nm were subsequently applied to map respectively diatoms, cyanobacteria, rhodophytes and chlorophytes. Concomitant pigment analysis was made by high performance liquid chromatography and completed by taxonomic observations. This study showed that there was high microbial diversity associated to wild oyster shells and that there were differences in the structure of the phototropic assemblages (biomass, species richness) depending on the reef typology. Namely, vertically-growing oysters in mudflat areas had a more diverse (taxonomic identifications) and a higher biomass (hyperspectral proxy at $\delta\delta_{462}$ nm) of epizoic diatoms. The vertical oysters were mainly colonized by species of the genera *Navicula*, *Nitzschia* and *Hippodonta* which are epipelagic or motile epipsammic, whereas the assemblages in the horizontal oysters had a larger presence of tychoplanktonic diatoms (*e.g. Thalassiosira pseudonana*, *T. proschkiniae* and *Plagiogrammopsis vanheurckii*). Three species of boring cyanobacteria were observed for the two types of reefs: *Mastigocoleus testarum*, *Leptolyngbya terrestrans*, *Hyella caespitosa*, but the second derivative analysis at 524 nm, showed a significant higher biomass for the horizontally-growing oysters. There was no biomass difference for the boring chlorophytes assemblages ($\delta\delta_{462}$ nm), with two species:

Eugomontia testarum and *Ostreobium quekettii* observed for the two type of reefs, while a *Codiolum* phase of an undetermined green alga was only observed for the horizontally-growing oysters. This study showed that oyster shells are an idiosyncratic but ubiquitous habitat for phototrophic microbial assemblages. Their contribution in terms of biomass and production to the functioning of coastal areas and particularly for shellfish ecosystems remains to be evaluated.

Keywords: chlorophytes, *Crassostrea gigas*, cyanobacteria, diatoms, epibionts, hyperspectral, microeuendoliths remote sensing

IV.1.2. Introduction

Pacific oyster reefs are a growing habitat in temperate coastal areas, spreading in Europe and America, with a polarward expansion (Ruesink *et al.*, 2005). The species *Crassostrea gigas* was introduced worldwide for aquaculture following overexploitation of native populations. As a consequence of global warming, cultivated oysters began to reproduce at higher latitude, with increasing successful larval settlement allowing the development of these biogenic reefs (Thomas *et al.*, 2015). These reefs are mainly known for the impressive clusters of vertically-growing oysters, particularly in soft-bottom environment like tidal flats where they create three dimensional hard-substrate structures (Troost, 2010). However, oysters can also colonize large rocky areas where they grow horizontally, forming a single layer tightly adhering to the substrate (Le Bris *et al.*, 2016b). The structure of the habitat is therefore diverse, as are the shells themselves, characterized by variations of surface roughness, color, and sediment deposition. Microspatial variations influence the nature of the biota colonizing hard surfaces (Hutchinson *et al.*, 2006), and oysters shells have been long known to host a large diversity of organisms (Schodduyn, 1931). Most of the studies focused however on colonization by metazoan and macrophytes (Haydar and Wolff, 2011 ; Korringa, 1954) and less attention was paid to the phototrophic microbial assemblages.

Epibiosis is a widespread phenomenon in the marine environment (Wahl, 1989). According to Walker and Miller, (1992), the organisms that infest the surfaces of organic substrates are referred to as epibionts and the ones that live mostly or wholly within the tissues or body parts of other living or dead organisms (basibionts) as endobionts. The body surface of many metazoans is colonized by epibionts, among which microepibionts, including bacteria, microalga, protozoa (Seckbach and Dubinsky, 2010). Also boring microbial communities are prominent features, colonizing within a variety of hard substrates not only of inorganic origin (limestones, dolostones, oolites, *etc.*) but also calcified parts of organisms (skeletons or thalli) such as mollusk shells, calcareous red algae, coral reefs, bones, foraminifera *etc.* (*e.g.* (Cherchi *et al.*, 2012 ; Golubic and Schneider, 2003 ; Le Campion-Alsumard *et al.*, 1995 ; Tribollet *et al.*, 2006). Mollusk shells are

ubiquitous in coastal areas and they provide abundant habitats whose importance and functional role have been overlooked (Gutiérrez *et al.*, 2003). Within the Mollusk phylum, bivalves and gastropods shells host photosynthetic microbial communities composed of cyanobacteria, diatoms, chlorophytes and rhodophytes (Campbell and Cole, 1984 ; D'alelio *et al.*, 2010 ; Gillan and Cadée, 2000 ; Pantazidou *et al.*, 2006 ; Radea *et al.*, 2010). Early description of the microflora colonizing oyster shells reported the presence of cyanobacteria and chlorophytes (Bornet & Flahault, 1889). Diatoms and spores/propagules of rhodophytes were later observed as significant component of oyster's microepibionts phototrophic assemblages (Haydar and Wolff, 2011 ; Mineur *et al.*, 2007 ; Schodduyn, 1931). In most of the studies dealing with microepibionts, quantification is an issue and the analysis of the spatial distribution at microscale has seldom been addressed. In fact, the phototrophic communities found on mollusk shells share many similarities with epilithic microalgae found in rocky areas. There are constraints with the conventional sampling techniques based on the removal of rock surfaces (Thompson *et al.*, 1999), which are not adapted to study the microspatial distribution characterizing epilithic biofilms. This promoted the emergence of remote-sensing techniques at visible near-infrared (VNIR) wavelength to analyse these biofilms at a high spatial resolution with a non-invasive approach (Murphy *et al.*, 2006). The present study investigated spatial variations in the structure of the phototrophic assemblages growing on the shell of host oysters, *Crassostrea gigas*, using hyperspectral imagery.

Non-intrusive analytical techniques based on the spectral properties of phototrophic assemblages have been increasingly used to describe marine biofilms (Jesus *et al.*, 2005 ; Murphy *et al.*, 2005). The spectral reflectance (ratio of upwelling radiance and downwelling irradiance) of microalgal assemblages at VNIR wavelengths is essentially related to phytopigment composition, abundance, and substratum contribution (Barillé *et al.*, 2011 ; Méléder *et al.*, 2013). Most of these studies used field-spectroradiometers with a high spectral resolution (more than a hundred spectral bands) that can resolve subtle phytopigment absorption bands, but that did not provide any spatial information. Murphy *et al.* (2006, 2009) tested various VNIR imaging systems with a high spatial resolution to map intertidal epilithic microalgae, but the low spectral resolution of the different sensors did not permit to map the diversity of the main microbial groups. This can be overcome by imaging hyperspectral cameras characterized by a high spectral and spatial resolution (Chennu *et al.*, 2013). This technique has a potential for innovative applications in ecology, such as the work by Russell and Dierssen (2015) who studied the spectral camouflage of crabs, and Perkins *et al.* (2016) who analysed the microspatial variability of calcified macroalgae epiphytes. Hyperspectral imaging technology should find wide applications to study photosynthetic microepibionts and to our knowledge it is the first time it is applied to map oyster shells at microscale.

In this study, the spatial distribution of photosynthetic assemblages colonizing wild oyster shells was investigated on both a large scale (two contrasted reef typologies found in mudflats and rocky areas) and small scale (within individual shells) using an hyperspectral imager. Concomitant pigment analysis of the microbial assemblages was made by high performance liquid chromatography and completed by taxonomic observations. We tried to quantify the epibiont community using vegetation indices commonly used in remote-sensing to monitor vegetation biophysical and biochemical properties. This study bridges the early work conducted in the XIX and early XXth century on the first microscopic observations of oyster shell photosynthetic epibionts with a state-of-the-art imaging technique.

IV.1.3. Materials and methods

Wild oyster reefs were sampled in Bourgneuf Bay, located south of the Loire estuary on the French Atlantic coast (47°02' N, 2°07' W). In this macrotidal bay with a maximum tidal amplitude of 6 m, 100 km² of the total bay area (340 km²) is intertidal with large mudflats (Méléder *et al.* 2007). It is characterized by highly turbid waters associated to resuspension of soft-bottom sediments. Annual mean concentration of suspended particulate matter is in the order of 150 mg.L⁻¹ with extreme values >1 g.L⁻¹ during spring tides (Gernez *et al.*, 2014). The Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg), is cultivated there since its massive importation starting in 1972, to replace the Portuguese oyster *Crassostrea angulata* decimated by a viral disease (Grizel and Héral, 1991). This bay was considered as the northern boundary of *C. gigas* expansion at the time of its introduction to Europe (Goulletquer and Héral, 1991). Two distinct forms of oyster reefs can be observed: clusters of vertical oysters found in rocky spots within a mudflat, building three-dimensional dense reefs in the muddy area (Figure 45A, Figure 45B) and oyster growing horizontally creating large flat reef structures in rocky areas (Figure 45C, Figure 45D).



Figure 45. Typology of *Crassostrea gigas* wild oyster reefs. (A) clusters of vertical oysters surrounded by mudflats (B) details of vertically-growing oysters. (C) horizontal colonization of large rocky areas (D), details of a horizontally-growing oyster; the shell is colonized by a few cirripeds.

In the muddy area, oyster shells were dark partially covered by mud, while in rocky areas, there was a lower sediment deposition and oyster shells had a brighter color. One hundred oysters were sampled (50 from each reef type) and brought back to the lab in a cooler for hyperspectral, chromatographic and taxonomic analysis. Only the flat upper valves were kept and analysed. All valves were visually free of any macrophyte vegetation but were often colonized by barnacles (*Chthamalus* spp. and *Elminius modestus*) that were the main epibiotic macrofauna. Sediment particles were often deposited on the shells, particularly for the vertical oyster reef. Shells from dead oyster washed on the shore were also collected and processed to have a spectral reference devoid of any type of biocolonization.

IV.1.3.1. Hyperspectral image analysis

Data acquisition.

Images were acquired with an HySpex camera set up in the laboratory. The HySpex VNIR 160 camera has a spectral resolution of 4.5 nm and a spectral sampling of 3.7 nm in 160 contiguous channels between 400 and 950 nm. The camera was fixed at 1 m above the samples to obtain square pixels with a spatial resolution around 200 μm . Samples were isolated from the ambient light and the artificial illumination was controlled by two halogen quartz lamps (100 W). The optimal integration time was 20 ms to improve the signal-to-noise ratio. Reflectance was determined first by measuring the ratio between light reflected from a calibrated 20% grey reference panel (Spectralon®) and light reflected by oyster shells. Reflectance was practically calculated by dividing each pixel of the image by the mean intensity of Spectralon in the 400-950 nm wavelength range. Minimum Noise Fraction (MNF) transformations combined with a band pass filter of 9 nm were applied to images to remove noise and redundant information. Polygon layers were applied to individualize and extract the pixels corresponding to each oyster. A continuum removal process was applied to eliminate background influences due to structural variations (color, microrelief) of the shell itself and to retrieve absorption features that are specific to photosynthetic and accessory pigments (Barillé *et al.*, 2007). The continuum was removed from the estimation of a NIR slope at 750-850 nm.

Spectral analysis

Ratio and hyperspectral (derivative analysis) vegetation indices commonly used in remote-sensing have been applied to map phototrophic epibionts (Barillé *et al.*, 2011). NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) was first calculated using the chlorophyll *a* absorption band at 673 nm. Since this pigment is ubiquitous among all photosynthetic organisms, this index was used to analyze the spatial distribution of the whole community of photosynthetic epibionts: $\text{NDVI} = (R_{750} - R_{673}) / (R_{750} + R_{673})$, where R_{750} is the reflectance at 750 nm in the near infrared (NIR) and R_{673} is red reflectance at 673 nm. A lower threshold at 0.05 was applied to exclude shell pixels without photosynthetic organisms but which display a positive NDVI. This value was chosen because it corresponded to the maximum NDVI found for the shells with no biocolonization. This index could not however identify the main classes of microbial organisms which colonize oyster shells. The analysis of the literature cited in the introduction gave us *a priori* clues about the classes of photosynthetic organisms that could be expected on Mollusks shells, either epilithic or endolithic: diatoms, chlorophytes, cyanobacteria and rhodophytes, the latter under the form of spores and propagules. Second derivative ($\delta\delta$) were therefore calculated for each image and second derivatives peaks were used to identify these main classes: $\delta\delta_{524}$ and $\delta\delta_{647}$ for respectively cyanobacteria and chlorophytes (Jesus *et al.*, 2014),

$\delta\delta_{571}$ for rhodophytes (Méléder *et al.*, 2013) and we identified $\delta\delta_{462}$ for diatoms (Le Bris *et al.*, unpubl.). Positive second derivative values at the four diagnosis wavelengths were used to attribute each pixel to a group, but the same pixel could be attributed to multiple groups if more than one wavelength had positive values (Perkins *et al.*, 2016).

IV.1.3.2. High Performance Liquid Chromatography (HPLC) analysis

After radiometric measurements, the imaged shells (24 for each reef type) were immediately frozen at -80 °C and lyophilized during 72 hours for pigment extraction. Then the two types of shells (horizontal vs. vertical) were entirely crushed into a powder and subjected to the same extraction protocol which was made in the dark with 5 to 15 mL of 95% cold buffered methanol (2% ammonium acetate) for 15 min at -20 °C. After centrifugation (at 3000 g, 15 min, 4 °C), the supernatant was filtered using a Whatman membrane filter (0.2 μ m) and diluted volume-to-volume in 1M ammonium acetate. A volume of 100 μ L was injected during 30 min in a Waters SunFire C18 column (4.6 mm x 150 mm ; 3.5 μ m particle size) preceded by a pre-column. The elution solvents used were 1M of ammonium acetate in methanol (20:80) and methanol-acetone (60:40). The solvent gradient adapted by Méléder *et al.* (2003) was a flow rate of 1 mL.min⁻¹. Pigment extracts were analyzed using their elution times and their absorption characteristics measured by aphotodiodearray at 440 nm and a fluorescence detector. Peaks were calibrated with standards from Sigma© and DHI© (DHI, Hørsholm, Denmark), but the HPLC protocol was not adapted to hydrosoluble pigments (*e.g.* phycocyanin and phycoerythrin) characteristics of rhodophytes. HPLC data were qualitatively used here to identify the main microbial groups and help the identification of the second derivative peaks.

IV.1.3.3. Taxonomic identification

True boring endobionts

Shell-boring endobionts were identified with a Carl Zeiss Axiostar plus light microscope and pictures were taken using a Sony Cybershot DSC-F717 digital camera from preserved shell samples (in 4% formaldehyde solution). The epibiotic macrofauna was removed by scraping and shell fragments were dissolved using Pereny's solution (10% HNO₃, 0.5% Cr₂O₃, 95% C₂H₅OH in proportion 4:3:3 ; Bornet and Flahaut, 1889). The extracted euendoliths were observed on glass slides from 10 randomly chosen vertical and horizontal oysters.

Microbial epibionts

The remaining shells were brushed and washed individually but in order to recover enough material for the analysis, all the sediment collected with 20 horizontal oysters was pooled and the same was done for 20 vertical oysters. Samples were kept in disposable

polypropylene tubest o which was added 1 mL of a 2.5% glutaraldehyde solution and stored at 4 °C for later processing. Cells were extracted from the sediment following an isopycnic separation technique using silica sol Ludox® HS-40 (Sigma-Aldrich. USA) that separates the organic material from mineral particles (Ribeiro, 2010). Preliminary observations revealed that Diatoms dominated completely the epilithic assemblages. Diatom identification and cell counts were made on permanent slides of cleaned diatom material, mounted in Naphrax™, in a Zeiss Axioskop 50 microscope, equipped with differential interference contrast optical microscopy. Diatom material was preciously oxidized by hydrogen peroxide (30%) at 90 °C for 24h and more than 400 frustules/valves were counted, with abundance of each taxon expressed as relative percentage. Diatom identification mostly followed Ribeiro (2010) and Witkowski *et al.* (2000) and references therein. Diatom taxa relative abundances were also allocated to four size classes which comprised the very small (<100 µm³), small (100–250 µm³), medium-sized (250–1000 µm³) and large (>1000 µm³) diatoms (cf. Ribeiro *et al.*, 2013). Biovolume assessment followed the estimates presented by Snoeijs *et al.*, (2002) and Ribeiro *et al.* (2013). In the cases of taxa that were not available in those works, biovolume calculations were made following (Hillebrand *et al.*, 1999). To each individual taxon was attributed a growth-form following literature research on the auto-ecology of the species and genera. Three growth-forms were considered attached to the substrate (*i.e.* oyster shells), namely: adnate ,tube-dwelling and stalked diatoms ; whereas four other growth-forms were considered non-attached or free-living: epipellic, motile epipsammic, planktonic and tycho planktonic diatoms. Indicators including species richness (S=number of species), Shannon and Shannon-Wiener diversity indices (H and H') and Hill's number (N1 and N2) were calculated to characterize the assemblages and were chosen to be compared with existing values in the literature.

Statistical analysis

The normality and heteroscedasticity of data distributions were tested before each analysis using Shapiro test. Mean NDVI and second derivatives values were compared using respectively t-test and non-parametric Mann-Whitney tests. NDVI variability between the two types of oyster shells was tested with an F-test of equality of variance. Spearman correlations were calculated between second derivatives.

IV.1.4. Results

IV.1.4.1.1. Spectral reflectance and vegetation index

The spectral shapes of the two types of oysters were globally similar in VNIR wavelength range, but the darker vertical oyster shells showed always a lower albedo. A marked absorption band at 673 nm, characteristic of chlorophyll-*a* and a fingerprint of

vegetation was systematically observed suggesting the presence of photosynthetic organisms on the shells (Figure 46 A-thick arrow). Since no macroalgae were visible at the surface of oyster shells whatever their types (vertical. vs. horizontal), this 673 nm absorption band was associated to microscopic organisms that could hardly be detected visually for some shells by a greenish or light purple coloration of the shell. Others absorptions could be observed between 450 and 650 nm, some corresponding of subtle slope changes in the reflectance spectra (Figure 46A-thin arrows). After the retrieval of their continuum, vertical and horizontal oyster reflectance spectra presented a similar shape in the near infrared (Figure 46B), but slight differences remained in the visible range suggesting variations in photosynthetic and accessory pigments. Second derivative spectra enhanced the minute changes in the reflectance spectra and were used to identify pigments absorptions (Figure 46C). The high resolution imaging of vertical and horizontal oyster shells confirmed the systematic presence of photosynthetic organisms with NDVI values ranging from 0.05 to 0.4 (Figure 47). The mean NDVI of vertical oyster shells was significantly higher than the mean NDVI of horizontal oyster shells (t-test, p -value<0.05). The coefficient of variation was also higher for vertical oysters: 0.15 vs. 0.11 for horizontal oysters, but there was no significant difference between the variances of the two series (Fisher-test, p -value=0.25). Vertical oysters were characterized by a contrasted NDVI distribution with areas of low NDVI values often located next to the shell umbo, and corresponding to zones where oysters are attached to another within a cluster (Figure 47. Arrows). Horizontal oysters displayed a less heterogeneous NDVI distribution.

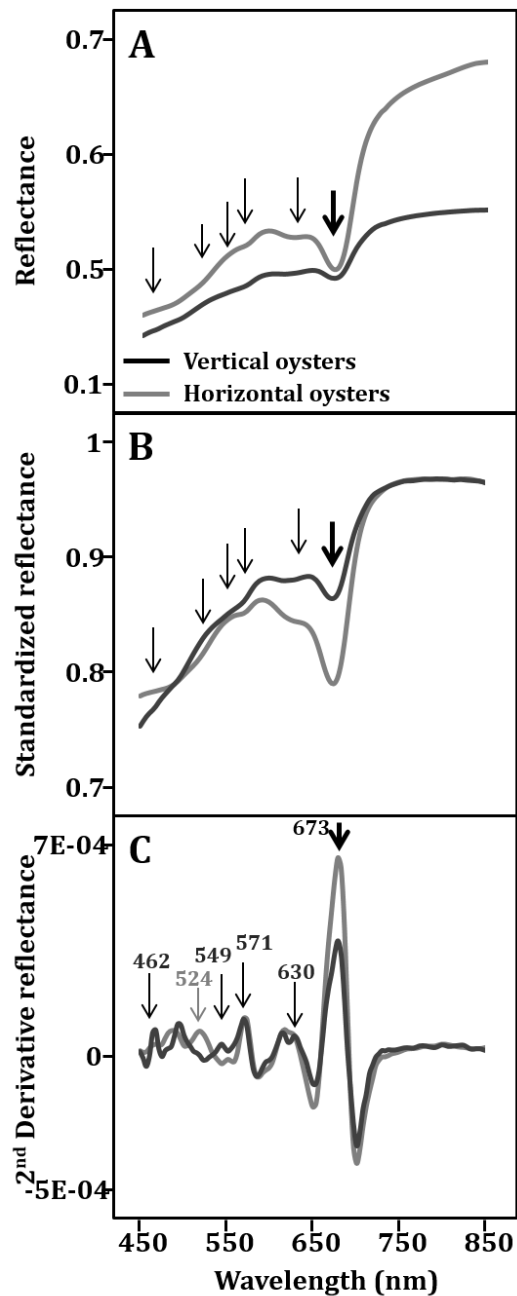


Figure 46. Example of spectral signatures of vertically- and horizontally growing oysters obtained with the HySpex imaging spectrometer A) Reflectance spectra; the thick arrow indicates the chlorophyll a 673 nm absorption band. The thin arrows indicate other absorption features, sometimes corresponding to subtle slope variations. B) Removed-continuum spectra (see Material & Methods), C) Second derivative spectra with the main peaks associated to diagnostic wavelengths: 462, 549, 630 nm for diatoms, 524 for cyanobacteria, 571 for rhodophytes (see Material & Methods).

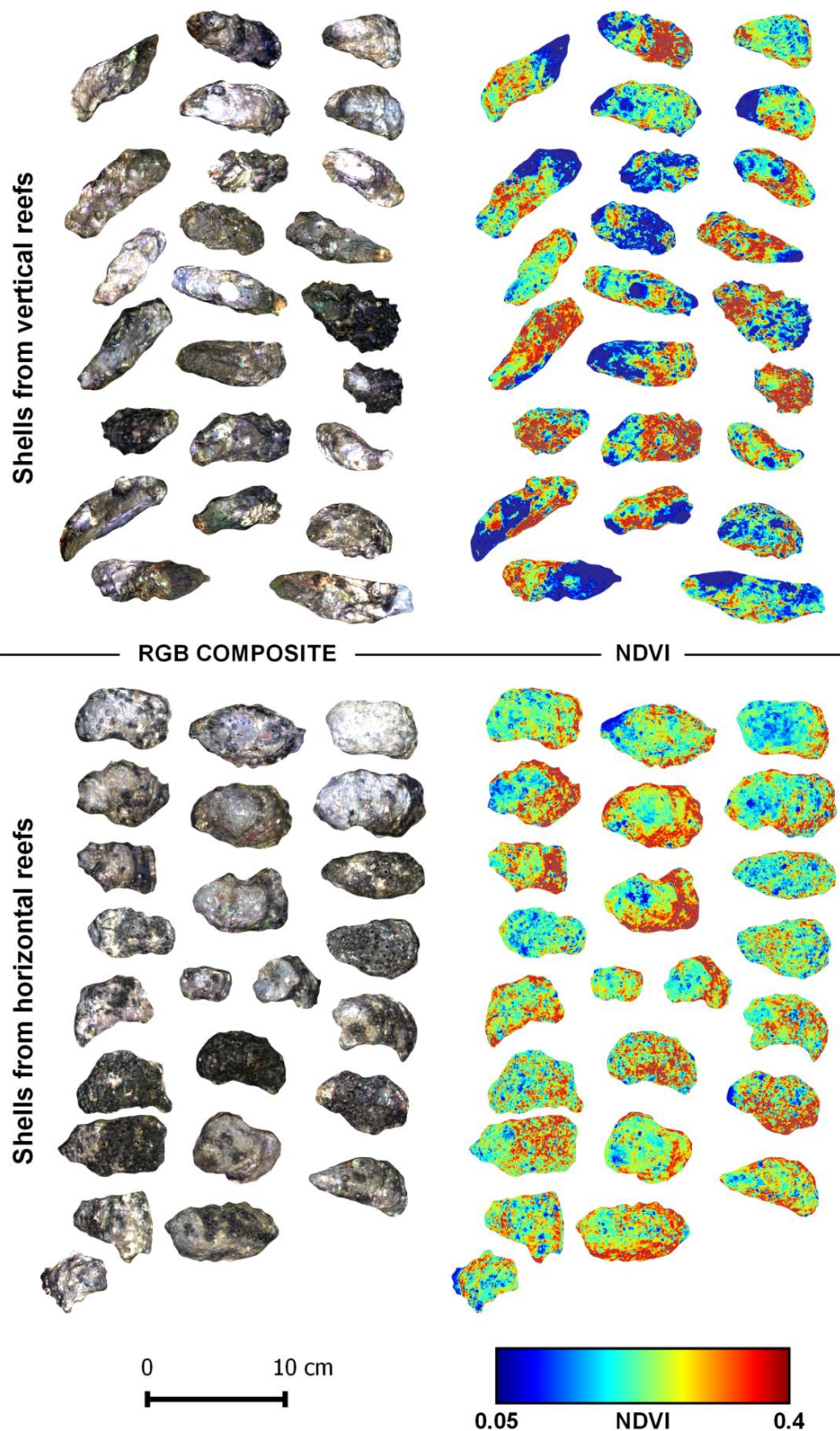


Figure 47. RGB composite color images (left) and corresponding NDVI spatial distribution (right) images of Pacific oyster shells sampled in two contrasted oyster reefs. Arrows indicate low NDVI areas close to the shell umbo.

IV.1.4.2. Pigment analysis and second derivatives

The diversity of lipophilic pigments detected by HPLC was common to the two types of shells (vertical vs. horizontal) (Tableau 10).

Tableau 10. *Pigment composition detected on oyster shells by HPLC. Pigment in bold represents pigments that were exclusive to taxonomic groups. Source: Jeffrey et al. (2011).*

Retention Time (min)	Peak Name	Algal division
3.4	Chlorophyllide <i>b</i>	Degradation products of chlorophyll <i>a</i>
4.8	Chlorophyllide <i>a</i>	Degradation products of chlorophyll <i>b</i>
6.1	Chlorophyll <i>c</i>	Diatoms
6.9	Siphonaxanthin	Chlorophytes
7.8	Fucoxanthin	Diatoms
8.2	Neoxanthin	Chlorophytes
8.6	Violaxanthin	Chlorophytes
9	Myxoxanthophyll	Cyanobacteria
9.7	Zeaxanthin	Cyanobacteria Rhodophytes Chlorophytes
10.4	Lutein	Chlorophytes
11.7	Canthaxanthin	Chlorophytes Cyanobacteria
13.3	Chlorophyll <i>b</i>	Chlorophytes
14.7	Chlorophyll <i>a</i>	All photosynthetic algae Rhodophytes
20.6	β,β -caroten	Chlorophytes Diatoms

The simultaneous detection of different pigments could be used to identify the main algal classes. Fucoxanthin and chlorophyll *c* were marker pigments for diatoms. Neoxanthin, violaxanthin, and siphonaxanthin indicated the presence of chlorophytes (green algae). Myxoxanthophyll and canthaxanthin indicated the presence of cyanobacteria. While several pigments were not specific to one class (*e.g.* Zeaxanthin, violaxanthin, β -caroten), fucoxanthin, myxoxanthophyll and chlorophyll *b* could be specifically associated to: diatoms, cyanobacteria and chlorophytes respectively. These three groups were detected on the two types of shells. Two of the biomarker pigments, myxoxanthophyll and chlorophyll *b*, could be identified on reflectance spectra by the second derivative values ($\delta\delta$) corresponding to their main absorption bands at 524 nm and 647 nm, respectively. We used 462 nm to identify diatoms, rather than 547 nm, often used for fucoxanthin, since 462 nm was more discriminant in these shell mixed assemblages and was correlated to fucoxanthin (Le Bris *et al.*, unpubl.). For

rhodophytes, there were no specific pigment identified by HPLC since the detected pigments zeaxanthin and β -caroten could belong to other classes. The second derivative at 571 nm was then used as a spectral marker of the water-soluble pigment phycoerythrin common in red algae. For each oyster, distribution maps of the second derivatives at the four wavelengths ($\delta\delta_{462}$, $\delta\delta_{524}$, $\delta\delta_{571}$, $\delta\delta_{647}$) was obtained to estimate the distribution of the main photosynthetic organisms, respectively diatoms, cyanobacteria, rhodophytes, and chlorophytes (Figure 48).

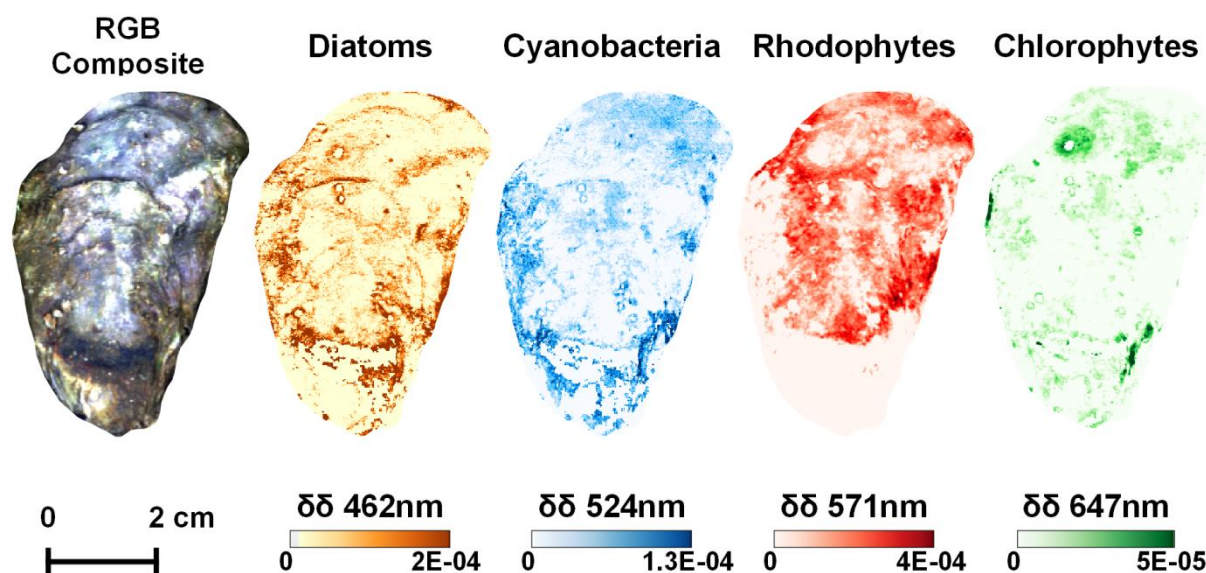


Figure 48. RGB composite color image of a vertical oyster shell (left) and the corresponding four second derivatives images obtained at the diagnostic wavelengths: 462 nm for diatoms, 524 nm for cyanobacteria, 571 nm for rhodophytes, 647 nm for chlorophytes.

Each group displayed visually heterogeneous spatial distributions without any obvious spatial pattern. The comparison between the mean derivative values calculated from the two series of high resolution images of oyster shells indicated that there was no significant differences between vertical and horizontal oyster for, $\delta\delta_{571}$ (Mann-Whitney test, p -value=0.07) and $\delta\delta_{647}$ (Mann-Whitney test, p -value=0.10) (Figure 49 C and D). A highly significant difference was however observed for $\delta\delta_{462}$ (Mann-Whitney test, p -value<0.01) and $\delta\delta_{524}$ (t-test, p -value<0.1) (Figure 49A, Figure 49B). This suggested a difference in diatom and cyanobacteria biomass and possibly composition between the two types of reefs. Diatoms showed a higher second derivative for vertical oysters but it was the opposite for cyanobacteria. There was no significant correlations between any second derivative for vertical oysters, and only one significant correlation between $\delta\delta_{462}$ (diatoms) and $\delta\delta_{524}$ (cyanobacteria) for horizontal oysters ($r_{Pearson}=0.44$, $P<0.05$).

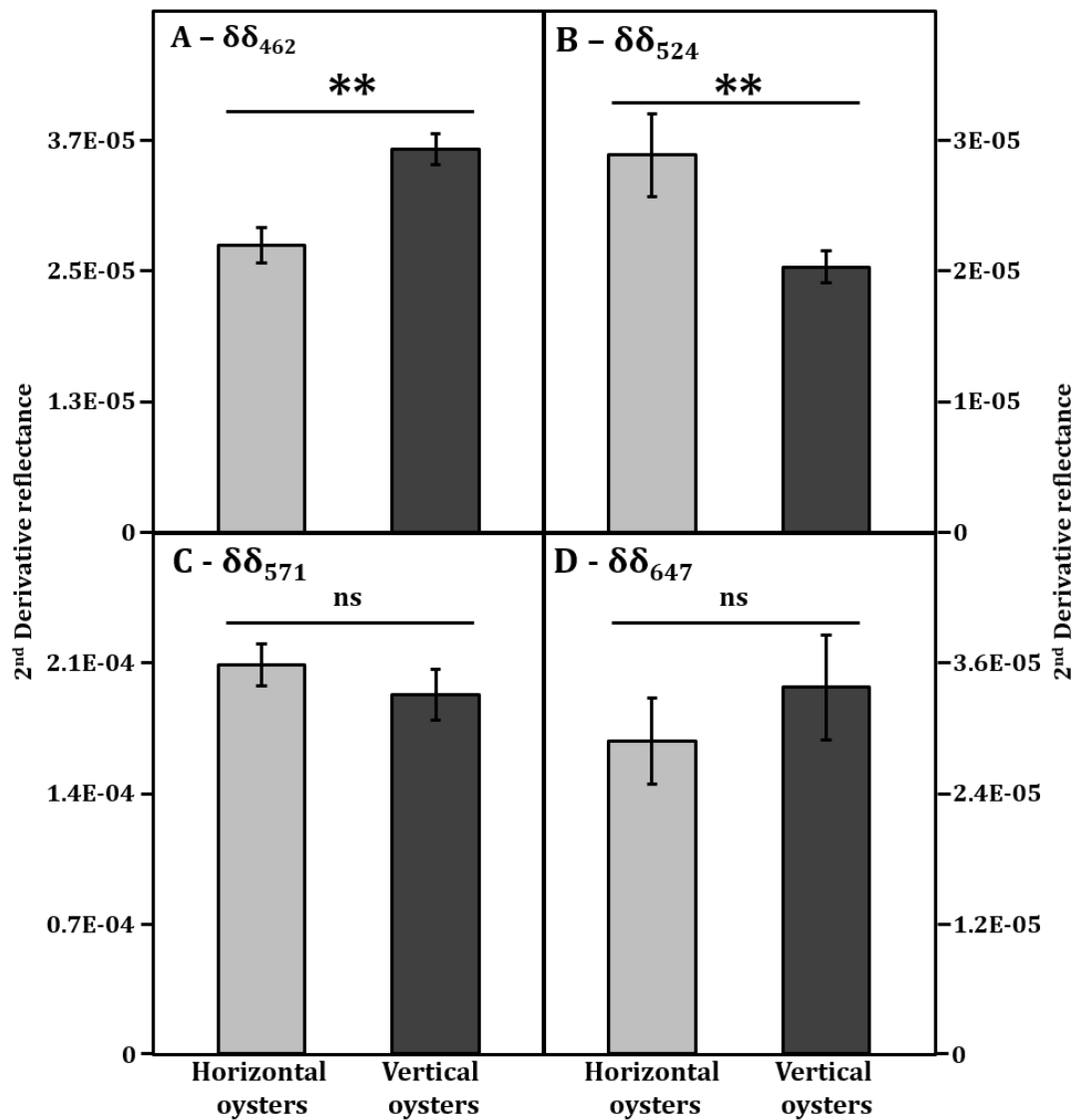


Figure 49. Comparison of mean second derivatives between vertically- (black) and horizontally (grey) growing oysters at the diagnostic wavelengths: 462 nm for diatoms, 524 nm for cyanobacteria, 571 nm for rhodophytes, 647 nm for chlorophytes. The double asterisk indicates a highly statistical significant difference ($p < 0.01$); ns = not significant.

IV.1.4.3. Taxonomic identification

Endobionts

Six taxa of true-boring endobionts were identified colonizing within the oyster shells (Figure 50).



Figure 50. Microbial euendoliths in host shells of *Crassostrea gigas*, light microscope 1-6. Cyanobacteria. 1-3. *Hyella caespitosa*. 1. General view of the boring pattern near the surface of the oyster shell. 2 Short pseudofilaments. Boring and almost perpendicular to the shell surface long pseudofilament. 4. Filament of *Leptolyngbya terebrans*. Note the trichome (4a) and the empty mucilaginous sheath (4b). 5- 6. *Mastigocoleus testarum*. Note on 5 a short lateral T-branch bearing a terminal heterocyte (arrowhead) and an infrequent intercalary heterocyte (arrow). 6. Multicellular 'hair-like' filament (arrow). 7- 10. Chlorophytes. 7. Richly branched filaments of the siphonal *Ostreobium quekettii*. 8. Euendolithic codium phase with multiple rhizoids of an undetermined ulotrichalean algae. 9- 10. *Eugomontia sacculata*. 9. Endolithic, septate, branched, sporophyte filaments of *Eugomontia sacculata* with the formation of numerous large sporangial swellings. 10. Sporangium detached from the sporophyte filament of *E. sacculata*. Note the layered walls. Scale bars: 10 μm (2, 4, 5, 6, 7); 20 μm (1, 3, 9, 10); 50 μm (8).

There was three cyanobacteria: *Mastigocoleus testarum* Lagerheim (Hapalosiphonaceae, Nostocales), *Leptolyngbya terebrans* Bornet et Flahault (Leptolyngbyaceae, Synechococcales) and *Hyella caespitosa* Bornet et Flahault (Hyellaceae, Pleurocapsales)

and three chlorophytes: *Ostreobium quekettii* Bornet et Flahault (Ostreobiaceae, Bryopsidales), *Eugomontia sacculata* Kornmann (Gomontiaceae, Ulotrichales) and a *Codiolum* phase of an undetermined ulotrichalean green alga. The distribution of the endobionts was the same for both types of shells except for a *Codiolum* phase which were only observed with horizontal oysters.

Epibionts

Epibionts were essentially dominated by diatoms. Both diatom assemblages were very diverse, with total of 93 diatom taxa (Tableau 11).

Tableau 11. List of 93 diatom taxa found in vertical and horizontal oysters, including details of their relative abundance (%), and their life-forms.

	Taxa	Vertical shells	Horizontal shells	Life-form
#1	<i>Achnanthes longipes</i> C.Agardh	0.4	0.2	Stalked
#2	<i>Achnanthes parvula</i> Kützing	1.6	0.2	Stalked
#3	<i>Amphora</i> cf. <i>helenensis</i> Giffen	1.9	2.7	Motile epipsammic
#4	<i>Amphora</i> cf. <i>pediculus</i> (Kützing) Grunow ex A.Schmidt	1.6		Motile epipsammic
#5	<i>Amphora</i> cf. <i>subacutiuscula</i> F.R.Schoeman	0.6		Epipellic
#6	<i>Amphora</i> cf. <i>tenuissima</i> Hustedt	1.2	0.9	Motile epipsammic
#7	<i>Astartiella</i> cf. <i>bahusiensis</i> (Grunow) Witkowski, Lange-Bertalot & Metzeltin	0.6	0.2	Motile epipsammic
#8	<i>Berkeleya rutilans</i> (Trentepohl ex Roth) Grunow	2.3		Tube-dwelling
#9	<i>Biremis lucens</i> (Hustedt) K.Sabbe, A.Witkowski & W.Vyverman	0.2		Adnate
#10	<i>Caloneis</i> cf. <i>linearis</i> (Grunow) Boyer	0.2		Epipellic
#11	<i>Caloneis westii</i> (W.Smith) Hendey	0.4	0.5	Epipellic
#12	<i>Catenula adhaerens</i> (Mereschkowsky) Mereschkowsky	0.4		Adnate
#13	<i>Climaconeis inflexa</i> (Brébisson) Cox	0.2		Epipellic
#14	<i>Cocconeis guttata</i> Hustedt & Aleem	0.2		Adnate
#15	<i>Cocconeis scutellum</i> Ehrenberg		0.5	Adnate
#16	<i>Cyclotephanos dubius</i> (Hustedt) Round in Theriot et al.	0.2		Plankton
#17	<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad		0.7	Plankton
#18	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	0.4	0.2	Plankton
#19	<i>Cymatosira belgica</i> Grunow	2.3	0.7	Tychoplankton
#20	<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen	1.0	3.8	Stalked
#21	<i>Dimeregramma minor</i> (Gregory) Ralfs ex Pritchard	0.2	0.2	Stalked
#22	<i>Dimeregramma minor</i> (Gregory) Ralfs ex Pritchard	0.2		Epipellic
#23	<i>Diploneis papula</i> (A.W.F.Schmidt) Cleve	0.2		Epipellic
#24	<i>Diploneis smithii</i> (Brébisson) Cleve	0.4		Epipellic
#25	<i>Entomoneis paludosa</i> (W.Smith) Reimer in Patrick & Reimer	0.2		Epipellic
#26	<i>Eunotogramma dubium</i> Hustedt	1.2	4.3	Adnate
#27	<i>Fallacia scaldensis</i> Sabbe & Muylaert	0.6		Motile epipsammic
#28	<i>Fallacia subforcipata</i> (Hustedt) D.G.Mann	0.2		Motile epipsammic
#29	<i>Fallacia tenera</i> (Hustedt) D.G.Mann	0.2		Epipellic
#30	<i>Fragilaria geocollegarum</i> Witkowski & Lange-Bertalot	0.2		Stalked

(Continued)

	Taxa	Vertical shells	Horizontal shells	Life-form
#31	<i>Gyrosigma acuminatum</i> var. <i>gallicum</i> (Grunow) Cleve	0.6		Epipellic
#32	<i>Gyrosigma</i> cf. <i>limosum</i> Sterrenburg & Underwood	0.6	0.5	Epipellic
#33	<i>Gyrosigma distortum</i> (W.Smith) Griffith & Henfrey	0.2		Epipellic
#34	<i>Gyrosigma littorale</i> (W.Smith) Griffith & Henfrey		0.2	Epipellic
#35	<i>Halamphora</i> cf. <i>abuensis</i> (Foged) Levkov	0.4		Motile epipsammic
#36	<i>Hippodonta caotica</i> Witkowski	6.2	1.6	Motile epipsammic
#37	<i>Hyalodiscus radiatus</i> (O'Meara) Grunow	0.2		Plankton
#38	<i>Licmophora gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow	0.2		Stalked
#39	<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G.Mann	0.2		Epipellic
#40	<i>Melosira nummuloides</i> C.Agardh	0.4		Tychoplankton
#41	<i>Minidiscus chilensis</i> Rivera		0.5	Plankton
#42	<i>Navicula agnita</i> Hustedt		0.2	Epipellic
#43	<i>Navicula aleksandrae</i> Lange-Bertalot, Bogaczewicz-Adamczak & Witkowski	1.0	0.2	Motile epipsammic
#44	<i>Navicula arenaria</i> Donkin	0.8	1.4	Epipellic
#45	<i>Navicula biskanterae</i> Hustedt	2.5		Motile epipsammic
#46	<i>Navicula</i> cf. <i>phyllepta</i> Kützing	3.3	0.7	Epipellic
#47	<i>Navicula</i> cf. <i>salinicola</i> Hustedt	3.9	5.0	Epipellic
#48	<i>Navicula</i> cf. <i>veneta</i> Kützing	0.2		Epipellic
#49	<i>Navicula diserta</i> Hustedt	7.2	9.7	Motile epipsammic
#50	<i>Navicula hamiltonii</i> Witkowski	0.2	0.2	Epipellic
#51	<i>Navicula perrhombus</i> Hustedt ex Simonsen	0.2		Epipellic
#52	<i>Navicula phyllepta</i> Kützing	0.8	0.7	Epipellic
#53	<i>Navicula ramosissima</i> (C.Agardh) Cleve	3.3	0.5	Tube-dwelling
#54	<i>Navicula recurva</i> (F.Meister) Witkowski	12.4	0.2	Epipellic
#55	<i>Navicula salinicola</i> Hustedt		4.5	Epipellic
#56	<i>Navicula</i> sp.1	1.9	0.5	Epipellic
#57	<i>Navicula</i> sp.2	0.2		Epipellic
#58	<i>Navicula spartinetensis</i> Sullivan & Reimer	0.6	0.5	Epipellic
#59	<i>Navicula subagnita</i> Proshkina-Lavrenko	1.2	1.1	Epipellic
#60	<i>Navicula viminoides</i> Giffen	1.6		Motile epipsammic
#60 ^a	<i>Navicula</i> spp.	41.4	25.3	
#61	<i>Nitzschia</i> cf. <i>aequorea</i> Hustedt	1.4	1.6	Epipellic
#62	<i>Nitzschia</i> cf. <i>dubia</i> W.Smith	0.2	3.4	Epipellic
#63	<i>Nitzschia distans</i> W.Gregory	0.6		Epipellic
#64	<i>Nitzschia frustulum</i> (Kützing) Grunow	2.3		Epipellic

(Continued)

Taxa	Vertical shells	Horizontal shells	Life-form
#65 <i>Nitzschia lorenziana</i> Grunow	0.2		Epipellic
#66 <i>Nitzschia pellucida</i> Grunow	1.2	0.2	Epipellic
#67 <i>Nitzschia pseudocommunis</i> Hustedt	1.6		Epipellic
#68 <i>Nitzschia sigma</i> (Kützing) W.Smith	0.8		Epipellic
#69 <i>Nitzschia valdestriata</i> Aleem & Hustedt	2.1	3.8	Motile epipsammic
#69 ^b <i>Nitzschia</i> spp.	10.5	9.0	
#70 <i>Odontella rhombus</i> (Ehrenberg) Kützing	0.2		Tychoplankton
#71 <i>Opephora guenter-grassii</i> (Witkowski & Lange-Bertalot) Sabbe & Vyverman	0.4	2.7	Stalked
#72 <i>Opephora horstiana</i> Witkowski	0.4		Stalked
#73 <i>Opephora naveana</i> Le Cohu	0.4	0.2	Stalked
#74 <i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	0.4	0.2	Tychoplankton
#75 <i>Parlibellus berkeleyi</i> (Kützing) E.J.Cox	0.2	0.5	Tube-dwelling
#76 <i>Plagiogrammopsis minima</i> (Salah) Sabbe & A.Witkowski	0.6	3.4	Stalked
#77 <i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> (Grunow) Hasle, von Stosch & Syvertsen	4.9	7.0	Tychoplankton
#77 ^c <i>Plagiogrammopsis</i> spp.	5.6	10.4	
#78 <i>Planothidium delicatulum</i> (Kützing) Round & Bukhtiyarova m.1	0.2	0.7	Adnate
#79 <i>Planothidium delicatulum</i> (Kützing) Round & Bukhtiyarova m.2	1.2		Adnate
#80 <i>Planothidium engelbrechtii</i> (Cholnoky) Round & L.Bukhtiyarova	1.4	1.1	Adnate
#81 <i>Planothidium</i> sp.1		0.2	Adnate
#82 <i>Planothidium</i> sp.2	0.6		Adnate
#83 <i>Psammodictyon panduriforme</i> (W.Gregory) D.G.Mann	0.8		Epipellic
#84 <i>Rhaphoneis amphi-ceros</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	0.6	0.2	Stalked
#85 <i>Surirella atomus</i> Hustedt	0.2		Epipellic
#86 <i>Thalassiosira angulata</i> (W.Gregory) Hasle	0.6	0.5	Plankton
#87 <i>Thalassiosira guillardii</i> Hasle		0.2	Plankton
#88 <i>Thalassiosira minima</i> Gaarder		1.8	Plankton
#89 <i>Thalassiosira proshkinae</i> Makarova	1.0	5.6	Tychoplankton
#90 <i>Thalassiosira pseudonana</i> Hasle & Heimdal	3.9	22.1	Tychoplankton
#91 <i>Thalassiosira</i> sp.1		0.2	Tychoplankton
#92 <i>Thalassiosira visurgis</i> Hustedt	0.2	0.7	Plankton
#92 ^d <i>Thalassiosira</i> spp.	5.8	31.2	
#93 <i>Tryblionella apiculata</i> Gregory	0.8	0.5	Epipellic

The assemblage collected on the vertical oyster shells had the highest diversity ($H = 5.44$ and 83 taxa) but the horizontal oyster also had a very high diversity ($H = 4.44$ and 53 taxa). About 46 % of the identified taxa were common to both assemblages and corresponded to 76 % and 91% of cumulative abundances for vertical and horizontal oyster, respectively. Nevertheless, there were discernable differences in community

structure. The vertical oysters were mainly colonized by species of the genera *Navicula*, *Nitzschia* and *Hippodonta* (e.g. *Navicula recurva*; *N. diserta* and *Hippodonta caotica*), which are epipellic or motile epipsammic ; whereas the assemblages in the horizontal oysters had a larger presence of tychoplanktonic diatoms (e.g. *Thalassiosira pseudonana*, *T. proschkiniae* and *Plagiogrammopsis vanheurckii*). With regard to growth forms, both assemblages had similar ratios of about 2 attached to 8 free-living diatoms, but there was a clear shift from epipellic diatoms (40% of relative abundance) in the vertical oyster assemblage to one dominated by the tychoplankton (36%) in the horizontal oyster assemblage (Figure 51).

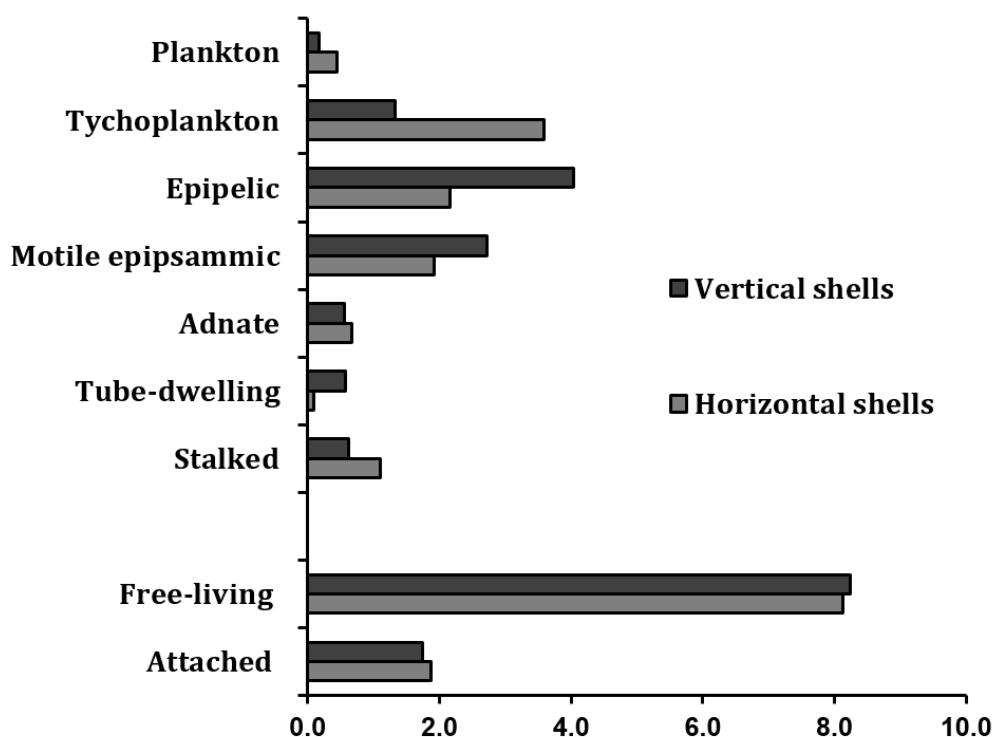


Figure 51. Diatoms life-form percent contribution to total diatom abundance found on oyster shells from two contrasted oyster reefs.

In the latter assemblage, attached diatoms were mostly composed by stalked and adnate forms, whereas in the vertical oysters these diatoms were evenly distributed in the stalked, adnate and tube-dwelling forms. Whilst planktonic diatoms were slightly more abundant in the horizontal oysters, the inversed occurred with the motile epipsammic growth form. Perhaps the clearest difference between the two assemblages concerns to size-class distribution. The assemblage in the horizontal oysters was dominated by small (100–250 μm^3) and very small (<100 μm^3) diatoms, corresponding to 36 % and 43% of the cumulative abundances, respectively. In the vertical oyster, the assemblages were dominated by small (39%) and medium-sized diatoms (250-1000 μm^3), which attained 32 % of the cumulative relative abundance.

IV.1.5. Discussion

IV.1.5.1. An old story behind an intriguing spectral shape

Wild oyster shells originated from two types of reefs (vertically vs. horizontally growing oysters) have been imaged in this study with a high spectral (160 spectral bands in the VNIR) and spatial resolution (pixel of *ca.* 200 μm). All shells whatever the reef type displayed this intriguing spectral shape with marked absorption features in the visible combined with a reflection in the NIR, which could be that of a soil or a rock. This type of spectral signature was first observed by Schill *et al.* (2006) for shellfish habitat made up by the eastern oyster *Crassostrea virginica*, using a high resolution field-spectroradiometer. These authors speculated the presence of algal growth on the shells based on the characteristic chlorophyll *a* absorption at 675 nm without any further analyse about the nature of this vegetation. Le Bris *et al.* (2016b) made a similar observation for the shells of wild Pacific oysters *Crassostrea gigas* but suspected the presence of photosynthetic microepibionts, since no visible macroalgae could be seen colonizing the shells. Moreover, when these authors tried to map clusters of vertical oysters with an airborne hyperspectral sensor, significant confusion arose with pixels of microphytobenthos from the muddy surrounding areas. Microphytobenthic biofilms are generally dominated by diatoms, but they can also be composed of cyanobacteria, chlorophytes and euglenids (MacIntyre *et al.*, 1996). This study confirmed that all oyster shells analysed were colonized by unicellular photoautotrophs, since each individual shell was characterized by a positive NDVI values. Remote sensing of oyster reefs and intertidal shellfish habitats in general is a recent research field open to innovative approaches. Synthetic aperture radar (SAR) exploiting microwaves has for example also been tested to map oyster and mussel beds in Europe (Gade *et al.*, 2014) and South Korea (Choe *et al.*, 2012) in complement to VNIR wavelengths. To our knowledge our study is the first which analysed a mollusk shell reflectance at such a high resolution. However, behind these new data collected with a state-of-the-art hyperspectral imager, there was an old story. In fact, 19th century scientists Lagerheim (1885) and Bornet & Flahaut (1889) gave detailed descriptions of shell-boring microorganisms. Bornet & Flahaut (1889) analysed the shells of European oysters *Ostrea edulis* in a location just a tens kilometers north of our study site and found several endolithic cyanobacteria and chlorophytes. They described for the first time the chlorophyte *Ostreobium quekettii*, and chose the genus name for it was very common in the shell of *Ostrea edulis* while the species name honored the work of Quekett (1854) who observed similar microalgae colonizing the shell of the bivalve *Anomia ephippium*. Many scientists of the XXth century cited by Pantazidou *et al.* (2006) completed these early works on shell boring photosynthetic microorganisms. The other relevant observations were collected in 1910-1914 by Schodduyn who published later after the end of the First World War in 1931. He studied the epilithic epibionts colonizing the surface of the European oyster shells and besides some cyanobacteria and chlorophytes, he found many rhodophytes

and diatoms. From these early works and in spite of different shell structures, two types of microbial colonization, epizoic and shell-boring, and four classes of photosynthetic microepibionts: cyanobacteria, chlorophytes, diatoms and rhodophytes (spores and propagules) could *a priori* be expected on the shells of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*.

IV.1.5.2. Diversity of the microbial epibionts

Spectral reflectance has been successfully used to determine the dominant taxonomic groups of microphytobenthos (*e.g.* Paterson *et al.*, 1998 ; Kazémipour *et al.*, 2012 ; Jesus *et al.*, 2014) but had not yet been applied to unravel the diversity of phototrophic microbial epibionts. In fact, the use of hyperspectral imaging system to map the spatial distribution of photosynthetic organisms at microscale is a recent technological application (Kühl & Polerecky, 2008). The derivative analysis of reflectance spectra allowed the separation of four absorption features that were used to obtain spatial distribution maps and quantitative information about the four microbial groups. Namely, we used $\delta\delta_{462}$, $\delta\delta_{524}$, $\delta\delta_{571}$, and $\delta\delta_{647}$ to map respectively diatoms, cyanobacteria, rhodophytes and chlorophytes. Diatoms are in general identified by their absorption bands at ~550 nm for fucoxanthin (Barillé *et al.*, 2007 ; Jesus *et al.*, 2014) or at ~632 nm for chlorophyll *c* (Méléder *et al.*, 2003), but in this study there were overlaps with other absorptions and a more confidential wavelength, but less sensitive to taxonomic mixing was chosen at 462 nm (Le Bris *et al.*, unpubl.) Cyanobacteria were identified by the absorption band at 523 nm for myxoxanthophyll, rhodophytes at 571 nm for phycoerythrin, and chlorophytes at 647 nm for chlorophyll *b* (Méléder *et al.*, 2013 ; Jesus *et al.*, 2014 ; Perkins *et al.*, 2016). There can be a shift of a few nm with the cited references, due to the different spectral resolution of the sensors. All oysters showed pixels with positive second derivative peaks at the four diagnosis wavelengths indicating the presence of the four microbial groups on oyster shells. However, as illustrated in figure 48 the microspatial distributions were different between each group. With the global lack of correlation between second derivative wavelengths, we speculated that the biomass/distribution of each group may not be related. It was beyond the scope of this work to rigorously quantify these spatial structures, but a further examination of second derivative hyperspectral images is a perspective. HPLC data were used to confirm the presence of the microbial groups and their diagnostic pigments. Oyster's shells from the two types of reef shared a common pigment composition. All oysters had the pigments biomarkers of diatoms (chlorophyll *c* and fucoxanthin), cyanobacteria (canthaxanthin and myxoxanthophyll) and chlorophytes (chlorophyll *b* and neoxanthin) (Jeffrey *et al.*, 1997). β -Caroten and zeaxanthin are common in rhodophytes, but are also present in the other groups. The latter, more specific, can be also found in cyanobacteria and led to ambiguous diagnosis in mixed assemblages (Jesus *et al.*, 2014). Phycoerythrin not detected by the HPLC protocol used here was likely responsible for the marked second derivative peak at 571 nm present in rhodophytes (Perkins *et al.*, 2016). However, a caveat should be made here since this pigment can be also detected in cyanobacteria, with many benthic species being red

(Golubic *et al.*, 1999). In this study it was nevertheless associated to the characteristic rhodophytes reflectance spectrum, with its double-hump shape between 550 and 675 nm, as it can be seen in *Porphyridium purpureum* (Mélédér *et al.*, 2013). The presence of rhodophytes was confirmed by a Spectral Angle Mapper analysis (Kruse *et al.*, 1993) using a spectral library including *Porphyridium purpureum* reflectances from monospecific cultures. This approach is currently being explored in another study (Le Bris *et al.*, unpubl.). A possible overestimation of the rhodophytes, cannot however be excluded, in particular for mixed spectra. This would obviously be related to the presence of phycoerythrin in the endolithic cyanobacteria colonizing the shells. Raghukumar *et al.* (1991) reported that there was no phycoerythrin detected in cultures of *Leptolyngbya terebrans* colonizing various Mollusk shells. The possibility to perform spectral and HPLC measurements on pure endolithic cyanobacteria culture (*e.g.* ; Ramírez-Reinat and Garcia-Pichel, 2012), is a perspective that would certainly improve the remote sensing approach developed in this work. The consistency of these spectral and pigmentary data was comforted by taxonomic identifications. Three species of cyanobacteria were observed in the shell-boring assemblages (*Mastigocoleus testarum*, *Leptolyngbya terebrans* and *Hyella caespitosa*) as well as three species of chlorophytes (*Eugomontia sacculata*, *Ostreobium quekettii* and a *Codiolum* phase of an unidentified ulotrichalean alga). *Leptolyngbya terebrans*, *Eugomontia sacculata* and *Ostreobium quekettii* are cosmopolitan forms (Wilkinson, 1974 ; Pantazidou *et al.* 2006). The former (*syn. Plectonema terebrans*) was the dominant shell-boring phototroph in *Crassostrea cucullata* (Raghukumar *et al.*, 1991). It should be noted that the simple architecture of photosynthetic microborers with their few available morphological diagnostic features may lead to an underestimation of their diversity. Recent studies revealed via metabarcoding an extreme molecular diversity for microsiphonous taxa of the order Bryopsidales previously referred to as *Ostreobium* spp. (Marcelino and Verbruggen, 2016 ; Sauvage *et al.*, 2016). A total of 93 taxons of epizoic diatoms were identified on wild *C. gigas* shells confirming the ubiquity and diversity of epizoic diatoms associated to the Mollusk phylum (Gillan & Cadée, 2000 ; Radea *et al.*, 2010 ; D'Alelio *et al.*, 2010 ; Totti *et al.*, 2010). This diversity was related to the type of oyster reef, as shown in the next section.

IV.1.5.3. Difference between the two types of reefs

At the macroscopic scale of a 1 m² pixel, variations in reef geometry (three-dimensional in muddy areas vs. two-dimensional in rocky areas), shell brightness (brighter when growing horizontally) were responsible for distinct spectral signatures (Le Bris *et al.*, 2016). However, the main differences took place in the NIR, and the more subtle changes occurring at visible wavelengths and involving photosynthetic and accessory pigments were not explored. Microspatial hyperspectral imaging revealed striking difference of shell colonization by microbial assemblages. The biomass of these assemblages was estimated using a widely used remote sensing proxy, the Normalized Difference Vegetation Index (Barillé *et al.* 2011). Results showed that vertically-growing oysters were characterized by microbial assemblages with a higher biomass. Moreover,

the high spectral resolution enabled to analyze further which group was responsible for this biomass variation. Applying the second derivative analysis successfully used to study microphytobenthos biofilms (*e.g.* Jesus *et al.*, 2008 ; 2014), we found that there was no significant difference for $\delta\delta_{647}$ a proxy of chlorophytes biomass, and taxonomic identification revealed that a *Codiolum* phase of an unidentified green alga was only observed with horizontal oysters. On the opposite, $\delta\delta_{524}$ the proxy for cyanobacteria was higher in horizontally-growing oysters. Since the three same species were observed for the two reef types, this suggests that there was mainly a difference of biomass. The proxy of diatom biomass, $\delta\delta_{462}$, was significantly higher in vertically-growing oysters. The taxonomic composition of both diatom assemblages was subsequently scrutinized. The highest diversity was found for the vertical oyster assemblages with 83 taxa vs. 53 for the horizontal ones. The former have a more established and typical benthic community constituted by epipelagic and epipsammic life-forms, whereas the latter, characterized by a higher fraction of tycho planktonic species, seemed to be more influenced by the suspension-resuspension cycles (Ribeiro *et al.*, 2013). The epipelagic diatoms of the vertical oyster assemblages are usually medium-sized, while the *Thalassiosira* species in the horizontal ones are typically very small. These findings are consistent with the physical condition of the locations of the two types of reefs: in the rocky area where the oysters grow horizontally, there is a stronger hydrodynamism with less sediment deposited on the shells. On the contrary, vertical clusters of oysters are found near soft-bottom sediments, in areas of lower hydrodynamism. There, shells can be partially covered by muddy-sandy particles, which create a favorable substrate for epipelagic and epipsammic species. The surprising high diversity of the two reef-type assemblages is likely the result of the increased substrate heterogeneity at the surface of oyster shells. Sediments deposited or trapped in shells interstices creates soft-bottom microhabitats that can be exploited by residents from the nearby mudflats and sandflats. However, shell roughness was also more important in vertical oysters and it cannot be excluded that be these microspatial shell variations did not influence the diversity patterns (Hutchison *et al.*, 2006). It would be consistent with the findings of D'Aliello *et al.* (2010) who showed that an increasing structural diversity in various gastropod shells promoted a higher complexity of the associated epizoic diatom assemblages. Shannon and Hill diversity indices calculated for *C. gigas* shells were notably higher than those of microphytobenthic assemblages of sandy/muddy intertidal sediment at the vicinity of the oyster reefs and in other intertidal areas, particularly in the case of vertical oyster assemblages (Tableau 12). This result indicated that the increase in habitat diversity had a positive effect on species richness. Gutiérrez *et al.* (2003) pointed out that provisioning of substrata was not the sole mechanisms that may responsible for this increase in species richness and we refer to their work for a comprehensive overview. Eventually, if one considers the living oyster itself, the interaction host-microbionts appear even more complex since molluscs may also provide nutrients through the products of their catabolism (biodeposits coated with mucus, dissolved excretion) that can be used by phototrophs (Cognie and Barillé, 1998 ; Dame, 1993).

Tableau 12. Comparison of diatom diversity indices for oyster shells and microphytobenthos assemblages. Bourgneuf bay assemblage was sampled in a mudflat close to the vertical oyster reefs (Méléder *et al.*, 2007) . The Loire estuary refers to the work of Benyoucef (2014) and the Tagus estuary to the work of Ribeiro (2010). The highest averaged diversities reported in those studies are listed. When available Standard Deviation are provided ($\pm$ S.D.).

Index	Vertical shells	Horizontal shells	Bourgneuf bay	Loire estuary	Tagus estuary
Shannon index (H)	5.4 ± 0.1	4.4 ± 0.1	-	-	4.0 ± 0.4
Shannon index (H')	3.8 ± 0.1	3.1 ± 0.1	2.3	2.9	2.8 ± 0.3
Hill's number (N1)	43.3	22.1	10.2	-	20.4 ± 5.1
Hill's number (N2)	25.7	12.3	-	13.8	12.9 ± 4.4

IV.1.6. Conclusion

This study showed that there was high microbial diversity associated to wild oyster shells and that they were differences in the structure of the phototrophic assemblages (biomass, species richness) depending on the reef typology. Namely, vertically-growing oysters in mudflat areas had a more diverse and a higher biomass of epizoic diatoms. There was also a higher biomass of cyanobacteria in horizontally-growing oysters in rocky areas. There were no differences for chlorophytes and rhodophytes. For the latter, results were only based on remote sensing data since there were no microscopic observations of spores, propagules and/or of the euendolithic *Conchocelis* stade, the sporophyte of the red macroalgae *Porphyra* (Drew, 1949), known to colonize oyster shells (Blouin *et al.*, 2011). A future improvement of the remote sensing approach would be to collect *Conchocelis* spectral signatures. The next ongoing step is to quantify the biomass of the epizoic and shell-boring assemblages using quantitative HPLC data coupled with hyperspectral data (Le Bris *et al.*, unpubl). This would help providing a first rough estimation of the biomass of primary producers associated to wild oyster shells and assess their contribution at the level of an ecosystem. Oyster reefs are abundant with a world-wide distribution, but Pacific oyster's *C. gigas* is also the main bivalve species cultivated in the world (Forrest *et al.*, 2009). The role of oyster shells as a vector of marine bioinvasion by associated species is recognized (Haydar & Wolff, 2011). However, the global contribution of oyster shells, an idiosyncratic and overlooked habitat for phototrophic microbial assemblages, remains to be evaluated in terms of biomass and production, in the functioning of coastal areas.

CHAPITRE V

*Etude de la Dynamique Spatio-temporelle de la
colonisation des huîtres sauvages à l'échelle d'un
écosystème conchylicole*

V.1. Introduction

Les communautés des milieux littoraux font face à des changements importants de leur environnement, liés aux variations climatiques et aux pressions anthropiques. Ces changements peuvent avoir pour conséquence la perte d'habitats remarquables. Au niveau européen, des mesures ont été adoptées afin de maintenir ou de rétablir la biodiversité d'un écosystème à travers la Directive Habitat (92/43/CEE) et le réseau Natura2000, ainsi que la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000/60/CE). Leurs objectifs sont notamment d'évaluer l'état de santé des zones côtières à travers des variables physiques, chimiques et écologiques. Ce dernier aspect intègre notamment des inventaires de la faune et la flore ainsi que le suivi temporel des espèces natives et exotiques.

Certaines espèces-clés des écosystèmes ont été retenues dans le cadre de la DCE comme étant des bioindicateurs de la qualité des eaux côtières. C'est le cas notamment des herbiers d'angiospermes marines et des ceintures de macroalgues brunes (Ar Gall *et al.*, 2016 ; Ar Gall and Le Duff, 2007, 2014 ; Pergent *et al.*, 1995). Des indices de qualité sont estimés à partir des mesures effectuées *in situ* à un niveau local (Ar Gall and Le Duff, 2014). Pour ces habitats, la télédétection apparaît comme un outil adapté pour obtenir des données sur des échelles spatiales plus larges ou pour obtenir des informations sur les changements passés. L'échouage de l'Erika en 1999, impactant les côtes atlantiques, a permis de prendre conscience de l'importance de l'acquisition de données cartographiques régulières sur le littoral. Les premières campagnes de photographies aéroportées réalisées par l'IGN sur tout le littoral ont alors débuté l'année suivante. L'Ortho littorale⁵ est ainsi mise à disposition pour tous les utilisateurs et réactualisée tous les 5 à 10 ans.

Dans le même temps, l'IFREMER a mis en place le réseau benthique REBENT dont les objectifs sont d'établir un état de référence des écosystèmes littoraux. Dans ce cadre, des séries temporelles d'images satellitales SPOT ont été analysées pour déterminer l'évolution des ceintures d'algues brunes sur le littoral breton (Perrot *et al.*, 2006 ; Rossi *et al.*, 2009, 2011). Les données issues des traitements d'images et des campagnes de mesures *in situ* ont révélé une régression drastique sur certains sites d'études sans pouvoir clairement en expliquer les causes.

Les capteurs multispectraux qui opèrent dans le visible et proche infrarouge (PIR), sont très utilisés pour identifier les surfaces végétalisées en raison de la forte absorption de la chlorophylle *a* et de la réflectance élevée dans le PIR. L'indice de végétation NDVI très utilisé, caractérise ce saut vers le plateau PIR et est un proxy de la biomasse végétale. En Pays-de-la-Loire, des séries temporelles d'images SPOT ont été analysées pour décrire les variations spatiales des microalgues benthiques (*i.e.* microphytobenthos) dans l'estuaire de la Loire et en baie de Bourgneuf (Benyoucef *et al.*,

⁵ <http://www.geolittoral.developpement-durable.gouv.fr/ortho-littorale-v2-r183.html>

2014 ; Méléder *et al.*, 2003) et l'herbier de zostères au niveau de l'île de Noirmoutier (Bargain, 2012 ; Barillé *et al.*, 2010b). Cependant à notre connaissance, aucune étude à l'échelle de la baie de Bourgneuf n'a été réalisée pour évaluer l'évolution de la répartition des ceintures d'algues brunes.

Cette baie est pourtant soumise à des pressions anthropiques importantes à travers les rejets de polluants, des activités touristiques, agricoles et conchylicoles qui impactent l'environnement et les communautés intertidales. Ce secteur est également sévèrement touché par l'invasion des huîtres sauvages qui n'ont pourtant fait l'objet que d'études de stocks ponctuelles en raison des larges étendues colonisées et de la difficulté d'accès de ces récifs. L'identification précise des récifs d'huîtres sauvages et de leur configuration nécessite des capteurs performants (*i.e.* hyperspectral) (Le Bris *et al.*, 2016b), et souvent très coûteux. Il est donc nécessaire de développer des méthodes alternatives moins onéreuses et plus accessibles afin d'automatiser les traitements et de définir des protocoles d'études communs.

Le but de ce chapitre est de décrire des interactions éventuelles entre les ceintures d'algues brunes et les huîtres sauvages à deux échelles spatiales : une échelle métrique et la macro-échelle (kilométrique) au niveau de l'écosystème. Des mesures de terrain de pourcentage de recouvrement d'huîtres et de macroalgues ont ainsi été réalisées à l'aide de quadrats. Un intérêt particulier a ensuite été porté à l'évolution des ceintures de macroalgues brunes dans deux secteurs de la baie à l'aide d'images satellitaires à haute et basse résolutions spatiales (MODIS et SPOT). En exploitant la résolution temporelle élevée de MODIS entre 2000 et 2015, il est possible d'acquérir des données à une fréquence temporelle élevée. Couplées à des modèles statistiques (*e.g.* Modèle Linéaire Dynamique), ces données fournissent des tendances globales en intégrant une composante saisonnière. En complément, la meilleure résolution des images SPOT a permis d'appréhender l'évolution des surfaces à un niveau plus local sur 29 ans (1986-2014). Ces données sont mises en parallèle avec l'évolution des surfaces colonisables par les huîtres sauvages.

V.2. Matériels et méthodes

V.2.1. Echantillonnage *in situ*

L'étude s'est déroulée entre 2012 et 2013 dans le bassin conchylicole de la baie de Bourgneuf, située sur le littoral atlantique. Un échantillonnage aléatoire stratifié, en fonction de la présence ou non de macroalgues brunes sur les roches, a été appliqué sur les zones rocheuses allant de Bouin jusqu'à Pornic (Figure 52). Ce sont ainsi près de 700 points d'échantillonnages, répartis dans 8 principaux sites rocheux, qui ont été définis et localisés par leurs coordonnées GPS (annexe 2 et annexe 3). Pour chaque point, la totalité des huîtres présentes dans un quadrat de 0,25 m² ont été prélevées et pesées en distinguant les individus morts des vivants. La biomasse est exprimée en kg/m² par rapport au poids total des organismes (poids de la chair et de la coquille). Pour chaque

quadrat, le pourcentage de recouvrement des algues brunes a également été estimé visuellement. En outre, des détourages par GPS ont été effectués sur chacun des 8 sites afin de distinguer la distribution spatiale des principales surfaces observées telles que les ceintures d'algues brunes, les récifs d'huîtres sauvages, la roche nue, et les mares intertidales (*i.e.* étendues d'eau persistantes à marée basse dans les anfractuosités de la roche et colonisées par la macroalgue brune *Sargassum muticum*). Enfin, des mesures ponctuelles de réflectance ont été réalisées sur les différents substrats à l'aide du spectroradiomètre ASD FieldSpec3®.

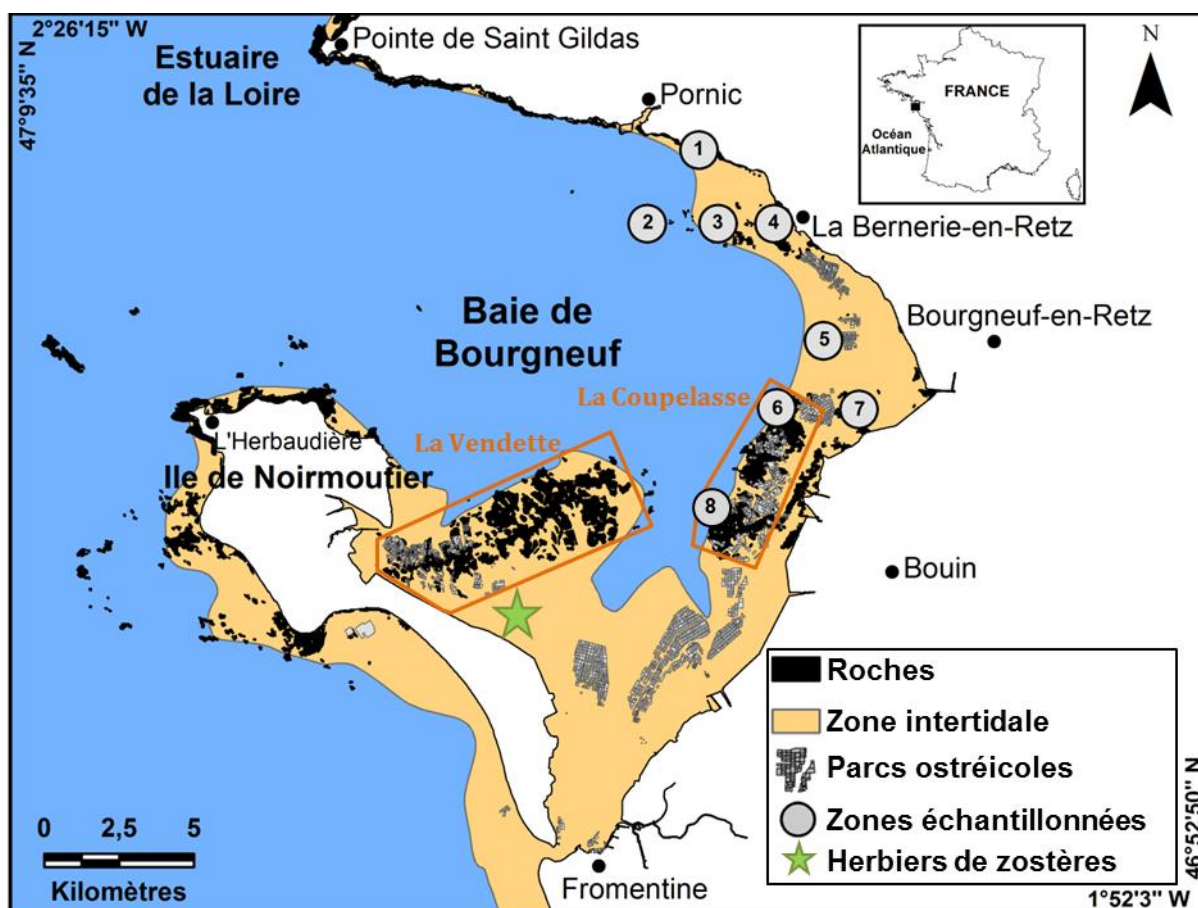


Figure 52. Site d'étude et localisation des sites de prélèvements. Les encadrés orangés représentent les masques géographiques qui ont permis d'extraire les valeurs NDVI moyennes à partir des images MODIS. L'étoile verte correspond à l'emplacement de l'herbier de zostères.

V.2.2. Acquisition des données optiques satellitaires

V.2.2.1. Sélection des images multispectrales

Images MODIS

Le capteur MODIS présente l'avantage de fournir des images avec une résolution temporelle élevée (*i.e.* revisite quotidienne) et une large fauchée (2330 km), permettant d'obtenir des informations sur des processus globaux à grande échelle. Dans cette étude,

une série temporelle d'images MODIS a été exploitée pour évaluer la capacité à détecter des changements de la distribution spatiale des ceintures d'algues brunes avec une résolution spatiale de 250 m et une résolution spectrale à 2 bandes dans le rouge et le proche infrarouge (645 et 857 nm respectivement). Le satellite Terra survole la baie de Bourgneuf aux alentours de 11h (T.U.) ce qui coïncide avec l'étalement de basse-mer des marées de vives eaux. Les images ont été sélectionnées selon deux critères : une couverture nuageuse faible, et une hauteur d'eau maximum de 1,5 m au moment de l'acquisition. Au total, 370 scènes ont été retenues entre 2000 et 2015 et sont directement fournies ortho-rectifiées et corrigées des effets atmosphériques.

Images SPOT

La fréquence et le temps de revisite des satellites SPOT ne permettent pas d'obtenir autant d'images que MODIS, mais son capteur HRG (Haute Résolution Géométrique) fournit des scènes entre 10 et 20 m de résolution spatiale. La résolution spectrale est caractérisée par 3 bandes dans le visible et proche infrarouge centrées vers 535, 655 et 830 nm. L'acquisition d'images d'archives et de programmations de prises de vue auprès du CNES a permis de reconstituer une série temporelle discontinue sur 25 ans entre 1991 et 2016 (Tableau 4). Ces images ont été fournies projetées dans le système WGS84 UTM30, mais elles ont ensuite été géorectifiées les unes par rapport aux autres, à partir de points de contrôle aux coordonnées connues, pour éviter tout problème de décalage spatial. Les scènes ont également été calibrées en valeurs de réflectance au sol après une correction des effets de l'atmosphère à l'aide du module FLAASH. Les critères de paramétrage ont été adaptés à la localisation, la date et l'heure de chaque scène. Les modèles atmosphériques et le type d'aérosols (respectivement « Mid Latitude Summer » et « Maritime ») étaient néanmoins communs à chaque image car adaptés à la latitude, la saison et l'environnement côtier.

V.2.2.2. Traitements des images

Indice de végétation

L'analyse de la distribution spatiale et temporelle des ceintures d'algues brunes (constituées d'*Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus* principalement) a été réalisée à partir de l'indice de végétation NDVI (Rouse *et al.*, 1973). Les bandes dans le rouge (à 645 pour MODIS et 655 nm pour SPOT) et le proche infrarouge (à 857 nm pour MODIS et 830 nm pour SPOT) ont été utilisées pour calculer l'indice NDVI.

En ce qui concerne les images MODIS, un seuil de NDVI entre 0,2 et 1 a été choisi afin d'exclure les zones non végétalisées (entre - 1 et 0,2) mais qui présentent tout de même une pente dans le proche infrarouge et donc une valeur positive de NDVI. Les valeurs moyennes du NDVI ont ensuite été extraites à partir de deux masques géographiques délimitant les deux zones les plus représentatives du peuplement des macroalgues : (1) La zone de La Coupelasse et (2) La zone de La Vendette (Figure 52). Une analyse statistique à l'aide d'un Modèle Linéaire Dynamique (DLM) a été effectuée

pour comparer l'évolution des ceintures de macroalgues sur ces deux secteurs, en fonction de leurs moyennes de NDVI respectives (Hernandez Farinas, 2015 ; Soudant *et al.*, 1997). Etant donné la faible résolution spatiale MODIS, les pixels larges de plus de 6 hectares sont fortement impactés par le mélange surfacique de plusieurs types de surfaces (végétalisées et non végétalisées). Les données extraites à partir du NDVI ne sont donc pas destinées à estimer les surfaces précises d'algues brunes mais à donner une indication sur la tendance de l'évolution de ces habitats.

En revanche, la meilleure résolution des satellites SPOT, avec des pixels de 100 à 400 m², permet d'évaluer plus précisément l'évolution des surfaces. Dans le cas des images SPOT, un seuillage du NDVI plus restrictif, entre 0,5 et 1, a été appliqué afin d'exclure les valeurs de NDVI entre 0 et 0,5 associées aux micro-organismes benthiques (*e.g.* microphytobenthos et microalgues épilithiques sur la roche nue et les récifs d'huîtres sauvages).

Variation temporelle de la colonisation des huîtres sauvages

Bien que l'identification précise des récifs d'huîtres sauvages et de leur configuration nécessite une très haute résolution spectrale (*i.e.* hyperspectrale ; Le Bris *et al.*, 2016), il est possible de localiser les zones rocheuses favorables à leur colonisation et les zones où il y a peu de chance de les retrouver. En effet, les huîtres ayant essentiellement besoin d'un substrat dur pour se fixer, la présence des fucales sur la roche semble limiter sa colonisation (Lejart, 2009 ; Diederich, 2005, Kochmann *et al.*, 2013). Ainsi, la cartographie de l'évolution des huîtres sauvages à partir d'images SPOT revient à représenter les surfaces de roche nue disponibles et favorables à la formation de récifs d'huîtres. Pour cela, la surface de roche colonisée par les ceintures de macroalgues est déduite de la surface totale des roches intertidales de la baie de Bourgneuf. La surface restante correspond à une surface de colonisation potentielle.

V.2.3. Statistiques

Biomasse des huîtres en présence de macroalgues

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel SIGMASTAT. La normalité et l'hétéroscédasticité de la distribution des données ont été testées avant chaque analyse par le test de Shapiro. Les moyennes des biomasses d'huîtres en fonction des recouvrements en macroalgues ont été testées à l'aide d'un test Kruskal-Wallis. Un test a posteriori de Duncan a permis d'identifier les échantillons différants les uns des autres.

Série temporelle MODIS - Le Modèle Linéaire Dynamique (DLM)

Les DLM permettent d'étudier l'évolution sur le long-terme de données environnementales et biologiques à partir de séries temporelles (Hernandez Farinas, 2015 ; Soudant *et al.*, 1997). Etant donné que la série de données SPOT était incomplète et irrégulière, le modèle a été appliqué uniquement aux données MODIS, plus régulières,

et qui permettent d'évaluer la composante saisonnière des données. Le DLM permet en effet d'identifier différentes sources de variations dans une série temporelle, dont une tendance sur le long terme et une composante saisonnière. Une série de données peut donc se décrire par ces composantes plus l'erreur associée (*i.e.* résidus). De plus, ces modèles ont une flexibilité de paramétrage permettant de travailler sur des séries temporelles comportant des valeurs manquantes et de prendre en compte l'occurrence de données exceptionnelles. Ces données exceptionnelles (« outliers »), *i.e.* qui sont éloignées des processus moyens, sont associées à une variance d'observation plus importante, ce qui permet de ne pas les supprimer de l'analyse. Ces valeurs sont identifiées par l'analyse des résidus standardisés. Les valeurs s'écartant de l'intervalle $\pm 1,96$ sont considérées comme étant des valeurs exceptionnelles. Néanmoins, ces modèles nécessitent un espace de temps régulier entre les données. Ce qui a amené à effectuer une agrégation mensuelle des 370 données extraites de MODIS. Dans ce cas, la médiane des observations a été calculée.

V.3. RÉSULTATS

V.3.1. Interaction huîtres / macroalgues à micro-échelle

La présence de macroalgues brunes sur les roches influence significativement la biomasse des huîtres. En considérant l'ensemble des données des 8 sites visités, la biomasse des huîtres sauvages était significativement plus faible sous une couverture dense de fucales (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$; Figure 53)

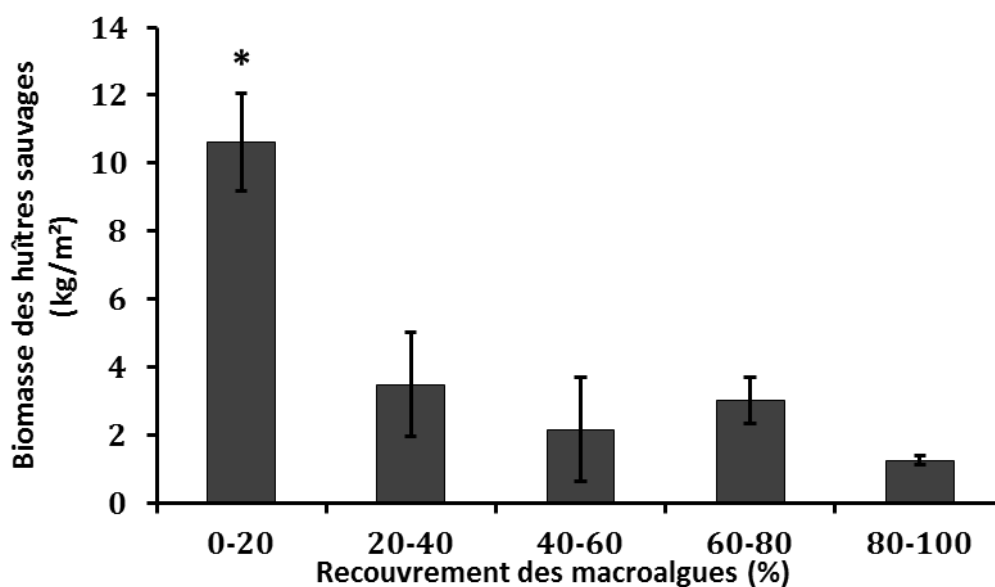


Figure 53. Influence de la présence des ceintures d'algues brunes (principales espèces : *Ascophyllum nodosum* et *Fucus vesiculosus*) sur la biomasse des huîtres sauvages. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %. La différence significative au risque de 5 % est représenté par l'astérisque * (Kruskal-Wallis, $P < 0,05$).

Une distinction a été faite en considérant le pourcentage de recouvrement des algues sur la roche. Ainsi, il a pu être déterminé que les algues ont une influence sur les valeurs de biomasse d'huîtres à partir d'une couverture de 20 % (Test de Duncan, $P < 0,05$). La biomasse était environ 3 fois supérieure sur les zones rocheuses nues (couverture en macroalgues < 20 %) en comparaison des zones colonisées par les algues brunes.

Ce seuil de 20 % a été appliqué aux données afin de calculer, pour chaque site, une biomasse moyenne des huîtres sur la roche nue et sous une couverture d'algues (supérieure à 20%). La majorité des sites présentent une biomasse moyenne d'huîtres sauvages significativement plus élevées sur la roche nue qu'au niveau des ceintures d'algues brunes (Figure 54). Une forte variabilité des biomasses d'huîtres sauvages a été observée entre les sites visités. Cela se traduit par les différentes configurations des récifs d'huîtres sauvages. La biomasse est alors plus élevée lorsque les huîtres se positionnent à la verticale pour former des récifs denses en trois dimensions que lorsqu'elles se développent à l'horizontale sur les roches. Une biomasse maximale de 76 kg/m² a été mesurée au niveau de la roche de La Norte (Site 5).

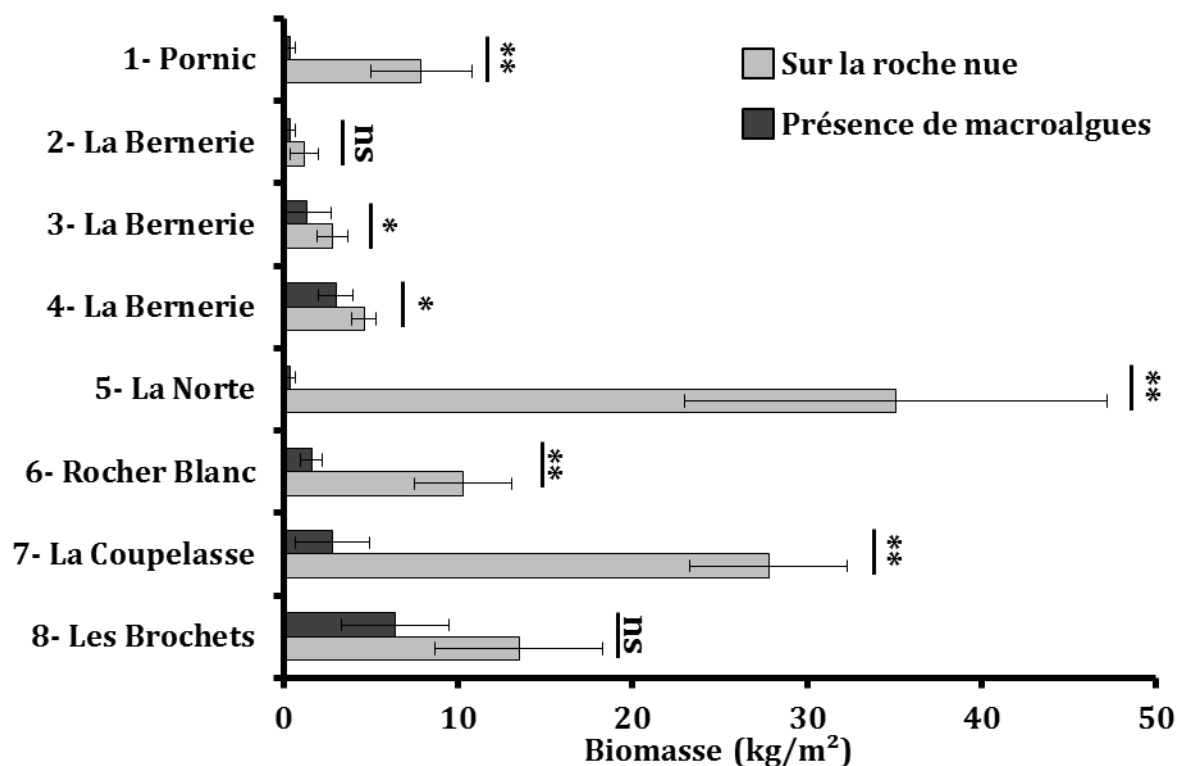


Figure 54. Biomasse moyenne des huîtres pour chaque site en différenciant la présence ou non des macroalgues. Les différences significatives sont représentées par les astérisques (Mann et Whitney : * différence significative, $P < 0,05$; ** différence hautement significative, $P < 0,01$). Ns : différence non significative. Les barres d'erreur représentent les intervalles de confiance à 95 %.

V.3.2. Traitements des données optiques

V.3.2.1. Spectroradiométrie

Des mesures radiométriques ont été acquises sur le terrain à l'aide du spectroradiomètre ASD FieldSpec3 ®. Les spectres obtenus ont été dégradés aux résolutions spectrales de SPOT et MODIS afin de simuler la réflectance des huîtres et des macroalgues pour ces capteurs et d'évaluer la séparabilité des classes (Figure 55).

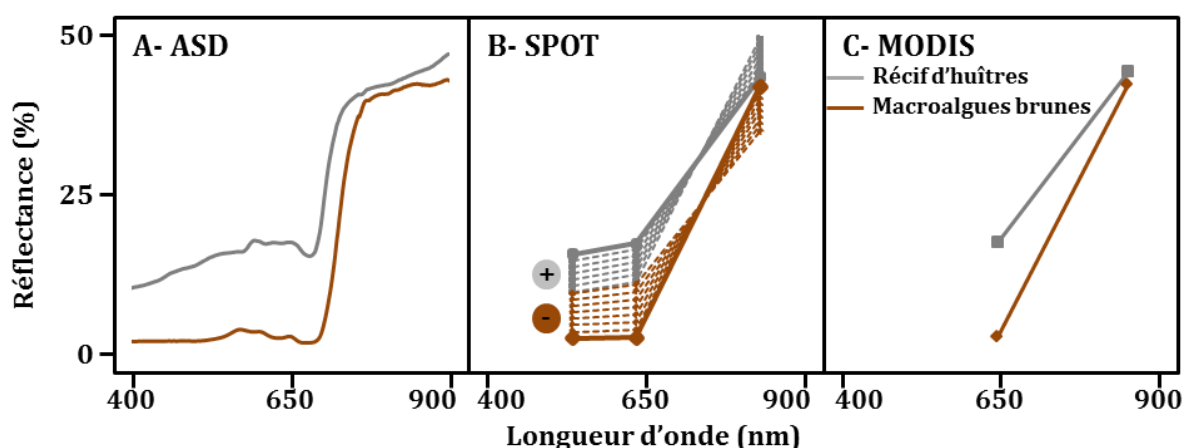


Figure 55. Mesures des réflectances spectrales in situ sur un récif d'huîtres et sur les macroalgues avec la résolution spectrale élevée de l'ASD (A). Les spectres ont été dégradés à la résolution spectrale de SPOT (B) et de MODIS (C). Les variations spectrales dues aux variations de biomasse sont représentées par les spectres en pointillés (B). Le signe (+) représente une augmentation de la biomasse du biofilm présent sur les coquilles, tandis que le signe (-) représente une diminution de la biomasse et du recouvrement des macroalgues.

Si les signatures spectrales des huîtres et des macroalgues sont clairement discriminables à partir de la forme générale des spectres à la résolution de l'ASD, il devient plus difficile de distinguer les différentes absorptions avec 2 ou 3 bandes spectrales. Néanmoins, les huîtres présentent une réflectance plus élevée dans le visible que les macroalgues et donc un saut moins important dans le proche infrarouge. Cependant, lorsque la biomasse du biofilm de microalgues présent sur les coquilles tend à augmenter, la réflectance dans la bande rouge (autour de 650 nm) est davantage absorbée et le saut dans le PIR est plus important. A l'inverse, lorsque la répartition des macroalgues est plus éparse et que la biomasse diminue, l'écart entre la bande rouge et proche infrarouge diminue également (Figure 55B). Ainsi, en raison des variations des biomasses de végétation, les spectres tendent à se ressembler du point de vue des résolutions spectrales des capteurs SPOT et MODIS. Le seuil de NDVI déterminé à 0,5 pour SPOT, permet de limiter les confusions entre les zones recouvertes de macroalgues et les zones présentant un biofilm de microalgues dense.

V.3.2.2. Analyse de la série temporelle MODIS

Les images MODIS sont caractérisées par une haute résolution temporelle mais une faible résolution spatiale (*i.e.* un pixel représente plus de 6 hectares). Il est cependant possible de détecter les macroalgues à l'échelle d'une baie et d'étudier leur évolution sur le long terme. L'application du NDVI sur les images entre 2000 et 2015 montre des différences spatiales en considérant les deux sites, La Vendette et La Coupelasse (Figure 56 A et B). En 2001 (Figure 56A), le signal NDVI est élevé sur les deux secteurs tandis qu'en 2015 (Figure 56B), le signal NDVI est plus faible sur la zone de La Coupelasse. Les valeurs moyennes de NDVI pour chaque zone et chaque image (sur un total de 370 images sélectionnées) ont été ensuite comparées à l'aide de régressions linéaires. Pour le site de La Vendette, aucune évolution significative n'a été constatée entre 2000 et 2015 ($R^2 = 0,004$; $P = 0,40$; Figure 57A). Cependant, une diminution significative de la distribution spatiale des macroalgues a été observée sur le secteur de La Coupelasse ($R^2 = 0,63$; $P < 0,01$; Figure 57B). Entre 2000 et 2015, les valeurs de NDVI sont passées d'environ 0,45 à 0,3, soit une diminution de plus de 30 % du signal. En outre, les données semblent distribuées de façon homogène autour de la médiane sur le secteur de La Coupelasse, alors que le site de La Vendette présente des valeurs qui s'étendent entre 0,25 à 0,6 traduisant une plus forte variabilité des données acquises dans cette zone. A cette étape, à partir des régressions linéaires, les variations saisonnières du recouvrement et la biomasse des macroalgues ne sont pas prises en compte. Pour cela, une étude statistique complémentaire a été réalisée en appliquant un modèle DLM (Figure 58). L'analyse des tendances confirme les observations précédentes à partir des régressions linéaires où aucune évolution n'a été observée sur le site de La Vendette (Figure 58A). De même pour le site de La Coupelasse, dont la pente significative confirme la nette diminution des macroalgues sur cette zone (Figure 58B). Ce modèle a également permis d'évaluer la composante saisonnière des macroalgues. Chaque point est associé à un gradient de couleur selon le mois de l'année et donc la saison (la saison estivale est associée à des points de teintes rouges tandis que la saison hivernale est associée à des points de teintes bleues, Figure 58 C et D). Pour le site de La Coupelasse les observations des NDVI démontrent qu'il n'y a pas de variations saisonnières marquées chez les macroalgues brunes. Cependant, des valeurs plus fortes de NDVI ont été observées sur le mois de juin sur le Site de La Vendette ce qui suggère la présence d'une variation saisonnière avec un développement maximal à cette période. Le modèle intègre également les données extrêmes (« outliers », *i.e.* les points noirs sur les graphiques) à qui sont associées une plus forte variance d'observation. Si les tendances d'évolution ont pu être dégagées à partir des images MODIS et des DLM, il n'est cependant pas possible d'extraire les surfaces précises occupées par les ceintures de macroalgues. Cela nécessite en effet une meilleure résolution spatiale.

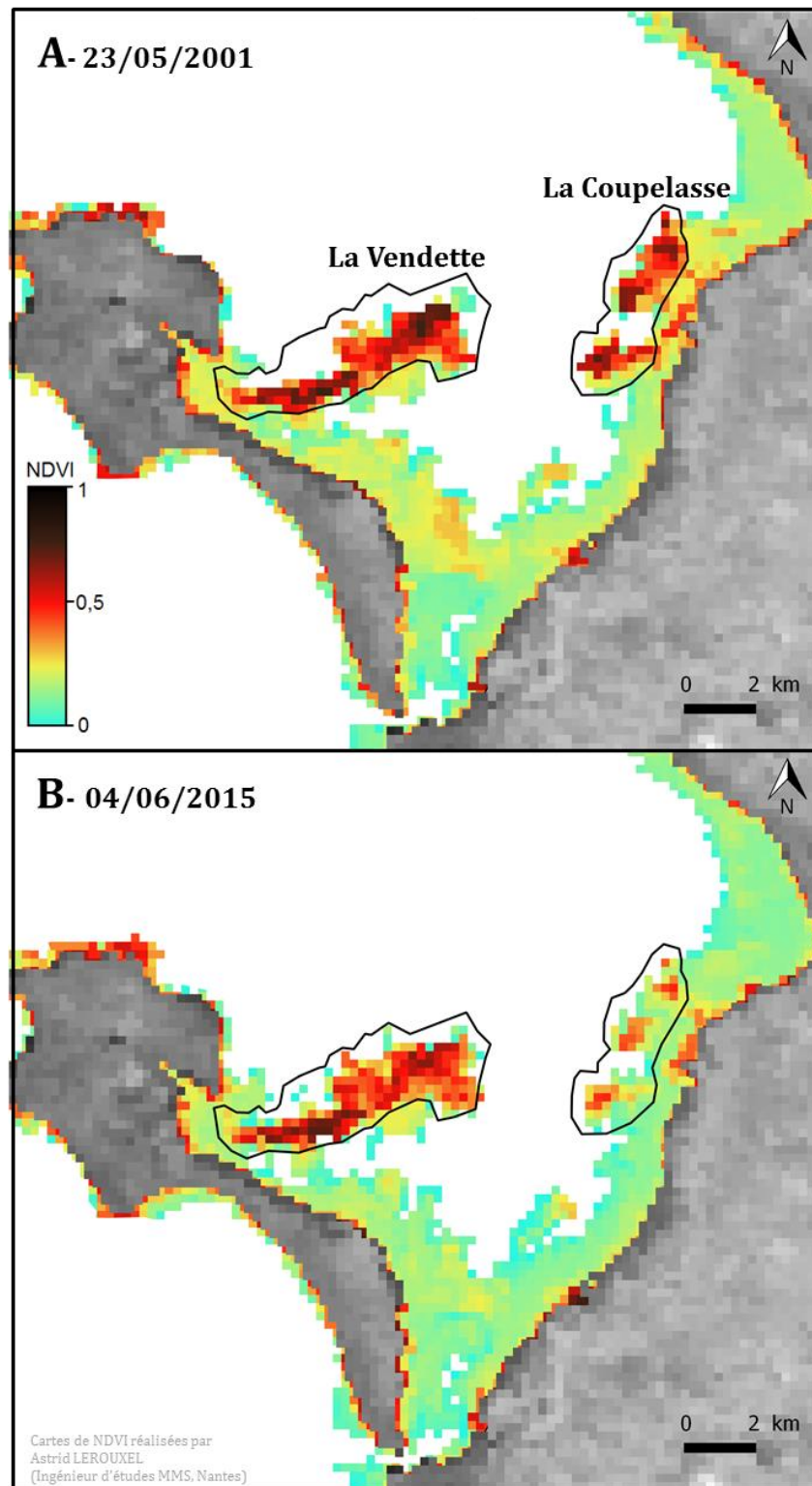


Figure 56. Cartographie des macroalgues en baie de Bourgneuf à partir du NDVI appliqué à la série temporelle MODIS entre 2000 (A) et 2015 (B) sur les secteurs de La Vendette et La Coupelasse.

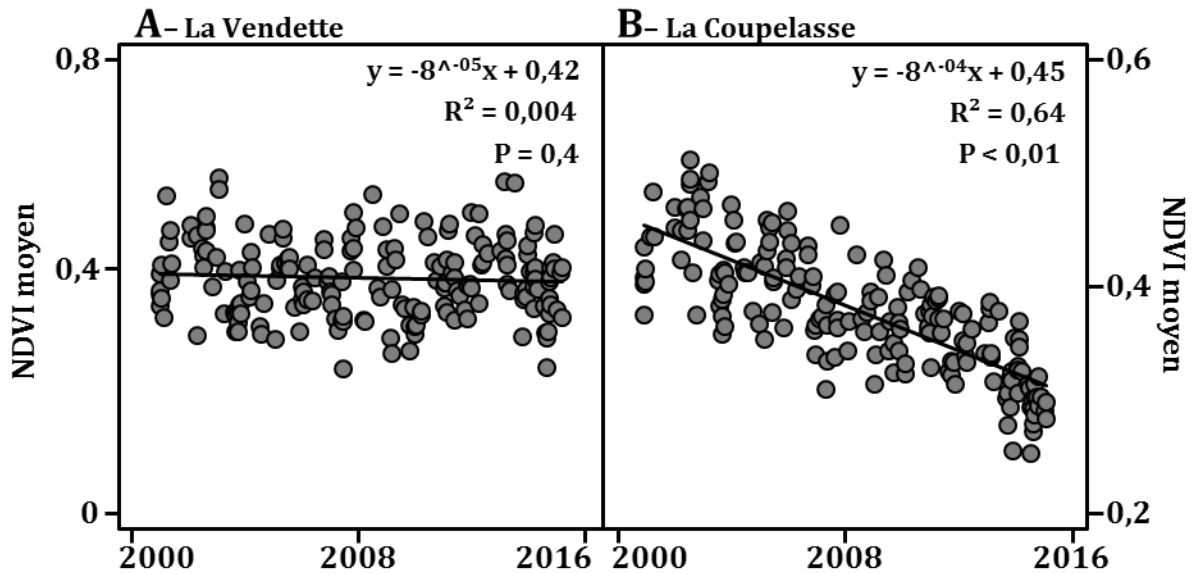


Figure 57. Régressions linéaires des valeurs de NDVI moyennes entre 2000 et 2015 pour les secteurs de La Vendette (A) et de La Coupelasse (B) obtenues par traitement des images MODIS. Les équations des droites de régressions ont été obtenues en considérant l'axe des abscisses en jour Julien avec comme date de référence le 6 mars 2000.

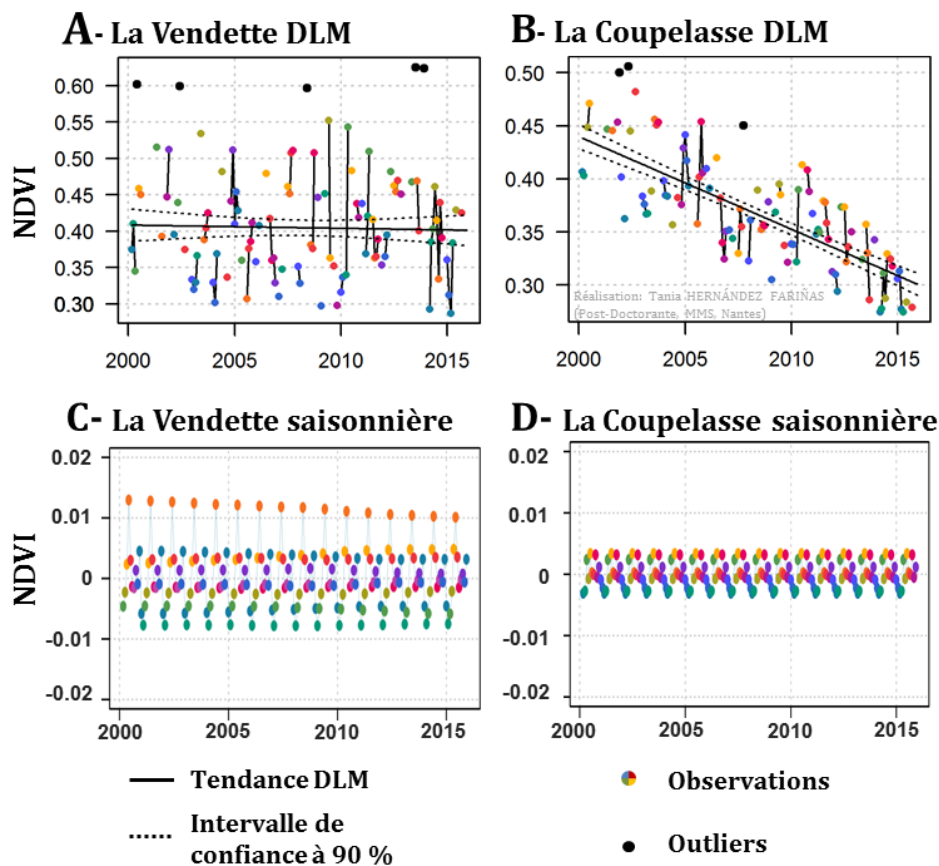


Figure 58. Modèle Linéaire Dynamique (DLM) appliqué à la série de données NDVI extraite des images MODIS entre 2000 et 2015 sur la zone de La Vendette (A) et de La Coupelasse (B). La composante saisonnière des macroalgues est représentée pour le site de La Vendette (C) et de La Coupelasse (D)

V.3.2.3. Evolution temporelle des surfaces détectées par les images SPOT

L'un des avantages des images SPOT par rapport aux images MODIS est la meilleure résolution spatiale qui permet d'analyser les changements à un niveau plus fin. Etant donné la tendance stable observée à partir des images MODIS sur la zone de La Vendette, le NDVI a été appliqué sur les images SPOT en se focalisant sur le secteur de La Coupelasse (Figure 58Figure 59). A cette résolution spatiale, le NDVI permet d'évaluer les recouvrements denses ou épars des algues brunes et de suivre leur évolution dans le temps. Entre 1986 et 2014, les macroalgues ont été affectées par une régression considérable. Les roches les plus touchées sont situées au bas de l'estran, à la limite du zéro des cartes marines. La surface totale des ceintures d'algues brunes est passée d'environ 300 hectares à moins de 200 hectares, soit une diminution de plus de 30 % (Figure 60). Ceci corrobore l'estimation de la diminution du signal NDVI observée avec les images MODIS (Figure 57B). En outre, les surfaces ont été séparées en deux catégories selon le recouvrement dense (*i.e.* valeurs de NDVI entre 0,7 et 1) et moins dense (*i.e.* valeurs de NDVI entre 0,5 et 0,7) des macroalgues. Il apparaît ainsi que les proportions de surfaces de macroalgues denses par rapport à la surface totale semblent diminuer au fur et à mesure des années. En effet, la proportion des macroalgues denses sur la période 1986-1999 (31 % en moyenne) est significativement supérieure à la proportion des recouvrements denses entre 2002 et 2014 (Mann-Whitney, $P < 0,05$) qui n'est plus que de 24 % en moyenne. Bien que la série MODIS à long terme montre une diminution régulière des macroalgues, les surfaces totales de recouvrement extraites à partir des images SPOT suggèrent la présence d'un seuil entre les années 1999 et 2002.

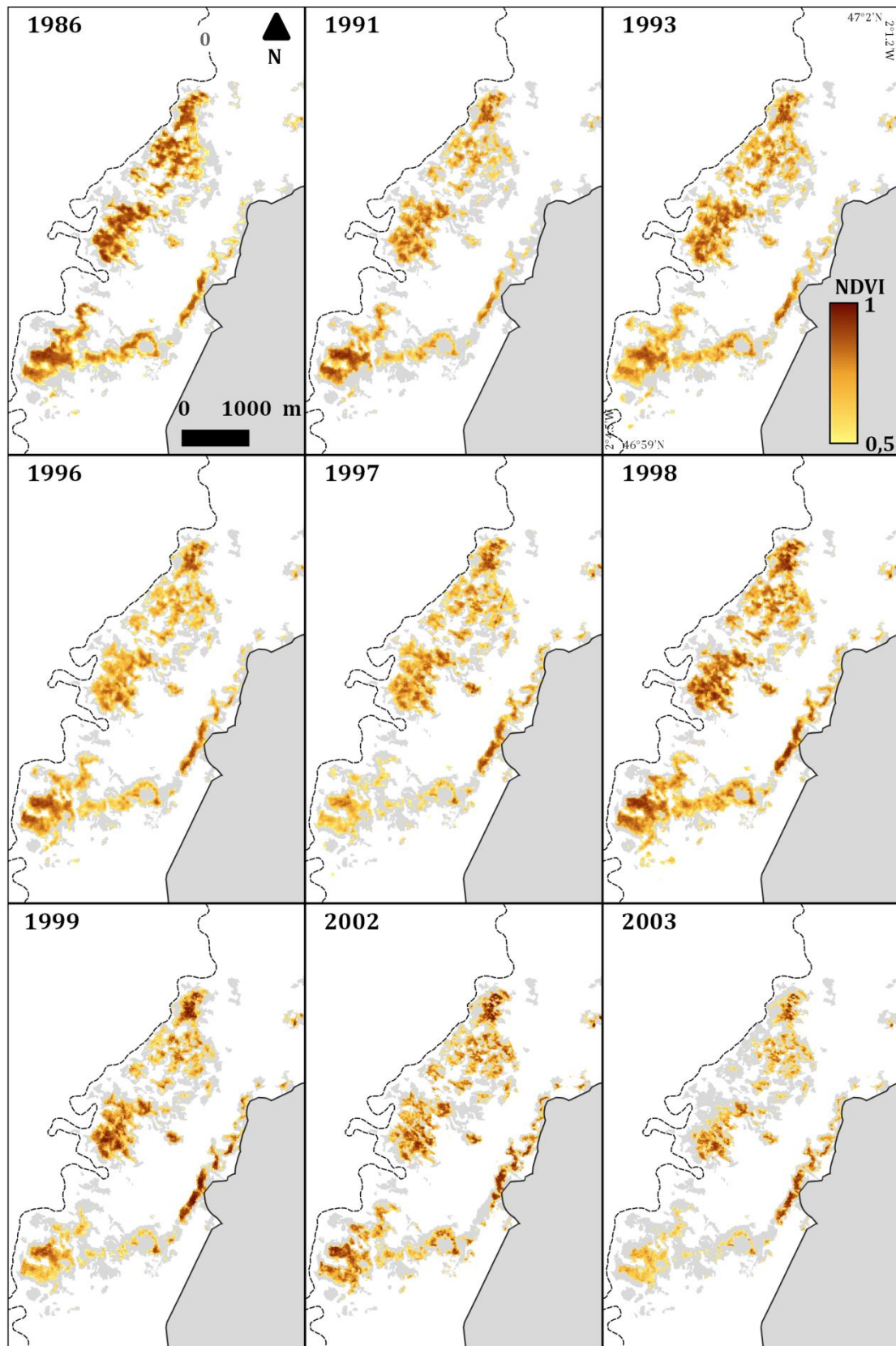


Figure 59. Variations temporelles de la distribution spatiale des ceintures de macroalgues brunes (*Fucales*) entre 1986 et 2014 sur le secteur de La Coupelasse (Figure 52). La densité des algues est représentée par une gamme de valeurs de NDVI comprise entre 0,5 et 0,9. L'isobathe en pointillé représente le zéro des cartes marines.

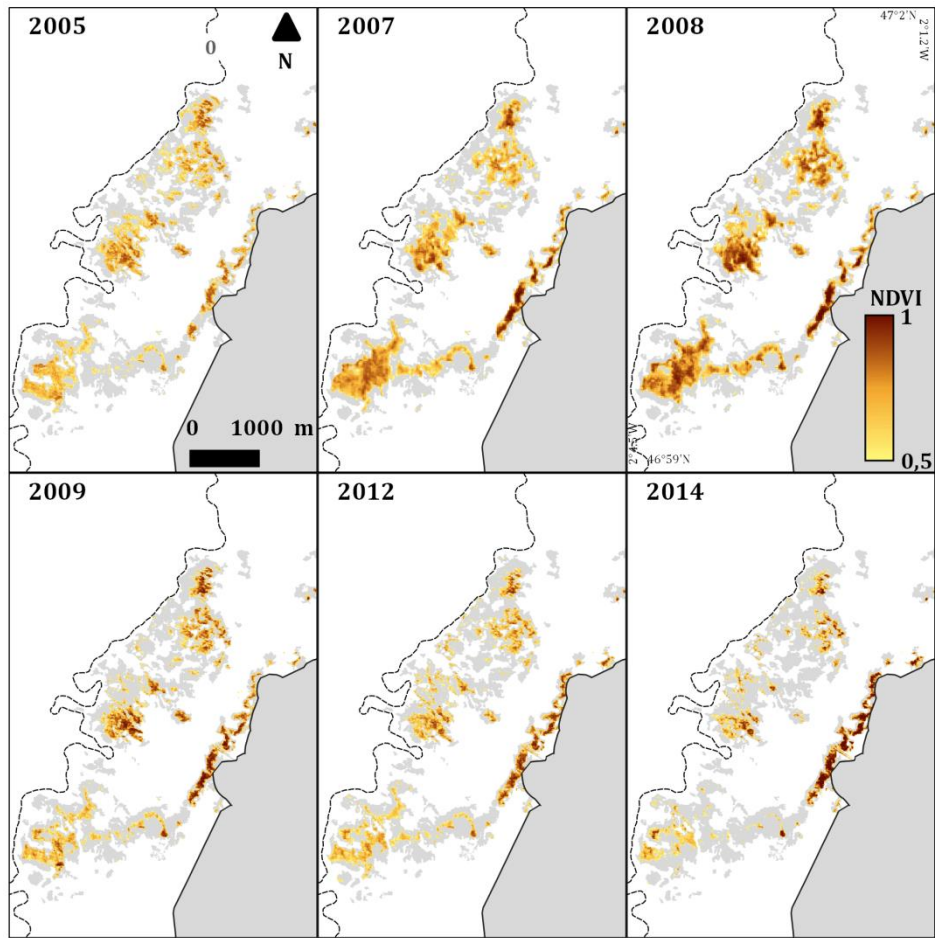


Figure 59. (Suite)

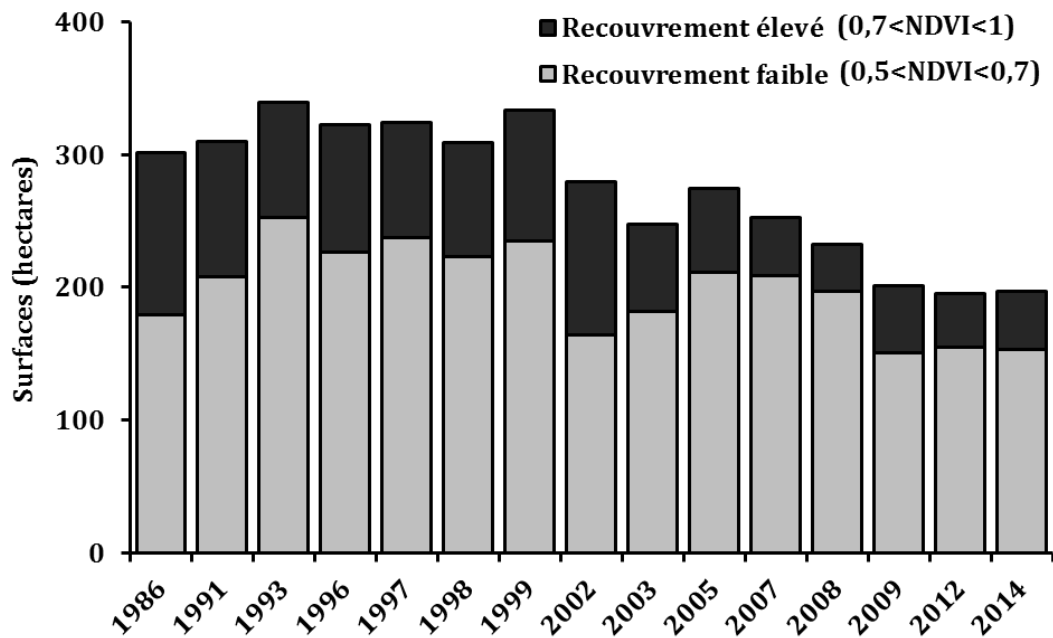


Figure 60. Histogramme de l'évolution des surfaces de ceintures d'algues brunes entre 1986 et 2014 à partir d'un traitement NDVI sur une série de 15 images SPOT.

V.3.2.4. Surfaces potentiellement colonisables par les huîtres sauvages

L'analyse des variations de distribution spatiale des ceintures de macroalgues permet d'estimer les surfaces des roches disponibles pour la colonisation potentielle des huîtres sauvages. Dans le secteur de La Coupelasse en baie de Bourgneuf, environ 35 % de la surface totale des roches intertidales est devenue disponible pour la colonisation des huîtres sauvages. En 1986, la surface disponible pour les huîtres sauvages était d'environ 80 hectares (zones orange Figure 61) contre plus de 180 hectares aujourd'hui (zones bleues + orange Figure 61). Cela représente donc une augmentation potentielle de la surface des récifs d'huîtres sauvages de 120 à 130 % sur les 30 dernières années. Cette zone fait également l'objet d'une importante activité de production ostréicole avec de nombreux parcs ostréicoles autour des roches. La présence de ces huîtres en élevage a probablement une influence sur le captage naturel dans les zones rocheuses adjacentes.

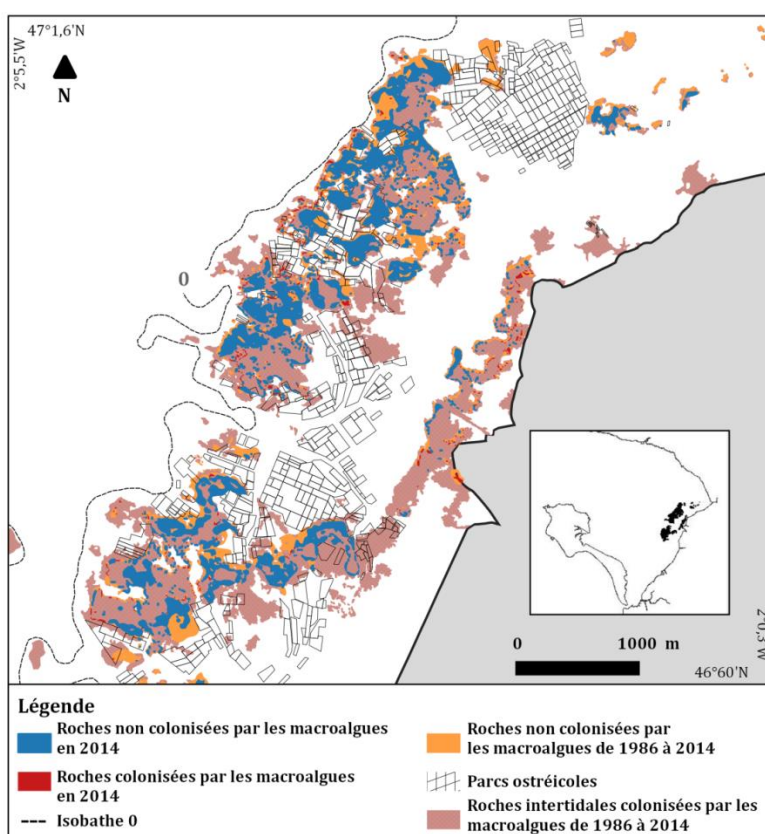


Figure 61. Variations de la distribution spatiale des surfaces de roches colonisées et non colonisées par les macroalgues entre 1986 et 2014.

V.4. Discussion

V.4.1. Spectroradiométrie

Les macroalgues brunes sont spectralement distinctes des autres organismes photosynthétiques en raison des pigments qui absorbent différemment et très fortement dans le visible. Elles sont également caractérisées par un saut important dans le proche infrarouge ce qui permet de les identifier à partir des capteurs satellitaires tels que MODIS ou HRG de SPOT (Armstrong, 1993). Cette propriété est largement appliquée en télédétection à travers les indices de végétation et notamment le NDVI. Cependant, la pente dans le PIR est susceptible de changer selon la présence d'eau résiduelle sur les surfaces (Combe *et al.*, 2005), la présence d'épiphytes (Armstrong, 1993 ; Fyfe, 2003), ou encore la biomasse des végétaux (Guillaumont *et al.*, 1993). L'application de seuils est donc indispensable pour éviter les confusions. Dans ce cas présent, le seuil appliqué aux images SPOT doit être suffisamment restrictif pour ne pas confondre les couverts d'algues avec les huîtres adjacentes dont les coquilles sont colonisées par des microalgues épilithiques (Le Bris *et al.*, in prep.). Sur la vasière, ces microalgues ont un NDVI maximum de 0,3 (Méléder *et al.*, 2003), mais elles ont la particularité d'être transparentes dans le PIR (Combe *et al.*, 2005 ; Kazemipour *et al.*, 2012). Le saut dans le PIR dépend alors du substrat sous-jacent. Lorsque ces microalgues colonisent les coquilles d'huîtres, elles seront caractérisées par un saut plus important dans le PIR du fait de la forte réflectivité des carbonates de calcium constituant la coquille. Le NDVI peut alors atteindre des valeurs de 0,5 et plus (Le Bris *et al.*, Comm. Pers.). L'identification des ceintures d'algues brunes s'est donc faite à partir d'un seuil de NDVI à 0,5. Pour les images MODIS, la faible résolution spatiale induit des mélanges entre des surfaces végétalisées et non végétalisées ce qui tend à diminuer globalement les valeurs NDVI dans les pixels. Un seuil à 0,2 a donc été utilisé pour extraire les données propres aux macroalgues brunes.

V.4.2. Evolution des ceintures d'algues brunes

V.4.2.1. Tendance à la régression

Sur le secteur de La Coupelasse, une régression importante des ceintures d'algues brunes a été observée. Ceci est confirmé à la fois par les données MODIS à haute résolution temporelle analysées par le modèle statistique à long terme (DLM) et la série temporelle d'images SPOT. Entre 1986 et 2014, une centaine d'hectares a été perdue, soit plus de 30 % de la surface totale des ceintures d'algues brunes. La régression des fucales est un phénomène qui se généralise sur la partie Manche-Atlantique (Lejart, 2009 ; Perrot *et al.*, 2006 ; Rossi *et al.*, 2009). Dans le cadre du réseau benthique REBENT de IFREMER,

plusieurs sites en Bretagne ont été cartographiés et ont également montré des évolutions locales différentes. Certains sites restent relativement stables avec seulement 6 % de régression, quand d'autres sites sont caractérisés par une régression de 40 % de la couverture en algues brunes entre 1986 et 2004.



Figure 62. Exemple de la régression des fucales sur 3 secteurs en Bretagne entre 2006 et 2009. (D'après Ar Gall and Le Duff, 2014).

L'un des facteurs mis en cause dans la régression des macroalgues brunes est l'augmentation de la température de l'eau qui induit des changements dans les communautés intertidales (Schiel, 2004). Cela peut avoir un impact direct sur la croissance réduite des algues *Ascophyllum nodosum* (Keser *et al.*, 2005). En effet, l'optimum thermique de développement de ces algues varie entre 19 et 25 °C selon le site d'étude (Keser *et al.*, 2005 ; Setchell, 1922). L'effet peut également être indirect par l'augmentation des populations de gastéropodes brouteurs qui ont un impact important sur la diminution des algues (Engkvist *et al.*, 2000, 2004 ; Ferreira *et al.*, 2015). D'autre part, l'analyse des surfaces totales de recouvrement extraites des images SPOT semble indiquer un seuil entre les années 1999 et 2002. La possible contamination de l'estran par la marée noire causée par le naufrage de l'Erika en décembre 1999 n'est pas à exclure. En effet, l'impact des pollutions aux hydrocarbures a déjà été démontré sur les communautés intertidales qui n'ont pas toutes les mêmes capacités de résilience (*i.e.* capacité à retrouver un état écologique en équilibre après un évènement perturbateur) (Díez *et al.*, 2008 ; Driskell *et al.*, 2001 ; Le Hir and Hily, 2002). L'augmentation de la température qui a été définie comme l'une des causes de la prolifération de *C. gigas* sur le littoral pourrait donc également être à l'origine de la régression des ceintures de macroalgues brunes. L'invasion du littoral par l'huître creuse sur la même période ne semble pas être liée directement à la diminution des fucales, puisque les coquilles sont des substrats favorables pour la fixation des algues (Diederich, 2005 ; Hily, 2009 ; Lejart, 2009 ; Lejart and Hily, 2011). Toutefois, l'évolution antagoniste de ces deux habitats soulève des interrogations. Sur le site de La Coupelasse en

baie de Bourgneuf, les zones laissées libres par les algues sont sans ambiguïté remplacées par des huîtres sauvages. Le phénomène s'accroît par la dispersion des huîtres férales issus des individus en élevage, notamment lorsque les roches se situent à proximité des zones de productions ostréicoles, comme cela est le cas à La Coupelasse (Dutertre, 2009). La méthode développée ici permet d'évaluer les zones rocheuses laissées libres par les macroalgues est un indicateur très indirect, qui ne préjuge d'aucunes relations causales.

V.4.2.2. Ceintures de fucales stables

Au niveau du second site d'étude de la baie de Bourgneuf (*i.e.* La Vendette), les données MODIS associées aux statistiques de tendances à long terme du DLM, n'ont pas détecté d'évolution du signal du NDVI sur une période de 15 ans. Nous ne disposons pas à l'heure actuelle d'éléments permettant d'analyser cette stabilité et surtout de comprendre pourquoi un résultat différent a été obtenu dans une autre partie de la baie. A titre de comparaison, les images SPOT entre 1991 et 2009 ont également été utilisées pour cartographier l'herbier de zostères situé dans le même secteur (Figure 63). Sur cette période, l'herbier s'est étendu de façon significative (Bargain, 2012 ; Barillé *et al.*, 2010b). Les causes n'ont pas clairement été identifiées, mais l'exhaussement de l'estran permettant une meilleure disponibilité de la lumière serait l'un des facteurs bénéfiques expliquant le développement de cet habitat en baie de Bourgneuf. Cependant, contrairement aux macroalgues qui sont des organismes pérennes sans variation saisonnière, les zostères sont caractérisées par une saisonnalité marquée avec un signal NDVI maximal à la saison estivale (points rouges, Figure 63C) et de faibles valeurs de NDVI en hiver (points bleus, Figure 63C). Le développement de l'herbier est maximal à la fin août, septembre et début octobre (Bargain, 2012). Etant donné la dynamique de ces organismes, la tendance à l'expansion de l'herbier doit tenir compte de ces variations saisonnières et doit être standardisée en calculant les surfaces d'herbiers au moment de son développement maximal.

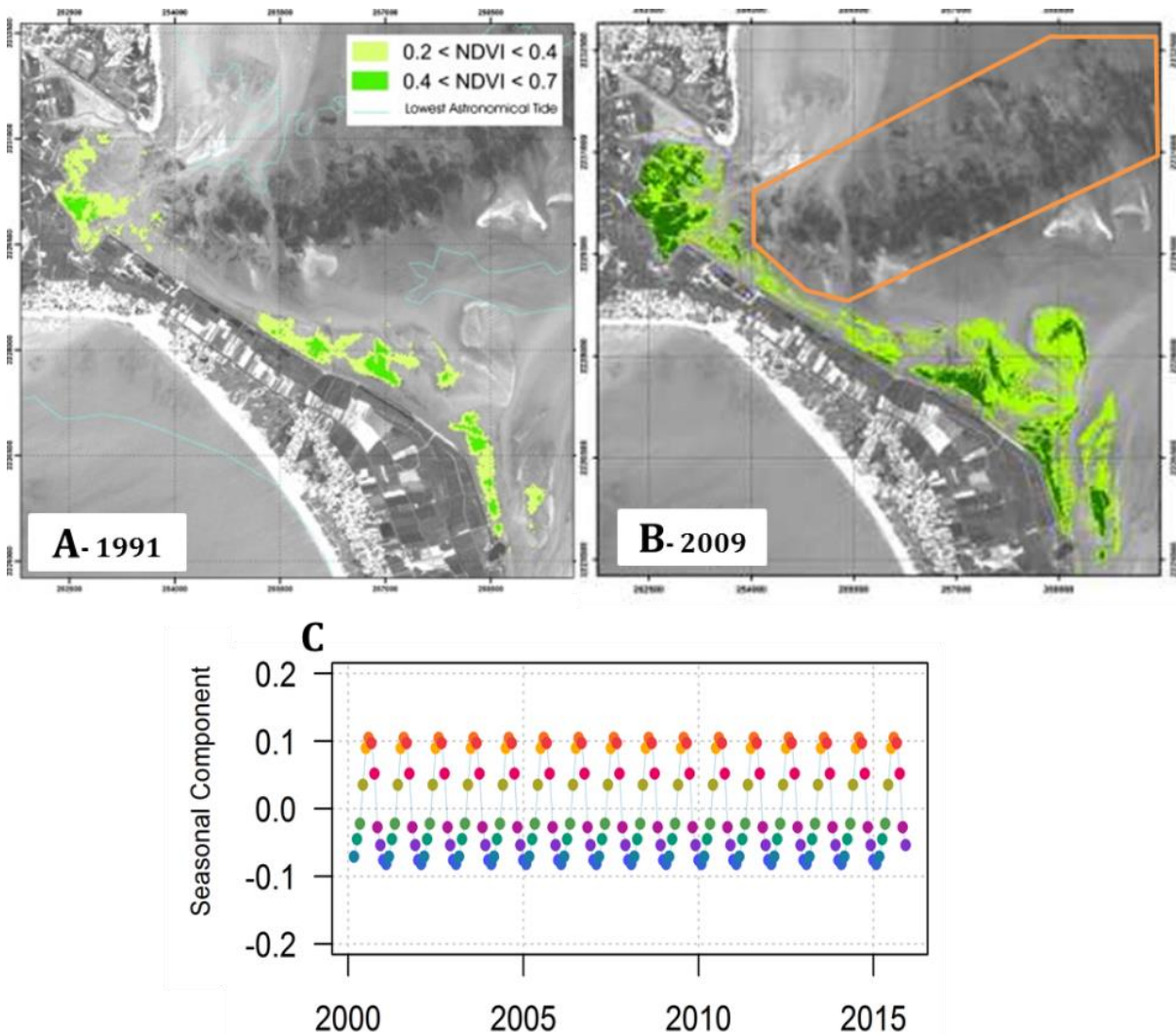


Figure 63. Evolution temporelle de la répartition des herbiers de zostères entre 1991 (A) et 2009 (B) à partir de l'analyse des NDVI appliqués à la série d'images SPOT (D'après Bargain, 2012; Barillé et al., 2010b). Le tracé orange délimite la zone de La Vendette étudiée pour l'évolution des macroalgues brunes. (C) Variations saisonnières analysées par un DLM basé sur des extractions NDVI d'images MODIS.

V.5. Conclusion

Cette étude montre l'intérêt de l'utilisation de la télédétection pour obtenir des données récurrentes sur plusieurs décennies. Malgré les résolutions spatiales et spectrales faibles de MODIS, des tendances distinctes entre 2 secteurs proches ont pu être mises en évidence à l'échelle d'un bassin conchylicole. L'intérêt des images SPOT pour la cartographie de la répartition des huîtres sauvages reste équivoque et nécessite des mesures complémentaires. Les campagnes de terrain effectuées en 2013 ont permis d'obtenir des relevés GPS de l'étendue des récifs et ont confirmé leur présence dans les

zones laissées libres après la disparition des algues brunes au cours du temps. Cependant, ces relevés ne sont que ponctuels, ne couvrent que de petites surfaces (relativement à la zone d'étude), et ne sont pas représentatifs de la situation aux années antérieures. Néanmoins, en baie de Bourgneuf, la série d'images SPOT pourrait être couplée avec les images hyperspectrales acquises ponctuellement depuis 2002. En effet, une image du capteur hyperspectral ROSIS a été acquise à cette période. Depuis, des images du capteur HySpex ont été acquises en 2009, 2010, 2011 et 2013 dans le cadre de programmes régionaux (GERRICO, GEOPAL⁶) qui sont désormais achevés. Ces données pourraient être comparées et associées aux données multispectrales aux mêmes années afin d'améliorer les cartographies des données SPOT.

⁶ <http://www.geopal.org/accueil>

CONCLUSIONS GENERALES

Ce travail de thèse a permis de répondre aux principaux objectifs initialement définis, à savoir (1) l'identification des récifs d'huîtres sauvages par télédétection (2) l'origine des variations spectrales à l'échelle d'un récif et à micro-échelle (*i.e.* à l'échelle d'une coquille d'huître) et (3) la dynamique spatio-temporelle de la colonisation des huîtres sauvages. Le choix d'une technologie plutôt qu'une autre dépend en partie des attentes de l'utilisateur et de l'échelle d'étude à laquelle on se place. Cette dernière partie dresse le bilan des principales avancées scientifiques liées à l'application de la télédétection aux huîtres sauvages, aux limites rencontrées et aux perspectives de recherches qui pourront être menées par la suite.

Télédétection des récifs d'huîtres

Avant le traitement à proprement parler des images aéroportées et satellitaires, il convient avant tout de décrire les récifs d'huîtres selon leur structure et définir le niveau de discriminabilité recherché. La seule étude de télédétection hyperspectrale des récifs d'huîtres sauvages existante avant ce travail de thèse et menée par Schill *et al.* (2006), était basée sur une typologie des récifs trop détaillée pour pouvoir être discriminée spectralement. Ainsi, dans la première étude de ce travail de thèse, il a été décidé de conserver uniquement les deux principales structures récifales observées : les récifs caractérisés par des huîtres en position horizontale et les récifs caractérisés par des huîtres en position verticale. Chacune des deux strates est caractérisée par une variabilité spectrale plus ou moins importante en fonction de la présence de vase ou de microalgues sur les coquilles. Pour une séparabilité efficace de ces substrats à partir des données visibles et proche infrarouge, il a été nécessaire d'utiliser une résolution hyperspectrale combinée à une très haute résolution spatiale. L'exercice de la dégradation de l'image HySpex aux résolutions spectrale ou spatiale de l'image SPOT a montré qu'il était plus important d'avoir une résolution spectrale élevée par rapport à la résolution spatiale. Cette démarche pourrait se poursuivre en dégradant progressivement des combinaisons de résolutions spatiales et spectrales, afin de définir les résolutions optimales pour identifier les récifs d'huîtres. Il est toutefois important de travailler avec une résolution spatiale assez fine, notamment lorsque les paysages à cartographier sont hétérogènes avec des habitats distribués en patchs (Andréfouët *et al.*, 2004 ; Ashraf *et al.*, 2010 ; Casal *et al.*, 2011), comme c'est le cas pour les récifs d'huîtres sauvages. La méthode appliquée dans cette étude s'est basée sur l'utilisation du Spectral Angle Mapper (SAM). C'est une technique qui présente l'avantage d'être relativement rapide et simple à mettre en place à condition de disposer d'une librairie spectrale de référence. Les données spectrales acquises *in situ* dans le cadre de ce travail de thèse pourraient donc être testées dans d'autres bassins conchylicoles pour cartographier les récifs d'huîtres sauvages se développant sur les roches. Cette méthode ne permet cependant pas de cartographier correctement les récifs verticaux se développant à proximité des vasières intertidales lorsque les substrats sont mélangés, comme c'est le cas

des récifs d'huîtres envasés. Les méthodes de démixage linéaire couramment utilisées en télédétection optique n'ont pas été concluantes dans cette étude en raison des mélanges intimes entre les réflectances propres aux coquilles d'huîtres, à la vase et au microphytobenthos.

Pour tenter de palier à ces difficultés évoquées dans Le Bris *et al.* (2016b), une piste de recherche nous a amené vers l'utilisation d'images radar (*e.g.* RADARSAT-2 et TerraSAR-X) pour caractériser la rugosité créée par les récifs d'huîtres sauvages et ainsi identifier les configurations horizontales ou verticales des huîtres sur les roches. Ces données ont permis d'identifier avec précision la distribution des récifs d'huîtres sauvages lorsqu'ils étaient présents sur la vasière comme cela a déjà été montré auparavant (Choe *et al.*, 2012 ; Gade *et al.*, 2014 ; Nieuwhof *et al.*, 2015). Cependant, la majorité des récifs d'huîtres en baie de Bourgneuf se forment sur des zones rocheuses. Dans ce cas, le signal rétrodiffusé correspond à la rugosité de la roche sous-jacente mais ne permet pas de distinguer les huîtres ni même les macroalgues qui colonisent ce substrat. Il existe donc un réel challenge pour tenter de différencier les espèces formant des récifs monodimensionnels (*e.g.* huîtres sauvages et moules) comme c'est le cas sur les substrats rocheux où les organismes, disposés en une couche, épousent des surfaces plus ou moins régulières.

Récemment, Nieuwhof *et al.*, (2015) ont exploré la capacité des modèles de rétrodiffusion tels que l'IEM (Integral Equation Model), les modèles de Oh et de Dubois. Ces modèles sont basés sur les mesures des paramètres *in situ* de rugosité (Hrms et longueur de corrélation) ainsi que de la teneur en eau qui peuvent être utilisés dans des méthodes d'inversion pour prédire les propriétés du substrat à partir des images et selon leurs caractéristiques (polarisation, longueur d'onde et angle d'incidence). La rugosité des substrats peut-être mesurée à partir de photographies de terrain et de logiciels spécifiques. Ainsi, Nieuwhof *et al.*, (2015) ont modélisé les structures en 3-dimensions des substrats à partir du logiciel VisualSFM et ont pu numériser précisément et géolocaliser les variations de hauteurs des récifs (Figure 64).

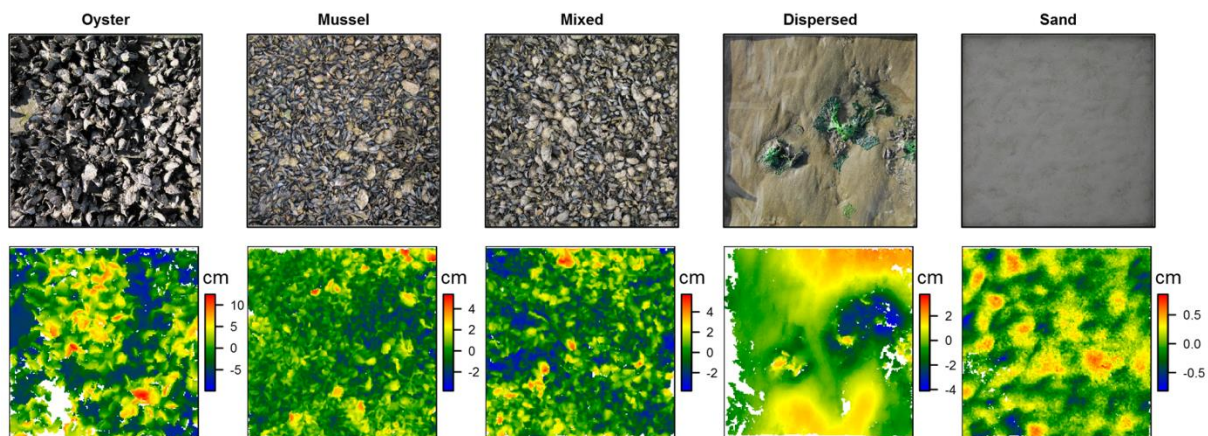


Figure 64. Numérisation des hauteurs à partir de photographies de terrain de différents types de substrats caractéristiques des milieux intertidaux. La taille des images est de 1 m² avec une résolution de 5 mm.

Les mesures *in situ* de rugosité peuvent également être effectuées à partir de profilomètres à aiguilles et intégrées aux modèles (Baghdadi *et al.*, 2002, 2006, 2011a, 2011b ; Gorraeb *et al.*, 2015). Cela permettrait de valoriser les campagnes de mesures initiées avec cet outil en baie de Bourgneuf, à condition d'obtenir des profils supplémentaires.

D'autres méthodes basées sur le calcul d'indices de rapports de bandes sur les images TerraSAR-X pourraient donner des informations discriminantes entre les huîtres et les moules (Gade and Melchionna, 2016). Un Coefficient de polarisation (PC) est alors calculé selon l'équation :

$$PC(SAR_{HH}, SAR_{VV}) = \frac{SAR_{HH} - SAR_{VV}}{SAR_{HH} + SAR_{VV}}$$

Avec SAR_{HH} et SAR_{VV}, les valeurs des coefficients de rétrodiffusion de la bande HH et VV respectivement.

Le coefficient de polarisation est ensuite multiplié par son écart-type :

$$P = |\mu_{PC}| * \sigma_{PC}$$

Avec μ_{PC} et σ_{PC} , les valeurs absolues de la moyenne et de l'écart-type.

Pour cela, il est normalement important de disposer de plusieurs images prises avec des angles d'incidences différents. Ces analyses ont été faites sur une polarisation double (dual-polarization) HH et VV, mais Gade and Melchionna (2016) prévoient également de bonnes perspectives dans l'utilisation de polarisations croisées (HV) et polarimétriques (HH-HV-VH-VV) pour distinguer les récifs de bivalves. Dans cette étude, une seule image TerraSAR-X a été acquise en polarisation HH et HV. Un test de calcul du coefficient de polarisation a tout de même été réalisé afin de voir s'il était possible d'améliorer l'analyse de cette image. De la

même façon que Gade and Melchionna (2016), des profils ont été extraits le long d'un transect sur l'image et comparé entre les 3 bandes HH, HV, et PC (Figure 65).

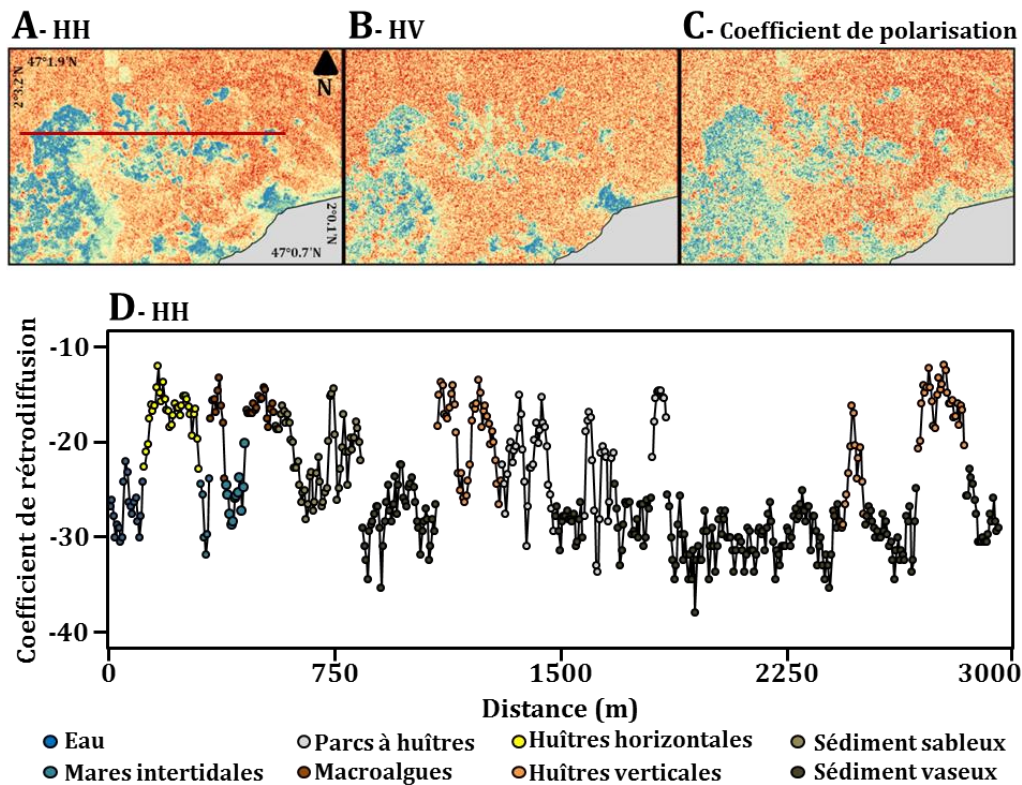


Figure 65. Image TerraSAR-X en polarisation HH (A), HV (B) et après le calcul du coefficient de polarisation (C). La ligne rouge dans la fenêtre HH représente le transect à partir duquel ont été extraites les valeurs du coefficient de rétrodiffusion (D). Les substrats présents le long de ce transect sont représentés par différentes couleurs.

En comparant ces profils, il n'est *a priori*, pas possible de différencier les huîtres en position verticale de celles en position horizontale, ni des macroalgues car ces surfaces sont caractérisées par des coefficients de rétrodiffusion similaires. Une des perspectives de ce travail est donc de pouvoir acquérir d'avantage de données radar et d'exploiter pleinement cette technologie. Des études menées dans le bassin d'Arcachon à partir de la combinaison d'images panchromatiques Pléiades à très haute résolution spatiale (sub-métrique) et d'images radar TerraSAR-X ont permis d'identifier les parcs ostréicoles (Regniers et al., 2014, 2015). Un essai a été réalisé en baie de Bourgneuf en collaboration avec Olivier Regnier de l'entreprise i-SEA. Pour cela, plusieurs zones sur l'image ont été sélectionnées selon trois catégories principales : les parcs ostréicoles, les huîtres en position horizontale et les huîtres en position verticale. Pour chaque série d'images sélectionnées, un filtre de Daubechies (transformée en ondelettes orthogonales) est appliqué. L'image est ensuite segmentée par une analyse orientée-objet puis une classification basée sur le maximum de vraisemblance est réalisée. Ce protocole a été efficace pour délimiter les parcs ostréicoles.

Cependant cette technique n'a pas permis de différencier les deux types de récifs d'huîtres sauvages en position verticale ou horizontale sur les roches. Le couplage entre les données de télédétection optique ou radar reste néanmoins une piste privilégiée d'amélioration de la détection de la répartition des récifs d'huîtres sauvages. La tendance générale caractérisant les évolutions technologiques des capteurs ces dernières décennies est une amélioration régulière des résolutions spatiales, spectrales, et temporelles. Par exemple, le satellite Sentinel-2A, développé par l'Agence Spatiale Européenne et lancé en 2015, permet d'acquérir des images multispectrales à 13 bandes dans le proche infrarouge. La résolution spatiale est comprise entre 10 et 30 mètres et la résolution temporelle (temps de revisite) est de 5 jours. De même, une mission hyperspectrale EnMAP (caractérisé par 89 bandes dans le domaine du VNIR et 155 dans le SWIR, une résolution spatiale de 30 m et un temps de revisite de 4 à 27 jours), est programmée par le centre aérospatial (DLR) en Allemagne.

L'imagerie hyperspectrale à micro-échelle

L'objectif du troisième chapitre de cette thèse était d'étudier la variabilité spectrale à l'échelle d'une coquille d'huître. Pour cela des images hyperspectrales HySpex de coquilles ont été acquises en laboratoire avec une résolution spatiale de 200 μm . Le passage d'une résolution métrique à l'échelle d'un récif (*i.e.* image HySpex aéroportée) à une résolution sub-millimétrique, devait réduire les mélanges intimes et surfaciques qui existaient *in situ*. Cependant, de façon surprenante, des mélanges encore plus complexes ont été mis en évidence à micro-échelle. Les travaux précédents de Jesus *et al.* (2014) et Méléder *et al.*, (2013), sur l'influence de la diversité taxonomique des microalgues benthiques sur les variations spectrales, ont été la base des traitements radiométriques appliqués aux coquilles des huîtres. En effet, des spectres de réflectance ont été acquis en laboratoire à partir des monocultures de quatre grandes classes représentatives des communautés microphytobenthiques (*e.g.* diatomées, rhodophycées, cyanobactéries, chlorophycées) pour différentes biomasses. L'analyse de cette librairie à partir des techniques des dérivées secondes a permis d'identifier des pics caractéristiques pour chaque espèce, associés à l'absorption d'un pigment qui est souvent biomarqueur de chaque classe (462 nm pour les diatomées, bande d'absorption corrélée à la fucoxanthine, 524 nm pour la myxoxanthophylle des cyanobactéries, 571 nm pour la phycoérythrine des rhodophycées et 647 nm pour la chlorophylle *b* des chlorophycées). Cependant, les réponses spectrales contenues dans un pixel de coquille correspondaient au mélange intime entre les microalgues épilithes (principalement composées des diatomées et rhodophycées) à la surface de la coquille avec les microalgues endolithes (principalement composées des cyanobactéries et chlorophycées) qui vivent incrustées à l'intérieur de la coquille. De la même manière que pour les récifs d'huîtres sauvages, les techniques de démixages linéaires classiques (de type LSU, ou MTMF) n'ont pas donné de résultats satisfaisants.

Pourtant, la technique MELSUM (Multiple Endmember Linear Spectral Unmixing), développée par (Combe *et al.*, 2008), est une alternative au LSU classique qui semble offrir de bonnes perspectives. Le principe est d'ajouter à la librairie de référence, des spectres théoriques qui vont prendre en compte les variations d'albédo ainsi que les effets d'ombres et d'éclairements. Ensuite, la librairie est appliquée à l'image à travers la manipulation classique du LSU avec la somme de toutes les contributions spectrales de la librairie égale à un. La nouveauté réside dans le fait que chaque contribution « anormale » (supérieure à un, ou inférieure à zéro), qui est difficilement interprétable dans le LSU, est retirée de la librairie. Un nouveau traitement est appliqué avec la librairie nettoyée du spectre anormal et ainsi de suite jusqu'à obtenir uniquement des contributions positives dont la somme est égale à un. Des essais concluants ont été réalisés sur les images hyperspectrales des coquilles (Figure 66). Ainsi, la librairie spectrale est initialement composée des 12 spectres de microalgues (3 biomasses différentes pour 4 classes de microalgues) et des 3 spectres théoriques (Figure 66A). En appliquant cette librairie à un pixel de l'image, et en appliquant le protocole MELSUM (suppression des spectres anormaux un à un), il ne reste que quelques composantes qui contribuent significativement au mélange. Le spectre inconnu de l'image présenté ici se caractérise donc par un mélange spectral dont 3 % est expliqué par la présence de diatomées, 23 % par les cyanobactéries, 32 % par les rhodophycées et le reste par les spectres théoriques (avec 3 %, 8 % et 31 % de contribution). Le spectre artificiellement modélisé en additionnant les spectres en mélanges, pondérés par leur contribution, se superpose parfaitement au spectre de l'image.

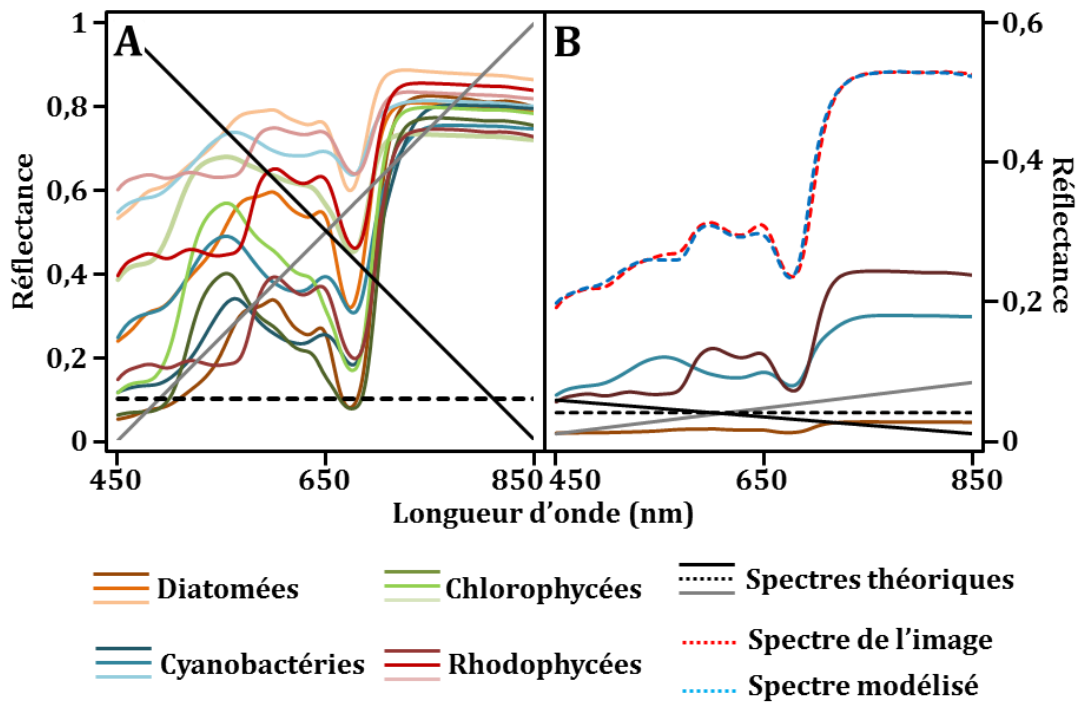


Figure 66. Principe MELSUM. (A) Librairie spectrale de référence. (B) Contributions effectives au spectre inconnu de l'image.

Cependant, cette technique est fastidieuse et longue à mettre en place car cela nécessite de relancer plusieurs fois le traitement pour chaque pixel et d'intervenir à chaque fois sur la librairie spectrale (les autres pixels n'étant pas caractérisés par les mêmes mélanges). Elle n'a donc pu être appliquée qu'à quelques pixels de l'image. Ce traitement MELSUM automatisé, développé par Combe *et al.* (2008), n'a pas encore été testé pour les coquilles d'huîtres et reste une perspective.

D'autre part, un des objectifs de ce chapitre 3 était d'identifier et de quantifier les pigments présents par Chromatographie Liquide Haute Performance (HPLC). Les concentrations des pigments caractéristiques pour les diatomées, les cyanobactéries et les chlorophycées, ont respectivement été associées à la hauteur des pics de dérivés secondes à 462, 524, et 647 nm. La concentration des pigments par HPLC peut donc être liée de façon linéaire, à la hauteur des pics de dérivés secondes sur l'image. Cependant, la corrélation linéaire entre un pic de dérivée seconde et son pigment a parfois été sous-estimée. En effet, l'extraction des pigments s'est faite sur la totalité de la coquille broyée incluant les endobiontes photosynthétiques profondément incrustés dans la coquille. Or, l'analyse des réflectances et des dérivées secondes ne prend en compte que la partie superficielle à la surface de la coquille (épibiontes) et une infime partie des microalgues endolithes qui se situent directement sous la surface de la coquille. Ainsi, les microalgues profondément incrustées dans l'épaisseur de la coquille ne sont pas visibles par le capteur HySpex mais contribuent tout de même au contenu pigmentaire mesuré par l'HPLC. Cette difficulté pourrait être corrigée en adaptant le protocole d'acquisition d'images et d'analyses HPLC sur des petits morceaux de coquilles plutôt que sur une coquille entière afin de limiter les mélanges. Il est important de remarquer que dans cette étude, les pigments spécifiques aux rhodophycées (*e.g.* phycoérythrine et phycocyanine) sont des molécules hydrosolubles qui n'ont pas pu être extraites de nos échantillons. Le protocole d'extraction réalisé était seulement adapté aux pigments liposolubles. Il serait donc intéressant d'appliquer les méthodes biochimiques développées au laboratoire Mer Molécules Santé, pour l'extraction de la phycoérythrine des macroalgues rouges, aux échantillons broyés de coquilles d'huîtres.

Enfin, les études portant sur la biodiversité associée aux récifs d'huîtres sauvages montrent une augmentation de la richesse et de l'abondance spécifique en comparaison avec les substrats meubles qui entourent ces récifs (Broekhoven, 2005 ; Escapada *et al.*, 2004 ; Kochmann *et al.*, 2008 ; Laugen *et al.*, 2015 ; Lejart, 2009 ; Lejart and Hily, 2011 ; Markert *et al.*, 2010). Cependant, ces études portent généralement sur la macrofaune benthique (*e.g.* gastéropodes, polychètes, amphipodes, cirripèdes, poissons et oiseaux) mais rarement sur la microflore associée. Dans cette étude, l'analyse de la diversité spécifique des diatomées a montré des compositions différentes entre les deux types de récifs. La biodiversité augmente avec la complexité de l'habitat créé par les structures tridimensionnelles des récifs d'huîtres en position verticale. Pour ces récifs, les indices de

diversité étaient supérieurs en comparaison des communautés microphytobenthiques qui se forment sur les vasières des baies et estuaires. Cette étude montre l'importance des récifs d'huîtres sauvages en tant qu'habitat pour des micro-organismes photosynthétiques situés à la base de la chaîne alimentaire des réseaux trophiques. A l'échelle d'un écosystème, les récifs d'huîtres sauvages pourraient représenter une source importante de production primaire, qu'il convient maintenant d'estimer. Compte-tenu du caractère ubiquiste des récifs huîtres sauvages, il serait pertinent de réaliser cette estimation à l'échelle européenne, voire mondiale.

Evolution spatio-temporelle des récifs

L'utilisation des données satellitaires SPOT et MODIS ont permis d'établir des cartographies synoptiques de la distribution spatiale des ceintures d'algues brunes depuis 1986. Des évolutions différentes ont pu être mises en évidence entre deux secteurs rapprochés à l'échelle de la baie de Bourgneuf. Un des deux sites ne présente pas d'évolution significative sur la répartition globale des surfaces d'algues brunes, tandis que le deuxième site est fortement impacté par le phénomène de régression, avec une diminution de plus de 30 % des ceintures de fucales. A ce jour, aucune explication concrète n'a pu être donnée pour justifier les variations spatiales des macroalgues. Les causes des régressions observées également sur la façade nord-atlantique et Manche (Lejart, 2009 ; Perrot *et al.*, 2006 ; Rossi *et al.*, 2009) ont probablement une origine multifactorielle. En effet, l'augmentation de la température ainsi que la pression de broutage exercée par les gastéropodes (Figure 67) sont, pour le moment, les principaux facteurs mis en cause.

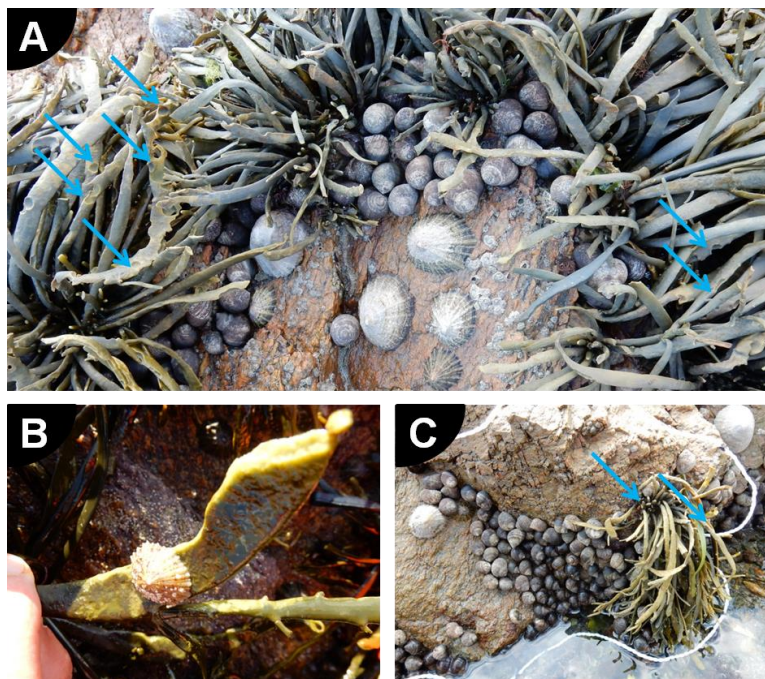


Figure 67. Photographies révélant le broutage intensif des gastéropodes *Littorina littorea* et *Patella vulgata* sur des thalles d'*Ascophyllum nodosum* (A), (B) et (C). Les flèches bleues représentent les marques visibles du broutage. Les clichés ont été réalisés par Y. Gruet en septembre 2014 sur le site de Ker-Châlon à l'Ile d'Yeu (46°43'16"N ; 2°20'23"W).

La disparition des fucales sur certains secteurs le long des côtes littorales a eu pour effet de faciliter la colonisation des huîtres sauvages sur les roches intertidales qui sont un support favorable à leur fixation. Ainsi, à partir des données satellitales SPOT, l'évolution de la colonisation des substrats rocheux par les huîtres sauvages a pu être reconstituée entre 1986 et 2014 en cartographiant les zones rocheuses laissées libres par la disparition des algues brunes. Les surfaces potentiellement colonisées par les huîtres sauvages, ont été mises en relation avec un échantillonnage *in situ* de la biomasse des huîtres sauvages présentes. Cela a permis d'obtenir une cartographie des stocks d'huîtres sur les gisements sauvages (Figure 68) qui représentent environ 28 000 tonnes à l'échelle de la baie de Bourgneuf (Le Bris *et al.*, 2016a).

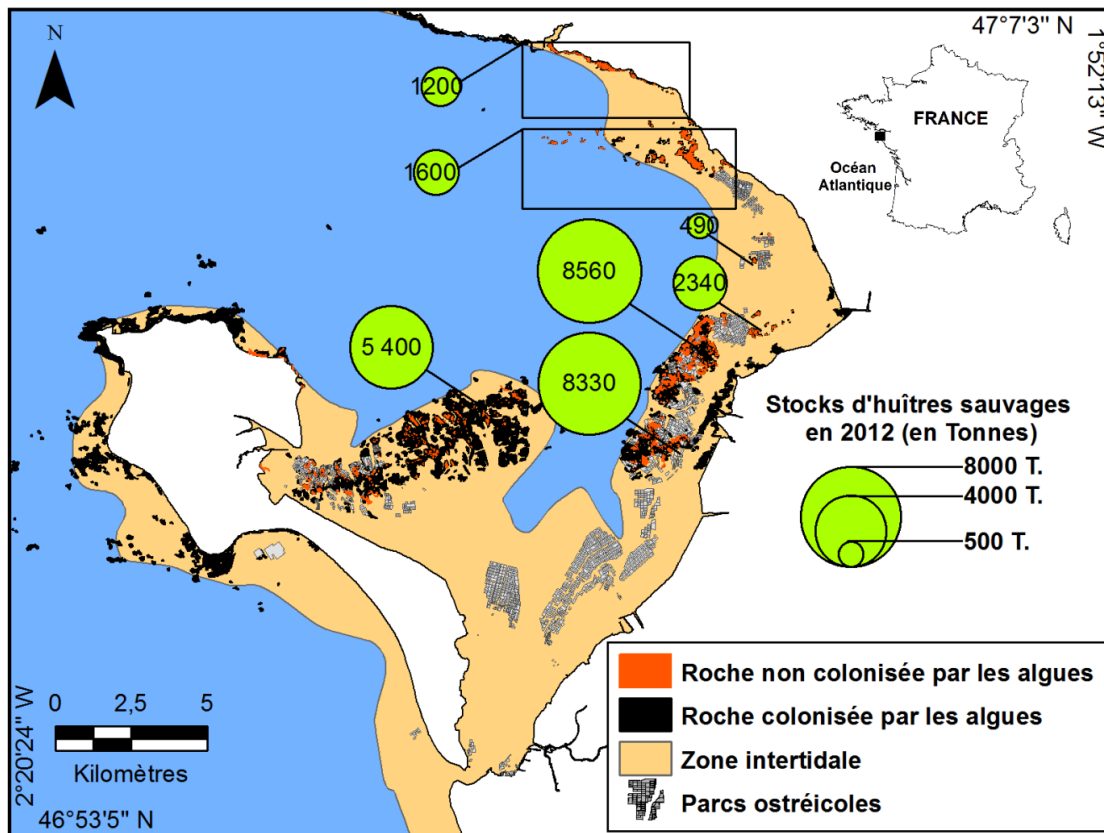


Figure 68. Cartographie des stocks d'huîtres sauvages sur l'ensemble de la baie de Bourgneuf pour l'année 2012. D'après Le Bris *et al.* (2016a).

Plusieurs études des stocks d'huîtres sauvages en baie de Bourgneuf avaient été réalisées sur la période 2002 – 2005 (Cognie *et al.*, 2006 ; Martin *et al.*, 2004, 2005). En comparant les biomasses mesurées en 2002 et 2005 avec celles mesurées en 2012, Le Bris *et al.* (2016a) ont montré qu'il n'existait pas de différences significatives des valeurs de biomasses moyennes (mesurées à partir des quadrats) pour chaque site étudié en baie de Bourgneuf. Cependant, les surfaces occupées par les huîtres sauvages se sont probablement étendues depuis les 15 dernières années et le stock sur les gisements naturels a évolué. En effet, les précédentes études menées au début des années 2000 estimaient un stock pour les

huîtres sauvages sur les gisements naturels (*i.e.* hors des parcs ostréicoles) d'environ 13 000 tonnes pour l'ensemble de la baie de Bourgneuf, donc deux fois moins que les estimations effectuées dans notre étude. Ces estimations plus anciennes avaient également pris en compte les huîtres sauvages sur les zones concédées (*i.e.* parcs abandonnés), pour un total d'environ 17 000 tonnes, et des huîtres en élevage dont le stock s'élevait à 42 000 tonnes. Les stocks évalués dans notre étude concernent uniquement les huîtres qui se développent sur les surfaces rocheuses et ne tiennent pas compte des huîtres sauvages qui colonisent les structures ostréicoles abandonnées. En combinant les futures cartographies appliquées aux huîtres sauvages sur les sites de production abandonnés et la détection des parcs ostréicoles encore en activité par les techniques évoquées précédemment (*i.e.* utilisation de l'imagerie à très haute résolution de Pléiades), il serait possible d'estimer l'ensemble de la biomasse d'huîtres présentes. Ces données pourraient ensuite être utilisées pour définir des mesures de gestion de cet écosystème conchylicole et d'évaluer sa capacité trophique.

Enfin, l'évolution des récifs d'huîtres sauvages est à replacer dans un contexte de changement climatique global. L'IPCC a évalué une augmentation de la température globale de 0,76 °C entre les périodes 1850-1899 et 2001-2005 (Solomon and IPCC, 2007) dont une grande partie a été emmagasinée par les océans durant les quatre dernières décennies (Barnett *et al.*, 2005 ; Bindoff *et al.*, 2007 ; Hansen *et al.*, 2006 ; Levitus *et al.*, 2001, 2005). La conséquence directe du changement climatique global est un déplacement des espèces vers le Nord (Parmesan and Yohe, 2003). Dans le milieu marin, les vitesses de migration sont beaucoup plus importantes qu'en milieu terrestre avec une vitesse moyenne, tout organisme confondu, de 72 km par décennie (Poloczanska *et al.*, 2014). Pour les espèces marines, le phytoplancton et le zooplancton migrent sur des centaines de kilomètres par décennies. Les mollusques benthiques tels que les bivalves migrent en moyenne de 2 km par an et jusqu'à près de 6 km par an pour certaines espèces (Poloczanska *et al.*, 2014). L'augmentation des températures n'est pas homogène et affecte de façon plus importante les zones tempérées de l'hémisphère Nord (Beaugrand and Goberville, 2010). D'après certaines prévisions, d'ici à 2090, la température dans le Nord-Est de l'Océan Atlantique pourrait augmenter de 2 °C, voire jusqu'à 4 °C pour la mer Baltique (Philippart *et al.*, 2011 and references therein). Ce réchauffement climatique s'accompagne également d'un dérèglement des saisons avec notamment un été plus précoce. Cassou and Cattiaux, (2016) ont constaté un avancement de la date de l'été de 10 jours entre 1960 et 2000 et l'ont relié, par des modèles climatiques, aux activités anthropiques. En raison de ces changements, il est donc envisagé que le processus invasif de *C. gigas*, intimement lié à la température de l'eau, continue de s'étendre vers les pôles d'ici les prochaines décennies avec des pontes probablement plus précoces dans l'année, plus régulières et plus septentrionales. La cartographie des récifs d'huîtres sauvages demeure ainsi un enjeu pour la gestion et la conservation des zones côtières.

BIBLIOGRAPHIE

- Abadie, É., Amzil, Z., Belin, C., Comps, M.-A., Elzière-Papayanni, P., Lassus, P., Le Bec, C., Baut, M.-L., Nézan, E., Poggi, R., others, 1999. Contamination de l'étang de Thau par *Alexandrium tamarense*. Episode de novembre à décembre 1998.
- Adler, H.H., Kerr, P.F., 1962. Infrared study of aragonite and calcite. *Am. Mineral.* 47, 700–717.
- Aguirre-Gomez, R., Weeks, A.R., Boxall, S.R., 2001. The identification of phytoplankton pigments from absorption spectra. *Int. J. Remote Sens.* 22, 315–338.
- Alderman, D.J., Gras, P., 1969. Gill disease of Portuguese oysters. *Nature* 224, 616–617.
- Allison, E.H., Badjeck, M.-C., Meinhold, K., 2011. The Implications of Global Climate Change for Molluscan Aquaculture, in: Shumway, S.E. (Ed.), *Shellfish Aquaculture and the Environment*. Wiley-Blackwell, pp. 461–490.
- Altese, E., Bolognani, O., Mancini, M., Troch, P.A., 1996. Retrieving soil moisture over bare soil from ERS 1 synthetic aperture radar data: Sensitivity analysis based on a theoretical surface scattering model and field data. *Water Resour. Res.* 32, 653–661.
- Amaral, V.S.D., Simone, L.R.L., 2014. Revision of genus *Crassostrea* (Bivalvia: Ostreidae) of Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 94, 811–836. doi:10.1017/S0025315414000058
- Anderson, M.J., 1995. Variations in biofilms colonizing artificial surfaces: seasonal effects and effects of grazers. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 75, 705–714.
- Anderson, M.J., Connell, S.D., 1999. Predation by fish on intertidal oysters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 187, 203–211.
- Andréfouët, S., Payri, C., Hochberg, E.J., Che, L.M., Atkinson, M.J., 2003. Airborne hyperspectral detection of microbial mat pigmentation in Rangiroa atoll (French Polynesia). *Limnol. Oceanogr.* 48, 426–430.
- Andréfouët, S., Zubia, M., Payri, C., 2004. Mapping and biomass estimation of the invasive brown algae *Turbinaria ornata* (Turner) J. Agardh and *Sargassum mangroveense* (Grunow) Setchell on heterogeneous Tahitian coral reefs using 4-meter resolution IKONOS satellite data. *Coral Reefs* 23, 26–38. doi:10.1007/s00338-003-0367-5
- Andrews, J.D., 1980. A review of introduction of exotic oysters and biological planning for new importations. *Mar Fish Rev* 42, 1–11.
- Ar Gall, E., Le Duff, M., 2014. Development of a quality index to evaluate the structure of macroalgal communities. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 139, 99–109. doi:10.1016/j.ecss.2013.12.028
- Ar Gall, E., Le Duff, M., 2007. Protocole d'observation in situ et proposition de calcul d'un indice de qualité pour le suivi des macroalgues sur les estrans intertidaux rocheux dans le cadre DCE. Brest LEBHAM-IUEM-UBO 14.
- Ar Gall, E., Le Duff, M., Sauriau, P.-G., de Casamajor, M.-N., Gevaert, F., Poisson, E., Hacquebart, P., Joncourt, Y., Barillé, A.-L., Buchet, R., Bréret, M., Miossec, L., 2016. Implementation of a new index to assess intertidal seaweed communities as bioindicators for the European Water Framework Directory. *Ecol. Indic.* 60, 162–173. doi:10.1016/j.ecolind.2015.06.035

- Arakawa, K.Y., 1990. Commercially important species of oysters in the world. *Mar. Behav. Physiol.* 17, 1–13. doi:10.1080/10236249009378756
- Armstrong, R.A., 1993. Remote sensing of submerged vegetation canopies for biomass estimation. *Int. J. Remote Sens.* 14, 621–627. doi:10.1080/01431169308904363
- Ashraf, S., Brabyn, L., Hicks, B.J., Collier, K., 2010. Satellite remote sensing for mapping vegetation in New Zealand freshwater environments: A review. *N. Z. Geogr.* 66, 33–43. doi:10.1111/j.1745-7939.2010.01168.x
- Ashton, K.G., 2001. Are ecological and evolutionary rules being dismissed prematurely? *Divers. Distrib.* 7, 289–295.
- Asmus, H., Asmus, R.M., 2005. Significance of suspension-feeder systems on different spatial scales, in: *The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems*. Springer, pp. 199–219.
- Asmus, H., Asmus, R.M., Zubillaga, G.F., 1995. Do mussel beds intensify the phosphorus exchange between sediment and tidal waters? *Ophelia* 41, 37–55. doi:10.1080/00785236.1995.10422036
- Bacon, G.S., MacDonald, B.A., Ward, J.E., 1998. Physiological responses of infaunal (*Mya arenaria*) and epifaunal (*Placopecten magellanicus*) bivalves to variations in the concentration and quality of suspended particles: I. Feeding activity and selection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219, 105–125.
- Baghdadi, N., Cerdan, O., Zribi, M., Auzet, V., Darboux, F., El Hajj, M., Kheir, R.B., 2008a. Operational performance of current synthetic aperture radar sensors in mapping soil surface characteristics in agricultural environments: application to hydrological and erosion modelling. *Hydrol. Process.* 22, 9–20.
- Baghdadi, N., Chaaya, J.A., Zribi, M., 2011a. Semiempirical calibration of the integral equation model for SAR data in C-band and cross polarization using radar images and field measurements. *Geosci. Remote Sens. Lett. IEEE* 8, 14–18.
- Baghdadi, N., Holah, N., Zribi, M., 2006. Calibration of the Integral Equation Model for SAR data in C-band and HH and VV polarizations. *Int. J. Remote Sens.* 27, 805–816. doi:10.1080/01431160500212278
- Baghdadi, N., King, C., Bonnifait, A., 2002. An empirical calibration of the integral equation model based on SAR data and soil parameters measurements, in: *Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2002. IGARSS'02. 2002 IEEE International. IEEE*, pp. 2646–2650.
- Baghdadi, N., Saba, E., Aubert, M., Zribi, M., Baup, F., 2011b. Evaluation of Radar Backscattering Models IEM, Oh, and Dubois for SAR Data in X-Band Over Bare Soils. *IEEE Geosci. Remote Sens. Lett.* 8, 1160–1164. doi:10.1109/LGRS.2011.2158982
- Baghdadi, N., Zribi, M., Loumagne, C., Ansart, P., Anguela, T.P., 2008b. Analysis of TerraSAR-X data and their sensitivity to soil surface parameters over bare agricultural fields. *Remote Sens. Environ.* 112, 4370–4379.
- Barber, B.J., 1997. Impacts of Bivalve Introductions on Marine Ecosystems. *Bull.-Natl. Res. Inst. Aquac.* 141–154.

- Bargain, A., 2012. Etude de la structure et de la dynamique des herbiers de *Zostera noltii* par télédétection multi et hyperspectrale. Université de Nantes.
- Barillé, L., Dussauze, M., Gaillard, S., Gille, J., Hitier, B., Le Grel, L., Oger-Jeanneret, H., Sanchez-Angulo, M., Robin, M., Tissot, C., 2010a. The Gerrico project: modelling to support Integrated Coastal Zone Management, in: Conférence Annuelle Du Conseil International Pour l'Exploitation de La Mer (CIEM). p. 10.
- Barillé, L., Haure, J., Cognie, B., Leroy, A., 2000. Variations in pallial organs and eulatero-frontal cirri in response to high particulate matter concentrations in the oyster *Crassostrea gigas*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 837–843.
- Barillé, L., Méléder, V., Combe, J.-P., Launeau, P., Rincé, Y., Carrère, V., Morançais, M., 2007. Comparative analysis of field and laboratory spectral reflectances of benthic diatoms with a modified Gaussian model approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 343, 197–209. doi:10.1016/j.jembe.2006.11.013
- Barillé, L., Mouget, J.-L., Méléder, V., Rosa, P., Jesus, B., 2011. Spectral response of benthic diatoms with different sediment backgrounds. *Remote Sens. Environ.* 115, 1034–1042. doi:10.1016/j.rse.2010.12.008
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Bourgrier, S., 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 171, 91–106.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 212, 149–172.
- Barillé, L., Robin, M., Harin, N., Bargain, A., Launeau, P., 2010b. Increase in seagrass distribution at Bourgneuf Bay (France) detected by spatial remote sensing. *Aquat. Bot.* 92, 185–194. doi:10.1016/j.aquabot.2009.11.006
- Barnett, T.P., Pierce, D.W., AchutaRao, K.M., Gleckler, P.J., Santer, B.D., Gregory, J.M., Washington, W.M., 2005. Penetration of Human-Induced Warming into the World's Oceans. *Science* 309, 284–287. doi:10.1126/science.1112418
- Batista, F.M., Leitão, A., Fonseca, V.G., Ben-Hamadou, R., Ruano, F., Henriques, M.A., Guedes-Pinto, H., Boudry, P., 2007. Individual relationship between aneuploidy of gill cells and growth rate in the cupped oysters *Crassostrea angulata*, *C. gigas* and their reciprocal hybrids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 352, 226–233.
- Baud, J.P., Bedier, E., Beliaeff, B., Boudry, P., Pernet, F., Renault, T., Robert, R., 2012. Les surmortalités des naissains d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* - journée d'information et d'échanges du 18 janvier 2012.
- Baugh, W.M., Groeneveld, D.P., 2008. Empirical proof of the empirical line.
- Beaugrand, G., Goberville, E., 2010. Conséquences des changements climatiques en milieu océanique. *Vertigo - Rev. Électronique En Sci. Environ.* doi:10.4000/vertigo.10143
- Belluco, E., Camuffo, M., Ferrari, S., Modenese, L., Silvestri, S., Marani, A., Marani, M., 2006. Mapping salt-marsh vegetation by multispectral and hyperspectral remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 105, 54–67. doi:10.1016/j.rse.2006.06.006

- Beninger, P.G., Cannuel, R., Jaunet, S., 2005. Particle processing on the gill plicae of the oyster *Crassostrea gigas*: fine-scale mucocyte distribution and functional correlates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 295, 191–199.
- Beninger, P.G., Le Pennec, M., Donval, A., 1991. Mode of particle ingestion in five species of suspension-feeding bivalve molluscs. *Mar. Biol.* 108, 255–261.
- Beninger, P.G., Valdizan, A., Cognie, B., Guiheneuf, F., Decottignies, P., 2008a. Wanted: alive and not dead: functioning diatom status is a quality cue for the suspension-feeder *Crassostrea gigas*. *J. Plankton Res.* 30, 689–697.
- Beninger, P.G., Valdizan, A., Decottignies, P., Cognie, B., 2008b. Impact of seston characteristics on qualitative particle selection sites and efficiencies in the pseudolamellibranch bivalve *Crassostrea gigas*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 360, 9–14.
- Benyoucef, I., Blandin, E., Lerouxel, A., Jesus, B., Rosa, P., Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L., 2014. Microphytobenthos interannual variations in a north-European estuary (Loire estuary, France) detected by visible-infrared multispectral remote sensing. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 136, 43–52. doi:10.1016/j.ecss.2013.11.007
- Bergström, P., 2014. Blue Oceans with Blue Mussels-Management and planning of mussel farming in coastal ecosystems.
- Bergström, P., Lindegarth, S., Lindegarth, M., 2013. Temporal consistency of spatial pattern in growth of the mussel, *Mytilus edulis*: implications for predictive modelling. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 131, 93–102.
- Berk, A., Bernstein, L.S., Robertson, D.C., 1987. MODTRAN: A moderate resolution model for LOWTRAN. DTIC Document.
- Bermejo Román, R., Álvarez-Pez, J.M., Acién Fernández, F.G., Molina Grima, E., 2002. Recovery of pure B-phycoerythrin from the microalga *Porphyridium cruentum*. *J. Biotechnol.* 93, 73–85. doi:10.1016/S0168-1656(01)00385-6
- Bernard, I., 2011. Écologie de la reproduction de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, sur les côtes atlantiques françaises: vers une explication de la variabilité du captage. Université de La Rochelle.
- Bidigare, R.R., Ondrusek, M.E., Morrow, J.H., Kiefer, D.A., 1990. In-vivo absorption properties of algal pigments 290–302. doi:10.1117/12.21451
- Bindoff, N.L., Willebrand, J., Artale, V., Cazenave, A., Gregory, J.M., Gulev, S., Hanawa, K., Le Quéré, C., Levitus, S., Nojiri, Y., others, 2007. Observations: oceanic climate change and sea level.
- Birch, G.F., Scammell, M.S., Besley, C.H., 2014. The recovery of oyster (*Saccostrea glomerata*) populations in Sydney estuary (Australia). *Environ. Sci. Pollut. Res.* 21, 766–773. doi:10.1007/s11356-013-2168-x
- Bischoff, P.J., Wetmore, S., 2009. Seasonal Abundances of Naked Amoebae in Biofilms on Shells of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) with Comparative Data from Rock Scrapings. *J. Eukaryot. Microbiol.* 56, 397–399. doi:10.1111/j.1550-7408.2009.00415.x
- Blake, D., Burrows, W., 2001. Survivor bonds: Helping to hedge mortality risk. *J. Risk Insur.* 339–348.

- Blanchet, M.H., 2004. Structure et fonctionnement des peuplements benthiques du Bassin d'Arcachon. Napier University.
- Blouin, N.A., Brodie, J.A., Grossman, A.C., Xu, P., Brawley, S.H., 2011. Porphyra: a marine crop shaped by stress. *Trends Plant Sci.* 16, 29–37. doi:10.1016/j.tplants.2010.10.004
- Boaventura, D., Re, P., Cancela da Fonseca, L., Hawkins, S.J., 2002. Intertidal rocky shore communities of the continental Portuguese coast: analysis of distribution patterns. *Mar. Ecol.* 23, 69–90.
- Bodoy, A., Garnier, J., Razet, D., Geairon, P., 1990. Mass mortalities of oysters (*Crassostrea gigas*) during spring 1988 in the bay of Marennes-Oléron, related to environmental conditions, in: CIEM Conseil International Pour l'Exploration de La Mer.
- Bogrekci, I., Lee, W.S., 2004. The effects of soil moisture content on reflectance spectra of soils using UV-VIS-NIR spectroscopy, in: *Proc. 7th Int. Conf. Precision Agric.*
- Bonn, F., Rochon, G., 1996. Précis de télédétection: Principes et méthodes. Presses de l'Université du Québec.
- Bonn, F., Rochon, G., 1992. Précis de télédétection 1 Principes et méthodes, Universités francophones. Presses de l'Université du Québec, Sillery.
- Booth, D.M., Heck Jr, K.L., 2009. Effects of the American oyster *Crassostrea virginica* on growth rates of the seagrass *Halodule wrightii*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 389, 117–126.
- Bornet, M.E., Flahault, C., 1889. Sur Quelques Plantes Vivant Dans Le Test Calcaire Des Mollusques. *Bull. Société Bot. Fr.* 36, CXLVII–CLXXVI. doi:10.1080/00378941.1889.10835893
- Borsje, B.W., van Wesenbeeck, B.K., Dekker, F., Paalvast, P., Bouma, T.J., van Katwijk, M.M., de Vries, M.B., 2011. How ecological engineering can serve in coastal protection. *Ecol. Eng.* 37, 113–122. doi:10.1016/j.ecoleng.2010.11.027
- Botha, E.J., Brando, V.E., Anstee, J.M., Dekker, A.G., Sagar, S., 2013. Increased spectral resolution enhances coral detection under varying water conditions. *Remote Sens. Environ.* 131, 247–261. doi:10.1016/j.rse.2012.12.021
- Boudouresque, C.F., 2012. Les invasions et transferts biologiques, avec une attention spéciale au milieu marin. GIS Posidonie publisher, Marseille.
- Boudouresque, C.F., 2005. Les espèces introduites et invasives en milieu marin. GIS Posidonie.
- Boudouresque, C.F., 1999. Introduced species in the Mediterranean: routes, kinetics and consequences. *MAP Tech. Rep. Ser.* 51–72.
- Boudouresque, C.F., Verlaque, M., 2012. An overview of species introduction and invasion processes in marine and coastal lagoon habitats. *CBM-Cah. Biol. Mar.* 53, 309.
- Boudouresque, C.F., Verlaque, M., 2002. Biological pollution in the Mediterranean Sea: invasive versus introduced macrophytes. *Mar. Pollut. Bull.* 44, 32–38.

- Boudry, P., Heurtebise, S., Collet, B., Cornette, F., Gérard, A., 1998. Differentiation between populations of the Portuguese oyster, *Crassostrea angulata* (Lamark) and the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), revealed by mtDNA RFLP analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 226, 279–291.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bacher, C., Jonquières, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134, 143–154. doi:10.1016/0044-8486(95)00036-2
- Bougrier, S., Hawkins, A.J.S., Héral, M., 1997. Preingestive selection of different microalgal mixtures in *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*, analysed by flow cytometry. *Aquaculture* 150, 123–134.
- Bougrier, S., Raguene, G., Bachere, E., Tige, G., Grizel, H., 1986. Essai de réimplantation de *Crassostrea angulata* en France. Résistance au chambrage et comportement des hybrides *C. angulata*-*C. gigas*, in: CIEM Conseil International Pour l'Exploration de La Mer.
- Bourget, E., 1977. Shell structure in sessile barnacles. *Nat Can* 104, 281–323.
- Brandt, G., Wehrmann, A., Wirtz, K.W., 2008. Rapid invasion of *Crassostrea gigas* into the German Wadden Sea dominated by larval supply. *J. Sea Res.* 59, 279–296. doi:10.1016/j.seares.2008.03.004
- Briggs, J.C., 2007. Marine biogeography and ecology: invasions and introductions. *J. Biogeogr.* 34, 193–198. doi:10.1111/j.1365-2699.2006.01632.x
- Brito, A.C., Benyoucef, I., Jesus, B., Brotas, V., Gernez, P., Mendes, C.R., Launeau, P., Dias, M.P., Barillé, L., 2013. Seasonality of microphytobenthos revealed by remote-sensing in a South European estuary. *Cont. Shelf Res.* 66, 83–91. doi:10.1016/j.csr.2013.07.004
- Broekhoven, W. van, 2005. Macrofaunal diversity on beds of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Oosterschelde estuary.
- Broge, N.H., Mortensen, J.V., 2002. Deriving green crop area index and canopy chlorophyll density of winter wheat from spectral reflectance data. *Remote Sens. Environ.* 81, 45–57. doi:10.1016/S0034-4257(01)00332-7
- Brotas, V., Catarino, F., 1995. Microphytobenthos primary production of Tagus estuary intertidal flats (Portugal). *Netherland J. Aquat. Ecol.* 29, 333–339.
- Brotas, V., Plante-Cuny, M.-R., 2003. The use of HPLC pigment analysis to study microphytobenthos communities. *Acta Oecologica* 24, S109–S115.
- Brotas, V., Plante-Cuny, M.R., 1998. Spatial and temporal patterns of microphytobenthic taxa of estuarine tidal flats in the Tagus Estuary (Portugal) using pigment analysis by HPLC. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 171, 43–57.
- Bryant, R., Moran, M.S., Thoma, D.P., Collins, C.H., Skirvin, S., Rahman, M., Slocum, K., Starks, P., Bosch, D., Dugo, M.G., 2007. Measuring surface roughness height to parameterize radar backscatter models for retrieval of surface soil moisture. *IEEE Geosci. Remote Sens. Lett.* 4, 137–141.
- Buroker, N.E., 1983. Sexuality with respect to shell length and group size in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Malacologia* 23, 271–279.

- Buschmann, C., Nagel, E., 1993. In vivo spectroscopy and internal optics of leaves as basis for remote sensing of vegetation. *Int. J. Remote Sens.* 14, 711–722.
- Büttger, H., Asmus, H., Asmus, R., Buschbaum, C., Dittmann, S., Nehls, G., 2008. Community dynamics of intertidal soft-bottom mussel beds over two decades. *Helgol. Mar. Res.* 62, 23–36. doi:10.1007/s10152-007-0099-y
- Büttger, H., Nehls, G., Witte, S., 2011. High mortality of Pacific oysters in a cold winter in the North-Frisian Wadden Sea. *Helgol. Mar. Res.* 65, 525–532. doi:10.1007/s10152-011-0272-1
- Buzin, F., Dupuy, B., Lefebvre, S., Barillé, L., Haure, J., 2015. Storage of Pacific oysters *Crassostrea gigas* in recirculating tank: Ammonia excretion and potential nitrification rates. *Aquac. Eng.* 64, 8–14. doi:10.1016/j.aquaeng.2014.11.007
- Byrd, K.B., O'Connell, J.L., Di Tommaso, S., Kelly, M., 2014. Evaluation of sensor types and environmental controls on mapping biomass of coastal marsh emergent vegetation. *Remote Sens. Environ.* 149, 166–180. doi:10.1016/j.rse.2014.04.003
- Campbell, S.E., Cole, K., 1984. Developmental studies on cultured endolithic conchocelis (Rhodophyta), in: Eleventh International Seaweed Symposium. Springer, pp. 201–208.
- Cantalloube, H., Nahum, C., 2000. How to compute a multi-look SAR image? *Eur. SPACE AGENCY-Publ.-ESA SP 450*, 635–640.
- Cante, M.T., STEFANO M, D., Giudice, F., Totti, C., Russo, G.F., 2008. Marine gastropod shells as selective microenvironments for diatom communities, in: 20th International Diatom Symposium.
- Cardoso, J.F.M.F., Langlet, D., Loff, J.F., Martins, A.R., Witte, J.I., Santos, P.T., van der Veer, H.W., 2007. Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. *J. Sea Res.* 57, 303–315. doi:10.1016/j.seares.2006.11.003
- Cariou-Le Gall, V., Blanchard, G.F., 1995. Monthly HPLC measurements of pigment concentration from an intertidal muddy sediment of Marennes-Oléron Bay, France. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 121, 171–179.
- Carlton, J.T., 1998. Ballast water: ecological and fisheries implications. *International Council for the Exploration of the Sea*.
- Carlton, J.T., 1996. Biological Invasions and Cryptogenic Species. *Ecology* 77, 1653–1655. doi:10.2307/2265767
- Carlton, J.T., 1992. Dispersal of living organisms into aquatic ecosystems as mediated by aquaculture and fisheries activities. *Dispersal Living Org. Aquat. Ecosyst.* 13–45.
- Carlton, J.T., 1985. Transoceanic and interoceanic dispersal of coastal marine organisms: the biology of ballast water. *Oceanogr. Mar. Biol.* 23, 313–371.
- Carpenter, W., 1845. On the microscopic structure of shells: *British Association for the Advancement of Science Report*, v. 14.
- Carrasco, M.F., Barón, P.J., 2010. Analysis of the potential geographic range of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) based on surface seawater temperature satellite data and climate charts: the coast of South America as a study case. *Biol. Invasions* 12, 2597–2607. doi:10.1007/s10530-009-9668-0

- Carrère, V., Spilmont, N., Davoult, D., 2004. Comparison of simple techniques for estimating chlorophyll a concentration in the intertidal zone using high spectral-resolution field-spectrometer data. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274, 31–40. doi:10.3354/meps274031
- Carroll, J., Gobler, C.J., Peterson, B.J., 2008. Resource-restricted growth of eelgrass in New York estuaries: light limitation, and alleviation of nutrient stress by hard clams. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 369, 51–62.
- Casal, G., Kutser, T., Domínguez-Gómez, J.A., Sánchez-Carnero, N., Freire, J., 2011. Mapping benthic macroalgal communities in the coastal zone using CHRIS-PROBA mode 2 images. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 94, 281–290. doi:10.1016/j.ecss.2011.07.008
- Cassou, C., Cattiaux, J., 2016. Disruption of the European climate seasonal clock in a warming world. *Nat. Clim. Change* 6, 589–594. doi:10.1038/nclimate2969
- Castaños, C., Pascual, M., 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. *J. Shellfish Res.* 28, 837–847.
- Castorani, M.C.N., Glud, R.N., Hasler-Sheetal, H., Holmer, M., 2015. Light indirectly mediates bivalve habitat modification and impacts on seagrass. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 472, 41–53. doi:10.1016/j.jembe.2015.07.001
- Cerco, C.F., 2015. A Multi-module Approach to Calculation of Oyster (*Crassostrea virginica*) Environmental Benefits. *Environ. Manage.* 56, 467–479.
- Cerco, C.F., 2014. Calculation of Oyster Benefits with a Bioenergetics Model of the Virginia Oyster. DTIC Document.
- Chamberlain, A.H.L., 1976. Algal settlement and secretion of adhesive materials, in: *Proc. 3rd Intern. Biodegrad. Symp., Appl. Sci., London.* pp. 417–432.
- Chavez-Villalba, J., Cochard, J.-C., Pennec, M. le, Barret, J., Enriquez-Diaz, M., Caceres-Martinez, C., 2003. Effects of temperature and feeding regimes on gametogenesis and larval production in the oyster, *Crassostrea gigas*. *J. Shellfish Res.* 22, 721–732.
- Chávez-Villalba, J., Pommier, J., Andriamiseza, J., Pouvreau, S., Barret, J., Cochard, J.-C., Le Pennec, M., 2002. Broodstock conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: origin and temperature effect. *Aquaculture* 214, 115–130.
- Chavez-Villalba, J.E., 2001. Conditionnement expérimental de l’huître *Crassostrea gigas*. Thèse de doctorat, Université de Bretagne Occidentale.
- Chen, X., Vierling, L., 2006. Spectral mixture analyses of hyperspectral data acquired using a tethered balloon. *Remote Sens. Environ., Spectral Network* 103, 338–350. doi:10.1016/j.rse.2005.05.023
- Cheney, D.P., MacDonald, B.F., Elston, R.A., 2000. Summer mortality of Pacific oysters, *Crassostrea gigas* (Thunberg): Initial findings on multiple environmental stressors in Puget Sound, Washington, 1998. *ResearchGate* 18, 456–473.
- Chennu, A., Färber, P., Volkenborn, N., Al-Najjar, M.A.A., Janssen, F., de Beer, D., Polerecky, L., 2013. Hyperspectral imaging of the microscale distribution and

- dynamics of microphytobenthos in intertidal sediments: Hyperspectral imaging of MPB biofilms. *Limnol. Oceanogr. Methods* 11, 511–528. doi:10.4319/lom.2013.11.511
- Cherchi, A., Buosi, C., Zuddas, P., Giudici, G.D., 2012. Bioerosion by microbial euendoliths in benthic foraminifera from heavy metal-polluted coastal environments of Portovesme (south-western Sardinia, Italy). *Biogeosciences* 9, 4607–4620.
- Child, A.R., Laing, I., 1998. Comparative low temperature tolerance of small juvenile European, *Ostrea edulis* L., and Pacific oysters, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Aquac. Res.* 29, 103–113.
- Cho, S.-M., Jeong, W.-G., 2005. Spawning impact on lysosomal stability of the Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 244, 383–387. doi:10.1016/j.aquaculture.2004.12.013
- Choe, B.-H., Kim, D., Hwang, J.-H., Oh, Y., Moon, W.M., 2012. Detection of oyster habitat in tidal flats using multi-frequency polarimetric SAR data. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 97, 28–37. doi:10.1016/j.ecss.2011.11.007
- Clark, R.N., Gallagher, A.J., Swayze, G.A., 1990. Material absorption band depth mapping of imaging spectrometer data using a complete band shape least-squares fit with library reference spectra, in: *Proceedings of the Second Airborne Visible/Infrared Imaging Spectrometer (AVIRIS) Workshop*. JPL Publication, pp. 176–186.
- Clark, R.N., King, T.V.V., Ager, C., 1995. Initial vegetation species and senescence/stress mapping in the San Louis Valley, Colorado using imaging spectrometry data, Posey, HH, Pendleton, JA, and Van Zyl, D, in: *Proceedings: Summitville Forum '95*, Colorado Geological Survey Spec. Publ. pp. 59–63.
- Clark, R.N., Roush, T.L., 1984. Reflectance spectroscopy: Quantitative analysis techniques for remote sensing applications. *J. Geophys. Res. Solid Earth* 89, 6329–6340. doi:10.1029/JB089iB07p06329
- Clark, R.N., Swayze, G.A., Livo, K.E., Kokaly, R.F., Sutley, S.J., Dalton, J.B., McDougal, R.R., Gent, C.A., 2003. Imaging spectroscopy: Earth and planetary remote sensing with the USGS Tetracorder and expert systems. *J. Geophys. Res. Planets* 108.
- Clout, M., 1998. And now, the Homogocene. *World Conserv.* 97, 98.
- Clout, M., 1995. *Introduced Species: The Greatest Threat to Global Biodiversity?* publisher not identified.
- Coen, L.D., Dumbauld, B.R., Judge, M.L., 2011. Expanding Shellfish Aquaculture: A Review of the Ecological Services Provided by and Impacts of Native and Cultured Bivalves in Shellfish-Dominated Ecosystems, in: Shumway, S.E. (Ed.), *Shellfish Aquaculture and the Environment*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, pp. 239–295.
- Coen, L.D., Luckenbach, M.W., Breitburg, D.L., 1999. The role of oyster reefs as essential fish habitat: a review of current knowledge and some new perspectives, in: *American Fisheries Society Symposium*. pp. 438–454.
- Cognie, B., Barillé, L., 1998. Does bivalve mucus favour the growth of their main food source, microalgae ?
- Cognie, B., Barillé, L., Rincé, Y., 2001. Selective Feeding of the Oyster *Crassostrea gigas* Fed on a Natural microphytobenthos Assemblage. *Estuaries* 24, 126–134.

- Cognie, B., Haure, J., Barillé, L., 2006. Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 259, 249–259. doi:10.1016/j.aquaculture.2006.05.037
- Cohen, A.N., Carlton, J.T., 1998. Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science* 279, 555–558.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J., 2006. Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions. *Biol. Invasions* 8, 1023–1037. doi:10.1007/s10530-005-3735-y
- Coleman, R.A., Underwood, A.J., Benedetti-Cecchi, L., Åberg, P., Arenas, F., Arrontes, J., Castro, J., Hartnoll, R.G., Jenkins, S.R., Paula, J., Santana, P.D., Hawkins, S.J., 2006. A continental scale evaluation of the role of limpet grazing on rocky shores. *Oecologia* 147, 556–564. doi:10.1007/s00442-005-0296-9
- Collins, W., 1978. Remote sensing of crop type and maturity [WWW Document]. URL https://www.researchgate.net/publication/23858919_Remote_sensing_of_crop_type_and_maturity (accessed 10.10.16).
- Combe, J., Launeau, P., Carrere, V., Despan, D., Meleder, V., Barille, L., Sotin, C., 2005. Mapping microphytobenthos biomass by non-linear inversion of visible-infrared hyperspectral images. *Remote Sens. Environ.* 98, 371–387. doi:10.1016/j.rse.2005.07.010
- Combe, J.-P., Le Mouélic, S., Sotin, C., Gendrin, A., Mustard, J.F., Le Deit, L., Launeau, P., Bibring, J.-P., Gondet, B., Langevin, Y., Pinet, P., 2008. Analysis of OMEGA/Mars Express data hyperspectral data using a Multiple-Endmember Linear Spectral Unmixing Model (MELSUM): Methodology and first results. *Planet. Space Sci.* 56, 951–975. doi:10.1016/j.pss.2007.12.007
- Comps, M., 1970. La maladie des branchies chez les huîtres du genre *Crassostrea* caractéristiques et evolution des alterations processus de cicatrisation. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 34, 23–44.
- Cooksey, K.E., 1992. Extracellular polymers in biofilms, in: *Biofilms—science and Technology*. Springer, pp. 137–147.
- Cooksey, K.E., Wigglesworth-Cooksey, B., 1995. Adhesion of bacteria and diatoms to surfaces in the sea: a review. *Aquat. Microb. Ecol.* 9, 87–96.
- Coon, S.L., Walch, M., Fitt, W.K., Weiner, R.M., Bonar, D.B., 1990. Ammonia induces settlement behavior in oyster larvae. *Biol. Bull.* 179, 297–303.
- Costanza, R., d’Arge, R., De Groot, R., Faber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O’neill, R.V., Paruelo, J., others, 1997. The value of the world’s ecosystem services and natural capital.
- Coste, M., 1861. *Voyage d’exploration sur le littoral de la France et de l’Italie*. Imprimerie impériale.
- Cotter, E., Malham, S.K., O’Keeffe, S., Lynch, S.A., Latchford, J.W., King, J.W., Beaumont, A.R., Culloty, S.C., 2010. Summer mortality of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in the Irish Sea: The influence of growth, biochemistry and gametogenesis. *Aquaculture* 303, 8–21. doi:10.1016/j.aquaculture.2010.02.030

- Cranford, P., Dowd, M., Grant, J., Hargrave, B., McGladdery, S., 2003. Ecosystem level effects of marine bivalve aquaculture. *Sci. Rev. Potential Environ. Eff. Aquac. Aquat. Ecosyst.* 1, 51–95.
- Crooks, J.A., 2002. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos* 97, 153–166.
- Crowley, J.K., 1986. Visible and near-infrared spectra of carbonate rocks: Reflectance variations related to petrographic texture and impurities. *J. Geophys. Res. Solid Earth* 91, 5001–5012.
- Cugier, P., Struski, C., Blanchard, M., Mazurié, J., Pouvreau, S., Olivier, F., Trigui, J.R., Thiébaud, E., 2010. Assessing the role of benthic filter feeders on phytoplankton production in a shellfish farming site: Mont Saint Michel Bay, France. *J. Mar. Syst.* 82, 21–34. doi:10.1016/j.jmarsys.2010.02.013
- D'alelio, D., Cante, M.T., Russo, G.F., Totti, C., De Stefano, M., 2010. Epizoic Diatoms On Gastropod Shells, in: Dubinsky, Z., Seckbach, J. (Eds.), *All Flesh Is Grass*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 345–364.
- Dame, R.F., 1993. The Role of Bivalve Filter Feeder Material Fluxes in Estuarine Ecosystems, in: Dame, R.F. (Ed.), *Bivalve Filter Feeders*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 245–269.
- Dame, R.F., Olenin, S., 2005. The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems: Proceedings of the NATO Advanced Research Workshop on The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems, Nida, Lithuania, 4-9 October 2003. Springer Science & Business Media.
- Dame, R.F., Patten, B.C., 1981. Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Mar Ecol Prog Ser* 5, 115–124.
- Dame, R.F., Spurrier, J.D., Wolaver, T.G., 1989. Carbon, nitrogen and phosphorus processing by an oyster reef. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Oldendorf 54, 249–256.
- Dauphin, Y., Ball, A.D., Castillo-Michel, H., Chevallard, C., Cuif, J.-P., Farre, B., Pouvreau, S., Salomé, M., 2013. In situ distribution and characterization of the organic content of the oyster shell *Crassostrea gigas* (Mollusca, Bivalvia). *Micron* 44, 373–383. doi:10.1016/j.micron.2012.09.002
- Davies, A.J., Johnson, M.P., Maggs, C.A., 2007. Limpet grazing and loss of *Ascophyllum nodosum* canopies on decadal time scales. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 339, 131–141.
- Dayton, P.K., 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 351–389.
- De Jonge, B.N., 1994. Dynamics of microphytobenthos biomass in the Ems estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 104, 185–196.
- De Vlas, J., Brinkman, B., Buschbaum, C., Dankers, N., Herlyn, M., Kristensen, P.S., Millat, G., Nehls, G., Ruth, M., Steenbergen, J., others, 2005. Intertidal blue mussel beds. Wadden Sea Qual. Status Rep. 2004 Common Wadden Sea Secr. Trilateral Monit. Assess. Group Qual. Status Rep. Group Karel Essink Wilhelmshav. Common Wadden Sea Secr. Trilateral Monit. Assess. Group Ua.

- De Vriend, H.J., Van Koningsveld, M., 2012. Building with Nature: Thinking, acting and interacting differently. EcoShape, Building with Nature. Presented at the Ecoshape consortium, Delta Programme, Dordrecht, the Netherlands.
- Dean, D., Mann, R., others, 1979. Introduced species and the Maine situation. *Exot. Species Maric.* 149–164.
- Degremont, L., Bordeyne, F., Yonneau, C., Maurouard, E., Nourry, M., 2011. Evaluation de la survie du naissain de captage naturel chez l'huître creuse *Crassostrea gigas* en fonction de la période des pontes à partir de lots sélectionnés pour les caractères de survie et efforts de reproduction.
- Dehouck, A., Lafon, V., Baghdadi, N., Roubache, A., Rabaute, T., 2011. Potential of TerraSAR-X imagery for mapping intertidal coastal wetlands, in: Proceedings of the 4th TerraSAR-X Science Team Meeting, Oberpfaffenhofen.
- Demetriades-Shah, T.H., Steven, M.D., Clark, J.A., 1990. High resolution derivative spectra in remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 33, 55–64. doi:10.1016/0034-4257(90)90055-Q
- Deslous-Paoli, J.-M., Héral, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living Resour.* 1, 239–249.
- Deslous-Paoli, J.-M., Héral, M., Goulletquer, P., Boromthanarat, W., Razet, D., Garnier, J., Prou, J., Barille, L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Oceanis* 13, 575–579.
- Desroy, N., Dubois, S.F., Fournier, J., Ricquiers, L., Le Mao, P., Guerin, L., Gerla, D., Rougerie, M., Legendre, A., 2011. The conservation status of *Sabellaria alveolata* (L.) (Polychaeta: Sabellariidae) reefs in the Bay of Mont-Saint-Michel: SABELLARIA REEF CONSERVATION. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 21, 462–471. doi:10.1002/aqc.1206
- Diederich, S., 2006. High survival and growth rates of introduced Pacific oysters may cause restrictions on habitat use by native mussels in the Wadden Sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 328, 211–227. doi:10.1016/j.jembe.2005.07.012
- Diederich, S., 2005. Differential recruitment of introduced Pacific oysters and native mussels at the North Sea coast: coexistence possible? *J. Sea Res.* 53, 269–281. doi:10.1016/j.seares.2005.01.002
- Diederich, S., Nehls, G., Beusekom, J. van, Reise, K., 2004. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgol. Mar. Res.* 59, 97.
- Diederich, S., Nehls, G., van Beusekom, J.E.E., Reise, K., 2005. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgol. Mar. Res.* 59, 97–106. doi:10.1007/s10152-004-0195-1
- Díez, I., Secilla, A., Santolaria, A., Gorostiaga, J.M., 2008. Ecological monitoring of intertidal phytobenthic communities of the Basque Coast (N. Spain) following the Prestige oil spill. *Environ. Monit. Assess.* 159, 555. doi:10.1007/s10661-008-0651-5

- Dinamani, P., 1971. Occurrence of the Japanese oyster, *Crassostrea Gigas* (thunberg), in northland, New Zealand. N. Z. J. Mar. Freshw. Res. 5, 352–357. doi:10.1080/00288330.1971.9515388
- Dollfus, R.P., 1921. Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître. Notes Mém. 7.
- Drew, K.M., 1949. Conchocelis-Phase in the Life-History of *Porphyra umbilicalis* (L.). Kütz Nat. 1644174 748-749.
- Drinkwaard, A.C., 1999. Introductions and developments of oysters in the North Sea area: a review. Helgoländer Meeresunters. 52, 301.
- Driskell, W.B., Ruesink, J.L., Lees, D.C., Houghton, J.P., Lindstrom, S.C., 2001. Long-term signal of disturbance: *Fucus gardneri* after the Exxon Valdez Oil spill. Ecol. Appl. 11, 815–827.
- Duarte, C.M., Middelburg, J.J., Caraco, N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle. Biogeosciences 2, 1–8.
- Dubois, S., 2003. Écologie des formations récifales à *Sabellaria alveolata* (L.) : valeur fonctionnelle et patrimoniale. Paris, Muséum national d'histoire naturelle.
- Dubois, S., Commito, J.A., Olivier, F., Retière, C., 2006. Effects of epibionts on *Sabellaria alveolata* (L.) biogenic reefs and their associated fauna in the Bay of Mont Saint-Michel. Estuar. Coast. Shelf Sci., Ecological and Management Implications on Seagrass Landscapes 68, 635–646. doi:10.1016/j.ecss.2006.03.010
- Dubois, S., Marin-Léal, J.C., Ropert, M., Lefebvre, S., 2007. Effects of oyster farming on macrofaunal assemblages associated with *Lanice conchilega* tubeworm populations: A trophic analysis using natural stable isotopes. Aquaculture 271, 336–349. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.03.023
- Dulvy, N.K., Sadovy, Y., Reynolds, J.D., 2003. Extinction vulnerability in marine populations. Fish Fish. 4, 25–64. doi:10.1046/j.1467-2979.2003.00105.x
- Dumbauld, B., McCoy, L., 2015. Effect of oyster aquaculture on seagrass *Zostera marina* at the estuarine landscape scale in Willapa Bay, Washington (USA). Aquac. Environ. Interact. 7, 29–47. doi:10.3354/aei00131
- Dumbauld, B.R., Ruesink, J.L., Rumrill, S.S., 2009. The ecological role of bivalve shellfish aquaculture in the estuarine environment: A review with application to oyster and clam culture in West Coast (USA) estuaries. Aquaculture 290, 196–223. doi:10.1016/j.aquaculture.2009.02.033
- Dundon, W.G., Arzul, I., Omnes, E., Robert, M., Magnabosco, C., Zambon, M., Gennari, L., Toffan, A., Terregino, C., Capua, I., others, 2011. Detection of Type 1 Ostreid Herpes variant (OsHV-1 μ var) with no associated mortality in French-origin Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* farmed in Italy. Aquaculture 314, 49–52.
- Dupont, C., Gruet, Y., 2005. Malacofaune et crustacés marins des amas coquilliers mésolithiques de Beg-an-Dorchenn (Plomeur, Finistère) et de Beg-er-Vil (Quiberon, Morbihan). Mém. Société Préhistorique Fr. 36, 139–161.
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam Hoai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y., Le Gall, S., 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic

- community of the Mediterranean Thau Lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 205, 171–184.
- Dutertre, M., 2009. Invasion des populations férales de l’huître creuse *C.GIGAS* : Stratégies d’alimentation et de reproduction dans les habitats turbides. Université de Nantes.
- Dutertre, M., Beninger, P.G., Barillé, L., Papin, M., Haure, J., 2010. Rising water temperatures, reproduction and recruitment of an invasive oyster, *Crassostrea gigas*, on the French Atlantic coast. Mar. Environ. Res. 69, 1–9. doi:10.1016/j.marenvres.2009.07.002
- Dutertre, M., Beninger, P.G., Barillé, L., Papin, M., Rosa, P., Barillé, A.-L., Haure, J., 2009. Temperature and seston quantity and quality effects on field reproduction of farmed oysters, *Crassostrea gigas*, in Bourgneuf Bay, France. Aquat. Living Resour. 22, 319–329. doi:10.1051/alr/2009042
- Dutertre, M., Ernande, B., Haure, J., Barillé, L., 2016. Spatial and temporal adjustments in gill and palp size in the oyster *Crassostrea gigas*. J. Molluscan Stud. doi:10.1093/mollus/eyw025
- Dye, A.H., White, D.R.A., 1991. Intertidal microalgal production and molluscan herbivory in relation to season and elevation on two rocky shores on the east coast of southern Africa. South Afr. J. Mar. Sci. 11, 483–489. doi:10.2989/025776191784287646
- Edwards, C., 1977. A study in erratic distribution: the occurrence of the medusa *Gonionemus* in relation to the distribution of oysters. Adv. Mar. Biol. 14, 251–284.
- EFSA Panel on Animal Health and welfare (AHAW), 2010. Scientific Opinion on the increased mortality events in Pacific oysters, *Crassostrea gigas*: Oyster mortality. EFSA J. 8, 1894. doi:10.2903/j.efsa.2010.1894
- Eldredge, L.G., Humphries, J.D., 1994. Perspectives in aquatic exotic species management in the Pacific Islands. SPC.
- Elmore, A.J., Mustard, J.F., Manning, S.J., Lobell, D.B., 2000. Quantifying vegetation change in semiarid environments: precision and accuracy of spectral mixture analysis and the normalized difference vegetation index. Remote Sens. Environ. 73, 87–102.
- Elton, C.S., 2000. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. University of Chicago Press.
- Engkvist, R., Malm, T., Nilsson, J., 2004. Interaction between isopod grazing and wave action: a structuring force in macroalgal communities in the southern Baltic Sea. Aquat. Ecol. 38, 403–413.
- Engkvist, R., Malm, T., Tobiasson, S., 2000. Density dependent grazing effects of the isopod *Idotea baltica* Pallas on *Fucus vesiculosus* L in the Baltic Sea. Aquat. Ecol. 34, 253–260.
- Eno, N.C., Clark, R.A., Sanderson, W.G., Joint Nature Conservation Committee (Great Britain), 1997. Non-native marine species in British waters: a review and directory. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.

- Enríquez-Díaz, M., Pouvreau, S., Chávez-Villalba, J., Le Pennec, M., 2009. Gametogenesis, reproductive investment, and spawning behavior of the Pacific giant oyster *Crassostrea gigas*: evidence of an environment-dependent strategy. *Aquac. Int.* 17, 491–506.
- Eriksson, B.K., Johansson, G., 2003. Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *Eur. J. Phycol.* 38, 217–222. doi:10.1080/0967026031000121688
- Escapada, M., Juan Pablo, I., Daleo, P., Alberti, J., Iribarne, O., Borges, M., Dos Santos, E., Gagliardini, D., Lasta, M., 2004. The distribution and ecological effects of the introduced pacific oyster *C.gigas* in northern Patagonia.
- Everett, R.A., Ruiz, G.M., Carlton, J.T., 1995. Effect of oyster mariculture on submerged aquatic vegetation: an experimental test in a Pacific Northwest estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 125, 205–217.
- Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., Le Pennec, M., Pouvreau, S., 2005. Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture* 250, 458–470.
- Falkowski, P.G., Raven, J.A., 2013. Aquatic photosynthesis. Princeton University Press.
- FAO, 2014. FIGIS - Fisheries Statistics - Aquaculture [WWW Document]. URL <http://www.fao.org/fishery/statistics/global-aquaculture-production/query/fr> (accessed 9.28.16).
- FAO, 2006. The state of world fisheries and aquaculture 2006. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Farley, C.A., 1992. Mass mortalities and infectious lethal diseases in bivalve molluscs and associations with geographic transfers of populations. *Dispersal Living Org. Aquat. Ecosyst.* 139–154.
- Ferguson, R.L., Korfmacher, K., 1997. Remote sensing and GIS analysis of seagrass meadows in North Carolina, USA. *Aquat. Bot., Geographic information systems and remote sensing in Aquatic Botany* 58, 241–258. doi:10.1016/S0304-3770(97)00038-7
- Ferreira, J.G., Duarte, P., Ball, B., 1998. Trophic capacity of Carlingford Lough for oyster culture – analysis by ecological modelling. *Aquat. Ecol.* 31, 361–378. doi:10.1023/A:1009952729216
- Ferreira, J.G., Hawkins, A.J.S., Bricker, S.B., 2011. The Role of Shellfish Farms in Provision of Ecosystem Goods and Services, in: Shumway, S.E. (Ed.), *Shellfish Aquaculture and the Environment*. Wiley-Blackwell, Oxford, UK, pp. 3–31.
- Ferreira, J.G., Hawkins, S.J., Jenkins, S.R., 2015. Physical and biological control of fucoid recruitment in range edge and range centre populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 518, 85–94. doi:10.3354/meps11016
- Ferreira, J.G., Sequeira, A., Hawkins, A.J.S., Newton, A., Nickell, T.D., Pastres, R., Forte, J., Bodoy, A., Bricker, S.B., 2009. Analysis of coastal and offshore aquaculture: Application of the FARM model to multiple systems and shellfish species. *Aquaculture* 289, 32–41. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.12.017

- Ferreira, S., Seeliger, U., 1985. The colonization process of algal epiphytes on *Ruppia marítima* L. Bot. Mar. 28, 245–250.
- Fey, F., Dankers, N., Steenbergen, J., Goudswaard, K., 2009. Development and distribution of the non-indigenous Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in the Dutch Wadden Sea. Aquac. Int. 18, 45–59. doi:10.1007/s10499-009-9268-0
- Filella, I., Penuelas, J., 1994. The red edge position and shape as indicators of plant chlorophyll content, biomass and hydric status. Int. J. Remote Sens. 15, 1459–1470.
- Filgueira, R., Byron, C., Comeau, L., Costa-Pierce, B., Cranford, P., Ferreira, J., Grant, J., Guyondet, T., Jansen, H., Landry, T., McKindsey, C., Petersen, J., Reid, G., Robinson, S., Smaal, A., Sonier, R., Strand, Ø, Strohmeier, T., 2015. An integrated ecosystem approach for assessing the potential role of cultivated bivalve shells as part of the carbon trading system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 518, 281–287. doi:10.3354/meps11048
- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L.A., Grant, J., 2014. A fully-spatial ecosystem-DEB model of oyster (*Crassostrea virginica*) carrying capacity in the Richibucto Estuary, Eastern Canada. J. Mar. Syst. 136, 42–54. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.03.015
- Filgueiraa, R., Comeaua, L.A., Guyondeta, T., McKindseyb, C.W., Byronc, C.J., 2015. Modelling Carrying Capacity of Bivalve Aquaculture: A Review of Definitions and Methods. Springer.
- Fitt, W.K., Coon, S.L., 1992. Evidence for ammonia as a natural cue for recruitment of oyster larvae to oyster beds in a Georgia salt marsh. Biol. Bull. 182, 401–408.
- Fleury, E., D'Amico, F., Bouget, J.F., Chabirand, J.M., Foullaron, P., Grizon, J., Lamoureux, A., Lebrun, L., Le Gall, P., Louis, W., Mary, C., Maurer, D., Mortreux, J., Normand, J., Palvadeau, H., Penot, J., Pépin, J.F., Petton, B., Pien, S., Pouvreau, S., Quéau, I., Robert, S., Seugnet, J.L., 2015. RESCO-Réseau d'observations Conchyliques: Rapport annuel Campagne 2014.
- Forrest, B.M., Keeley, N.B., Hopkins, G.A., Webb, S.C., Clement, D.M., 2009. Bivalve aquaculture in estuaries: Review and synthesis of oyster cultivation effects. Aquaculture 298, 1–15. doi:10.1016/j.aquaculture.2009.09.032
- Frost, V.S., Stiles, J.A., Shanmugan, K.S., Holtzman, J.C., 1982. A model for radar images and its application to adaptive digital filtering of multiplicative noise. IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell. 4, 157–166.
- Fung, A.K., Shah, M.R., Tjuatja, S., 1994. Numerical simulation of scattering from three-dimensional randomly rough surfaces. IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 32, 986–994.
- Fyfe, S.K., 2003. Spatial and temporal variation in spectral reflectance: Are seagrass species spectrally distinct? Limnol. Oceanogr. 48, 464–479.
- Gade, M., Alpers, W., Melsheimer, C., Tanck, G., 2008. Classification of sediments on exposed tidal flats in the German Bight using multi-frequency radar data. Remote Sens. Environ., Remote Sensing Data Assimilation Special Issue 112, 1603–1613. doi:10.1016/j.rse.2007.08.015

- Gade, M., Melchionna, S., 2016. Joint Use of Multiple Synthetic Aperture Radar Imagery for the Detection of Bivalve Beds and Morphological Changes on Intertidal Flats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* doi:10.1016/j.ecss.2016.01.025
- Gade, M., Melchionna, S., Stelzer, K., Kohlus, J., 2014. Multi-frequency SAR data help improving the monitoring of intertidal flats on the German North Sea coast. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 140, 32–42. doi:10.1016/j.ecss.2014.01.007
- Gaffey, S.J., 1986. Spectral reflectance of carbonate minerals in the visible and near infrared (0.35–2.55 microns); calcite, aragonite, and dolomite. *Am. Mineral.* 71, 151–162.
- Galtsoff, P.S., 1961. Physiology of reproduction in molluscs. *Am. Zool.* 273–289.
- Gangnery, A., Chabirand, J.-M., Lagarde, F., Le Gall, P., Oheix, J., Bacher, C., Buestel, D., 2003. Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France). *Aquaculture* 215, 267–290. doi:10.1016/S0044-8486(02)00351-4
- Garnier, M., Labreuche, Y., Garcia, C., Robert, M., Nicolas, J.-L., 2007. Evidence for the Involvement of Pathogenic Bacteria in Summer Mortalities of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas*. *Microb. Ecol.* 53, 187–196. doi:10.1007/s00248-006-9061-9
- Garvis, S.K., Sacks, P.E., Walters, L.J., 2015. Formation, movement, and restoration of dead intertidal oyster reefs in Canaveral National Seashore and Mosquito Lagoon, Florida. *J. Shellfish Res.* 34, 251–258.
- Gay, M., Berthe, F.C., Le Roux, F., 2004. Screening of *Vibrio* isolates to develop an experimental infection model in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Dis. Aquat. Organ.* 59, 49.
- Gérard, A., 1998. Avancées récentes sur la reproduction des huîtres. *Piscic. Fr.* 71–76.
- Gérard, A., Naciri-Graven, Y., Boudry, P., Launey, S., Heurtebise, S., Ledu, C., Phelipot, P., 1995. Contrôle de la gamétogénèse des huîtres creuses et plates. Relations reproduction et génétique, in: Groupe de Travail Sur La Reproduction Des Mollusques. *Bivalves Aquaculture Marine*.
- Gerdes, D., 1983. The Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Part I. Feeding behaviour of larvae and adults. *Aquaculture* 31, 195–219.
- Gernez, P., Barillé, L., Lerouxel, A., Mazeran, C., Lucas, A., Doxaran, D., 2014. Remote sensing of suspended particulate matter in turbid oyster-farming ecosystems. *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 7277–7294. doi:10.1002/2014JC010055
- Gillan, D.C., Cadée, G.C., 2000. Iron-encrusted diatoms and bacteria epibiotic on *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia). *J. Sea Res.* 43, 83–91.
- Girard, S., Pérez Agúndez, J.A., 2014. The effects of the oyster mortality crisis on the economics of the shellfish farming sector: Preliminary review and prospects from a case study in Marennes-Oleron Bay (France). *Mar. Policy* 48, 142–151. doi:10.1016/j.marpol.2014.03.024
- Girouard, G., Bannari, A., El Harti, A., Desrochers, A., 2004. Validated spectral angle mapper algorithm for geological mapping: comparative study between QuickBird and Landsat-TM, in: XXth ISPRS Congress, Geo-Imagery Bridging Continents, Istanbul, Turkey. pp. 12–23.

- Gitelson, A.A., 2004. Wide dynamic range vegetation index for remote quantification of biophysical characteristics of vegetation. *J. Plant Physiol.* 161, 165–173.
- Gitelson, A.A., Kaufman, Y.J., Merzlyak, M.N., 1996. Use of a green channel in remote sensing of global vegetation from EOS-MODIS. *Remote Sens. Environ.* 58, 289–298.
- Glowka, L., Synge, F., McNeely, H., JA Gundling, L., 1994. A guide to the convention on biological diversity. IUCN, Bonn (Alemania). Environmental Law Centre IUCN, Gland (Suiza). Biodiversity Programme.
- Golubic, S., Le Campion-Alsumard, T., Campbell, S.E., 1999. Diversity of marine cyanobacteria. *Bull. Inst. Océan.* 609–610.
- Golubic, S., Schneider, J., 2003. Microbial endoliths as internal biofilms, in: *Fossil and Recent Biofilms*. Springer, pp. 249–263.
- Gong, P.-H., Li, J., Guan, C.-T., Li, M.-J., Liu, C., 2014. Estimation and experiment of carbon sequestration by oysters attached to the enhancement artificial reefs in Laizhou Bay, Shandong, China. *Ying Yong Sheng Tai Xue Bao J. Appl. Ecol. Zhongguo Sheng Tai Xue Xue Hui Zhongguo Ke Xue Yuan Shenyang Ying Yong Sheng Tai Yan Jiu Suo Zhu Ban* 25, 3032–3038.
- Gorab, A., Zribi, M., Baghdadi, N., Mougenot, B., Chabaane, Z., 2015. Potential of X-Band TerraSAR-X and COSMO-SkyMed SAR Data for the Assessment of Physical Soil Parameters. *Remote Sens.* 7, 747–766. doi:10.3390/rs70100747
- Gosling, E.M., 2003. Bivalve molluscs: biology, ecology, and culture. Fishing News Books, Oxford ; Malden, MA.
- Goulletquer, P., Héral, M., 1991. Aquaculture of *Crassostrea gigas* in France. The ecology of *Crassostrea gigas* in Australia, New Zealand, France and Washington State (eds. J. Sutherland & R. Osman), 13-19.
- Goulletquer, P., Soletchnik, P., Le Moine, O., Razet, D., Geairon, P., Faury, N., 1998. Summer mortality of the Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* in the Bay of Marennes-Oleron (France), in: *CIEM Conseil International Pour l'Exploration de La Mer*.
- Grabowski, jonathan H., Peterson, C.H., 2007. Restoring oyster reefs to recover ecosystem services.
- Grabowski, J.H., Hughes, A.R., Kimbro, D.L., Dolan, M.A., 2005. How habitat setting influences restored oyster reef communities. *Ecology* 86, 1926–1935.
- Grangeré, K., Ménesguen, A., Lefebvre, S., Bacher, C., Pouvreau, S., 2009. Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment; The Baie des Veys (France). *J. Sea Res.* 62, 147–158.
- Green, A.A., Berman, M., Switzer, P., Craig, M.D., 1988. A transformation for ordering multispectral data in terms of image quality with implications for noise removal. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 26, 65–74. doi:10.1109/36.3001
- Green, D.S., Crowe, T.P., 2013. Context- and density-dependent effects of introduced oysters on biodiversity. *Biol. Invasions* 16, 1145–1163. doi:10.1007/s10530-013-0569-x

- Green, D.S., Rocha, C., Crowe, T.P., 2013. Effects of Non-indigenous Oysters on Ecosystem Processes Vary with Abundance and Context. *Ecosystems* 16, 881–893. doi:10.1007/s10021-013-9659-y
- Grelon, M., 1978. Saintonge, pays des huîtres vertes. *Rupella*.
- Grizel, H., Comps, M., Bonami, J.-R., Cousserans, F., Duthoit, J.-L., Le Pennec, M.-A., 1974. Recherche sur l'agent de la maladie de la glande digestive de *Ostrea edulis* Linné. *Sci. Pêche* 7–30.
- Grizel, H., Héral, M., 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *J. Cons. ICES J. Mar. Sci.* 47, 399–403.
- Grizel, H., Tige, G., 1973. La maladie de la glande digestive d'*Ostrea edulis* Linné, in: CIEM Conseil International Pour l'Exploration de La Mer.
- Grizzle, R.E., Adams, J.R., Walters, L.J., others, 2002. Historical changes in intertidal oyster (*Crassostrea virginica*) reefs in a Florida lagoon potentially related to boating activities. *J. Shellfish Res.* 21, 749–756.
- Grizzle, R.E., Brodeur, M.A., Abeels, H.A., Greene, J.K., 2008. Bottom habitat mapping using towed underwater videography: subtidal oyster reefs as an example application. *J. Coast. Res.* 103–109.
- Gruet, Y., 1970. Morphologie croissance et faune associée des récifs de *Sabellaria alveolata* (Linné) de la Bernerie-en-Retz (Loire-Atlantique). *Station marine d'Endoume*.
- Gruet, Y., Héral, M., Robert, J.-M., 1976. Premières observations sur l'introduction de la faune associée au naissain d'huîtres Japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg), importé sur la côte Atlantique Française. *Cah. Biol. Mar.* 17, 173–184.
- Gruet, Y., Prigent, D., 1986. Les buttes de Saint-Michel-en-l'Herm (Vendée): caractères de la population d'huîtres (*Ostrea edulis* Linné) et de sa faune associée. *Haliotis* 15, 3–16.
- Grzyski, J., Johnsen, G., Sakshaug, E., 1997. The significance of intracellular self-shading on the biooptical properties of brown, red, and green macroalgae. *J. Phycol.* 33, 408–414.
- Guarini, J.-M., Blanchard, G., Bacher, C., Gros, P., Riera, P., Richard, P., Goulet, D., Galois, R., Prou, J., Sauriau, P.-G., 1998. Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Depuis 2001 166, 131–141.
- Guillaumont, B., Bajjouk, T., Talec, P., 1997. Seaweed and remote sensing: a critical review of sensors and data processing. *Prog. Phycol. Res.* 12, 213–282.
- Guillaumont, B., Callens, L., Dion, P., 1993. Spatial distribution and quantification of *Fucus* species and *Ascophyllum nodosum* beds in intertidal zones using spot imagery, in: Fourteenth International Seaweed Symposium. Springer, pp. 297–305.
- Gullström, M., Lundén, B., Bodin, M., Kangwe, J., Öhman, M.C., Mtolera, M.S.P., Björk, M., 2006. Assessment of changes in the seagrass-dominated submerged vegetation of

- tropical Chwaka Bay (Zanzibar) using satellite remote sensing. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 399–408. doi:10.1016/j.ecss.2005.11.020
- Guo, H., Pennings, S.C., 2012. Post-mortem ecosystem engineering by oysters creates habitat for a rare marsh plant. *Oecologia* 170, 789–798.
- Guo, X., Hedgecock, D., Hershberger, W.K., Cooper, K., Allen Jr, S.K., 1998. Genetic determinants of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Evolution* 394–402.
- Gutierrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90. doi:10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x
- Gutiérrez, J.L., Jones, C.G., Strayer, D.L., Iribarne, O.O., 2003. Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90.
- Gutiérrez-Zugasti, I., Andersen, S.H., Araújo, A.C., Dupont, C., Milner, N., Monge-Soares, A.M., 2011. Shell midden research in Atlantic Europe: State of the art, research problems and perspectives for the future. *Quat. Int., Shell Midden Research: An Interdisciplinary Agenda for the Quaternary and Social Sciences* 239, 70–85. doi:10.1016/j.quaint.2011.02.031
- Guy, C., Roberts, D., 2010. Can the spread of non-native oysters (*Crassostrea gigas*) at the early stages of population expansion be managed? *Mar. Pollut. Bull.* 60, 1059–1064. doi:10.1016/j.marpolbul.2010.01.020
- Hansen, J., Sato, M., Ruedy, R., Lo, K., Lea, D.W., Medina-Elizade, M., 2006. Global temperature change. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 103, 14288–14293. doi:10.1073/pnas.0606291103
- Haure, J., Baud, J.-P., 1995. Approche de la capacité trophique dans le bassin ostréicole (Baie de Bourgneuf).
- Haure, J., Fortin, A., Dupuy, B., Nourry, M., Palvadeau, H., Papin, M., Penisson, C., Martin, J.-L., 2003. Etude comparative des caractéristiques écophysiologiques et des performances de croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* diploïde et triploïde en milieu contrôlé.
- Haure, J., Huvet, A., Palvadeau, H., Nourry, M., Martin, J.-L., Boudry, P., Penisson, C., 2001. Etude de la croissance et de l'activité écophysiologique des huîtres creuses *Crassostrea gigas*, *Crassostrea angulata* et de leurs hybrides en système contrôlé.
- Haydar, D., Wolff, W., 2011. Predicting invasion patterns in coastal ecosystems: relationship between vector strength and vector tempo. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 431, 1–10. doi:10.3354/meps09170
- Hedge, L.H., Johnston, E.L., 2014. Colonisation of the Non-Indigenous Pacific Oyster *Crassostrea gigas* Determined by Predation, Size and Initial Settlement Densities. *PLoS ONE* 9. doi:10.1371/journal.pone.0090621
- Hedley, J.D., Mumby, P.J., Joyce, K.E., Phinn, S.R., 2004. Spectral unmixing of coral reef benthos under ideal conditions. *Coral Reefs* 23, 60–73. doi:10.1007/s00338-003-0354-x
- Helm, M.M., Bourne, N., Lovatelli, A., 2004. Hatchery culture of bivalves: a practical manual. Food and agriculture organization of the United Nations.

- Héral, M., 1993. Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalve molluscs culture, in: *Bivalve Filter Feeders*. Springer, pp. 455–477.
- Héral, M., 1991. Approches de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique, in: *ICES Mar. Sci. Symp.* ICES, pp. 48–62.
- Héral, M., 1989. L'ostreiculture française traditionnelle. In: Barnabé G. (éd.). *Aquaculture, Tec. & Doc.*, Lavoisier, Paris, pp. 347–399.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1991. Oyster culture in European countries. *Estuar. Mar. Bivalve Mollusk Cult.* 154–190.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.-M., Prou, J., 1986. Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle, in: *CIEM Conseil International Pour l'Exploration de La Mer*.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Sornin, J.M., 1983. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Oceanis* 9, 169–194.
- Hernandez Farinas, T., 2015. Analyse et modélisation des évolutions à long terme de la biodiversité phytoplanctonique dans les zones côtières sous l'effet des pressions environnementales et anthropiques. Université Nantes.
- Hickey, J.P., 2008. Carbon sequestration potential of shellfish, in: *Seminars in Sustainability–UniSA*. Wwww. Unisa. Edu. Au.
- Hill, A.S., Hawkins, S.J., 1991. Seasonal and spatial variation of epilithic micro algal distribution and abundance and its ingestion by *Patella vulgata* on a moderately exposed rocky shore. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 71, 403–423.
- Hillebrand, H., Dürselen, C.-D., Kirschtel, D., Pollinger, U., Zohary, T., 1999. Biovolume Calculation for Pelagic and Benthic Microalgae. *J. Phycol.* 35, 403–424. doi:10.1046/j.1529-8817.1999.3520403.x
- Hily, C., 2009. Programme PROGIG_Prolifération de l'huître creuse du Pacifique *C.gigas* sur les côtes Manches-Atlantiques Françaises_Bilan, conséquences écologiques, économiques et ethnologiques (LITEAU).
- Hily, C., Grall, J., Chauvaud, L., Lejart, M., Clavier, J., 2013. CO₂ generation by calcified invertebrates along rocky shores of Brittany, France. *Mar. Freshw. Res.* 64, 91. doi:10.1071/MF12146
- His, E., 1975. La détection des pontes dans le milieu naturel: application de l'ostréographie à l'étude de la reproduction des huîtres, in: *Colloque International de Malacologie Marine Appliquée*.
- His, E., 1972. Premiers éléments de comparaison entre l'huître portugaise et l'huître japonaise. *Sci. Pêche* 219, 1–9.
- Hochberg, E., 2003. Spectral reflectance of coral reef bottom-types worldwide and implications for coral reef remote sensing. *Remote Sens. Environ.* 85, 159–173. doi:10.1016/S0034-4257(02)00201-8
- Hochberg, E.J., Atkinson, M.J., 2003. Capabilities of remote sensors to classify coral, algae, and sand as pure and mixed spectra. *Remote Sens. Environ.* 85, 174–189. doi:10.1016/S0034-4257(02)00202-X

- Hoepffner, N., Sathyendranath, S., 1991. Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton. *Mar Ecol Prog Ser* 73, 1–23.
- Hollander, J., Blomfeldt, J., Carlsson, P., Strand, Å., 2015. Effects of the alien Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) on subtidal macrozoobenthos communities. *Mar. Biol.* 162, 547–555. doi:10.1007/s00227-014-2604-6
- Honkoop, P.J.C., Bayne, B.L., Drent, J., 2003. Flexibility of size of gills and palps in the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata* (Gould, 1850) and the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 282, 113–133.
- Hutchinson, N., Nagarkar, S., Aitchison, J.C., Williams, G.A., 2006. Microspatial variation in marine biofilm abundance on intertidal rock surfaces. *Aquat. Microb. Ecol.*
- Huvet, A., Balabaud, K., Bierne, N., Boudry, P., 2001. Microsatellite analysis of 6-hour-old embryos reveals no preferential intraspecific fertilization between cupped oysters *Crassostrea gigas* and *Crassostrea angulata*. *Mar. Biotechnol.* 3, 448–453.
- Huvet, A., Herpin, A., Dégremont, L., Labreuche, Y., Samain, J.-F., Cunningham, C., 2004. The identification of genes from the oyster *Crassostrea gigas* that are differentially expressed in progeny exhibiting opposed susceptibility to summer mortality. *Gene* 343, 211–220.
- Huvet, A., Lapegue, S., Magoulas, A., Boudry, P., 2000. Mitochondrial and nuclear DNA phylogeography of *Crassostrea angulata*, the Portuguese oyster endangered in Europe. *Conserv. Genet.* 1, 251–262.
- Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Jorna, P.A., Armentina, I., 1992. Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 162, 177–198.
- Imai, T., Numachi, K., Oizumi, J., Sato, S., 1965. Studies on the Mass Mortality of the Oyster in Matsushima Bay II. Search for the Cause of Mass Mortality and the Possibility to Prevent it by Transplantation Experiment. *Bull. Tohoku Natl. Fish. Res. Inst. Shiogama* 27–38.
- Inglis, G.J., 2000. An overview of factors affecting the carrying capacity of coastal embayment for mussel culture. Ministry for the Environment.
- IUCN, 2003. Marine bio-invasions: a challenge for the Med. IUCN Mediterr. Off. Rome.
- Jeffrey, S.W., Vesk, M., 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. na.
- Jeffrey, S.W., Wright, S.W., Zapata, M., 2011. Microalgal classes and their signature pigments, in: Roy, S., Llewellyn, C., Egeland, E.S., Johnsen, G. (Eds.), *Phytoplankton Pigments*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–77.
- Jesus, B., Brotas, V., Marani, M., Paterson, D.M., 2005. Spatial dynamics of microphytobenthos determined by PAM fluorescence. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 65, 30–42. doi:10.1016/j.ecss.2005.05.005
- Jesus, B., Mouget, J.-L., Perkins, R.G., 2008. Detection of Diatom Xanthophyll Cycle Using Spectral Reflectance1. *J. Phycol.* 44, 1349–1359. doi:10.1111/j.1529-8817.2008.00583.x

- Jesus, B., Rosa, P., Mouget, J.-L., Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L., 2014. Spectral-radiometric analysis of taxonomically mixed microphytobenthic biofilms. *Remote Sens. Environ.* 140, 196–205. doi:10.1016/j.rse.2013.08.040
- Jiang, W., Gibbs, M.T., 2005. Predicting the carrying capacity of bivalve shellfish culture using a steady, linear food web model. *Aquaculture* 244, 171–185. doi:10.1016/j.aquaculture.2004.11.050
- John, D.M., Hawkins, S.J., Price, J.H., 1992. Plant-animal interactions in the marine benthos. Oxford University Press, USA.
- Jones, T.O., Whyte, J.N.C., Townsend, L.D., Ginther, N.G., Iwama, G.K., 1995. Effects of domoic acid on haemolymph pH, PCO₂ and PO₂ in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* and the California mussel, *Mytilus californianus*. *Aquat. Toxicol.* 31, 43–55.
- Kaspar, H.F., Gillespie, P.A., Boyer, I.C., MacKenzie, A.L., 1985. Effects of mussel aquaculture on the nitrogen cycle and benthic communities in Kenepuru Sound, Marlborough Sounds, New Zealand. *Mar. Biol.* 85, 127–136. doi:10.1007/BF00397431
- Kater, B.J., Baars, J.M.D., 2004. The potential of aerial photography for estimating surface areas of intertidal Pacific oyster beds (*Crassostrea gigas*). *J. Shellfish Res.* 23, 773–779.
- Kautsky, H., 1991. Influence of eutrophication on the distribution of phytobenthic plant and animal communities. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.* 76, 423–432.
- Kautsky, H., Kautsky, L., Kautsky, N., Kautsky, U., Lindblad, C., 1992. Studies on the *Fucus vesiculosus* community in the Baltic Sea. *Acta Phytogeogr. Suec.* 78, 33–48.
- Kautsky, N., Kautsky, H., Kautsky, U., Waern, M., 1986. Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 28, 1–8.
- Kay, R., Alder, J., 2005. Coastal Planning and Management, 2 edition. ed. CRC Press, London ; New York.
- Kazemipour, F., Launeau, P., Méléder, V., 2012. Microphytobenthos biomass mapping using the optical model of diatom biofilms: Application to hyperspectral images of Bourgneuf Bay. *Remote Sens. Environ.* 127, 1–13. doi:10.1016/j.rse.2012.08.016
- Kazemipour, F., Méléder, V., Launeau, P., 2011. Optical properties of microphytobenthic biofilms (MPBOM): Biomass retrieval implication. *J. Quant. Spectrosc. Radiat. Transf.* 112, 131–142. doi:10.1016/j.jqsrt.2010.08.029
- Kelly, J.A., Honeywill, C., Paterson, D.M., 2001. Microscale analysis of chlorophyll-a in cohesive, intertidal sediments: the implications of microphytobenthos distribution. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 81, 151–162.
- Kelly, J.R., Proctor, H., Volpe, J.P., 2008. Intertidal community structure differs significantly between substrates dominated by native eelgrass (*Zostera marina* L.) and adjacent to the introduced oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) in British Columbia, Canada. *Hydrobiologia* 596, 57–66. doi:10.1007/s10750-007-9057-6

- Kelly, J.R., Volpe, J.P., 2007. Native eelgrass (*Zostera marina* L.) survival and growth adjacent to non-native oysters (*Crassostrea gigas* Thunberg) in the Strait of Georgia, British Columbia. *Bot. Mar.* 50. doi:10.1515/BOT.2007.017
- Keser, M., Swenarton, J.T., Foertch, J.F., 2005. Effects of thermal input and climate change on growth of *Ascophyllum nodosum* (Fucales, Phaeophyceae) in eastern Long Island Sound (USA). *J. Sea Res.* 54, 211–220. doi:10.1016/j.seares.2005.05.001
- Kobayashi, M., Hofmann, E.E., Powell, E.N., Klinck, J.M., Kusaka, K., 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 149, 285–321.
- Kochmann, J., Buschbaum, C., Volkenborn, N., Reise, K., 2008. Shift from native mussels to alien oysters: Differential effects of ecosystem engineers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 364, 1–10. doi:10.1016/j.jembe.2008.05.015
- Korringa, P., 1954. The Shell of *Ostrea Edulis* as a Habitat. *Arch. Néerl. Zool.* 10, 32–146. doi:10.1163/036551654X00122
- Krassoi, F.R., Brown, K.R., Bishop, M.J., Kelaher, B.P., Summerhayes, S., 2008. Condition-specific competition allows coexistence of competitively superior exotic oysters with native oysters. *J. Anim. Ecol.* 77, 5–15. doi:10.1111/j.1365-2656.2007.01316.x
- Krebs, C.J., 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York.
- Kruse, F.A., 1988. Use of airborne imaging spectrometer data to map minerals associated with hydrothermally altered rocks in the northern Grapevine Mountains, Nevada, and California. *Remote Sens. Environ.* 24, 31–51.
- Kruse, F.A., Lefkoff, A.B., 1999. Analysis of spectral data of manmade materials, military targets, and background using an expert system based approach. *Proc. ISSSR99* 31, 339–350.
- Kruse, F.A., Lefkoff, A.B., Boardman, J.W., Heidebrecht, K.B., Shapiro, A.T., Barloon, P.J., Goetz, A.F.H., 1993. The Spectral Image Processing System (SIPS) - Interactive visualization and analysis of imaging spectrometer data.
- Kuan, D.T., Sawchuk, A.A., Strand, T.C., Chavel, P., 1985. Adaptive noise smoothing filter for images with signal-dependent noise. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* 7, 165–177.
- Kühl, M., Polerecky, L., 2008. Functional and structural imaging of phototrophic microbial communities and symbioses. *Aquat. Microb. Ecol.* 53, 99–118.
- Kutser, T., Jupp, D.L.B., 2006. On the possibility of mapping living corals to the species level based on their optical signatures. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Salt Marsh Geomorphology: Physical and ecological effects on landform* 69, 607–614. doi:10.1016/j.ecss.2006.05.026
- Kutser, T., Vahtmäe, E., Martin, G., 2006. Assessing suitability of multispectral satellites for mapping benthic macroalgal cover in turbid coastal waters by means of model simulations. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67, 521–529. doi:10.1016/j.ecss.2005.12.004
- Lacoste, A., Jalabert, F., Malham, S., Cueff, A., Gelebart, F., Cordevant, C., Lange, M., Poulet, S.A., 2001. A *Vibrio splendidus* strain is associated with summer mortality of

- juvenile oysters *Crassostrea gigas* in the Bay of Morlaix (North Brittany, France). *Dis. Aquat. Organ.* 46, 139–145.
- Landis, J.R., Koch, G.G., 1977. The measurement of observer agreement for categorical data. *biometrics* 159–174.
- Lango-Reynosol, F., Devauchelle, N., Le Pennes, M., Hatt, P.-J., 1999. Elements of reproductive strategy in oysters, *Crassostrea gigas*, from the “Rade de Brest”, France. *Invertebr. Reprod. Dev.* 36, 141–144.
- Lasiak, T.A., White, D.R.A., 1993. Microalgal food resources and competitive interactions among the intertidal limpets *Cellana capensis* (Gmelin, 1791) and *Siphonaria concinna* Sowerby, 1824. *South Afr. J. Mar. Sci.* 13, 97–108.
- Laugen, A.T., Hollander, J., Obst, M., Strand, \AAsa, 2015. The Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Invasion in Scandinavian Coastal Waters: Impact on Local Ecosystem Services.
- Le Borgne, 1973. Observations sur la reproduction des huîtres dans la Seudre (Bassin de Marennes-Oléron).
- Le Borgne, A., Gras, P., Comps, M., Razet, D., 1973. Observations sur la reproduction des huîtres dans la Seudre (Bassin de Marennes-Oléron) en 1972. Presented at the Communication présentée au Congrès International de la Mer 1973, Comité des Crustacés, coquillages et benthos.
- Le Bris, A., Rosa, P., Benyoucef, I., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Robin, M., Launeau, P., Barille, L., 2016a. Utilisation de la télédétection pour l'estimation du stock d'huîtres sauvages en baie de Bourgneuf (partie Loire-Atlantique) (SMIDAP). Université de Nantes.
- Le Bris, A., Rosa, P., Lerouxel, A., Cognie, B., Gernez, P., Launeau, P., Robin, M., Barillé, L., 2016b. Hyperspectral remote sensing of wild oyster reefs. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 172, 1–12. doi:10.1016/j.ecss.2016.01.039
- Le Champion-Alsumard, T., 1979. Les cyanophycées endolithes marines. Systématique, ultrastructure, écologie et biodestruction. *Oceanol. Acta* 2, 143–156.
- Le Champion-Alsumard, T., Golubic, S., Hutchings, P., 1995. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals: *Porites lobata* (Moorea, French Polynesia). *Oceanogr. Lit. Rev.* 9, 781.
- Le Dantec, J., 1968. Ecologie et reproduction de l'huître portugaise (*Crassostrea Angulata* LAMARCK) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 32, 237–362.
- Le Hir, M., Hily, C., 2002. First observations in a high rocky-shore community after the Erika oil spill (December 1999, Brittany, France). *Mar. Pollut. Bull.* 44, 1243–1252. doi:10.1016/S0025-326X(02)00217-5
- Le Roux, A., 2008. Les patelles (*Patella vulgata* L.), agents de la destruction de la couverture algale des estrans rocheux du Golfe du Morbihan. *Bull. Société Sci. Nat. Ouest Fr.* 30, 162–180.
- Le Roux, A., 2005. Les patelles et la régression des algues brunes dans le Morbihan. *Penn Ar Bed* 192, 1–22.

- Lee, C.M., Cable, M.L., Hook, S.J., Green, R.O., Ustin, S.L., Mandl, D.J., Middleton, E.M., 2015. An introduction to the NASA Hyperspectral InfraRed Imager (HyspIRI) mission and preparatory activities. *Remote Sens. Environ.*, Special Issue on the Hyperspectral Infrared Imager (HyspIRI) 167, 6–19. doi:10.1016/j.rse.2015.06.012
- Lee, J.S., 1980. Digital image enhancement and noise filtering by use of local statistics. *IEEE Trans. Pattern Anal. Mach. Intell.* 2, 165–168.
- Leewis, R.J., Waardenburg, H.W., Van Der Tol, M.W.M., 1994. Biomass and standing stock on sublittoral hard substrates in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands), in: *The Oosterschelde Estuary (The Netherlands): A Case-Study of a Changing Ecosystem*. Springer, pp. 397–412.
- Lefèvre-Fonollosa, M.-J., Michel, S., 2012. HYPXIM: Satellite Hyperspectral Dual, avancement des études de phase 0. Colloque SFTH, 18-19 juin 2012. CNES, Toulouse, France.
- Leiper, I., Phinn, S., Roelfsema, C., Joyce, K., Dekker, A., 2014. Mapping Coral Reef Benthos, Substrates, and Bathymetry, Using Compact Airborne Spectrographic Imager (CASI) Data. *Remote Sens.* 6, 6423–6445. doi:10.3390/rs6076423
- Leitão, A., Chaves, R., Santos, S., Guedes-Pinto, H., Boudry, P., 2007. Interspecific hybridization in oysters: restriction enzyme digestion chromosome banding confirms *Crassostrea angulata* × *Crassostrea gigas* F1 hybrids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 343, 253–260.
- Lejart, M., 2009. Etude du processus invasif de *Crassostrea gigas* en Bretagne: Etat des lieux, dynamique et conséquences écologiques. Université de Bretagne occidentale-Brest.
- Lejart, M., Clavier, J., Chauvaud, L., Hily, C., 2012. Respiration and Calcification of *Crassostrea gigas*: Contribution of an Intertidal Invasive Species to Coastal Ecosystem CO₂ Fluxes. *Estuaries Coasts* 35, 622–632. doi:10.1007/s12237-011-9462-y
- Lejart, M., Hily, C., 2011. Differential response of benthic macrofauna to the formation of novel oyster reefs (*Crassostrea gigas*, Thunberg) on soft and rocky substrate in the intertidal of the Bay of Brest, France. *J. Sea Res.* 65, 84–93. doi:10.1016/j.seares.2010.07.004
- Leppäkoski, E., Gollasch, S., Gruszka, P., Ojaveer, H., Olenin, S., Panov, V., 2002. The Baltic a sea of invaders. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1175–1188.
- Levitus, S., Antonov, J., Boyer, T., 2005. Warming of the world ocean, 1955–2003. *Geophys. Res. Lett.* 32, L02604. doi:10.1029/2004GL021592
- Levitus, S., Antonov, J.I., Wang, J., Delworth, T.L., Dixon, K.W., Broccoli, A.J., 2001. Anthropogenic Warming of Earth's Climate System. *Science* 292, 267–270. doi:10.1126/science.1058154
- Lievens, H., Verhoest, N.E.C., Keyser, E.D., Vernieuwe, H., Matgen, P., Alvarez-Mozos, J., Baets, B.D., 2011. Effective roughness modelling as a tool for soil moisture retrieval from C-and L-band SAR. *Hydrol. Earth Syst. Sci.* 15, 151–162.

- Lillis, A., Eggleston, D.B., Bohnenstiehl, D.R., 2013. Oyster Larvae Settle in Response to Habitat-Associated Underwater Sounds. *PLoS ONE* 8, e79337. doi:10.1371/journal.pone.0079337
- Lindhahl, O., Hart, R., Hernroth, B., Kollberg, S., Loo, L.-O., Olrog, L., Rehnstam-Holm, A.-S., Svensson, J., Svensson, S., Syversen, U., 2005. Improving marine water quality by mussel farming: a profitable solution for Swedish society. *AMBIO J. Hum. Environ.* 34, 131–138.
- Lodge, D.M., 1993. Biological invasions: Lessons for ecology. *Trends Ecol. Evol.* 8, 133–137. doi:10.1016/0169-5347(93)90025-K
- Lopes, A., Touzi, R., Nezry, E., 1990. Adaptive speckle filters and scene heterogeneity. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 28, 992–1000. doi:10.1109/36.62623
- Lukas, K.J., 1973. Taxonomy and ecology of Recent endolithic microflora of reef corals with a review of the literature on endolithic microphytes: Unpubl. Ph. D. Dissertation, University of Rhode Island, 1973, 154p.
- Luna-González, A., De Jesús Romero-Geraldo, M., Campa-Córdova, Á., Orduña-Rojas, J., Valles-Jiménez, R., Ruíz-Verdugo, C.A., 2008. Seasonal variations in the immunological and physiological parameters of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* cultured in Bahía de Macapule (Sinaloa, Mexico). *Aquac. Res.* 39, 1488–1497. doi:10.1111/j.1365-2109.2008.02017.x
- Lynch, S.A., Carlsson, J., Reilly, A.O., Cotter, E., Culloty, S.C., 2012. A previously undescribed ostreid herpes virus 1 (OsHV-1) genotype detected in the pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Ireland. *Parasitol.-Camb.* 139, 1526.
- MacIntyre, H.L., Geider, R.J., Miller, D.C., 1996. Microphytobenthos: The Ecological Role of the “Secret Garden” of Unvegetated, Shallow-Water Marine Habitats. I. Distribution, Abundance and Primary Production. *Estuaries* 19, 186. doi:10.2307/1352224
- MacKenzie Jr, C.L., Burrell Jr, V.G., Rosenfield, A., Hobart, W.L., 1997. The History, Present Condition, and Future of the Molluscan Fisheries of North and Central America and Europe: Volume 2, Pacific Coast and Supplemental Topics.
- MacLulich, J.H., 1986. Experimental evaluation of methods for sampling and assaying intertidal epilithic microalgae. *Mar Ecol Prog Ser* 34, 275–280.
- Malham, S.K., Cotter, E., O’Keeffe, S., Lynch, S., Culloty, S.C., King, J.W., Latchford, J.W., Beaumont, A.R., 2009. Summer mortality of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in the Irish Sea: The influence of temperature and nutrients on health and survival. *Aquaculture* 287, 128–138. doi:10.1016/j.aquaculture.2008.10.006
- Mann, R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 59, 95–110.
- Mann, R., Bureson, E.M., Baker, P.K., 1994. The Decline of the Virginia Oyster Fishery in Chesapeake Bay: Considerations for Introduction of a Non-Endemic Species, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793)’. *Molluscan Introd. Transf. Risks Consid. Implic.* 94, 25.

- Marcelino, V.R., Verbruggen, H., 2016. Multi-marker metabarcoding of coral skeletons reveals a rich microbiome and diverse evolutionary origins of endolithic algae. *Sci. Rep.* 6.
- Marchand, Y., Cazoulat, R., 2003. Biological reef survey using spot satellite data classification by cellular automata method-Bay of Mont Saint-Michel (France). *Comput. Geosci.* 29, 413–421.
- Markert, A., Esser, W., Frank, D., Wehrmann, A., Exo, K.-M., 2013. Habitat change by the formation of alien *Crassostrea*-reefs in the Wadden Sea and its role as feeding sites for waterbirds. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 131, 41–51. doi:10.1016/j.ecss.2013.08.003
- Markert, A., Wehrmann, A., Kröncke, I., 2010. Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biol. Invasions* 12, 15–32. doi:10.1007/s10530-009-9425-4
- Marteil, L., 1976. La conchyliculture française. 2ème partie. Biologie de l'huître et de la moule. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 40, 149–346.
- Marteil, L., 1969. La maladie des branchies des huitres portugaises des cotes françaises de l'atlantique: données générales sur la maladie des branchies. *Rev. Trav. Inst. Pêch. Marit.* 33, 145–150.
- Marteil, L., Barrau, W., 1972. L'ostréiculture japonaise. *Sci. Pêche* 215, 1–20.
- Martenot, C., Oden, E., Travaillé, E., Malas, J.-P., Houssin, M., 2011. Detection of different variants of Ostreid Herpesvirus 1 in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* between 2008 and 2010. *Virus Res.* 160, 25–31.
- Martin, J.-L., Haure, J., Dupuy, B., Nourry, M., Palvadeau, H., Papin, M., Penisson, C., Thouard, E., 2005. Estimation des stocks d'huîtres sauvages sur les zones non concédées de la partie vendéenne de la Baie de Bourgneuf en 2004.
- Martin, J.-L., Haure, J., Dupuy, B., Nourry, M., Palvadeau, H., Papin, M., Penisson, C., Thouard, E., 2004. Estimation de stocks d'huîtres sauvages sur les zones concédées de la partie vendéenne de la Baie de Bourgneuf en 2003.
- Mazouni, N., 2004. Influence of suspended oyster cultures on nitrogen regeneration in a coastal lagoon (Thau, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 276, 103–113.
- McKindsey, C.W., 2013. Carrying Capacity carrying capacity for Sustainable Bivalve Aquaculture carrying capacity sustainable bivalve aquaculture, in: Christou, P., Savin, R., Costa-Pierce, B.A., Misztal, I., Whitelaw, C.B.A. (Eds.), *Sustainable Food Production*. Springer New York, New York, NY, pp. 449–466.
- McKindsey, C.W., Thetmeyer, H., Landry, T., Silvert, W., 2006. Review of recent carrying capacity models for bivalve culture and recommendations for research and management. *Aquaculture* 261, 451–462.
- Méléder, V., Barillé, L., Launeau, P., Carrère, V., Rincé, Y., 2003. Spectrometric constraint in analysis of benthic diatom biomass using monospecific cultures. *Remote Sens. Environ.* 88, 386–400. doi:10.1016/j.rse.2003.08.009

- Méléder, V., Barillé-Boyer, A.-L., Baud, J.-P., Barillé, L., Cognie, B., Rosa, P., 2001. Modélisation de l'affinage de l'huître *Crassostrea gigas* alimentée avec la diatomée *Skeletonema costatum*. *Aquat. Living Resour.* 14, 49–64.
- Méléder, V., Launeau, P., Barillé, L., Rincé, Y., 2003. Cartographie des peuplements du microphytobenthos par télédétection spatiale visible-infrarouge dans un écosystème conchylicole. *C. R. Biol.* 326, 377–389. doi:10.1016/S1631-0691(03)00125-2
- Méléder, V., Laviale, M., Jesus, B., Mouget, J.L., Lavaud, J., Kazemipour, F., Launeau, P., Barillé, L., 2013. In vivo estimation of pigment composition and optical absorption cross-section by spectroradiometry in four aquatic photosynthetic micro-organisms. *J. Photochem. Photobiol. B* 129, 115–124.
- Méléder, V., Rincé, Y., Barillé, L., Gaudin, P., Rosa, P., 2007. Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France) ¹. *J. Phycol.* 43, 1177–1190. doi:10.1111/j.1529-8817.2007.00423.x
- Mendez, M.M., Schwindt, E., Bortolus, A., Roche, A., Maggioni, M., Narvarte, M., 2015. Ecological impacts of the austral-most population of *Crassostrea gigas* in South America: a matter of time? *Ecol. Res.* 30, 979–987. doi:10.1007/s11284-015-1298-7
- Menzel, R.W., 1979. Genetic manipulations of bivalve mollusks for mariculture. *ICES CMF* 44.
- Menzel, R.W., 1974. Portuguese and Japanese oysters are the same species. *J. Fish. Board Can.* 31, 453–456.
- Meyer, D.L., Townsend, E.C., Thayer, G.W., 1997. Stabilization and erosion control value of oyster cultch for intertidal marsh. *Restor. Ecol.* 5, 93–99.
- Michel, S., Lefèvre-Fonollosa, M.-J., 2011. HYPXIM : Satellite Hyperspectral Dual, résultats préliminaires des études. Colloque SFTH, 7-8 avril 2011. CNES, Toulouse, France.
- Millie, D.F., Paerl, H.W., Hurley, J.P., 1993. Microalgal Pigment Assessments Using High-Performance Liquid Chromatography: A Synopsis of Organismal and Ecological Applications. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50, 2513–2527. doi:10.1139/f93-275
- Mineur, F., Belsher, T., Johnson, M.P., Maggs, C.A., Verlaque, M., 2007. Experimental assessment of oyster transfers as a vector for macroalgal introductions. *Biol. Conserv.* 137, 237–247. doi:10.1016/j.biocon.2007.02.001
- Miossec, L., Le Deuff, R.-M., Gouletquer, P., 2009. Alien species alert: *Crassostrea gigas* (Pacific oyster). *ICES Coop. Res. Rep.* 299.
- Mishra, D., Narumalani, S., Rundquist, D., Lawson, M., 2006. Benthic habitat mapping in tropical marine environments using QuickBird multispectral data. *Photogramm. Eng. Remote Sens.* 72, 1037–1048.
- Molnar, J.L., Gamboa, R.L., Revenga, C., Spalding, M.D., 2008. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. *Front. Ecol. Environ.* 6, 485–492. doi:10.1890/070064
- Mumby, P.J., Edwards, A.J., 2002. Mapping marine environments with IKONOS imagery: enhanced spatial resolution can deliver greater thematic accuracy. *Remote Sens. Environ.* 82, 248–257. doi:10.1016/S0034-4257(02)00041-X

- Mumby, P.J., Skirving, W., Strong, A.E., Hardy, J.T., LeDrew, E.F., Hochberg, E.J., Stumpf, R.P., David, L.T., 2004. Remote sensing of coral reefs and their physical environment. *Mar. Pollut. Bull.* 48, 219–228. doi:10.1016/j.marpolbul.2003.10.031
- Munari, C., Rossetti, E., Mistri, M., 2013. Shell formation in cultivated bivalves cannot be part of carbon trading systems: a study case with *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Environ. Res.* 92, 264–267. doi:10.1016/j.marenvres.2013.10.006
- Muranaka, M.S., Lannan, J.E., 1984. Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture* 39, 217–228.
- Murphy, R.J., Tolhurst, T.J., Chapman, M.G., Underwood, A.J., 2004. Estimation of surface chlorophyll on an exposed mudflat using digital colour-infrared (CIR) photography. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 59, 625–638.
- Murphy, R.J., Underwood, A.J., Jackson, A.C., 2009. Field-based remote sensing of intertidal epilithic chlorophyll: Techniques using specialized and conventional digital cameras. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 380, 68–76. doi:10.1016/j.jembe.2009.09.002
- Murphy, R.J., Underwood, A.J., Pinkerton, M.H., 2006. Quantitative imaging to measure photosynthetic biomass on an intertidal rock-platform. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 312, 45–55.
- Murphy, R.J., Underwood, A.J., Pinkerton, M.H., Range, P., 2005. Field spectrometry: New methods to investigate epilithic micro-algae on rocky shores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 325, 111–124. doi:10.1016/j.jembe.2005.04.018
- Murray, A.G., Peeler, E.J., 2005. A framework for understanding the potential for emerging diseases in aquaculture. *Prev. Vet. Med.* 67, 223–235.
- Nagarkar, S., Williams, G.A., 1997. Comparative techniques to quantify cyanobacteria dominated epilithic biofilms on tropical rocky shores. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 154, 281–291.
- Nagarkar, S., Williams, G.A., 1999. Spatial and temporal variation of cyanobacteria-dominated epilithic communities on a tropical shore in Hong Kong. *Phycologia* 38, 385–393.
- NASA, 2016. NASA - NSSDCA - Spacecraft - Query Results [WWW Document]. URL <http://nssdc.gsfc.nasa.gov/nmc/spacecraftSearch.do> (accessed 10.7.16).
- Nehls, G., Büttger, H., 2007. Spread of the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* in the Wadden Sea.
- Nehls, G., Diederich, S., Thieltges, D.W., Strasser, M., 2006. Wadden Sea mussel beds invaded by oysters and slipper limpets: competition or climate control? *Helgol. Mar. Res.* 60, 135–143. doi:10.1007/s10152-006-0032-9
- Nehring, S., 2006. Invasive Alien species fact sheet *crassostrea gigas*.
- Nellemann, C., Corcoran, E., Duarte, C.M., De Young, C., Fonesca, L., Grimsdith, G., 2010. Blue carbon: the role of healthy oceans in binding carbon.
- Nelson, K.A., Leonard, L.A., Posey, M.H., Alphin, T.D., Mallin, M.A., 2004. Using transplanted oyster (*Crassostrea virginica*) beds to improve water quality in small tidal creeks: a pilot study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Anthropogenic Influences*

- on the Ecology of Tidal Creeks and Canals 298, 347–368. doi:10.1016/S0022-0981(03)00367-8
- Newell, C.R., Shumway, S.E., Cucci, T.L., Selvin, R., 1989. The effects of natural seston particle size and type on feeding rates, feeding selectivity and food resource availability for the mussel *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758 at bottom culture sites in Maine. *J Shellfish Res* 8, 187–196.
- Newell, R.I., Kemp, W.M., Hagy III, J.D., Cerco, C.F., Testa, J.M., Boynton, W.R., 2007. Top-down control of phytoplankton by oysters in Chesapeake Bay, USA: Comment on Pomeroy et al.(2006). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 341, 293–298.
- Newell, R.I.E., 2004. Ecosystem influences of natural and cultivated populations of suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *J. Shellfish Res.* 23, 51–61.
- Newell, R.I.E., Koch, E.W., 2004. Modeling seagrass density and distribution in response to changes in turbidity stemming from bivalve filtration and seagrass sediment stabilization. *Estuaries* 27, 793–806. doi:10.1007/BF02912041
- Nicotri, M.E., 1977. Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. *Ecology* 58, 1020–1032.
- Nieuwhof, S., Herman, P., Dankers, N., Troost, K., van der Wal, D., 2015. Remote Sensing of Epibenthic Shellfish Using Synthetic Aperture Radar Satellite Imagery. *Remote Sens.* 7, 3710–3734. doi:10.3390/rs70403710
- NOAA, 2003. Pilot investigation of remote sensing for intertidal oyster mapping in coastal south carolina : A method comparison (NOAA).
- Noernberg, M.A., Fournier, J., Dubois, S., Populus, J., 2010. Using airborne laser altimetry to estimate *Sabellaria alveolata* (Polychaeta: Sabellariidae) reefs volume in tidal flat environments. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 90, 93–102. doi:10.1016/j.ecss.2010.07.014
- Nolet, C., Poortinga, A., Roosjen, P., Bartholomeus, H., Ruessink, G., 2014. Measuring and Modeling the Effect of Surface Moisture on the Spectral Reflectance of Coastal Beach Sand. *PLoS ONE* 9, e112151. doi:10.1371/journal.pone.0112151
- Norling, P., Lindegarth, M., Lindegarth, S., Strand, Å, 2015. Effects of live and post-mortem shell structures of invasive Pacific oysters and native blue mussels on macrofauna and fish. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 518, 123–138. doi:10.3354/meps11044
- OECD/ITF, 2015. ITF Transport Outlook 2015. Organisation for Economic Co-operation and Development, Paris.
- Oh, Y., Kay, Y.C., 1998. Condition for precise measurement of soil surface roughness. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 36, 691–695.
- Oh, Y., Sarabandi, K., Ulaby, F., 1992. Semi-empirical Model of the Polarimetric radar respos from soil surfaces.
- Orensanz, J.M.L., Schwindt, E., Pastorino, G., Bortolus, A., Casas, G., Darrigran, G., Elías, R., Gappa, J.J.L., Obenat, S., Pascual, M., others, 2002. No longer the pristine confines of the world ocean: a survey of exotic marine species in the southwestern Atlantic. *Biol. Invasions* 4, 115–143.

- Orvain, F., Lefebvre, S., Montepini, J., Sébire, M., Gangnery, A., Sylvand, B., 2012. Spatial and temporal interaction between sediment and microphytobenthos in a temperate estuarine macro-intertidal bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 458, 53–68.
- Osinski, G.R., Pierazzo, E., 2012. *Impact Cratering: Processes and Products*. John Wiley & Sons.
- Ozdarici, A., Akyurek, Z., 2010. A comparison of SAR filtering techniques on agricultural area identification, in: *Proceedings of the ASPRS 2010 Annual Conference Held*. pp. 26–30.
- Paerl, H.W., Valdes, L.M., Pinckney, J.L., Piehler, M.F., Dyble, J., Moisander, P.H., 2003. Phytoplankton photopigments as indicators of estuarine and coastal eutrophication. *BioScience* 53, 953–964.
- Palumbi, S.R., 2001. Humans as the world's greatest evolutionary force. *Science* 293, 1786–1790.
- Pantazidou, A., Louvrou, I., Economou-Amilli, A., 2006. Euendolithic shell-boring cyanobacteria and chlorophytes from the saline lagoon Ahivadolimni on Milos Island, Greece. *Eur. J. Phycol.* 41, 189–200. doi:10.1080/09670260600649420
- Park, S.-E., Moon, W.M., Kim, D., 2009. Estimation of surface roughness parameter in intertidal mudflat using airborne polarimetric SAR data. *IEEE Trans. Geosci. Remote Sens.* 47, 1022–1031.
- Parmesan, C., Yohe, G., 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37–42. doi:10.1038/nature01286
- Pascual, M.S., Zampatti, E.A., 1995. Evidence of a chemically mediated adult-larval interaction triggering settlement in *Ostrea puelchana*: applications in hatchery production. *Aquaculture* 133, 33–44.
- Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Pergent, G., Agreil, M., Skoufas, G., Sourbes, L., Tsirika, A., 2005. Use of SPOT 5 for mapping seagrasses: An application to *Posidonia oceanica*. *Remote Sens. Environ.* 94, 39–45. doi:10.1016/j.rse.2004.09.010
- Paterson, D.M., Wiltshire, K.H., Miles, A., Blackburn, J., Davidson, I., Yates, M.G., McGrorty, S., Eastwood, J.A., 1998. Microbiological mediation of spectral reflectance from intertidal cohesive sediments. *Limnol. Oceanogr.* 43, 1207–1221.
- Patil, J.S., Anil, A.C., 2005. Quantification of diatoms in biofilms: Standardisation of methods. *Biofouling* 21, 181–188. doi:10.1080/08927010500241726
- Pauley, G.B., Van Der Raay, B., Troutt, D., 1988. *Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Pacific Northwest)*, Pacific oyster. DTIC Document.
- Pergent, G., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.-F., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée: état des connaissances. *Mésogée* 54, 3–27.
- Perkins, R.G., Williamson, C.J., Brodie, J., Barillé, L., Launeau, P., Lavaud, J., Yallop, M.L., Jesus, B., 2016. Microspatial variability in community structure and photophysiology of calcified macroalgal microbiomes revealed by coupling of hyperspectral and high-resolution fluorescence imaging. *Sci. Rep.* 6, 22343. doi:10.1038/srep22343

- Pernet, F., Barret, J., Le Gall, P., Corporeau, C., Dégremont, L., Lagarde, F., Pépin, J., Keck, N., 2012. Mass mortalities of Pacific oysters *Crassostrea gigas* reflect infectious diseases and vary with farming practices in the Mediterranean Thau lagoon, France. *Aquac. Environ. Interact.* 2, 215–237. doi:10.3354/aei00041
- Pernet, F., Barret, J., Marty, C., Moal, J., Le Gall, P., Boudry, P., 2010. Environmental anomalies, energetic reserves and fatty acid modifications in oysters coincide with an exceptional mortality event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 401, 129–146. doi:10.3354/meps08407
- Perrot, T., Mouquet, P., Dion, P., 2006. Suivi de l'évolution de la couverture en fucales au moyen d'images SPOT - Programme REBENT (Ifremer REBENT).
- Peterson, B.J., Heck, K.L., 1999. The potential for suspension feeding bivalves to increase seagrass productivity. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 240, 37–52.
- Peterson, C.H., Grabowski, J.H., Powers, S.P., 2003. Estimated enhancement of fish production resulting from restoring oyster reef habitat: quantitative valuation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 264, 249–264.
- Petton, B., Bruto, M., James, A., Labreuche, Y., Alunno-Bruscia, M., Le Roux, F., 2015. *Crassostrea gigas* mortality in France: the usual suspect, a herpes virus, may not be the killer in this polymicrobial opportunistic disease. *Front. Microbiol.* 6. doi:10.3389/fmicb.2015.00686
- Philippart, C.J.M., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J.W., Drinkwater, K.F., Hawkins, S.J., Oguz, T., O'Sullivan, G., Reid, P.C., 2011. Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol., Global change in marine ecosystems* 400, 52–69. doi:10.1016/j.jembe.2011.02.023
- Pinn, E.H., Robertson, M.R., Shand, C.W., Armstrong, F., 1998. Broad-scale benthic community analysis in the Greater Minch Area (Scottish west coast) using remote and nondestructive techniques. *Int. J. Remote Sens.* 19, 3039–3054.
- Poloczanska, E., Hoegh-Guldberg, O., Cheung, W., Pörtner, H.-O., Burrows, M.T., 2014. Crosss-chapter box on observed global responses of marine biogeography, abundance, and phenology to climate change. *Clim. Change 2014 Impacts Adapt. Vulnerability Part Glob. Sect. Asp. Contrib. Work. Group II Fifth Assess. Rep. Intergov. Panel Clim. Change* 123–127.
- Pomeroy, L.R., D'Elia, C.F., Schaffner, L.C., 2007. Top-down control of phytoplankton by oysters in Chesapeake Bay, USA: Reply to Newell et al.(2007). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 341, 299–301.
- Pomeroy, L.R., D'Elia, C.F., Schaffner, L.C., 2006. Limits to top-down control of phytoplankton by oysters in Chesapeake Bay.
- Poore, A.G.B., Campbell, A.H., Coleman, R.A., Edgar, G.J., Jormalainen, V., Reynolds, P.L., Sotka, E.E., Stachowicz, J.J., Taylor, R.B., Vanderklift, M.A., Emmett Duffy, J., 2012. Global patterns in the impact of marine herbivores on benthic primary producers. *Ecol. Lett.* 15, 912–922. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01804.x
- Post, A.F., Dubinsky, Z., Wyman, K., Falkowski, P.G., 1984. Kinetics of light-intensity adaptation in a marine planktonic diatom. *Mar. Biol.* 83, 231–238. doi:10.1007/BF00397454

- Pouvreau, S., Le Pennec, M., 2006. Ecophysiologie de la reproduction chez l'huître creuse, *Crassostrea gigas*.
- Powell, E.N., Song, J., Ellis, M.S., Wilson-Ormond, E.A., 1995. The status and long-term trends of oyster reefs in Galveston Bay, Texas. *J. Shellfish Res.* 14, 439–457.
- Prins, T.C., Smaal, A.C., 1994. The role of the blue mussel *Mytilus edulis* in the cycling of nutrients in the Oosterschelde estuary (The Netherlands). *Hydrobiologia* 282–283, 413–429. doi:10.1007/BF00024645
- Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquat. Ecol.* 31, 349–359.
- Purkis, S., Kenter, J.A.M., Oikonomou, E.K., Robinson, I.S., 2002. High-resolution ground verification, cluster analysis and optical model of reef substrate coverage on Landsat TM imagery (Red Sea, Egypt). *Int. J. Remote Sens.* 23, 1677–1698. doi:10.1080/01431160110047722
- Purkis, S.J., Pasterkamp, R., 2004. Integrating in situ reef-top reflectance spectra with Landsat TM imagery to aid shallow-tropical benthic habitat mapping. *Coral Reefs* 23, 5–20. doi:10.1007/s00338-003-0351-0
- Quayle, D.B., 1988. Pacific oyster culture in British Columbia. Department of Fisheries and Oceans.
- Quental, L.M., Sousa, A.J. de, Marsh, S., Abreu, M.M., 2013. Identification of materials related to acid mine drainage using multi-source spectra at S. Domingos Mine, SE Portugal.
- Radea, C., Louvrou, I., Pantazidou, A., Economou-Amilli, A., 2010. Photosynthetic microorganisms as epibionts and euendoliths on biotic substrates in a thermal spring with ferric-iron deposits. *Fottea*, 10(1), 129–140. [WWW Document]. URL <http://fottea.czechphycology.cz/pdfs/fot/2010/01/07.pdf> (accessed 9.15.16).
- Radtke, G., Golubic, S., 2005. Microborings in mollusk shells, Bay of Safaga, Egypt: Morphometry and ichnology. *Facies* 51, 118–134. doi:10.1007/s10347-005-0016-02
- Raghukumar, C., Sharma, S., Lande, V., 1991. Distribution and biomass estimation of shell-boring algae in the intertidal at Goa, India. *Phycologia* 30, 303–309.
- Rakotoarivony, L., 1995. Validation de modèles de diffusion électromagnétique: Comparaison entre simulations et mesures radar hélicoptère sur des surfaces agricoles de sol nu.
- Ramírez-Reinat, E.L., Garcia-Pichel, F., 2012. Characterization of a Marine Cyanobacterium That Bores into Carbonates and the Redescription of the Genus *Mastigocoleus*1. *J. Phycol.* 48, 740–749. doi:10.1111/j.1529-8817.2012.01157.x
- Raven, P.H., 2002. Science, Sustainability, and the Human Prospect. *Science* 297, 954–958. doi:10.1126/science.297.5583.954
- Reece, K.S., Cordes, J.F., Stubbs, J.B., Hudson, K.L., Francis, E.A., 2008. Molecular phylogenies help resolve taxonomic confusion with Asian *Crassostrea* oyster species. *Mar. Biol.* 153, 709–721.
- Regniers, O., Bombrun, L., Ilea, I., Lafon, V., Germain, C., 2015. Classification of oyster habitats by combining wavelet-based texture features and polarimetric SAR

- descriptors, in: 2015 IEEE International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS). IEEE, pp. 3890–3893.
- Regniers, O., Bombrun, L., Lafon, V., Dehouck, A., Tinel, C., Germain, C., 2014. Wavelet based texture modeling for panchromatic very high resolution image classification: application to oyster racks detection, in: 2014 IEEE Geoscience and Remote Sensing Symposium. IEEE, pp. 5148–5151.
- Reise, K., 1998. Pacific oysters invade mussel beds in the European Wadden Sea. *Senckenberg. Maritima* 28, 167–175.
- Reise, K., Gollasch, S., Wolff, W.J., 1999. Introduced marine species of the North Sea coasts. *Helgoländer Meeresunters.* 52, 219–234.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., Barbour, M.G., Crawley, M.J., Hrusa, G.F., Moyle, P.B., Randall, J.M., Simberloff, D., Williamson, M., 2002. Biological invasions: politics and the discontinuity of ecological terminology. *Bull. Ecol. Soc. Am.* 83, 131–133.
- Renault, T., Bouquet, A.L., Maurice, J.-T., Lupo, C., Blachier, P., 2014. Ostreid Herpesvirus 1 Infection among Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*) Spat: Relevance of Water Temperature to Virus Replication and Circulation Prior to the Onset of Mortality. *Appl. Environ. Microbiol.* 80, 5419–5426. doi:10.1128/AEM.00484-14
- Renault, T., Le Deuff, R.-M., Cochennec, N., Maffart, P., 1994. Herpesviruses associated with mortalities among Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in France-Comparative study. *Rev. Médecine Vét.* 145, 735–742.
- Riaux-Gobin, C., Llewellyn, C.A., Klein, B., 1987. Microphytobenthos from two subtidal sediments from North Brittany. 2. Variations of pigment composition and concentrations determined by HPLC and conventional techniques. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Oldendorf* 40, 275–283.
- Ribeiro, L., Brotas, V., Rincé, Y., Jesus, B., 2013. Structure and diversity of intertidal benthic diatom assemblages in contrasting shores: a case study from the Tagus estuary ¹. *J. Phycol.* 49, 258–270. doi:10.1111/jpy.12031
- Ribeiro, L.L.C.S., 2010. Intertidal benthic diatoms of the Tagus estuary: taxonomic composition and spatial-temporal variation.
- Rico-Villa, B., Pouvreau, S., Robert, R., 2009. Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 287, 395–401.
- Rico-Villa, B., Woerther, P., Mingant, C., Lepiver, D., Pouvreau, S., Hamon, M., Robert, R., 2008. A flow-through rearing system for ecophysiological studies of Pacific oyster *Crassostrea gigas* larvae. *Aquaculture* 282, 54–60.
- Robert, R., Gérard, A., 1999. Bivalve hatchery technology_The current situation for the Pacific oyster *C.gigas* and the scallop *Pecten maximus* in France.
- Robin, M., 1995. La télédétection: des satellites aux systèmes d'information géographiques. Nathan.
- Rodriguez, L.F., 2009. Impact of a native predatory whelk on cultivated oysters (*Crassostrea gigas*) crops in San Quintin Bay, Mexico. *Aquac. Res.* 40, 419–427. doi:10.1111/j.1365-2109.2008.02110.x

- Rodríguez-Navarro, A.B., CabraldeMelo, C., Batista, N., Morimoto, N., Alvarez-Lloret, P., Ortega-Huertas, M., Fuenzalida, V.M., Arias, J.I., Wiff, J.P., Arias, J.L., 2006. Microstructure and crystallographic-texture of giant barnacle (*Austromegabalanus psittacus*) shell. *J. Struct. Biol.* 156, 355–362. doi:10.1016/j.jsb.2006.04.009
- Roque, A., Carrasco, N., Andree, K.B., Lacuesta, B., Elandaloussi, L., Gairin, I., Rodgers, C.J., Furones, M.D., 2012. First report of OsHV-1 microvar in Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) cultured in Spain. *Aquaculture* 324–325, 303–306. doi:10.1016/j.aquaculture.2011.10.018
- Rossi, N., Daniel, C., Perrot, T., 2011. Suivi de la couverture en macroalgues intertidales de substrats durs dans le cadre du projet REBENT/DCE au titre de l'année 2010 (No. RST/IFREMER/DYNECO/AG/11-16/REBENT).
- Rossi, N., Daniel, C., Perrot, T., 2009. Suivi de la couverture en macroalgues intertidales de substrats durs dans le cadre du projet REBENT/DCE au titre de l'année 2009 (No. RST/IFREMER/DYNECO-AG/10-21/REBENT).
- Rosso, P.H., Ustin, S.L., Hastings, A., 2005. Mapping marshland vegetation of San Francisco Bay, California, using hyperspectral data. *Int. J. Remote Sens.* 26, 5169–5191.
- Round, F.E., Crawford, R.M., Mann, D.G., 1990. The diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rouse Jr, J., Haas, R.H., Schell, J.A., Deering, D.W., 1974. Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. *NASA Spec. Publ.* 351, 309.
- Ruesink, J.L., Lenihan, H.S., Trimble, A.C., Heiman, K.W., Micheli, F., Byers, J.E., Kay, M.C., 2005. Introduction of Non-Native Oysters: Ecosystem Effects and Restoration Implications. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 36, 643–689. doi:10.1146/annurev.ecolsys.36.102003.152638
- Ruiz, G.M., Carlton, J.T., Grosholz, E.D., Hines, A.H., 1997. Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species: mechanisms, extent, and consequences. *Am. Zool.* 37, 621–632.
- Russell, B.J., Dierssen, H.M., 2015. Use of hyperspectral imagery to assess cryptic color matching in sargassum associated crabs. *PloS one*, 10(9), e0136260. doi: 10.1371/journal.pone.0136260.
- Sakai, A., Hara, G., Baba, T., 2001. Propagation characteristics of ultrahigh- Δ optical waveguide on silicon-on-insulator substrate. *Jpn. J. Appl. Phys.* 40, L383.
- Samain, J.-F., McCombie, H., 2007. Mortalités estivales de l'huître creuse *Crassostrea gigas*: Défi Morest. Editions Quae.
- Sarà, G., 2007. A meta-analysis on the ecological effects of aquaculture on the water column: dissolved nutrients. *Mar. Environ. Res.* 63, 390–408.
- Sauvage, T., Schmidt, W.E., Suda, S., Fredericq, S., 2016. A metabarcoding framework for facilitated survey of endolithic phototrophs with tufA. *BMC Ecol.* 16. doi:10.1186/s12898-016-0068-x
- Sauzeau, T., 2005. Du sel aux huîtres: la mutation socio-économique du littoral Saintongeais (xvii^e-xix^e siècles). *Rev. Hist. Cent.-Ouest T. II*, 2e sem., 321–369.

- Scanes, E., Johnston, E.L., Cole, V.J., O'Connor, W.A., Parker, L.M., Ross, P.M., 2016. Quantifying abundance and distribution of native and invasive oysters in an urbanised estuary.
- Schiel, D.R., 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300, 309–342. doi:10.1016/j.jembe.2004.01.001
- Schikorski, D., Faury, N., Pepin, J.F., Saulnier, D., Tourbiez, D., Renault, T., 2011. Experimental ostreid herpesvirus 1 infection of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Kinetics of virus DNA detection by q-PCR in seawater and in oyster samples. *Virus Res.* 155, 28–34. doi:10.1016/j.virusres.2010.07.031
- Schill, S.R., Porter, D.E., Coen, L.D., Bushek, D., Vincent, J., 2006. Development of an Automated Mapping Technique for Monitoring and Managing Shellfish Distributions. NOAAUNH Coop. Inst. Coast. Estuar. Environ. Technol. CICEET Durh. NH.
- Schmidt, A., Wehrmann, A., Dittmann, S., 2008. Population dynamics of the invasive Pacific oyster *Crassostrea gigas* during the early stages of an outbreak in the Wadden Sea (Germany). *Helgol. Mar. Res.* 62, 367. doi:10.1007/s10152-008-0125-8
- Schmidt, K.S., Skidmore, A.K., 2003. Spectral discrimination of vegetation types in a coastal wetland. *Remote Sens. Environ.* 85, 92–108. doi:10.1016/S0034-4257(02)00196-7
- Schodduyn, R., 1931. Observations sur la flore et la faune des coquilles des huîtres, par René Schodduyn. Musée océanographique.
- Scyphers, S.B., Powers, S.P., Heck, K.L., Byron, D., 2011. Oyster Reefs as Natural Breakwaters Mitigate Shoreline Loss and Facilitate Fisheries. *PLoS ONE* 6, e22396. doi:10.1371/journal.pone.0022396
- Seckbach, J., Dubinsky, Z., 2010. All Flesh Is Grass: Plant-Animal Interrelationships. Springer Science & Business Media.
- Segarra, A., Pépin, J.F., Arzul, I., Morga, B., Faury, N., Renault, T., 2010. Detection and description of a particular Ostreid herpesvirus 1 genotype associated with massive mortality outbreaks of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, in France in 2008. *Virus Res.* 153, 92–99. doi:10.1016/j.virusres.2010.07.011
- Serkan, M., Musaoglu, N., Kirkici, H., Ormeci, C., 2008. Edge and fine detail preservation in SAR images through speckle reduction with an adaptive mean filter. *Int. J. Remote Sens.* 29, 6727–6738. doi:10.1080/01431160802029644
- Setchell, W.A., 1922. Cape Cod in its relation to the marine flora of New England. *Rhodora* 24, 1–11.
- Shamseldin, A.Y., 1997. Application of a neural network technique to rainfall-runoff modelling. *J. Hydrol.* 199, 272–294.
- Shatkin, G., 1997. Considerations regarding the possible introduction of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) to the Gulf of Maine: a review of global experience. *J. Shellfish Res.* 16, 463–478.

- Skinner, M.A., Courtenay, S.C., McKindsey, C.W., Carver, C.E., Mallet, A.L., 2014. Experimental determination of the effects of light limitation from suspended bag oyster (*Crassostrea virginica*) aquaculture on the structure and photosynthesis of eelgrass (*Zostera marina*). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 459, 169–180. doi:10.1016/j.jembe.2014.05.012
- Smith, C.M., Alberte, R.S., 1994. Characterization of in vivo absorption features of chlorophyte, phaeophyte and rhodophyte algal species. *Mar. Biol.* 118, 511–521.
- Smith, G.F., Bruce, D.G., Roach, E.B., 2001. Remote acoustic habitat assessment techniques used to characterize the quality and extent of oyster bottom in the Chesapeake Bay. *Mar. Geod.* 24, 171–189.
- Smith, G.M., Milton, E.J., 1999. The use of the empirical line method to calibrate remotely sensed data to reflectance. *Int. J. Remote Sens.* 20, 2653–2662.
- Snoeijs, P., Busse, S., Potapova, M., 2002. The importance of diatom cell size in community analysis. *J. Phycol.* 38, 265–281.
- Soletchnik, P., Huvet, A., Le Moine, O., Razet, D., Geairon, P., Faury, N., Goulletquer, P., Boudry, P., 2002. A comparative field study of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids. *Aquat. Living Resour.* 15, 243–250.
- Soletchnik, P., Le Moine, O., Faury, N., Razet, D., Geairon, P., Goulletquer, P., 1999. Mortalité de l'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron : Etude de la variabilité spatiale de son environnement et de sa biologie par un système d'informations géographiques (SIG).
- Soletchnik, P., Le Moine, O., Robert, S., 2008. Les mortalités d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) dans les Pertuis Charentais. Résultats de l'année 2008.
- Soletchnik, P., Ropert, M., Mazurié, J., Gildas Fleury, P., Le Coz, F., 2007. Relationships between oyster mortality patterns and environmental data from monitoring databases along the coasts of France. *Aquaculture* 271, 384–400. doi:10.1016/j.aquaculture.2007.02.049
- Solomon, S., IPCC (Eds.), 2007. Climate change 2007: the physical science basis ; contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, 1st published. ed. UNEP, New York.
- Soniat, T.M., Finelli, C.M., Ruiz, J.T., 2004. Vertical structure and predator refuge mediate oyster reef development and community dynamics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 310, 163–182. doi:10.1016/j.jembe.2004.04.007
- Soudant, D., Beliaeff, B., Thomas, G., 1997. Dynamic linear Bayesian models in phytoplankton ecology. *Ecol. Model.* 99, 161–169. doi:10.1016/S0304-3800(97)01949-2
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., Robertson, J., 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience* 57, 573–583. doi:10.1641/B570707

- Span, J.A., 1978. Successful reproduction of giant Pacific oysters in Humboldt Bay and Tomales Bay, California. CALIF FISH AND GAME EDITOR 1416 NINTH ST, SACRAMENTO, CA 95814.
- Spilmont, N., Seuront, L., Meziane, T., Welsh, D.T., 2011. There's more to the picture than meets the eye: Sampling microphytobenthos in a heterogeneous environment. Estuar. Coast. Shelf Sci. 95, 470–476. doi:10.1016/j.ecss.2011.10.021
- Stauber, J.L., Jeffrey, S.W., 1988. Photosynthetic pigments in fifty-one species of marine diatoms. J. Phycol. 24, 158–172.
- Stenzel, H.B., 1963. Aragonite and calcite as constituents of adult oyster shells. Science 142, 232–233.
- Strand, \AAsa, Blanda, E., Bodvin, T., Davids, J.K., Jensen, L.F., Holm-Hansen, T.H., Jelmert, A., Lindegarth, S., Mortensen, S., Moy, F.E., others, 2012. Impact of an icy winter on the Pacific oyster (*Crassostrea gigas* Thunberg, 1793) populations in Scandinavia. Aquat. Invasions 7, 433–440.
- Sunshine, J.M., Pieters, C.M., Pratt, S.F., 1990. Deconvolution of mineral absorption bands: An improved approach. J. Geophys. Res. Solid Earth 95, 6955–6966. doi:10.1029/JB095iB05p06955
- Swanberg, I.L., 1991. The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L. on microphytobenthos: a laboratory study. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 151, 93–111.
- Swift, N.B., 2012. Biomineral structure and strength of barnacle exoskeletons. Colgate Acad. Rev. 8, 10.
- Tamburri, M.N., Finelli, C.M., Wethey, D.S., Zimmer-Faust, R.K., 1996. Chemical induction of larval settlement behavior in flow. Biol. Bull. 191, 367–373.
- Tamburri, M.N., Zimmer, R.K., Zimmer, C.A., 2007. Mechanisms Reconciling Gregarious Larval Settlement with Adult Cannibalism. Ecol. Monogr. 77, 255–268. doi:10.1890/06-1074
- Tamburri, M.N., Zimmer-Faust, R.K., Tamplin, M.L., 1992. Natural Sources and Properties of Chemical Inducers Mediating Settlement of Oyster Larvae: A Re-Examination. Biol. Bull. 183, 327. doi:10.2307/1542218
- Tang, Q., Zhang, J., Fang, J., 2011. Shellfish and seaweed mariculture increase atmospheric CO₂ absorption by coastal ecosystems. Mar. Ecol. Prog. Ser. 424, 97–104. doi:10.3354/meps08979
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., Gernez, P., 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. J. Biogeogr. 43, 568–579. doi:10.1111/jbi.12665
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., Gernez, P., 2015. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. J. Biogeogr. n/a-n/a. doi:10.1111/jbi.12665
- Thompson, R. c., Tobin, M. l., Hawkins, S. j., Norton, T. a., 1999. Problems in extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll from epilithic microbial

- biofilms: towards a standard method. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 79, 551–558.
doi:null
- Thompson, R.C., Moschella, P.S., Jenkins, S.R., Norton, T.A., Hawkins, S.J., 2005. Differences in photosynthetic marine biofilms between sheltered and moderately exposed rocky shores. Mar. Ecol. Prog. Ser. 296, 53–63.
- Thompson, R.C., Norton, T.A., Hawkins, S.J., 2004. Physical stress and biological control regulate the producer–consumer balance in intertidal biofilms. Ecology 85, 1372–1382.
- Thompson, R.C., Norton, T.A., Hawkins, S.J., 1998. The influence of epilithic microbial films on the settlement of *Semibalanus balanoides* cyprids – a comparison between laboratory and field experiments. Hydrobiologia 375–376, 203–216.
doi:10.1023/A:1017036301082
- Tompkins, S., Mustard, J.F., Pieters, C.M., Forsyth, D.W., 1997. Optimization of endmembers for spectral mixture analysis. Remote Sens. Environ. 59, 472–489.
doi:10.1016/S0034-4257(96)00122-8
- Torn, K., Krause-Jensen, D., Martin, G., 2006. Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea. Aquat. Bot. 84, 53–62.
doi:10.1016/j.aquabot.2005.07.011
- Totti, C., Romagnoli, T., De Stefano, M., Camillo, D.C.G., Bavestrello, G., 2010. The Diversity Of Epizoic Diatoms, in: Dubinsky, Z., Seckbach, J. (Eds.), All Flesh Is Grass. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 323–343.
- Travers, M.-A., Degremont, L., De Lorgeril, J., Azema, P., Montagnani, C., Benabdelmouna, A., Nicolas, J.-L., Le Roux, F., 2014. Mortalités d’huîtres creuses adultes (*Crassostrea gigas*) et infection à *Vibrio aestuarianus*-AESTU.
- Tribollet, A., Langdon, C., Golubic, S., Atkinson, M., 2006. Endolithic microflora are major primary producers in dead carbonate substrates of Hawaiiin coral reefs. J. Phycol. 42, 292–303. doi:10.1111/j.1529-8817.2006.00198.x
- Troost, K., 2010. Causes and effects of a highly successful marine invasion: Case-study of the introduced Pacific oyster *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. J. Sea Res. 64, 145–165. doi:10.1016/j.seares.2010.02.004
- Tsai, F., Philpot, W., 1998. Derivative analysis of hyperspectral data. Remote Sens. Environ. 66, 41–51.
- Tucker, C.J., 1979. Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. Remote Sens. Environ. 8, 127–150. doi:10.1016/0034-4257(79)90013-0
- Twichell, D.C., Andrews, B.D., Edmiston, H.L., Stevenson, W.R., 2007. Geophysical Mapping of Oyster Habitats in a Shallow Estuary; Apalachicola Bay, Florida. US Geol. Surv. Open-File Rep. 2006, 1381.
- Ulaby, F.T., Kouyate, F., Brisco, B., Williams, T.L., 1986. Textural information in SAR images. IEEE Trans. Geosci. Remote Sens. 235–245.
- Ulaby, F.T., Moore, R.K., Fung, A.K., 1982. Microwave Remote Sensing Active and Passive- Volume II: Radar Remote Sensing and Surface Scattering and Emission Theory.
- UNCTAD, 2015. Review of Maritime Transport 2015.

- Underwood, A.J., 1984a. The vertical distribution and seasonal abundance of intertidal microalgae on a rocky shore in New South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 78, 199–220.
- Underwood, A.J., 1984b. Vertical and seasonal patterns in competition for microalgae between intertidal gastropods. *Oecologia* 64, 211–222.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1998. Spatial analyses of intertidal assemblages on sheltered rocky shores. *Aust. J. Ecol.* 23, 138–157.
- Underwood, A.J., Kromkamp, J.C., 1999. Primary production by phytoplankton and microphytobenthos in estuaries. *Estuaries* 29, 93.
- Underwood, E.C., Ustin, S.L., Ramirez, C.M., 2007. A Comparison of Spatial and Spectral Image Resolution for Mapping Invasive Plants in Coastal California. *Environ. Manage.* 39, 63–83. doi:10.1007/s00267-005-0228-9
- Underwood, G.J.C., Thomas, J.D., Baker, J.H., 1992. An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems. *Oecologia* 91, 587–595.
- Urrutia, M.B., Navarro, E., Ibarrola, I., Iglesias, J.I.P., 2001. Preingestive selection processes in the cockle *Cerastoderma edule*: mucus production related to rejection of pseudofaeces. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209, 177–187.
- Vahtmäe, E., Kutser, T., Martin, G., Kotta, J., 2006. Feasibility of hyperspectral remote sensing for mapping benthic macroalgal cover in turbid coastal waters—a Baltic Sea case study. *Remote Sens. Environ.* 101, 342–351. doi:10.1016/j.rse.2006.01.009
- van der Wal, D., Herman, P.M.J., 2007. Regression-based synergy of optical, shortwave infrared and microwave remote sensing for monitoring the grain-size of intertidal sediments. *Remote Sens. Environ.* 111, 89–106. doi:10.1016/j.rse.2007.03.019
- van der Wal, D., Herman, P.M.J., Wielemaker-van den Dool, A., 2005. Characterisation of surface roughness and sediment texture of intertidal flats using ERS SAR imagery. *Remote Sens. Environ.* 98, 96–109. doi:10.1016/j.rse.2005.06.004
- van der Zee, E.M., van der Heide, T., Donadi, S., Eklöf, J.S., Eriksson, B.K., Olff, H., van der Veer, H.W., Piersma, T., 2012. Spatially Extended Habitat Modification by Intertidal Reef-Building Bivalves has Implications for Consumer-Resource Interactions. *Ecosystems* 15, 664–673. doi:10.1007/s10021-012-9538-y
- van Leeuwen, B., Augustijn, D.C.M., van Wesenbeeck, B.K., Hulscher, S.J.M.H., de Vries, M.B., 2010. Modeling the influence of a young mussel bed on fine sediment dynamics on an intertidal flat in the Wadden Sea. *Ecol. Eng., Special Issue: BioGeoCivil Engineering* 36, 145–153. doi:10.1016/j.ecoleng.2009.01.002
- Vermeij, G.J., 1991. Whem Biotas Meet: Understanding Biotic Interchange. *Science* 253, 1099.
- Verpoorter, C., Carrère, V., Combe, J.-P., 2014. Visible, near-infrared spectrometry for simultaneous assessment of geophysical sediment properties (water and grain size) using the Spectral Derivative-Modified Gaussian Model: Grain-size and water content retrieval. *J. Geophys. Res. Earth Surf.* 119, 2098–2122. doi:10.1002/2013JF002969

- Verpoorter, C., Carrère, V., Combe, J.P., 2009. Sediment characterization in the intertidal zone of the Bourgneuf Bay (France) using the Automated Modified Gaussian Model (AMGM), in: Proceedings of the 6th EARSel SIG Imaging Spectroscopy Workshop.
- Verpoorter, C., Carrère, V., Robin, M., 2007. Retrieval of physical properties of mudflat sediments from hyperspectral data using the Modified Gaussian Model and spectral curve fitting, in: Proceedings of the 5th EARSel Workshop on Imaging Spectroscopy.
- Verpoorter, C., 2009. Télédétection hyperspectrale et cartographie des faciès sédimentaires en zone intertidale_Application à la baie de Bourgneuf.
- Vogt, H., Schramm, W., 1991. Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay(western Baltic): What are the causes?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Oldendorf 69, 189–194.
- Wagner, E., Dumbauld, B., Hacker, S., Trimble, A., Wisehart, L., Ruesink, J., 2012. Density-dependent effects of an introduced oyster, *Crassostrea gigas*, on a native intertidal seagrass, *Zostera marina*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 468, 149–160. doi:10.3354/meps09952
- Wahl, M., 1989. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 58, 175-189.
- Walker, S.E., Miller III, W., 1992. Organism-substrate relations: toward a logical terminology. *Palaios* 236–238.
- Wall, C.C., Peterson, B.J., Gobler, C.J., 2008. Facilitation of seagrass *Zostera marina* productivity by suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 357, 165–174.
- Waller, T.R., 1981. Functional morphology and development of veliger larvae of European oyster, *Ostrea edulis* Linne. *Smithson. Contrib Zool* 328, 1–70.
- Walles, B., De Paiva, J.S., van Prooijen, B.C., Ysebaert, T., Smaal, A.C., 2015a. The ecosystem engineer *Crassostrea gigas* affects tidal flat morphology beyond the boundary of their reef structures. *Estuaries Coasts* 38, 941–950.
- Walles, B., Mann, R., Ysebaert, T., Troost, K., Herman, P.M.J., Smaal, A.C., 2015b. Demography of the ecosystem engineer *Crassostrea gigas*, related to vertical reef accretion and reef persistence. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 154, 224–233. doi:10.1016/j.ecss.2015.01.006
- Walles, B., Troost, K., van den Ende, D., Nieuwhof, S., Smaal, A.C., Ysebaert, T., 2016. From artificial structures to self-sustaining oyster reefs. *J. Sea Res.* 108, 1–9.
- Wanders, J.B.W., 1977. The role of benthic algae in the shallow reef of Curacao (Netherlands Antilles) III: the significance of grazing. *Aquat. Bot.* 3, 357–390.
- Ward, D.H., Morton, A., Tibbitts, T.L., Douglas, D.C., Carrera-González, E., 2003. Long-term change in eelgrass distribution at Bahía San Quintín, Baja California, Mexico, using satellite imagery. *Estuaries* 26, 1529–1539.
- Wehrmann, A., Herlyn, M., Bungenstock, F., Hertweck, G., Millat, G., 2000. The distribution gap is closed — First record of naturally settled pacific oysters *Crassostrea gigas* in the East Frisian Wadden Sea, North Sea. *Senckenberg. Maritima* 30, 153–160. doi:10.1007/BF03042964

- Wheat, E., Ruesink, J.L., 2013. Commercially-cultured oysters (*Crassostrea gigas*) exert top-down control on intertidal pelagic resources in Willapa Bay, Washington, USA. *J. Sea Res.* 81, 33–39. doi:10.1016/j.seares.2013.04.006
- Wilkie, E.M., Bishop, M.J., O'Connor, W.A., 2013. The density and spatial arrangement of the invasive oyster *Crassostrea gigas* determines its impact on settlement of native oyster larvae. *Ecol. Evol.* 3, 4851–4860. doi:10.1002/ece3.872
- Wilkinson, M., 1974. Investigations on the autecology of *Eugomontia sacculata* Kornm., a shell-boring alga. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 16, 19–27.
- Williams, G.A., Davies, M.S., Nagarkar, S., 2000. Primary succession on a seasonal tropical rocky shore: the relative roles of spatial heterogeneity and herbivory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Williamson, M., 1996. *Biological Invasions*. Springer Science & Business Media.
- Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77, 1661–1666.
- Winter, J.E., Toro, J.E., Navarro, J.M., Valenzuela, G.S., Chaparro, O.R., 1984. Recent developments, status, and prospects of molluscan aquaculture on the Pacific coast of South America. *Aquaculture* 39, 95–134.
- Witkowski, A., Lange-Bertalot, H., Metzeltin, D., 2000. *Diatom Flora Ofmarine Coasts I. Iconographia Diatomologica* 7. Rugell.
- Wolff, G.J., Beaumont, A., 2011. Shellfish sequestration: the augmented cultivation of molluscs, and the preservation of their shells, as a means of sequestering carbon dioxide. August.
- Wolff, W.J., Reise, K., 2002. Oyster Imports as a Vector for the Introduction of Alien Species into Northern and Western European Coastal Waters, in: Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (Eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 193–205.
- Wrange, A.-L., Valero, J., Harkestad, L.S., Strand, Ø., Lindegarth, S., Christensen, H.T., Dolmer, P., Kristensen, P.S., Mortensen, S., 2010. Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biol. Invasions* 12, 1145–1152. doi:10.1007/s10530-009-9535-z
- Yallop, M.L., de Winder, B., Paterson, D.M., Stal, L.J., 1994. Comparative structure, primary production and biogenic stabilization of cohesive and non-cohesive marine sediments inhabited by microphytobenthos. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 39, 565–582.
- Yamano, H., Tamura, M., 2004. Detection limits of coral reef bleaching by satellite remote sensing: Simulation and data analysis. *Remote Sens. Environ.* 90, 86–103. doi:10.1016/j.rse.2003.12.005
- Ysebaert, T., Walles, B., Dorsch, C., Dijkstra, J., Troost, K., Volp, N., Prooijen, B.V., Vries, M.D., Herman, P., Hibma, A., 2012. Ecodynamic solutions for the protection of intertidal habitats: the use of oyster reefs. *ResearchGate* 31.
- Zaini, N., van der Meer, F., van der Werff, H., 2012. Effect of Grain Size and Mineral Mixing on Carbonate Absorption Features in the SWIR and TIR Wavelength Regions. *Remote Sens.* 4, 987–1003. doi:10.3390/rs4040987

- Zenetos, A., Katsanevakis, S., Poursanidis, D., Crocetta, F., Damalas, D., Apostolopoulos, G., Gravili, C., Vardala-Theodorou, E., Malaquias, M., 2011. Marine alien species in Greek Seas: additions and amendments by 2010. *Mediterr. Mar. Sci.* 12, 95–120.
- Zibrowius, H., 1991. Ongoing modification of the Mediterranean marine fauna and flora by the establishment of exotic species. *Mésogée* 51, 83–107.
- Zomer, R.J., Trabucco, A., Ustin, S.L., 2009. Building spectral libraries for wetlands land cover classification and hyperspectral remote sensing. *J. Environ. Manage.*, The GlobWetland Symposium: Looking at wetlands from space The GlobWetland Symposium 90, 2170–2177. doi:10.1016/j.jenvman.2007.06.028
- Zribi, M., Dechambre, M., 2003. A new empirical model to retrieve soil moisture and roughness from C-band radar data. *Remote Sens. Environ.* 84, 42–52.
- Zwerschke, N., Emmerson, M.C., Roberts, D., O'Connor, N.E., 2016. Benthic assemblages associated with native and non-native oysters are similar. *Mar. Pollut. Bull.* 111, 305–310. doi:10.1016/j.marpolbul.2016.06.094

ANNEXES

ANNEXE 1
AUTORISATION DE PECHE SUR LE GISEMENT NATUREL D'HUITRES
SAUVAGES SUR LE SITE DE LA BERNERIE-EN-RETZ.



PREFET DE LA REGION PAYS- DE- LA- LOIRE

Arrêté n °2012061-0004

signé par Patrice VERMEULEN
le 01 Mars 2012

DIRM

Arrêté n °16/2012 du 1er mars 2012 fixant les conditions particulières de prélèvements des naissains et des juvéniles d'huître creuse (*Crassostrea gigas*) du 26 mars 2012 au 31 août 2012 inclus, sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie- en- Retz en Loire- Atlantique, par les ostréiculteurs dont les entreprises ont été touchées par le phénomène de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huître creuse depuis l'année 2008



PREFET DE LA REGION PAYS DE LA LOIRE

Direction interrégionale de la mer
Nord Atlantique-Manche Ouest

Nantes, le 1er mars 2012

ARRETE n° 16/2012

Fixant les conditions particulières de prélèvement des naissains et des juvéniles d'huître creuse (*Crassostrea gigas*) du 26 mars 2012 au 31 août 2012 inclus, sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie-en-Retz en Loire-Atlantique, par les ostréiculteurs dont les entreprises ont été touchées par le phénomène de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huître creuse depuis l'année 2008.

**LE PREFET DE LA REGION PAYS DE LA LOIRE
PREFET DE LA LOIRE-ATLANTIQUE**

Vu le règlement (CE) n° 850/98 du conseil du 30 mars 1998 modifié, visant à la conservation des ressources de pêche par le biais de mesures techniques de protection des juvéniles d'organismes marins ;

Vu le règlement (CE) n° 2371/2002 du conseil du 20 décembre 2002 modifié, relatif à la conservation et à l'exploitation durable des ressources halieutiques dans le cadre de la politique commune de la pêche ;

Vu le règlement (CE) n° 854/2004 du parlement européen et du conseil du 29 avril 2004 modifié, fixant les règles spécifiques d'organisation des contrôles officiels concernant les produits d'origine animale destinés à la consommation humaine ;

Vu le règlement (CE) n° 1005/2008 du conseil du 29 septembre 2008 modifié, établissant un système communautaire destiné à prévenir, à décourager et à éradiquer la pêche illicite, non déclarée et non réglementée ;

Vu le règlement (CE) n° 1010/2009 de la commission du 22 octobre 2009 modifié, portant modalités d'application du règlement (CE) n° 1005/2008 du conseil du 29 septembre 2008 établissant un système communautaire destiné à prévenir, à décourager et à éradiquer la pêche illicite, non déclarée et non réglementée ;

Vu le règlement (CE) n° 1224/2009 du conseil du 20 novembre 2009 modifié, instituant un régime communautaire de contrôle afin d'assurer le respect des règles de la politique commune de la pêche ;

Vu le règlement d'exécution (UE) n° 404/2011 de la commission du 8 avril 2011 modifié, portant modalités d'application du règlement (CE) n° 1224/2009 du conseil instituant un régime communautaire de contrôle afin d'assurer le respect des règles de la politique commune de la pêche ;

Vu le code général de la propriété des personnes publiques ;

Vu le code rural et de la pêche maritime ;

Vu le code de l'environnement ;

Vu le code de la consommation ;

Vu le code de la santé publique ;

Vu le code disciplinaire et pénal de la marine marchande ;

Vu le code pénal ;

Vu la loi n° 2010-874 du 27 juillet 2010 de modernisation de l'agriculture et de la pêche ;

Vu le décret du 4 juillet 1853 modifié, portant règlement de la pêche maritime côtière dans le troisième arrondissement maritime ;

Vu le décret n° 69-576 du 12 juin 1969, modifié, modifiant le décret-loi du 9 janvier 1852 sur la pêche maritime côtière ;

Vu le décret n° 83-228 du 22 mars 1983 modifié, fixant le régime de l'autorisation des exploitations de cultures marines ;

Vu le décret n° 84-428 du 5 juin 1984 modifié, relatif à la création, à l'organisation et au fonctionnement de l'institut français de recherche pour l'exploitation de la mer ;

Vu le décret n° 84-810 du 30 août 1984 modifié, relatif à la sauvegarde de la vie humaine, à l'habitabilité à bord des navires et à la prévention de la pollution ;

Vu le décret n° 89-273 du 26 avril 1989 modifié, portant application du décret du 9 janvier 1852 modifié, sur l'exercice de la pêche maritime en ce qui concerne la première mise en marche des produits de la pêche maritime et les règles relatives aux communications d'informations statistiques ;

Vu le décret n° 89-1018 du 22 décembre 1989 modifié, portant application du décret du 9 janvier 1852 modifié, sur l'exercice de la pêche maritime en ce qui concerne la détermination de la taille minimale de capture et de débarquement de certains poissons et autres animaux marins ;

Vu le décret n° 90-94 du 25 janvier 1990 modifié, pris pour l'application du titre II et du titre IV du livre IX du code rural et de la pêche maritime ;

Vu le décret n° 97-34 du 15 janvier 1997 modifié, relatif à la déconcentration des décisions administratives individuelles ;

Vu le décret n° 2004-374 du 29 avril 2004 modifié, relatif aux pouvoirs des préfets, à l'organisation et à l'action des services de l'Etat dans les régions et départements ;

Vu le décret n° 2007-531 du 6 avril 2007 portant application de l'article 3 du décret du 9 janvier 1852 modifié, sur l'exercice de la pêche maritime et relatif au contrôle des captures et des débarquements effectués par les navires de pêche battant pavillon français ;

Vu le décret n° 2009-1484 du 3 décembre 2009 modifié, relatif aux directions départementales interministérielles ;

Vu le décret n° 2010-130 du 11 février 2010 modifié, relatif à l'organisation et aux missions des directions interrégionales de la mer ;

Vu le décret n° 2011-776 du 28 juin 2011 fixant les règles d'organisation et de fonctionnement du comité national des pêches maritimes et des élevages marins ainsi que des comités régionaux, départementaux et interdépartementaux des pêches maritimes et des élevages marins ;

Vu l'arrêté ministériel du 23 novembre 1987 modifié, relatif à la sécurité des navires ;

Vu l'arrêté ministériel du 18 juillet 1990 modifié, relatif à l'obligation de déclarations statistiques en matière de produits de la pêche maritime ;

Vu l'arrêté interministériel du 2 juillet 1996 modifié, fixant les critères sanitaires auxquels doivent satisfaire les coquillages vivants destinés à la consommation humaine immédiate ;

Vu l'arrêté ministériel du 13 mars 1997 modifié, portant application des articles 10 et 11 du décret n° 94-340 du 28 avril 1994 et fixant les tailles maximales des coquillages juvéniles provenant de zones classées C et D ;

Vu l'arrêté interministériel du 21 mai 1999 relatif au classement de salubrité et à la surveillance des zones de production et des zones de reparcage des coquillages vivants ;

Vu l'arrêté interministériel du 28 février 2000 modifié, fixant les conditions de transport de coquillages vivants avant l'expédition ;

Vu l'arrêté ministériel du 2 novembre 2005 modifié, relatif à la déclaration de débarquement, à la note de vente et aux obligations déclaratives connexes pour les produits de la pêche maritime ;

Vu l'arrêté ministériel du 8 juin 2006 modifié, relatif à l'agrément des établissements mettant sur le marché des produits d'origine animale ou des denrées contenant des produits d'origine animale ;

Vu l'arrêté ministériel du 4 novembre 2008 modifié, relatif aux conditions de police sanitaire applicables aux animaux et aux produits d'aquaculture et relatif à la prévention de certaines maladies chez les animaux aquatiques et aux mesures de lutte contre ces maladies ;

Vu l'arrêté ministériel du 15 juillet 2010 modifié, déterminant la taille minimale ou le poids minimal de capture et de débarquement des poissons et autres organismes marins ;

Vu l'arrêté du 7 septembre 2011 fixant le ressort territorial, le siège des comités régionaux des pêches maritimes et des élevages marins ainsi que le nombre des membres de leur conseil ;

Vu la circulaire du 8 septembre 2000 relative à l'organisation générale de contrôle des pêches maritimes et des produits de la pêche ;

Vu la note de service du ministre de l'alimentation, de l'agriculture et de la pêche DPMA/SDAEP/N2010-9618 du 6 juillet 2010 relative à l'exploitation des gisements naturels d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) par les ostréiculteurs pour la récolte de naissains et/ou juvéniles ;

Vu l'arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 2010/SGAR/178 du 21 avril 2010 portant délégation de signature à M. Patrice VERMEULEN, directeur interrégional de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest ;

Vu l'arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 2010/SGAR/180 du 21 avril 2010 relatif à l'organisation de la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest ;

Vu l'arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 20/2011 du 7 février 2011 portant attribution, à titre exceptionnel, d'autorisations spéciales de prélèvement de naissains et de juvéniles d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) et fixant les conditions générales d'exercice de ce prélèvement sur le gisement naturel d'huîtres creuses de La Bernerie-en-Retz en Loire-Atlantique, au bénéfice des entreprises ostréicoles touchées par le phénomène de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huîtres creuses ;

Vu la décision du préfet de région Pays de la Loire n° 25/94 du 28 juin 1994 modifiant la décision ministérielle n°5 du 13 mai 1941 modifié, portant classement administratif des gisements naturels salubres émergents sur le littoral du quartier de Nantes ;

Vu l'arrêté du préfet du département de la Loire-Atlantique n° 271/2009 du 31 décembre 2009 portant classement de salubrité des zones de production des coquillages vivants pour la consommation humaine dans le département de la Loire-Atlantique ;

Vu la réunion de consultation et de concertation entre les pêcheurs à pied professionnels de coquillages relevant du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire, les ostréiculteurs relevant du comité régional de la conchyliculture des Pays de la Loire et du comité régional de la conchyliculture Bretagne Sud, les représentants de l'association des pêcheurs à pied de la Côte de Jade, les représentants de la fédération nationale des pêcheurs plaisanciers et sportifs de France, le représentant de l'association de défense de l'environnement et de la côte sauvage, le représentant de l'institut français de recherche pour l'exploitation de la mer, les services de la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest, les services de la délégation à la mer et au littoral de la Loire-Atlantique et ceux de la délégation à la mer et au littoral de la Vendée, organisée au siège de la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest à Nantes le 9 avril 2010 ;

Vu les demandes écrites du comité régional de la conchyliculture des Pays de la Loire et notamment la dernière en date du 23 février 2012 ;

Vu les avis écrits du comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire et notamment le dernier en date du 31 janvier 2012 ;

Considérant la nécessité pour les entreprises ostréicoles de réensemencer et de repeupler leurs propres parcs d'élevage d'huître creuse et de s'approvisionner en naissains et juvéniles d'huître creuse sur le domaine public maritime ou dans les eaux maritimes bordant le littoral national, afin de compenser les pertes de cheptels d'huître creuse qu'elles ont subies du fait de la surmortalité ostréicole ;

Considérant que les rochers de La Bernerie-en-Retz sur lesquels s'exercent des activités de pêche et de prélèvement d'huître creuse sont classés du point de vue administratif en tant que gisements naturels émergents d'huître creuse et qu'il convient, de ce fait, d'encadrer et d'organiser dans cette zone géographique, les activités de pêche et de prélèvement de ce coquillage ;

Considérant qu'il convient d'empêcher la dégradation des ressources halieutiques d'huître creuse sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie-en-Retz et d'y assurer le renouvellement des stocks de ce coquillage dans le cadre d'une activité de prélèvement et de pêche durable et responsable ;

Considérant qu'il convient d'organiser la compatibilité et la cohabitation des diverses activités maritimes, de pêche et de prélèvement de coquillages, à titre professionnel et de loisir, dans le secteur de La Bernerie-en-Retz ;

Considérant qu'il convient d'assurer la sécurité, la salubrité, la santé publique et le bon ordre des activités de prélèvement et de pêche des coquillages, à titre professionnel et de loisir, dans le secteur de La Bernerie-en-Retz ;

Considérant que le comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire et le comité régional de la conchyliculture des Pays de la Loire ont été en mesure de faire valoir leur avis auprès du directeur interrégional de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest ;

Sur proposition du directeur interrégional de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest,

ARRETE

ARTICLE 1er :

L'arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 20/2011 du 7 février 2011 porte attribution, à titre exceptionnel, d'autorisations spéciales de prélèvement de naissains et de juvéniles d'huître creuse (*Crassostrea gigas*) et fixe les conditions générales d'exercice de ce prélèvement sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie-en-Retz en Loire-Atlantique, au bénéfice des entreprises ostréicoles touchées par le phénomène de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huître creuse.

Le présent arrêté fixe les conditions particulières de prélèvement de naissains et de juvéniles d'huître creuse sur ce gisement naturel d'huître creuse, par les chefs d'entreprise ostréicole dont les concessions ont été impactées par la surmortalité de naissains et de juvéniles d'huître creuse depuis l'année 2008.

ARTICLE 2 :

La campagne de prélèvement des naissains et juvéniles d'huître creuse sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie-en-Retz est autorisée du 26 mars 2012 au 31 août 2012 inclus, selon le calendrier suivant :

- les 26, 27, 28 mars ;
- les 5, 10, 11, 17, 18, 19 avril ;
- les 3, 4, 9, 23, 24, 25 mai ;
- les 6, 7, 8, 18, 19, 20 juin ;
- les 2, 3, 4, 16, 17, 18 juillet ;
- les 6, 7, 8, 22, 23, 24 août.

Le prélèvement des naissains et juvéniles d'huître creuse est autorisé dès le lever du jour et il est interdit de nuit. Les horaires de référence sont ceux figurant sur l'éphéméride.

Le prélèvement des naissains et juvéniles d'huître creuse n'est autorisé qu'à l'intérieur d'une zone dont les limites géographiques sont fixées à l'article 2 de l'arrêté du préfet de région des Pays de la Loire n° 20/2011 du 7 février 2011. Les limites géographiques de cette zone sont portées sur la carte annexée en pièce jointe au présent arrêté .

ARTICLE 3 :

Le contingent maximal d'autorisations spéciales de prélèvement de naissains et de juvéniles sur ce gisement naturel pour cette campagne du 26 mars 2012 au 31 août 2012 inclus est fixé à 25.

Le quota de naissains et/ou de juvéniles d'huître creuse autorisé est fixé à 10 mannes, soit un maximum de 200 kilogrammes, par entreprise ostréicole et par jour.

La taille maximale des juvéniles d'huître creuse pouvant être prélevés sur le gisement naturel d'huître creuse de La Bernerie-en-Retz est fixée à 5 centimètres.

ARTICLE 4 :

Tout prélèvement d'huître creuse ne peut être pratiqué qu'à la main, au moyen des instruments de pêche appelés «détriqueur» ou «démantchoir». Tout autre équipement, instrument ou outil est interdit.

ARTICLE 5 :

Les chefs d'entreprise ostréicole qui ont bénéficié d'une précédente autorisation de prélèvement des naissains et juvéniles d'huîtres creuses doivent adresser une demande écrite de renouvellement signée (avec nom et prénom du chef d'entreprise, adresse de la société et numéro de téléphone, numéro SIRET) ainsi qu'une enveloppe de format C4 sur laquelle figure l'adresse postale de l'entreprise ostréicole concernée et suffisamment affranchie. Cette demande devra parvenir en recommandé avec accusé de réception, au plus tard le 12 mars 2012, à la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest, 2 boulevard Allard B.P. 78749 44187 Nantes cedex 4.

Les chefs d'entreprise ostréicole qui effectuent une première demande d'autorisation de prélèvement doivent adresser un dossier de demande tel qu'indiqué à l'article 5 de l'arrêté du préfet de la région Pays de la Loire n° 20/2011 du 7 février 2011 portant attribution, à titre exceptionnel, d'autorisations spéciales de prélèvement de naissains et de juvéniles d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) et fixant les conditions générales d'exercice de ce prélèvement sur le gisement naturel d'huîtres creuses de La Bernerie-en-Retz en Loire-Atlantique, au bénéfice des entreprises ostréicoles touchées par le phénomène de surmortalité de naissains et de juvéniles d'huîtres creuses. Ce dossier devra parvenir en recommandé avec accusé de réception, au plus tard le 12 mars 2012, à la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest, 2 boulevard Allard B.P. 78749 44187 Nantes cedex 4.

ARTICLE 6 :

Les chefs d'entreprise ostréicole sont tenus de déclarer sur la fiche de déclaration conforme, dont le modèle figure en annexe, la quantité d'huître creuse prélevée sur le gisement de la Bernerie-en-Retz, pour chaque classe d'âge (naissains ou juvéniles). La déclaration doit également indiquer le lieu de destination des prélèvements d'huître creuse.

Cette fiche doit être remplie lors de chaque prélèvement et envoyée le dernier jour du mois par le chef d'entreprise ostréicole à la direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest, 2 boulevard Allard B.P. 78749 44187 Nantes cedex 4. Cette fiche doit comporter la mention « néant » en cas d'absence de prélèvement pour la période considérée.

ARTICLE 7 :

En cas d'infraction aux obligations prévues au présent arrêté par un chef d'entreprise ostréicole ou son préposé/salarié, le directeur interrégional de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest peut, par délégation du préfet de la région Pays de la Loire, refuser de délivrer l'autorisation de prélèvement d'huître creuse lors des campagnes de prélèvement suivantes.

Les infractions aux dispositions du présent arrêté seront réprimées par le code rural et de la pêche maritime.

ARTICLE 8 :

Le secrétaire général pour les affaires régionales de la préfecture de la région Pays de la Loire et le directeur interrégional de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest sont chargés, chacun en ce qui les concerne, de l'exécution du présent arrêté qui sera publié au recueil des actes administratifs de la préfecture de la région Pays de la Loire.

Fait à Nantes, le 1er mars 2012

Pour le préfet et par délégation,



L'Administrateur général de 2^{ème} classe des affaires maritimes
Patrice VERMEULEN
Directeur interrégional de la mer
Nord Atlantique-Manche Ouest

Ampliations :

Ministère de l'agriculture, de l'alimentation, de la pêche, de la ruralité et de l'aménagement du territoire (direction des pêches maritimes et de l'aquaculture ; sous-direction des ressources halieutiques, bureau de la gestion de la ressource ; sous-direction de l'aquaculture et de l'économie des pêches, bureau de la conchyliculture et de l'environnement littoral)

Préfecture de la région Pays de la Loire (secrétariat général pour les affaires régionales, chargé de mission pêche maritime)

Direction interrégionale de la mer Nord Atlantique-Manche Ouest (directeurs-adjoints ; division pêche et aquaculture ; division contrôle des activités maritimes ; secrétariat : enregistrement, affichage)

Préfecture du département de la Loire-Atlantique

Sous-préfecture de Saint-Nazaire

Direction départementale des territoires et de la mer-délégation à la mer et au littoral de la Loire-Atlantique

Direction départementale des territoires et de la mer-délégation à la mer et au littoral de la Vendée

Direction départementale de la protection des populations de la Loire-Atlantique

Direction départementale de la protection des populations de la Vendée

Groupeement de gendarmerie maritime de l'Atlantique (Brest)

Compagnie de gendarmerie maritime de Lorient

Région et groupeement départemental de gendarmerie de Loire-Atlantique (Nantes)

Direction interrégionale des douanes (Nantes)

Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (Nantes ; La Rochelle)

Comité régional des pêches maritimes et des élevages marins des Pays de la Loire

Comité régional de la conchyliculture des Pays de la Loire

Mairie de La Bernerie-en-Retz

Préfecture de la région Pays de la Loire (direction administrative et financière, bureau des coordinations et mutualisations régionales) pour publication du présent arrêté au recueil des actes administratifs de la région Pays de la Loire

Gisement d'huîtres La Bernerie en Retz . Echelle : 1 / 50 000



— Limites du gisement

Coordonnées géographiques WGS 84

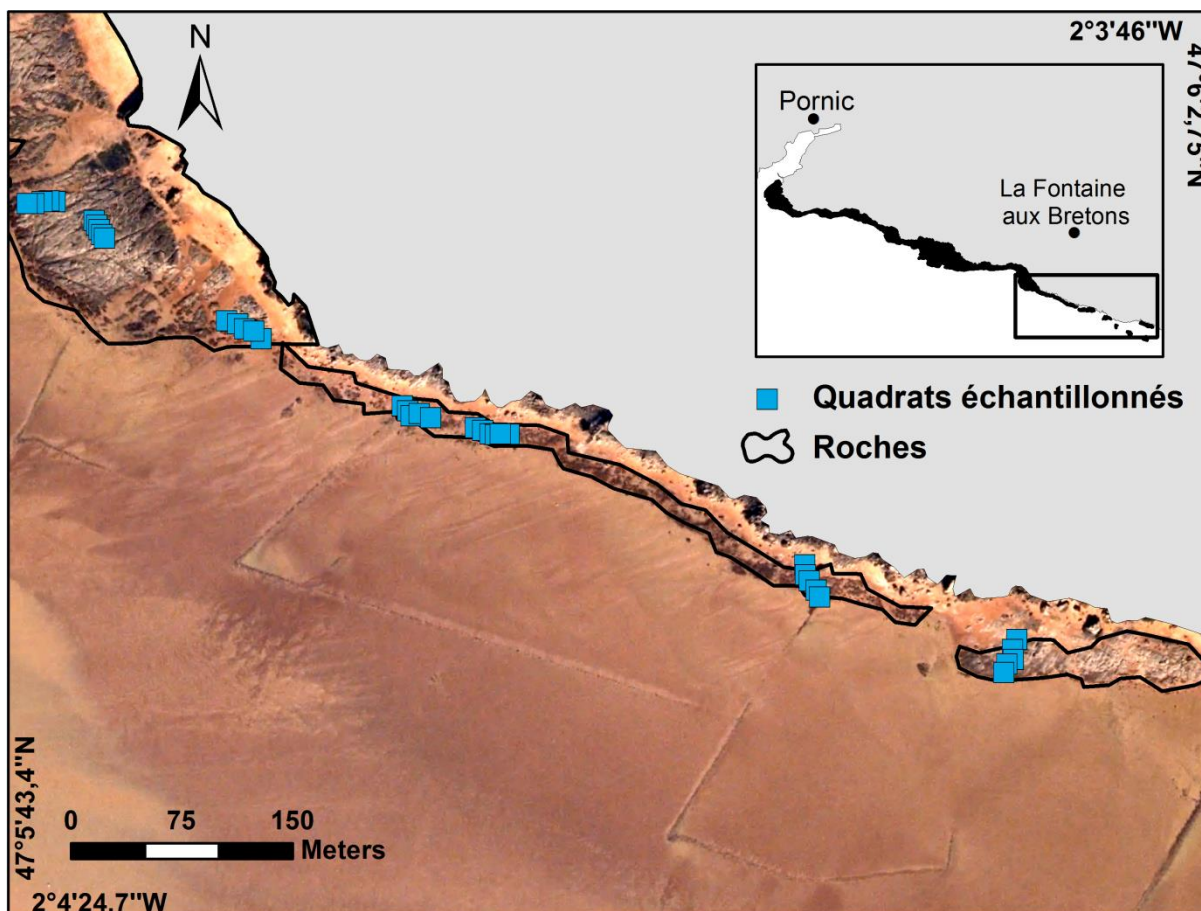
1: Lon : 2° 6.805 W et Lat : 47° 4.830 N

2: Lon : 2° 3.054 W et Lat : 47° 5.267 N

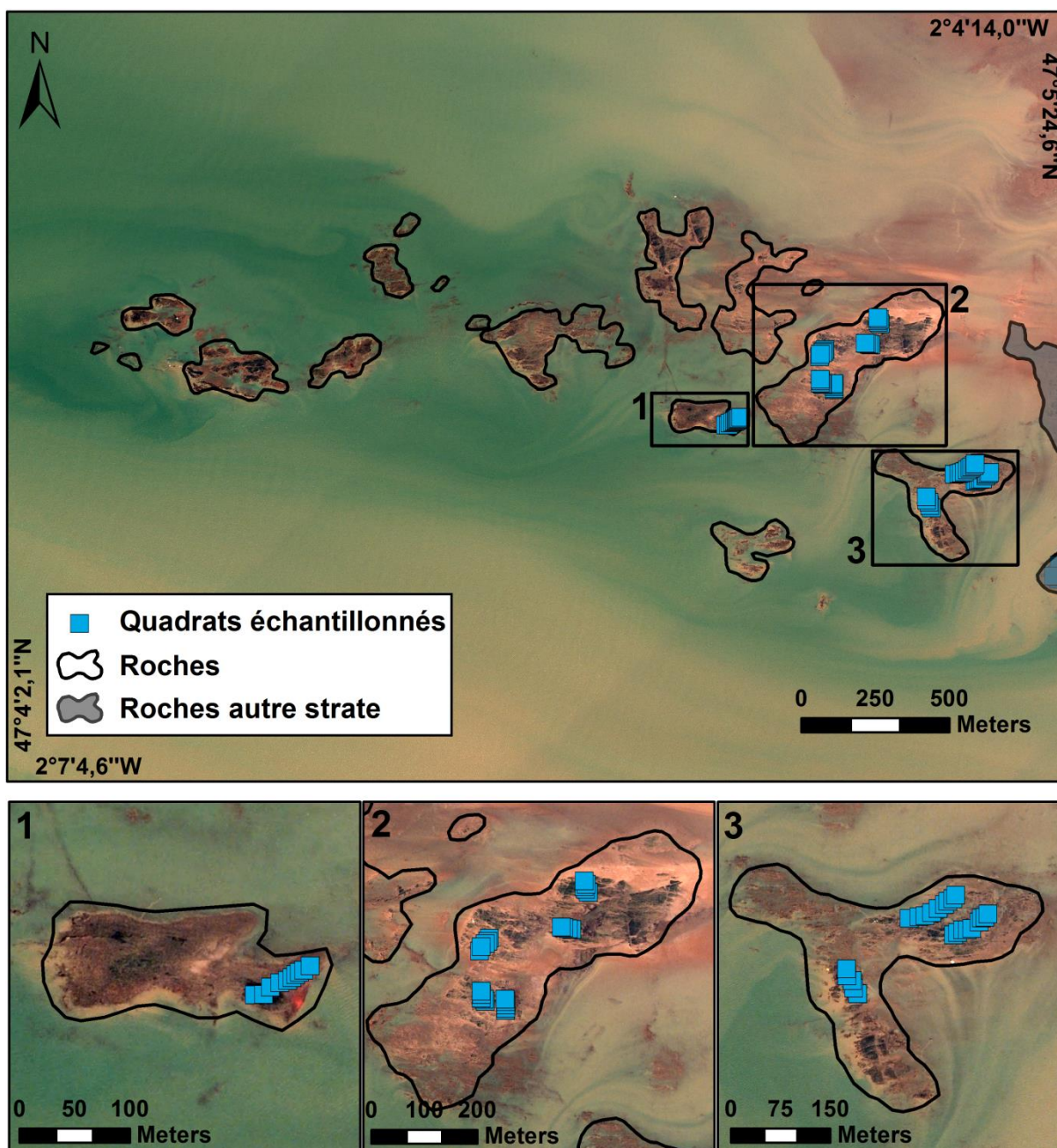
3: Lon : 2° 2.461 W et Lat : 47° 4.176 N

ANNEXE 2

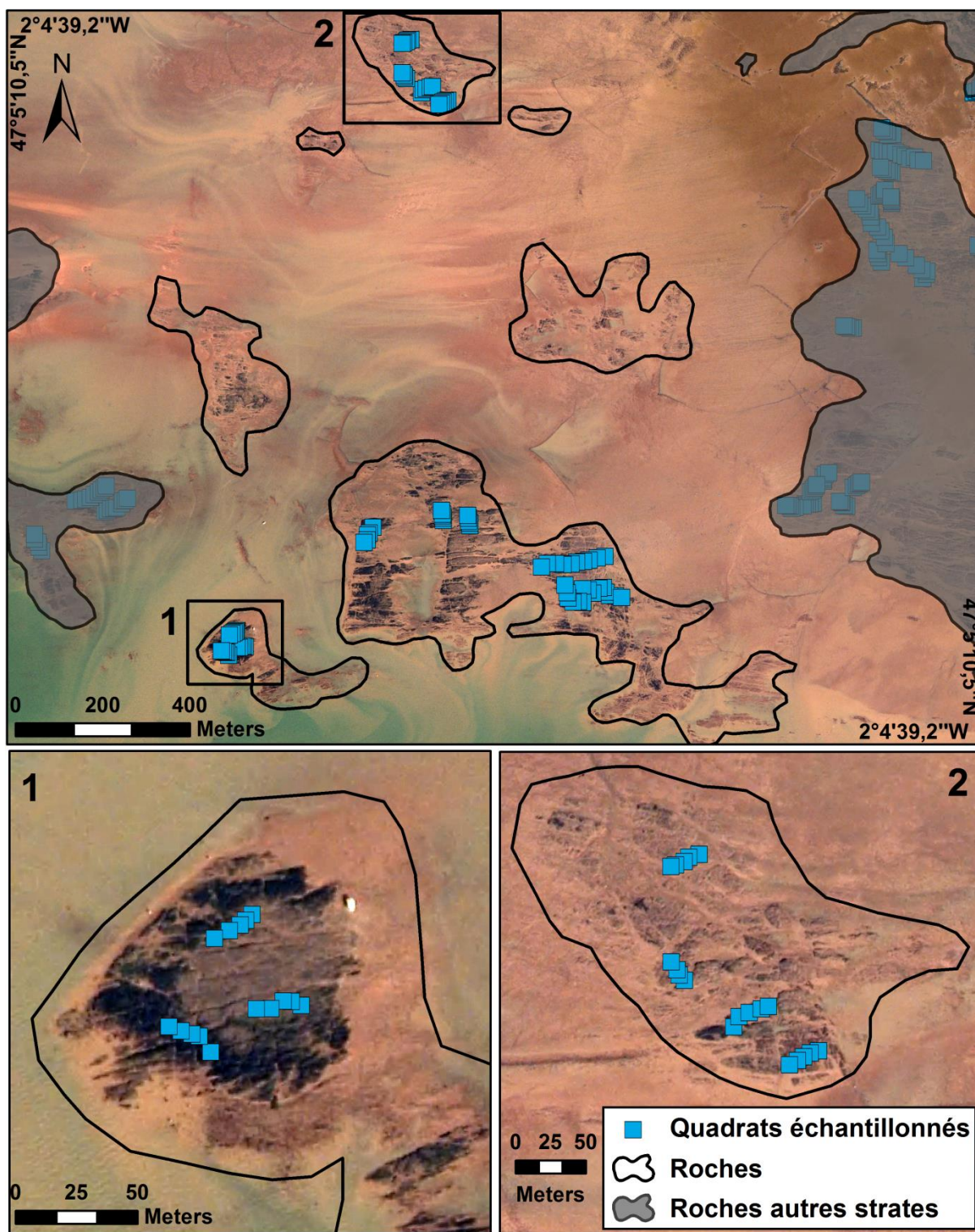
STRATEGIE D'ECHANTILLONNAGE DETAILLEE PAR SITES



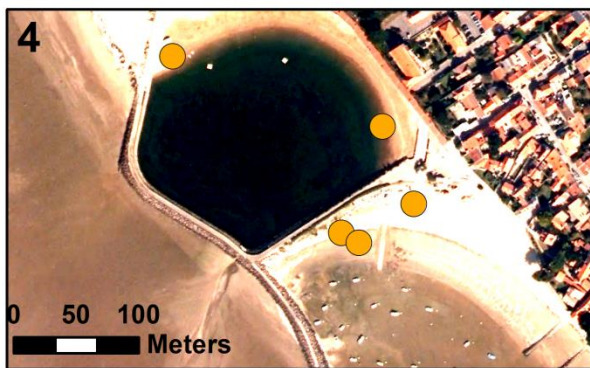
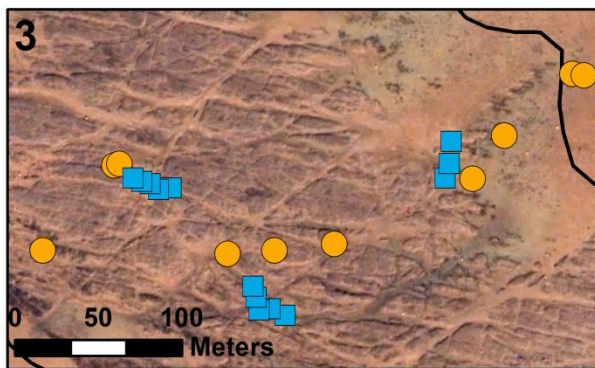
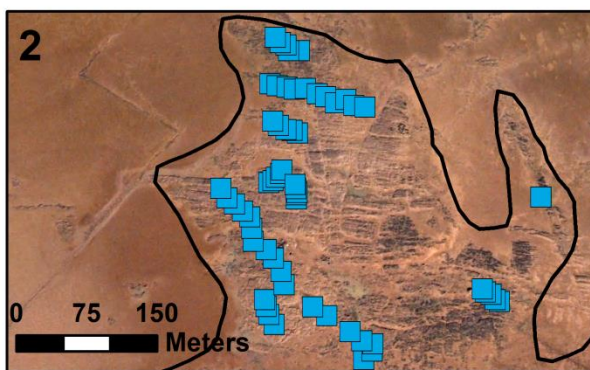
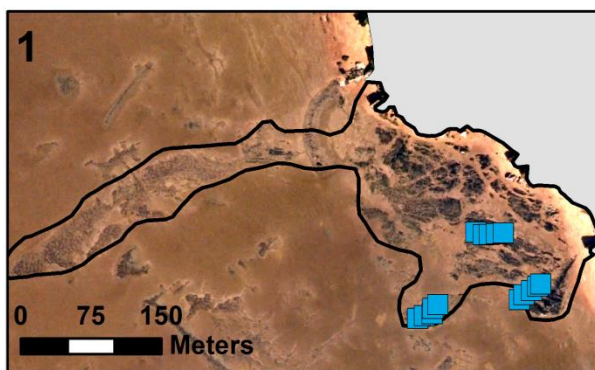
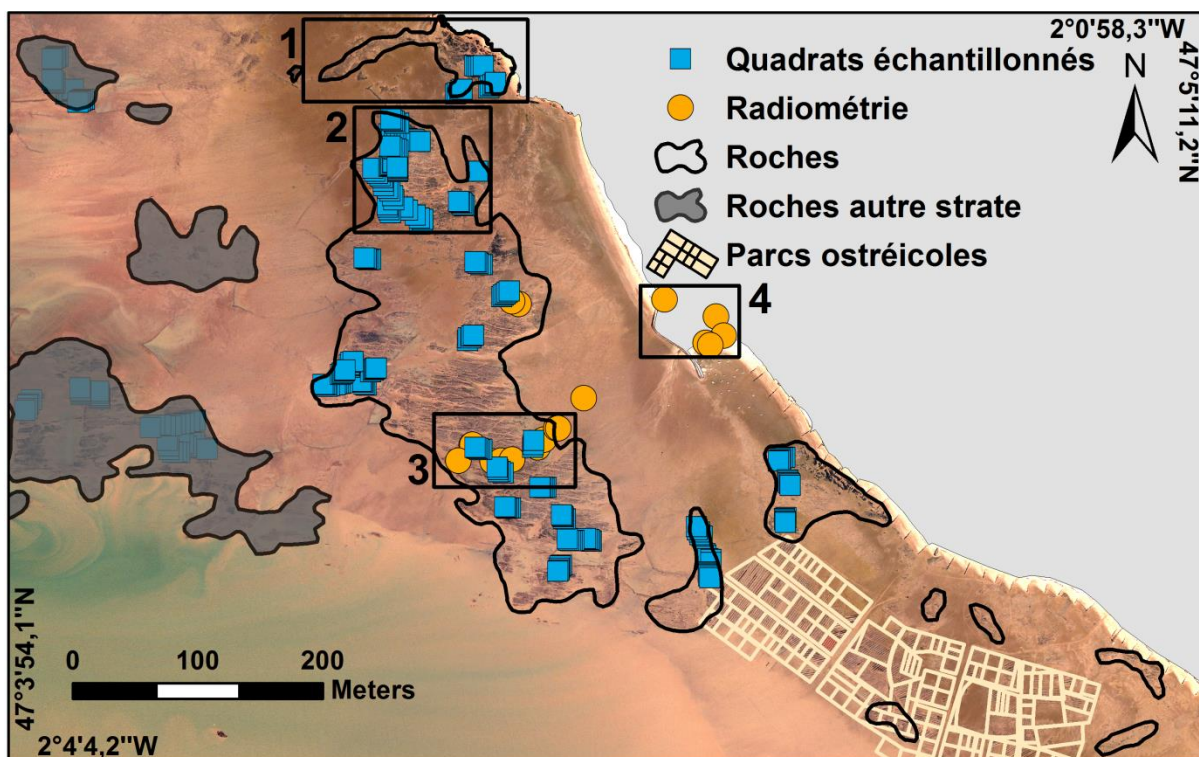
Site 1 : Pornic. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



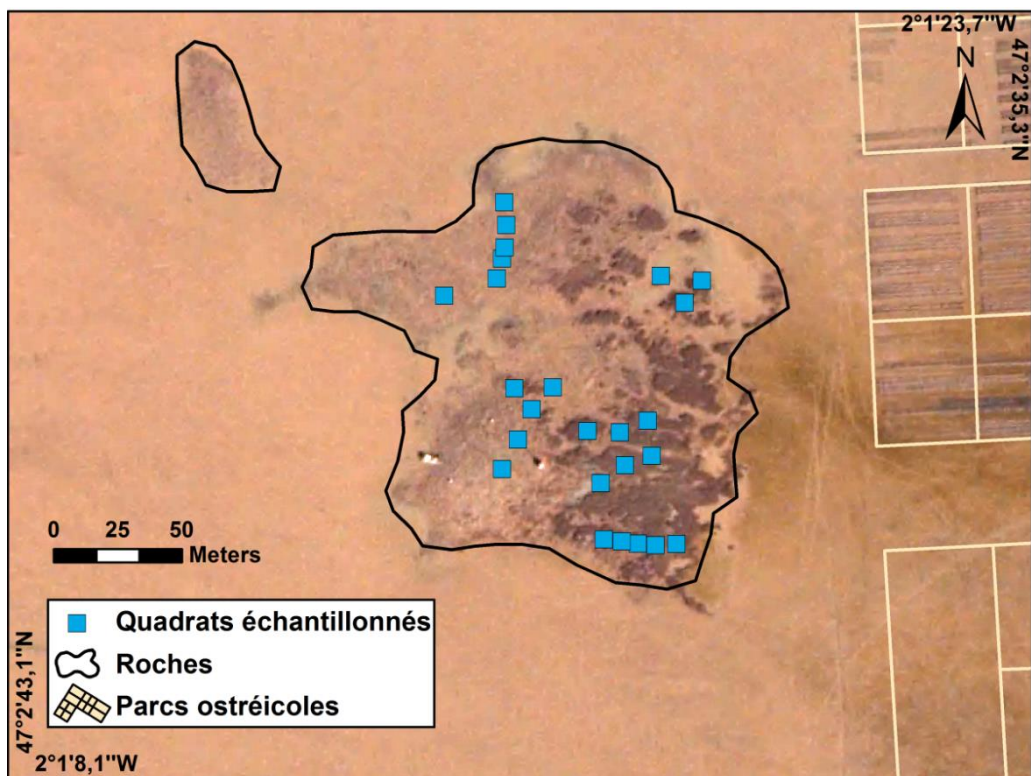
Site 2 : La Bernerie en bas d'estran. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



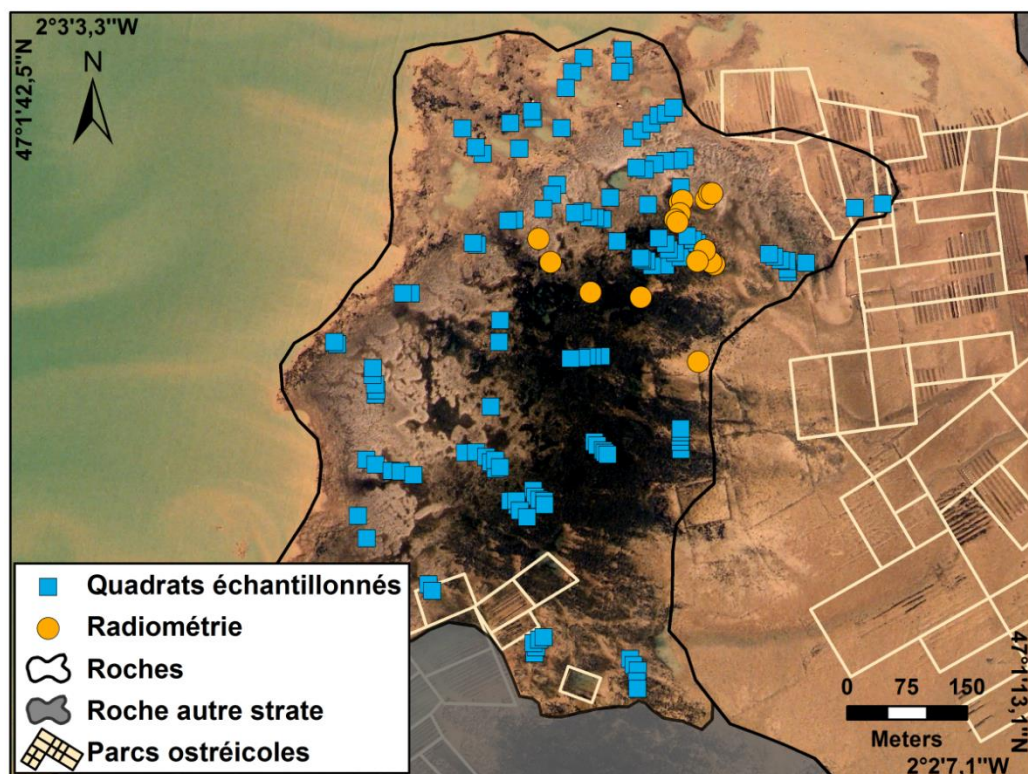
Site 3 : La Bernerie mi-estran. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



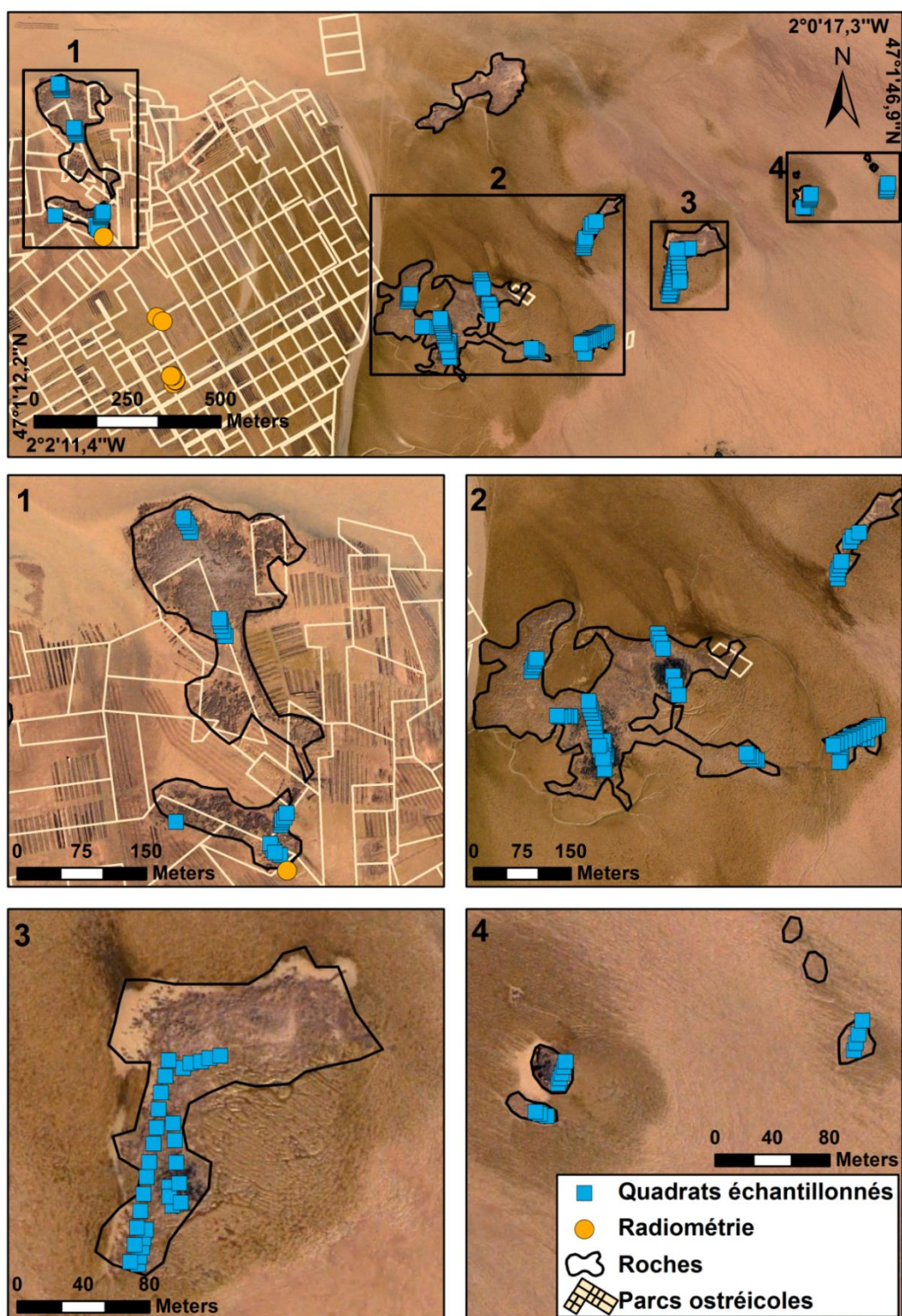
Site 4 : La Bernerie en haut d'estran. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les ronds orange représentent les points GPS des acquisitions radiométriques effectuées avec le spectroradiomètre ASD. Les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



Site 5 : La Norte. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



Site 6 : Le Rocher Blanc. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les ronds orange représentent les points GPS des acquisitions radiométriques effectuées avec le spectroradiomètre ASD. Les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.



Site 7 : La Coupelasse. Echantillonnage aléatoire stratifié. Les carrés bleus représentent les quadrats qui ont été échantillonnés, les ronds orange représentent les points GPS des acquisitions radiométriques effectuées avec le spectroradiomètre ASD. Les roches ont été détournées à l'aide des cartes marines du SHOM.

ANNEXE 3

DESCRIPTION DES SITES (PHOTOGRAPHIES DE TERRAIN)

Site 1 : Pornic (47°5'58,7"N ; 2°4'21,14"W)



Colonisation des huîtres sauvages sur la roche en position horizontale



Compétition spatiale entre les huîtres sauvages et les récifs d'hermelles



Colonisation de la roche
(Quadrat 0,25m²)



Compétition avec les hermelles
(Quadrat 0,25m²)

Site 2 : La Bernerie (Bas d'estran) ($47^{\circ}4'41,1''\text{N}$; $2^{\circ}5'14,35''\text{W}$)



Roche colonisée par des jeunes huîtres, des moules, des algues brunes et vertes.



Colonisation de la roche par des jeunes huîtres



Colonisation de la roche par des moules



Colonisation de la roche par des jeunes moules



Forte prédation des étoiles de mer

Site 3 : La Bernerie (Milieu d'estran) ($47^{\circ}4'26,9''\text{N}$; $2^{\circ}4'1,8''\text{W}$)



Faible colonisation des huîtres sauvages



Densité des huîtres sauvages plus importante



Roche faiblement colonisée par les huîtres sauvages



Roche colonisée en bas d'estran colonisée par des macroalgues brunes et vertes

Site 4 : La Bernerie (Haut d'estran) ($47^{\circ}4'26,6''\text{N}$; $2^{\circ}2'45,6''\text{W}$)



Forte pression de la pêche à pied



Roche colonisée par les huîtres sauvages



Colonisation des huîtres sauvages en position horizontale



Colonisation des huîtres et des macroalgues sur la roche

Site 5 : La Norte ($47^{\circ}2'37,4''\text{N}$; $2^{\circ}1'14,4''\text{W}$)



Roche colonisée par les huîtres sauvages en position verticale



Accumulation d'huîtres en position verticale



Proximité des parcs ostréicoles



Récifs d'huîtres verticales
(Quadrat de $0,25\text{m}^2$)

Site 6 : Le Rocher Blanc (47°1'29,6"N ; 2°2'38,5"W)



Récif d'huîtres en position horizontale



Ceinture de macroalgues brunes



Mare intertidale



Récif d'huîtres horizontales



Influence des macroalgues sur la présence des huîtres

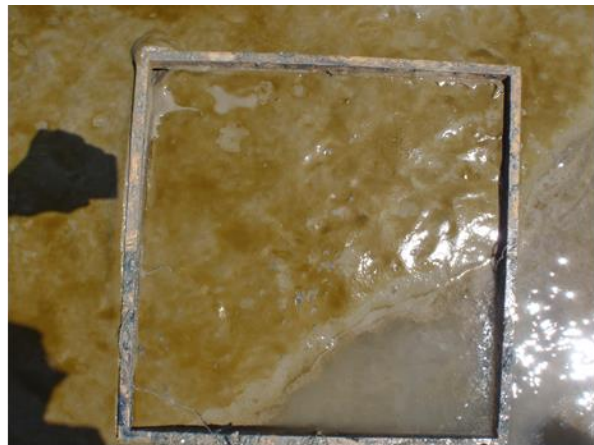
Site 7 : La Coupelasse (47°1'21,7"N ; 2°1'15,6"W)



Ilots rocheux entourés de vase avec des récifs d'huîtres en position verticale



Récif d'huîtres verticales



Biofilm de Microphytobenthos sur la vasière

Thèse de Doctorat

Anthony LE BRIS

Téledétection hyperspectrale des récifs d'huîtres sauvages (*Crassostrea gigas*)

Hyperspectral remote sensing of wild oyster reefs (*Crassostrea gigas*)

Résumé

L'huître creuse *Crassostrea gigas*, est considérée depuis les années 90 comme une espèce invasive à cause de son impact sur l'environnement. Cependant, suite aux mortalités qui touchent les huîtres en élevage depuis l'été 2008, les huîtres sauvages sont considérées comme une réelle ressource. Cela nécessite la production de cartes pour localiser et quantifier les gisements naturels. L'objectif de ce travail est d'étudier la capacité de la télédétection visible et proche infrarouge pour identifier les récifs d'huîtres à différentes résolutions spectrales, spatiales et temporelles. Les premières cartographies à l'échelle d'un bassin ostréicole ont montré l'importance des données hyperspectrales, pour distinguer les types de récifs. Les spectres de réflectance ont révélé l'existence inattendue de bandes d'absorptions chlorophylliennes, suggérant la présence d'un biofilm de microalgues sur les coquilles, jusqu'alors invisible à l'œil nu. L'étude s'est poursuivie à micro-échelle en scannant des coquilles d'huîtres avec une caméra HySpex en laboratoire. L'analyse des pics de dérivés secondes à 462, 524, 571 et 647 nm a révélé la présence de diatomées, cyanobactéries, rhodophycées et chlorophycées. En parallèle, des analyses pigmentaires par chromatographie (CLHP) et des observations microscopiques ont confirmé la présence de ces microalgues épilithes et endolithes. Enfin, malgré la résolution hyperspectrale, les récifs restent difficiles à identifier dans les zones de vasières où la vase et le microphytobenthos recouvrent les coquilles. Cette difficulté peut être surmontée en couplant les données optiques avec les données radar, sensibles à la rugosité de surface.

Mots clés

Huîtres sauvages, *Crassostrea gigas*, Télédétection, Hyperspectrale, Pigments, Microalgues épilithes, Microalgues endolithes

Abstract

Since the 90's, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*, is considered as an invasive species because of their negative environmental impacts. However, oyster producers are reconsidering wild oyster populations as a resource due to recent high mortalities affecting cultivated oysters since the summer 2008. The social conflicts existing around natural oyster beds require spatial distribution maps for management purposes. The objective of this work is to evaluate the ability of visible and near infrared remote sensing to identify wild oyster reefs using various spectral, spatial and temporal resolutions. Firstly, maps obtained with an airborne campaign at a shellfish ecosystem scale, showed the importance of hyperspectral data, to identify oysters according to the reef structure. Spectral reflectance shapes surprisingly revealed the existence of chlorophyll absorption bands, suggesting the presence of a visually invisible microalgal biofilm colonizing the shell surface. At microscale, oyster shells were imaged using a hyperspectral HySpex camera in the laboratory with a sub-millimeter spatial resolution. The second derivative peaks at 462, 524, 571 and 647 nm were related to the presence of diatoms, cyanobacteria, rhodophytes and chlorophytes. Further pigment analysis by high performance liquid chromatography (HPLC) and microscopic observations confirmed the presence of these epilithic and endolithic biofilms. Finally, despite the high hyperspectral resolution, misclassification of oyster reefs occurred in muddy areas due to spectral mixing with mud and microphytobenthos. This could be overcome by combining optical data with radar images, sensitive to the surface roughness.

Key Words

Wild oysters, *Crassostrea gigas*, Remote sensing, Hyperspectral, Pigments, Epilithic microalgae, Endolithic microalgae