HAL
open science

Réalisation de l'outil cartographique des habitats potentiels sur l'estuaire de la Gironde : rapport

A. Just, Jérémy Lobry

▶ **To cite this version:**

A. Just, Jérémy Lobry. Réalisation de l'outil cartographique des habitats potentiels sur l'estuaire de la Gironde : rapport. [Rapport de recherche] irstea. 2011, pp.67. hal-02597057

HAL Id: hal-02597057

https://hal.inrae.fr/hal-02597057

Submitted on 15 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

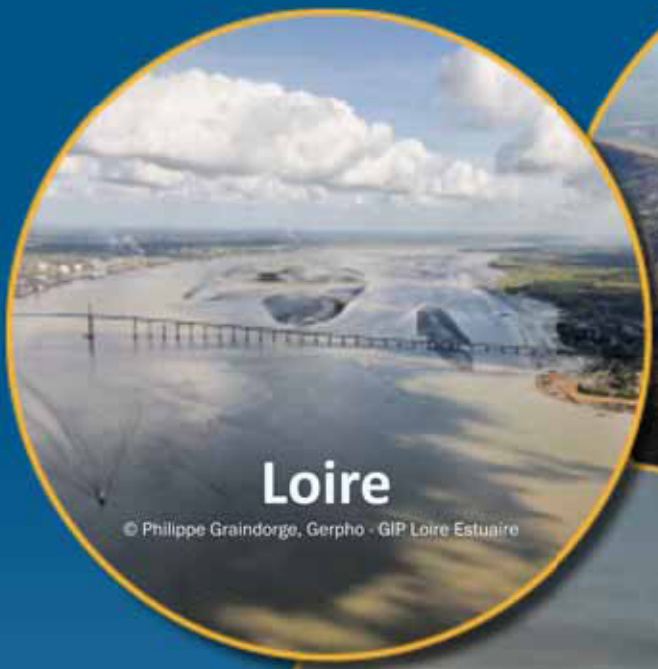
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

BEEST

Cartographier les fonctionnalités pour spatialiser le potentiel ecologique

Mise en place d'un outil SIG 'Habitats Fonctionnels' sur les estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde

- Rapport -



Coordinateurs :
N. Bacq, S. Moussard
et J. Lobry
2011

Projet BEEST : Vers une approche multicritère du Bon Etat écologique des grands ESTuaires

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Rapport technique du Groupe de travail « SIF 'Habitats Fonctionnels' » du projet BEEST (LITEAU III).

CARTOGRAPHIER LES FONCTIONNALITES POUR SPATIALISER LE POTENTIEL ECOLOGIQUE

Mise en place d'un outil SIG 'Habitats Fonctionnels' sur les estuaires de la Seine, la Loire et la Gironde

Coordination : Nicolas Bacq[1], Stéphanie Moussard[1], Jérémy Lobry[2]

Groupe de travail : Nicolas Bacq[1], Daan Guillerme[1], Stéphanie Moussard[1], Sylvain Cerisier[3], Lise Lebailleux[3], Jérémy Lobry[2], Anaïs Just[2]

[1] GIP Seine Aval, Rouen [2] Cemagref EPBX, Cestas [3] GIP Loire Estuaire, Nantes

Ont aussi collaboré à la démarche : Mustapha Taqarort[1], Bernard Prud'homme Lacroix[3]

Experts consultés : Anne-Laure Barillé[4], Frédéric Bioret[5], Loïc Marion[6], Didier Montfort[7] (sur la Loire) ;

Philippe Julve[8], Thierry Ruellet[9], Eric Feunteun[10], Thomas Lacoue-Labarthe[10], Pascal Provost[11], Elodie Rémond[11] (sur la Seine)

[4] Bio-Littoral, Nantes ; [5] Université de Bretagne Occidentale, Brest ; [6] CNRS/Université de Rennes 1, Rennes ; [7] Ouest Am', Nantes ; [8] Université Catholique de Lille, Lille ; [9] GEMEL, Saint-Valery-sur-Somme ; [10] MNHN, Dinard ; [11] Observatoire de l'avifaune de l'estuaire et des marais de la basse Seine, Le Havre

Merci à : Pierre Le Hir[12], Aldo Sottolichio[13], Alain Lechêne[2], Philippe Boët[2], Mario Lepage[2], Céline Le Pichon[14], Geneviève Barnaud[15]…

[12] Ifremer Dyneco, Brest ; [13] Université Bordeaux I, Talence ; [14] Cemagref HBAN, Anthony ; [15] MNHN, Paris

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

SOMMAIRE

SOMMAIRE **1**

INTRODUCTION **2**

1 CONTEXTE ET OBJECTIFS DE LA DEMARCHE **3**

1.1 LA MOSAÏQUE DES HABITATS ESTUARIENS 3
1.2 DES ENJEUX ENVIRONNEMENTAUX SPATIALISES 4
1.3 UN SIG 'HABITATS FONCTIONNELS' DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE 4
1.4 OBJECTIFS DANS LE CADRE DE BEEST 5

2 LE SIG-HF : AVANT TOUT UN MODELE ECOLOGIQUE **5**

2.1 CADRE CONCEPTUEL POUR UNE APPROCHE SPATIALISEE ET FONCTIONNELLE 5
2.2 PRINCIPES DE CONSTRUCTION DES SIG-HF 7
2.2.1 Principe général *7*
2.2.2 Construction et contenu de l'outil Loire *7*
2.2.3 Cartographier les habitats fonctionnels : étude des (im)possibilités *8*
2.2.4 Habitat, Milieu, Niche … que modélisons-nous ? *10*

3 MISE EN ŒUVRE ET PREMIERS RESULTATS **11**

3.1 CONTENU DES OUTILS 11
3.1.1 Espèces et fonctions retenues *11*
3.1.2 Périmètres retenus *15*
3.1.3 Architecture technique et données utilisées *15*
3.2 SCHEMA CONCEPTUEL DE LA DEMARCHE 16
3.2.1 Etape 1 : Codage des préférences d'habitat *17*
3.2.2 Etapes 2 et 3 : combinaison des préférences d'habitat et cartographie *18*
3.2.3 Etape 4 : analyse critique des résultats *19*
3.3 EXEMPLES DE RESULTATS 20
3.3.1 Exemples de resultats *20*
3.3.2 Exemple de comparaisons inter-estuaires *21*

4 CONCLUSION : VERS UN CHANGEMENT DE PARADIGME ? **23**

4.1 HABITATS POTENTIELS ET POTENTIEL ECOLOGIQUE 23
4.2 UN NOUVEAU PARADIGME PERTINENT ET PROMETTEUR 24

BIBLIOGRAPHIE **25**

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

INTRODUCTION

Le projet BEEST, pour partie, est né du constat d'une ambiguïté apparente entre l'objectif de la DCE et les approches normatives qu'elle préconise.

En effet, au cours du processus de mise en œuvre de la Directive, la définition de l'état écologique a quelque peu évolué. Tout d'abord basée sur une appréhension statique fondée sur le concept d'intégrité biotique (« valeurs des éléments de qualité », ...), l'état écologique est ensuite (re)défini comme « l'expression de la qualité de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques associés aux eaux de surface » (Circulaire DCE 2005/12 n°14 du 28 juillet 2005 relative à la définition du "bon état" et à la constitution des référentiels pour les eaux douces de surface ainsi qu'à la démarche à adopter pendant la phase transitoire (2005-2007)). Pour autant, l'annexe V qui définit les critères biologiques sur lesquels doit être évalué l'état écologique des masses d'eau mentionne uniquement des caractéristiques relatives à la structure des communautés écologiques identifiées (éléments de qualité biologique). Il existe donc une ambigüité apparente soulignée par de nombreux experts : si on ne peut à priori pas exclure le fait que, sur le fond, la Directive ambitionne de considérer à la fois la structure des communautés biologiques et les processus écologiques liés au fonctionnement des écosystèmes (de Jonge et al. 2006), on ne peut que constater que les exigences normatives du texte ont conduit à l'élaboration d'indicateurs basés sur des éléments structuraux et taxonomiques plutôt que sur des éléments relatifs au fonctionnement ou au rôle fonctionnel des écosystèmes (de Jonge et al. 2006, Hering et al. 2010).

Pour les scientifiques et les gestionnaires à l'origine de BEEST, la non prise en compte des aspects fonctionnels et de l'hétérogénéité spatiale des estuaires sont deux éléments clés de cette contradiction.

Ainsi, s'appuyant sur la nécessité d'expliciter le rôle écologique des habitats pour appréhender les aspects fonctionnels liés aux écosystèmes estuariens, l'accent a été mis, dans le cadre de BEEST, sur le développement d'un Système d'Information Géographique capable de cartographier les fonctions écologiques associées aux estuaires. Cet outil innovant, baptisé SIG 'Habitats Fonctionnels', se fonde sur la conjugaison du concept de niche écologique (Hutchinson 1957) et de la théorie des filtres environnementaux (Tonn et al. 1990, Keddy 1992).

Le présent rapport détaille l'état d'avancement de la démarche de développement collaboratif d'un tel outil sur les trois estuaires. Elle s'appuie sur le retour d'expérience du GIP Loire Estuaire dont la mise en place d'un SIG 'Habitats Fonctionnels' sur la partie aval de la Loire constitue un succès prometteur. La construction des outils sur la Seine et la Gironde et le perfectionnement de l'outil existant sur la Loire a reposé sur la volonté des structures porteuses (respectivement le GIP Seine Aval, le Cemagref et le GIP Loire Estuaire) de s'impliquer largement dans ce processus. Ainsi, si elle a ainsi largement dépassé le cadre de BEEST, le projet, en proposant un cadre collaboratif structurant et certains financements clés, a constitué un moteur essentiel au déroulement de la démarche engagée. En particulier, le Groupe de Travail SIG-HF de BEEST a eu un double rôle : (1) définir les bases méthodologiques développées dans les outils et (2) capitaliser les retours d'expériences tant d'un point de vue technique que méthodologiques. Ce GT, dont les contours ont varié suivant les questions abordées, a rassemblé des écologues et des géomaticiens. Il s'est réuni durant toute la durée du projet et au-delà en fonction de l'avancement de la démarche à raison de 3 ou 4 réunions par an. Les avancées techniques et le développement effectif des outils se sont effectués au sein de chacune des structures.

Après avoir resitué le contexte et les objectifs de la démarche, ce rapport en présente les principaux fondements conceptuels, les bases méthodologiques ainsi que les options techniques choisies. Les premiers résultats sont aussi esquissés ainsi que les éléments de perspectives à court terme concernant la validation de l'outil, la comparaison des estuaires et les possibilités de construction d'indicateurs. Enfin, la démarche de

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

construction de l'outil est resituée dans le contexte de la DCE et du questionnement relatif à l'évaluation du Bon Potentiel écologique des grands estuaires.

1 CONTEXTE ET OBJECTIFS DE LA DEMARCHE

1.1 LA MOSAÏQUE DES HABITATS ESTUARIENS

Les biens et services rendus par les estuaires à la société classent ces écosystèmes parmi les plus productifs de la planète (McHugh 1967, Whittaker 1975, Costanza et al. 1997). En particulier, la productivité et la richesse biologiques de ces milieux sont liées à la capacité de leur mosaïque d'habitats à assurer des fonctions essentielles aux cycles biologiques des espèces qui les fréquentent.

Les estuaires sont ainsi considérés comme des habitats clé transitoires (Gili 2002) pour de nombreuses espèces de l'ichtyofaune (Elliott & Dewailly 1995, Elliott & Hemingway 2002) et de l'avifaune. Différents rôles écologiques vis-à-vis de ces espèces sont associés aux estuaires en général –et aux grands estuaires comme ceux de la Seine, la Loire et la Gironde en particulier. Pour l'ichtyofaune, ils sont essentiellement de trois ordres : ils constituent une zone de nourricerie et d'alimentation et une voie migratoire (Elliott & Hemingway 2002). L'estuaire peut parfois aussi servir d'aire de ponte. C'est le cas pour certaines populations qui peuvent effectuer l'ensemble de leur cycle écologique en estuaire (typiquement les espèces résidentes comme le gobie buhotte *Pomatoschistus minutus* dans la Gironde) mais aussi pour certaines populations ou fractions de population marines dont les individus peuvent venir pondre en estuaire (ex. l'anchois *Engraulis encrasicolus* ou le hareng *Clupea harengus*). Pour un certain nombre d'autres espèces marines, la ponte s'effectue à l'embouchure des estuaires, en zone côtière ou sur le plateau continental et ce sont les larves qui pénètrent en estuaire pour se nourrir et assurer leur croissance. Les estuaires sont alors qualifiés de nourriceries pour ces espèces (par ex. la sole *Solea solea* ou le bar *Dicentrarchus labrax*). Certaines espèces fluviales comme la brême *Abramis brama* peuvent aussi utiliser la partie haute des estuaires et les zones humides annexes comme zones de nourricerie. Les zones estuariennes constituent aussi des zones majeures pour l'hivernage (ex. Sarcelle d'hiver *Anas crecca*) et les haltes migratoires de dizaines de milliers d'oiseaux (ex. Phragmite aquatique *Acrocephalus schoenobaenus*). Ainsi, selon les espèces, les estuaires sont associés à une ou plusieurs fonctions biologiques qui peuvent être réalisées dans un même habitat ou dans des habitats différents. Par exemple, le Tadorne de Belon *Tadorna tadorna* utilise de façon complémentaire les vasières intertidales pour s'alimenter et certains espaces du schorre ou les talus et remblais sableux pour nicher.

Sur le plan physique, la Seine, la Loire et la Gironde sont des estuaires dont la plaine alluviale submersible se caractérise par un gradient de salinité à la fois longitudinal (pénétration des eaux océaniques vers l'amont) et latéral (submersion des zones humides par les eaux estuariennes et apports d'eau douce liés au ruissellement des coteaux). C'est essentiellement ce double gradient, conjugués à des facteurs d'habitats tels que la topographie ou la couverture sédimentaire, qui structure la mosaïque des habitats estuariens tant aquatiques que terrestres (Figure 1).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

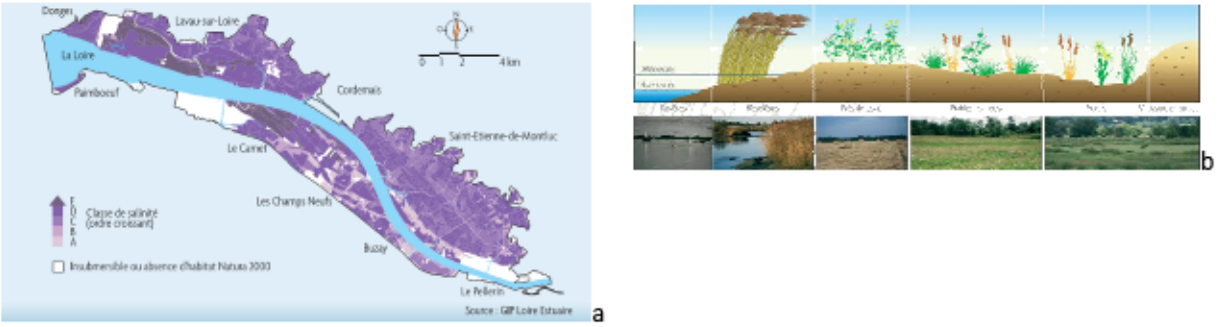


Figure 1. Illustration de la structuration des habitats terrestres dans l'estuaire de la Loire. (a) Répartition de la salinité d'après la couverture végétale (GIP Loire Estuaire 2005) ; (b) Répartition latérale des structures végétales dans l'estuaire de la Loire (source GIP Loire Estuaire).

1.2 DES ENJEUX ENVIRONNEMENTAUX SPATIALISES

A l'interface entre continents et océans, les estuaires en général, et les grands estuaires comme ceux de la Seine, la Loire ou la Gironde en particulier, sont aussi des milieux sur lesquels se concentrent d'importants enjeux écologiques mais aussi de nombreuses pressions environnementales, climatiques et anthropiques. Du fait notamment de leurs propriétés écologiques, les zones estuariennes sont ainsi associées à de nombreux et importants biens et services pour la société (McHugh 1967, Whittaker 1975, Costanza et al. 1997) et donc, par conséquent, à des niveaux importants d'activités humaines (Post & Lundin 1996) qui conduisent à des conflits d'usages et d'intérêts entre divers enjeux démographiques, économiques, sociaux et environnementaux (Hénocque & Denis 2001).

Indéniablement, ce stress d'origine anthropique, en particulier la pollution et la destruction d'habitats, s'ajoute au haut niveau de stress environnemental naturel que subissent ces écosystèmes (Elliott & Quintino 2007) et n'est pas sans conséquences sur leur fonctionnement écologique et les fonctionnalités environnementales associées aux habitats estuariens pour les espèces qui les fréquentent (Coleman et al. 2008, Diaz & Rosenberg 2008, Halpern et al. 2008).

A l'échelle locale, les problématiques d'aménagement sont mécaniquement spatialisées (pertes d'habitats, restauration, mesures compensatoires…). Dans ce contexte, les enjeux environnementaux doivent nécessairement être appréhendés spatialement. Aussi, la compréhension et la caractérisation des enjeux environnementaux passent inévitablement par une meilleure connaissance du rôle écologique des habitats estuariens.

En d'autres termes, il apparaît qu'une gestion efficace et pertinente des problématiques environnementales des grands estuaires doit pouvoir disposer d'éléments objectifs sur les fonctionnalités écologiques associées aux différents habitats. Ces connaissances doivent être mobilisables de manière à pouvoir évaluer l'impact d'aménagements locaux ou d'actions localisées sur les fonctions écologiques associées non seulement aux sites et aux habitats concernés mais à l'ensemble de l'estuaire.

1.3 UN SIG 'HABITATS FONCTIONNELS' DE L'ESTUAIRE DE LA LOIRE

En 2006, dans le cadre de son programme de restauration du fonctionnement hydrosédimentaire de l'estuaire, le GIP Loire Estuaire (GIPLE) a initié une démarche qui a abouti à l'élaboration d'un SIG dit 'SIG Habitat Fonctionnels' (SIG-HF) destiné à cartographier les fonctions écologiques majeures associées à la mosaïque d'habitats de la partie aval de l'estuaire de la Loire (pour plus de détails, voir la plaquette en annexe, GIP Loire Estuaire (2009), dont le texte ci-après reprend de larges extraits).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Cet outil a été créé avec 3 objectifs :

1. proposer une approche spatiale des fonctions et enjeux sur le plan environnemental,
2. synthétiser les connaissances sur la relation entre environnement physique et milieu vivant,
3. fournir un outil au service de l'évaluation environnementale des scénarios de restauration du fonctionnement hydrosédimentaire de l'estuaire.

Il a ainsi été mobilisé sur le plan opérationnel comme un outil d'aide à l'évaluation des effets environnementaux que peut engendrer une modification des habitats estuariens dans différents contextes : aménagements, programme de restauration, changements climatiques, évolutions morphologiques à long terme, changements dans les usages et les pratiques, notamment agricoles…

Au cours des différentes mobilisations dont il a fait l'objet, certaines limites mais aussi plusieurs possibilités d'évolution ont été identifiées. Afin de pouvoir utiliser cet outil SIG pour étudier et mieux comprendre les relations entre les facteurs abiotiques et les fonctions écologiques associées à l'estuaire et pour que la démarche soit efficacement reconductible dans un contexte environnemental variable, il est ainsi apparu nécessaire de pouvoir intégrer sur le long terme des connaissances et des données nouvelles et pour cela, de faire évoluer le processus de modélisation vers une prise en compte plus rationnelle et objective des relations espèces-milieux.

1.4 OBJECTIFS DANS LE CADRE DE BEEST

Le GIPSA et le Cemagref ont souhaité initier sur la Seine et la Gironde une démarche similaire à celle du GIPLE. Dans le cadre du projet 'BEEST', les 3 organismes ont débuté une collaboration pour mener à bien ces démarches entreprises à divers degrés sur les 3 estuaires. Dans ce contexte, il a été décidé de discuter autour des outils et des méthodes et de partager des connaissances techniques, scientifiques et méthodologiques. Le projet SIG-HF de BEEST s'est ainsi fixé plusieurs grands objectifs :

1. Favoriser le développement d'outils comparables sur les 3 grands estuaires
2. Définir un cadre conceptuels et les grands axes méthodologiques pour la construction / l'évolution des outils
3. Poser les éléments pour effectuer des comparaisons entre les estuaires
4. Discuter les apports d'une telle démarche dans le cadre de la caractérisation du Potentiel Ecologique des estuaires

2 LE SIG-HF : AVANT TOUT UN MODELE ECOLOGIQUE

2.1 CADRE CONCEPTUEL POUR UNE APPROCHE SPATIALISEE ET FONCTIONNELLE

L'effectivité des processus et des fonctions écologiques au sein d'un écosystème est directement liée à l'environnement biotique et abiotique des communautés écologiques qui les supportent. De même, l'existence, la disponibilité et l'accessibilité d'habitats clés à une étape du cycle de vie des espèces (ex. nourricerie, reproduction, migration pour les poissons, les oiseaux…) sont des facteurs déterminants pour le fonctionnement d'un système.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

La démarche fonctionnelle dans laquelle nous nous plaçons rejoint l'approche stochastique des communautés et des écosystèmes selon laquelle les communautés écologiques sont une collection d'espèces qui trouvent de manière conjoncturelle des conditions favorables à leur développement. De cette démarche est issu le concept de l' « habitat templet » (Southwood 1977) selon lequel, dans un habitat donné, on trouve des espèces dont les traits biologiques sont adaptés à cet habitat. La théorie des règles d'assemblages (formalisée par Diamond (1975)) et des filtres environnementaux (Tonn et al. 1990, Keddy 1992, Barbault 1993) expliquant la composition d'un peuplement dans un contexte biogéographique donné en sont des déclinaisons (cf. illustration pour l'ichtyofaune Figure 2).

Dans ce cadre, on considère que les facteurs de l'environnement, biotique ou abiotique, agissent à différentes échelles comme force de sélection. Les règles d'assemblage s'assimilent à un processus de filtrage environnemental qui entraîne la sélection d'un groupe particulier d'espèces à partir d'un pool d'espèces régional. Les espèces ainsi sélectionnées possèdent les traits biologiques (morphologiques, physiologiques ou phénologiques) spécifiques qui leur permettent de persister lorsqu'elles sont soumises aux contraintes environnementales d'un milieu donné (Nicolas 2010).

Ce filtrage environnemental conditionne donc à la fois la diversité taxonomique en sélectionnant les espèces adaptées mais aussi les fonctions et processus écologiques associés au milieu considéré et déterminés par les traits fonctionnels sélectionnés. Au travers de cette théorie, on établit de fait un lien entre structure –des habitats cette fois- et fonctions écologiques.

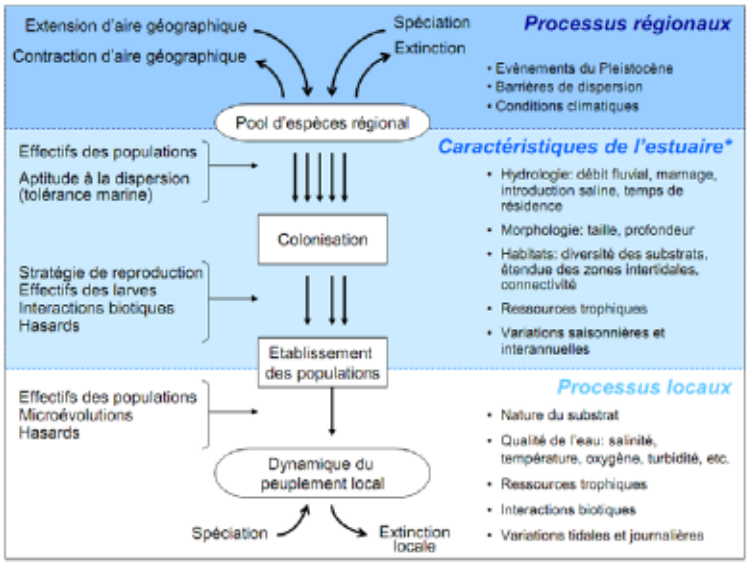


Figure 2. Modèle conceptuel des facteurs susceptibles d'influencer la mise en place et le maintien des assemblages de poissons qui résident dans les estuaires tidaux en termes de diversité et d'abondance. Ce modèle illustre les effets des filtres environnementaux (listés à droite) sur la structure des communautés à différentes échelles spatio-temporelles. *Il convient de noter que les caractéristiques hydromorphologiques de l'estuaire dépendent, en amont, des caractéristiques du bassin versant et, en aval, de l'influence marine (Nicolas 2010, inspiré de Tonn et al., 1990 ; Barbault, 1993).

Classiquement, pour établir ce lien entre traits fonctionnels et habitats, il est courant d'analyser les exigences écologiques et physiologiques de chacune des espèces. Ce travail laborieux, qui place clairement la démarche dans le cadre de l'approche stochastique des communautés[1], vise en fait à caractériser la niche écologique des espèces. Dans ce contexte, la niche écologique correspond à « l'ensemble des conditions dans lesquelles vit et se maintient une espèce déterminée » (Ramade 1984) et plus précisément, à « l'ensemble des paramètres qui caractérisent les exigences écologiques (climatiques, alimentaires, reproduction…) propres à une espèce » (Ramade 2008). La niche écologique ainsi définie peut être ventilée selon les phases du cycle de vie de l'espèce afin de déterminer les conditions environnementales propres à la réalisation de fonctions écologiques particulières.

[1] Approche co-adaptative et dynamique, selon laquelle les peuplements sont une collection d'espèces qui trouvent de manière conjoncturelle des conditions favorables à leur développement

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Appliquée à un contexte géographique déterminé, cette notion permet de modéliser et de cartographier l'habitat de l'espèce. L'habitat est ici entendu comme « l'ensemble des caractéristiques (ressources trophiques et conditions environnementales) présentes dans un espace donné qui permettent l'accomplissement de tout ou partie du cycle écologique (la survie i.e. nourriture, refuge… et/ou la reproduction) d'une espèce » (adapté de Ramade 2008). Lorsqu'elle est définie dans l'absolu (c.-à-d. sans tenir compte des interactions entre facteurs et des interactions biotiques), la niche écologique est dite fondamentale et permet de cartographier des habitats potentiels.

C'est dans ce cadre conceptuel qu'a été développé le SIG-HF.

2.2 PRINCIPES DE CONSTRUCTION DES SIG-HF

2.2.1 PRINCIPE GENERAL

L'objectif du SIG-HF consiste à cartographier les fonctionnalités écologiques potentielles associées aux habitats des estuaires sur lesquels il est développé. Cet objectif repose sur la capacité à modéliser la niche écologique afin de (1) cartographier la distribution potentielle des principales espèces faunistiques dans le milieu et (2) caractériser leur utilisation des habitats i.e. les fonctions écologiques associées (ex. nourricerie, alimentation, reproduction, corridor migratoire pour les poissons, halte migratoire, hivernage pour les oiseaux…). Plus qu'un simple système d'informations géographiques, le SIG-HF est un véritable modèle écologique qui repose sur l'articulation d'une double démarche géomatique et écologique.

Au-delà du modèle conceptuel, il s'agit donc, (1) d'une part, de mettre en place des outils de cartographie basés sur des données pertinentes du milieu et, (2) d'autre part, de développer une méthode simple, robuste et reproductible de modélisation écologique des habitats fonctionnels *i.e.* des habitats utilisés par les espèces considérées dans l'outil pour réaliser une fonction particulière.

2.2.2 CONSTRUCTION ET CONTENU DE L'OUTIL LOIRE

Sur la Loire, en amont du projet BEEST, la démarche a été conduite par le GIPLE en collaboration avec une équipe pluridisciplinaire de scientifiques[2]. Ces experts ont évalué les fonctions écologiques pour chaque habitat ou patch d'habitats vis-à-vis d'une faune sélectionnée. Pour cela ils ont mobilisé les données les plus pertinentes possibles de même que leurs connaissances du milieu estuarien en général et de la Loire en particulier. Le modèle écologique sous-jacent lors de la construction de l'outil sur la Loire est donc basé sur l'expertise : ce sont les experts qui ont associé les différents habitats de l'estuaire à la présence des espèces et/ou à la réalisation des fonctions d'intérêt. Ils se sont pour cela appuyé (1) sur leurs connaissances personnelles ou professionnelles des milieux, (2) sur des données d'observations acquises (par eux même ou par d'autres) sur l'estuaire mais aussi (3) sur leurs connaissances de l'écologie des espèces et, (4) pour les sites qu'ils connaissaient moins, ils ont raisonné par analogie. De fait, selon ces experts, la fonctionnalité de chacun des milieux est entendue de manière effective et/ou fortement potentielle. Certaines fonctions assurées par les milieux ont effectivement été observées, d'autres sont évaluées par les experts comme fortement probables au regard des exigences biologiques et des préférences écologiques des espèces considérées.

L'outil ne pouvant prétendre intégrer tous les éléments de l'écosystème, 20 espèces de la macrofaune benthique invertébrée, 18 espèces de la macrofaune vagile (poissons, crevettes et crustacés planctoniques) et 65 espèces d'oiseaux ont été prises en compte.

[2] Le groupe d'experts était constitué de : Anne-Laure Barillé (Bio-Littoral – benthos et poissons), Frédéric Bioret (Université de Bretagne Occidentale – Flore et végétation), Loïc Marion (CNRS/Université de Rennes 1 – avifaune) et Didier Montfort (Ouest Am' – avifaune).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Les habitats du lit mineur ont été définis à partir du croisement de 3 facteurs : la bathymétrie (on distingue le chenal de la zone subtidale et des zones intertidales inférieure et supérieure), les sédiments (regroupés selon deux critères : sableux et vaseux) et la salinité (définissant 2 zones : une zone d'influence marine et une zone d'influence saumâtre). Au niveau du lit majeur, la démarche repose sur l'utilisation des associations végétales comme outil de caractérisation des habitats.

Quatre grandes fonctions écologiques illustrant le rôle fonctionnel de l'estuaire pour les poissons, les crevettes et les crustacés planctoniques ont été retenues : nourricerie, corridor migratoire, alimentation et reproduction. Pour les oiseaux, les habitats estuariens sont associés dans l'outil à la nidification des espèces qui se reproduisent en estuaire, à l'alimentation de ces espèces en période de reproduction, au repos pour les espèces en migration ou en périodes inter-nuptiales et à l'alimentation en période de migration ou d'hivernage pour ces mêmes espèces.

Enfin, pour chaque type d'habitat et pour chaque espèce, les experts ont construit un indice de patrimonialité et fournit une indication de la sensibilité à différents facteurs abiotiques. Une naturalité fonctionnelle a également été définie.

L'ensemble des informations a été intégré dans une base de données

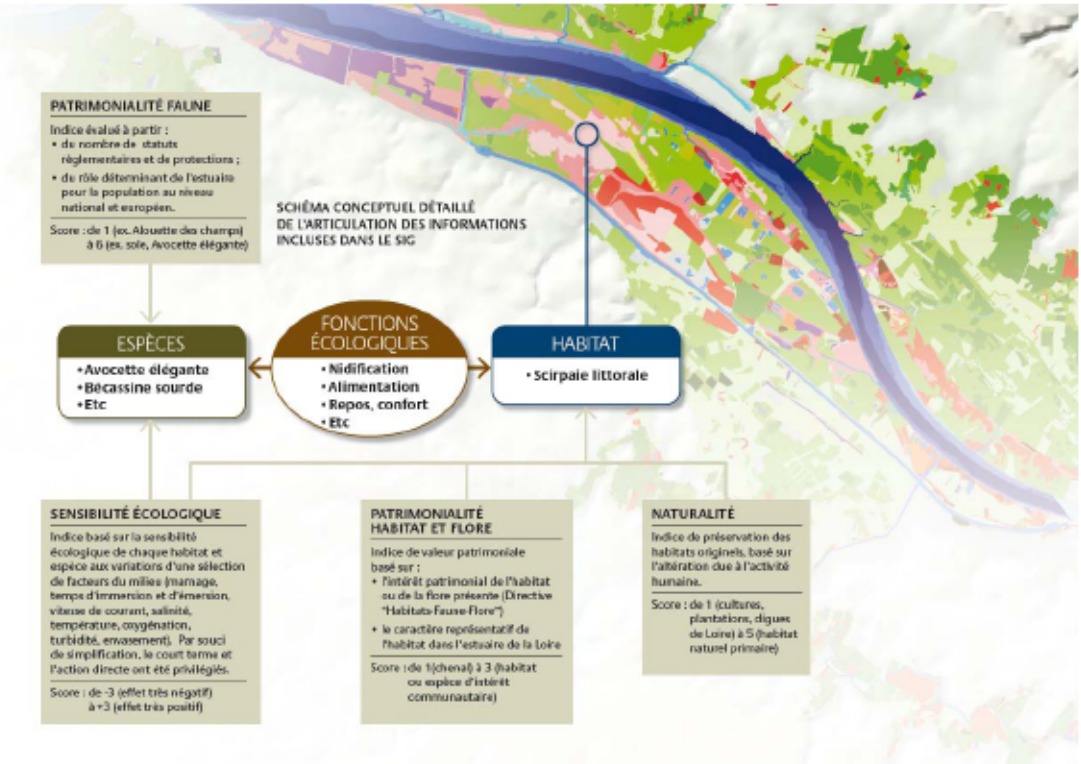


Figure 3. Schéma conceptuel détaillé de l'articulation des informations incluses dans le SIG-HF de l'estuaire de la Loire (d'après GIP Loire Estuaire 2009).

2.2.3 CARTOGRAPHIER LES HABITATS FONCTIONNELS : ETUDE DES (IM)POSSIBILITES

Dans l'approche développée par le GIPLE, l'habitat est entendu comme un ensemble caractérisé par des facteurs propres tels que nature et profondeur de sol, salinité … ainsi que par l'unité de végétation définie selon les principes de la phytosociologie (Bioret et al. 2009 et Directive Faune-Flore). Dans cette acception de l'habitat, celui-ci peut-être défini sans référence à un organisme (Kearney 2006). La végétation est ici considérée comme une composante physique susceptible de servir d'habitat à des organismes animaux. On parle alors de vasières, de prairies, de roselières… que l'on peut cartographier et seulement ensuite, on associe

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

à la présence potentielle de certains animaux dans ces habitats. Cette vision, qui correspond d'une certaine façon à la vision « règlementaire » de l'habitat est particulièrement bien adaptée aux habitats terrestres. Dans le cas du SIG-HF, elle a dû être adaptée au milieu aquatique. Elle reste cependant très fixiste et rigide. Ainsi, dans le cas particulier du SIG-HF développé sur la Loire, elle ne permet pas de mettre en avant de manière objective et directe les relations entre les facteurs environnementaux (salinité, topographie, nature du substrat…) et la présence d'une espèce ou la réalisation d'une fonction. Pour aller plus loin, cela suppose de reconsidérer la manière de modéliser la relation entre fonctionnalités écologiques et facteurs d'habitats et de revenir sur la définition de ces différents concepts.

Les réflexions du Groupe de Travail SIG-HF de BEEST ont mis en avant trois grandes catégories de méthodes permettant d'appréhender les relations entre facteurs d'habitats et présence des espèces.

1. Le dire d'experts : c'est la méthode adoptée dans l'approche développée sur la Loire. Dans cette approche, une équipe pluridisciplinaire de scientifiques a évalué les fonctions écologiques pour chaque habitat de l'estuaire ou patch d'habitats vis-à-vis d'une faune sélectionnée. Pour cela ils ont mobilisé les données les plus pertinentes possibles de même que leurs connaissances du milieu estuarien en général et de la Loire en particulier. Ce « modèle » a l'avantage de synthétiser de nombreuses informations et connaissances mais la démarche est difficilement reproductible à chaque mobilisation de l'outil ou à chaque mise à jour.

2. Les modèles statistiques : c'est une méthode couramment utilisée dans le cadre de la modélisation d'habitats (Austin 2002, Guisan et al. 2002, ICES 2008). A partir d'une description corrélative des associations observées entre facteurs environnementaux et espèces, les modèles statistiques construits permettent d'interpoler la présence/absence des espèces en calculant des probabilités de présence et/ou des indices d'abondance en chaque point de l'estuaire connaissant la valeur des facteurs d'habitats en ces points. Les modèles obtenus sont d'autant plus robustes que les données d'observations sur lesquels ils sont basés sont nombreuses, homogènes et fiables. Ainsi par exemple, cette méthode ne peut être appliquée dans tous les cas d'espèces et en particulier aux espèces les moins fréquentes. Par ailleurs, l'utilisation de ce type d'approche en dehors de la stricte interpolation de données peut être discutée (Kearney 2006). Néanmoins pour les cas les plus pertinents, les résultats de cette approche peuvent être comparés avec ceux obtenus avec d'autres méthodes. EN particulier, ils offrent une synthèse quantitative des « habitats observés » d'une espèce.

3. La synthèse bibliographique des préférences d'habitats : c'est la méthode privilégiée dans la construction des outils SIG-HF sur la Seine et la Gironde. Il s'agit, au moyen d'une synthèse bibliographique la plus large possible de déterminer les préférences des espèces d'intérêt pour les principaux facteurs d'habitats (et notamment ceux que l'on peut cartographier dans le cadre du SIG). Dans le cadre du développement de l'outil SIG-HF sur la Seine (GIP Seine-Aval, 2011), des fiches espèces reprenant les principaux éléments de bibliographie sur les préférences des espèces d'intérêts pour les principaux facteurs d'habitats ont été construites. Des seuils de tolérance physiologiques et des valeurs de préférences écologiques ont été définis.

Outre les aspects techniques sur lesquels elles diffèrent fondamentalement, les 3 méthodes ne définissent pas exactement le même type d'habitat. Dans les deux premiers cas, le modèle repose sur une observation donc l'habitat défini sur la base de ces méthodes est plutôt un habitat réalisé ou observé ou encore potentiellement réalisé. Dans le troisième cas, les habitats déterminés à partir de connaissances plus théoriques sont qualifiés d'habitats potentiels.

L'essentiel des termes utilisés ici sont définis dans la section suivante.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

2.2.4 HABITAT, MILIEU, NICHE … QUE MODELISONS-NOUS ?

En écologie, le terme d'habitat est un des plus utilisé pourtant il est loin d'être l'un des mieux défini (Mitchell 2005). En particulier, lorsque l'on cherche à étudier et cartographier la distribution d'organismes, il est nécessaire de définir à quelle type d'entité nous nous référons et donc conditionnellement quel type d'approche nous mettons en œuvre (Kearney 2006). Ce paragraphe est une revue non exhaustive de quelques définitions pertinentes pour replacer dans un cadre conceptuel cohérent les objets que nous manipulons.

Le terme habitat peut prendre différentes significations en fonction des termes qui lui sont associés comme « habitat d'espèce » ou « habitat naturel ou semi naturel » (Bioret et al. 2009). Nous retiendrons pour le SIG Habitats Fonctionnel la notion d'habitat d'espèce que nous avons élargi à la notion d'Habitat Fonctionnel en ceci que nous ne considérons pas uniquement l'espèce mais la réalisation d'une fonction écologique par l'espèce.

– *L'habitat écologique d'une espèce correspond aux caractéristiques (ressources trophiques et conditions environnementales) présentes dans un espace donné qui permettent l'accomplissement de tout ou partie du cycle écologique (la survie i.e. nourriture, refuge… et/ou la reproduction) d'une espèce (adapté de Ramade 2008)*

Plus largement, ce sont les caractéristiques (ressources trophiques et conditions environnementales) présentes dans un espace donné qui permettent l'accomplissement de tout ou partie du cycle écologique (la survie (nourriture, refuge…) et/ou la reproduction) d'une espèce. Ainsi, l'habitat d'une espèce est assuré par des composants physico-chimiques ou biologiques (au sens ressource trophique) qui lui permettent d'accomplir son cycle de vie.

– *Plus spécifiquement, l'habitat lié à une fonction correspond à l'ensemble des facteurs abiotiques et des ressources trophiques qui conditionnent la réalisation d'une fonction écologique particulière.*

Dans son acception ci-dessus, la notion d'HABITAT peut, dans une certaine mesure, être rapprochée de la notion de MILIEU dans le sens ou les deux termes réfèrent à un espace géographiquement délimité. La notion de FACIES peut être rapprochée de la dimension abiotique de l'habitat. Enfin, même si la plupart des auteurs dénoncent la confusion fréquente entre HABITAT et NICHE ECOLOGIQUE, selon les acceptions, les définitions des deux notions ne sont pas très éloignées. Elles semblent cependant s'utiliser dans des contextes différents : HABITAT fait explicitement référence à une notion de lieu ou de contexte géographiquement délimité (par ex. dans un écosystème donné) tandis que NICHE fait référence à un ensemble de conditions écologiques sans forcément d'explicitation géographique. HABITAT se définit plutôt dans l'espace tandis que NICHE se définit au sein d'un peuplement par rapports aux autres espèces.

Dans le cadre du projet SIG-HF, la notion d'HABITAT semble bien adaptée. Comme pour la NICHE, on distingue les HABITATS POTENTIELS et les HABITATS REALISES (à rapprocher des notions de NICHE FONDAMENTALE/POTENTIELLE et de NICHE REELLE/REALISEE).

En s'inspirant de la théorie de l'exclusion compétitive qui sous-tend le concept de NICHE (loi de tolérance de Shelford (1911) cf Figure 4), le cadre conceptuel général sur les stratégies d'occupation de l'espace par les espèces s'entend comme suit : une espèce (/population) va en priorité occuper l'habitat qui lui est le plus favorable (i.e. celui dans lequel les conditions écologiques sont optimum pour sa survie, sa croissance et/ou la réalisation d'une fonction écologique donnée) dans un écosystème donné (l'optimum local au sein d'un écosystème peut éventuellement ne pas correspondre à l'optimum physiologique de l'espèce) jusqu'à un certain seuil d'occupation (on pourra parler de saturation de la capacité d'accueil). L'espèce (/population) va alors coloniser des habitats dans lesquelles les conditions sont moins optimales (sub-optimales). L'étendu de l'habitat que pourra coloniser l'espèce dépend de sa valence écologique pour les facteurs du milieu (i.e. de son intervalle de tolérance pour les différents facteurs écologiques).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

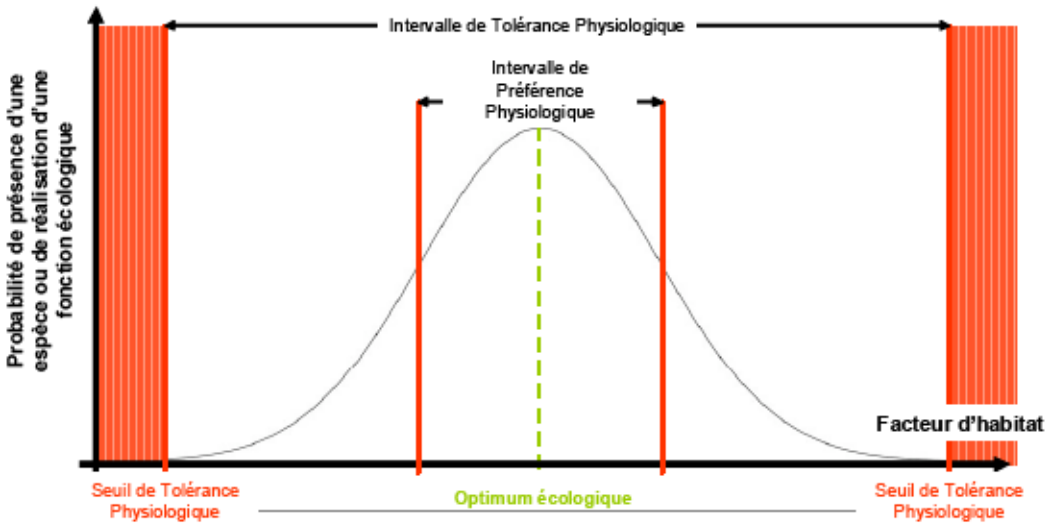


Figure 4. Représentation schématique de la loi de tolérance de Shelford (1911) et déclinaison des différents concepts retenus.

A partir de ce schéma, nous retiendrons les définitions suivantes (d'après ICES 2008, WGLESP report) :

- L'habitat potentiel est défini par les conditions phyisico-chimiques et ressources trophiques qui sont physiologiquement nécessaires pour la présence d'une espèce ou la réalisation d'une fonction écologique. Il désigne l'extension maximale de l'habitat définie par son intervalle de tolérance pour les différents facteurs écologiques du milieu. Il est donc défini par exclusion des zones dans lesquelles la valeur d'au moins un des facteurs est en dehors des seuils de tolérance de l'espèce. Il peut être considéré pour une fonction ou globalement. L'habitat potentiel d'une espèce pour une fonction est donc délimité géographiquement par l'intersection des secteurs de tolérance à chaque facteur structurant l'habitat. Les facteurs structurant l'habitat d'une espèce (et leur valeur) pourront être différents selon la fonction (ou le stade) considérés.

- L'habitat réalisé correspond à la part de l'habitat potentiel qui est réellement occupée par l'espèce. Il peut être défini pour une fonction précise ou globalement pour une espèce/stade.

L'habitat potentiel est généralement approché de manière théorique (en se basant sur les tolérances physiologiques des espèces). L'habitat réalisé peut-être approché à partir de données d'observations basées sur la présence (ou mieux, la présence/absence) des espèces dans le milieu.

Dans le cadre de notre approche, il s'agit donc de modéliser la relation entre une fonction écologique d'intérêt et les facteurs du milieu qui conditionnent sa réalisation *i.e.* la niche écologique associée à une fonction pour une espèce donnée. Plus particulièrement, l'objectif est de cartographier cette relation *i.e.* l'habitat de ce couple espèce*fonction.

3 MISE EN ŒUVRE ET PREMIERS RESULTATS

3.1 CONTENU DES OUTILS

3.1.1 ESPECES ET FONCTIONS RETENUES

Les outils développés ne pouvaient, dans un premier temps, prétendre à être exhaustifs sur les fonctions écologiques associées aux différents habitats estuariens. Nous nous sommes focalisés, en premier lieu, sur les

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

principaux rôles écologiques associés à ces habitats vis-à-vis d'une sélection d'espèces considérées représentatives des estuaires considérés. La sélection des espèces est provisoire

Trois groupes ont été retenus : les invertébrés aquatiques (benthiques, suprabenthiques et zooplanctoniques), les poissons et les oiseaux.

Les invertébrés aquatiques ont essentiellement été considérés pour leur rôle trophique vis-à-vis de l'ichtyofaune et de l'avifaune. Différents taxa ont été retenus sur selon les estuaires (Tableau 1).

Tableau 1 : Taxa retenus sur la Seine et la Loire et ciblés sur la Gironde.

Taxon	*Groupe zoologique*	*Loire*	*Seine*	*Gironde*
Abra alba	Mollusque		X	
Acartia	Crustacé		X	X
Acrocnida brachiata	Echinoderme		X	
Assiminea grayana	Mollusque	X		
Balanus crenatus	Crustacé		X	
Boccardia ligerica	Annélide	X		
Capitella capitata	Annélide	X		
Carcinus maenas	Crustacé	X		
Cerastoderma edule	Mollusque	X	X	
Corbicula fluminea	Mollusque	X		
Corophium volutator	Crustacé	X	X	X
Crangon crangon	Crustacé	X	X	X
Cyathura carinata	Crustacé	X		X
Dreissena polymorpha	Mollusque		X	
Echinocardium cordatum	Echinoderme		X	
Eurytemora affinis	Crustacé	X	X	X
Hediste diversicolor	Annélide	X	X	X
Heteromastus filiformis	Annélide	X		X
Hydrobia ulvae	Mollusque	X	X	
Lanice conchilega	Annélide		X	
Liocarcinus holsatus	Crustacé		X	
Macoma balthica	Mollusque	X	X	
Mesopodopsis slabberi	Crustacé		X	X
Mya arenaria	Mollusque	X	X	
Mytilus edulis	Mollusque	X	X	
Neanthes succinea	Annélide	X		
Neomysis integer	Crustacé	X	X	X
Nephtys hombergii	Annélide	X	X	
Owenia fusiformis	Annélide		X	
Palaemon longirostris	Crustacé	X	X	X
Pecten maximus	Mollusque		X	
Pectinaria (Lagis) koreni	Annélide		X	
Phaxas pellucidus	Mollusque		X	
Phyllodoce (Anaitides) mucosa	Annélide		X	
Polydore	Annélide		X	
Scrobicularia plana	Mollusque	X		X
Streblospio shrubsolii	Annélide	X		X
Talitridés	Crustacé	X		

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Taxon	*Groupe zoologique*	*Loire*	*Seine*	*Gironde*
Tellina fabula	Mollusque		X	
Tubificidae	Annélide	X	X	

Vis-à-vis de l'ichtyofaune, les habitats estuariens ont été considérés pour leur rôle en tant que zone de :

- Alimentation : la richesse trophique du milieu estuarien attire des espèces de poissons à tout les stades ontogéniques de façon occasionnelle ou saisonnière L'abondance en nourriture est de plus souvent associée à des températures favorables à une croissance ou une maturation rapide: exemple de la motelle *Ciliata mustela* ou du mulet doré *Liza aurata*.

- Refuge : les eaux estuariennes offrent un habitat avec moins d'espèces piscivores, des eaux turbides limitant la prédation intra et interspécifiques, et des conditions environnementales favorables à une diminution des dépenses énergétiques basales, e.g. les températures faibles hivernales limitant le métabolisme pendant une période de faible abondance trophique, ou une baisse de la salinité diminuant le coût énergétique de l'osmorégulation : exemple de sprat *Sprattus sprattus* et du mulet doré *Liza aurata*.

- Nourricerie : la fonction d'alimentation associée à celle de refuge fait de l'estuaire une zone particulièrement favorable à la croissance et la survie des jeunes stades de vie d'un grand nombre d'espèces : exemple de la sole *Solea solea* ou du bar *Dicentrarchus labrax*.

- Transit : les espèces amphihalines ont un cycle de vie complexe au cours duquel elles migrent entre le milieu marin et les eaux continentales pour accomplir leur cycle de vie. Les estuaires, en tant que masse d'eau de transition, constituent donc une zone de transit obligatoire au cours du cycle de vie : exemple de l'anguille *Anguilla anguilla*, et de l'esturgeon *Acipenser sturio*.

- Reproduction : pour certaines espèces, l'estuaire constitue ou offre des habitats favorables à l'établissement de frayères : exemple de l'éperlan *Osmerus eperlanus* ou de l'alose feinte *Alosa fallax*.

La synthèse de l'ensemble de ces fonctions conduit pour certaines espèces à réaliser l'ensemble de leur cycle de vie dans le milieu estuarien : exemple du gobie tacheté *Pomatoschistus microps* ou de l'épinoche *Gasterosteus aculeatus*.

Tableau 2. Espèces retenues sur la Loire et la Seine et ciblées sur la Gironde

Nom scientifique	*Nom vernaculaire*	*Loire*	*Seine*	*Gironde*
Abramis brama	Brème commune	X	X	
Acipenser sturio	Esturgeon atlantique		X	X
Agonus cataphractus	Souris de mer		X	
Alosa alosa	Grande Alose	X	X	X
Alosa fallax	Alose Feinte	X	X	X
Anguilla anguilla	Anguille Européenne	X	X	X
Aphia minuta	Nonnat		X	
Argyrosomus regius	Maigre			X
Ciliata mustella	Motelle à 5 barbillons		X	
Clupea harengus	Hareng		X	
Dicentrarchus labrax	Bar	X	X	X
Diplodus spp.	Sar		X	
Engraulis encrasicolus	Anchois			X
Esox lucius	Brochet		X	
Gasterosteus aculeatus	Epinoche de mer	X	X	

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Nom scientifique	*Nom vernaculaire*	*Loire*	*Seine*	*Gironde*
Lampetra fluviatilis	Lamproie Fluviatile	X	X	X
Liza aurata	Mulet Doré		X	
Liza ramada	Mulet Porc	X	X	X
Merlangius merlangus	Merlan			X
Osmerus eperlanus	Eperlan	X	X	X
Petromyzon marinus	Lamproie Marine	X	X	X
Perca fluviatilis	Perche Soleil		X	
Platischthys flesus	Flet	X	X	X
Pomatoschistus microps	Gobie Tacheté	X	X	X
Pomatoschistus minutus	Gobie Buhotte		X	X
Salmo salar	Saumon Atlantique	X	X	X
Salmo trutta trutta	Truite de Mer		X	
Sander lucioperca	Sandre		X	
Solea solea	Sole	X	X	X
Sprattus sprattus	Sprat		X	X
Syngnathus rostellatus	Syngnathe Perçat		X	X
Trisopterus luscus	Tacaud Commun		X	X

L'avifaune a été considérée dans les outils développés en Loire et en Seine. Plusieurs dizaines d'espèces ont été retenues (65 en Loire et 61 en Seine). A titre d'exemple les 61 espèces retenues sur la Seine (GIP Seine-Aval, 2011) sont listées ci-après :

Phragmite aquatique	Héron bihoreau
Barge à queue noire	Pie-grièche écorcheur
Courlis cendré	Sterne pierregarin
Avocette à nuque noire	Traquet tarier
Spatule blanche	Locustelle luscinioïde
Butor étoilé	Bécasseau variable
Busard des roseaux	Tadorne de Belon
Râle des genêts	Râle d'eau
Hibou des marais	Vanneau huppé
Cigogne blanche	Chevalier gambette
Marouette ponctuée	Chevalier guignette
Pygargue à queue blanche	Courlis corlieu
Pluvier doré	Mésange à moustaches
Gorgebleue à miroir	Rousserolle effarvatte
Grand Gravelot	Phragmite des joncs
Gravelot à collier interrompu	Bruant des roseaux
Canard pilet	Grand Cormoran
Canard souchet	Hirondelle de rivage
Grande aigrette	Huîtrier-pie
Chevalier sylvain	Pipit farlouse
Échasse blanche	Bruant proyer
Combattant varié	Linotte mélodieuse
Balbuzard pêcheur	Bruant jaune
Busard cendré	Fauvette grisette
Busard Saint-Martin	Pouillot fitis
Faucon pèlerin	Bergeronnette flavéole
Sarcelle d'hiver	Caille des blés
Oie cendrée	Chouette chevêche
Sarcelle d'été	Fauvette à tête noire
Sterne caugek	Alouette des champs
Aigrette garzette	

Dans un premier temps, l'avifaune n'a pas été prise en compte dans l'outil développé en Gironde. L'importance des habitats estuariens est représentée dans le SIG au travers des zones de :

- Nidification pour les espèces qui se reproduisent en estuaire
- Alimentation en période de reproduction pour ces mêmes espèces

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

- Repos et activités sociales et de confort (toilette…) en période de migration et/ou d'hivernage pour les espèces qui utilisent les espaces estuariens pendant les saisons internuptiales
- Alimentation en période de migration et/ou d'hivernage pour ces mêmes espèces.

3.1.2 PERIMETRES RETENUS

Les périmètres retenus varient selon les estuaires (Figure 5). S'il ne concerne que la partie aval de l'estuaire de la Loire (correspondant approximativement aux zones poly et mésohaline de l'estuaire), il englobera théoriquement l'ensemble de la zone tidale sur la Seine et la Gironde. Il faut cependant noter qu'actuellement ce sont essentiellement les parties aval qui sont travaillées.

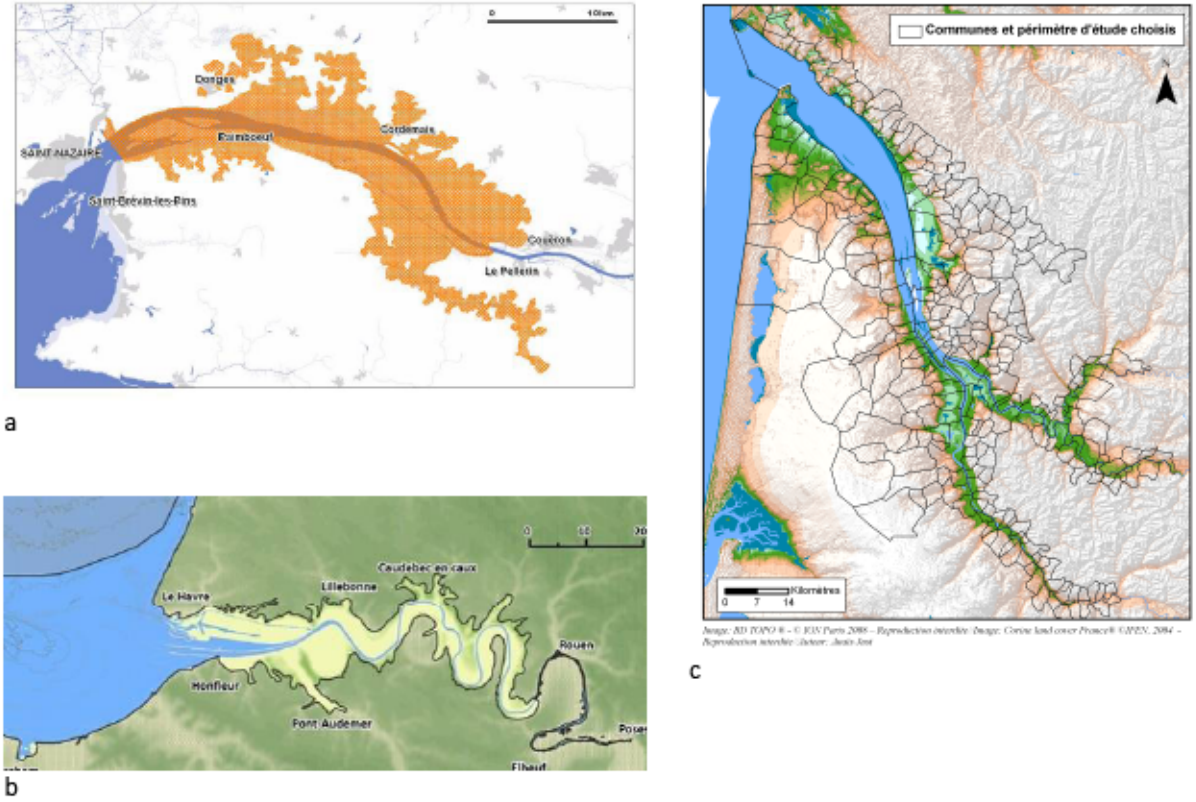


Figure 5. Emprise des SIG-HF sur les estuaires de la Loire (a), la Seine (b) et la Gironde (c)

Latéralement, les emprises correspondent peu ou prou au lit majeur de l'estuaire.

3.1.3 ARCHITECTURE TECHNIQUE ET DONNEES UTILISEES

Le système d'information géographique est dans notre cas l'outil privilégié pour organiser, interroger et présenter des données afin de répondre aux objectifs de cartographie d'habitat.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

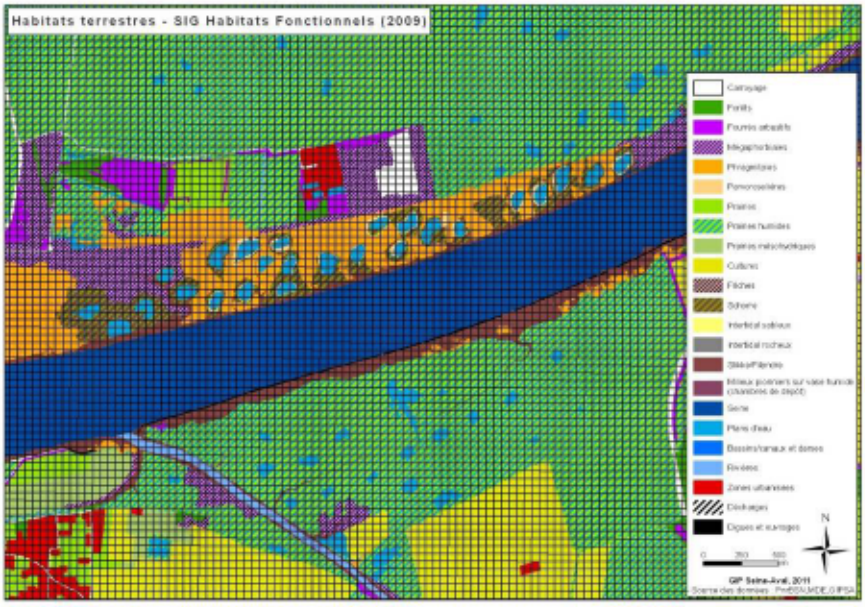


Figure 6. Illustration du carroyage superposé à la couche habitat surfacique de la typologie d'habitat retenue pour les oiseaux sur la Seine (GIP Seine-Aval, 2011).

Le projet nécessite la co-analyse de jeux de données hétérogènes dans leur nature, format, précision et géométrie (polygone, ligne…). D'autre part, des comparaisons diachroniques sont souhaitées. Il est donc apparu opportun de retenir la solution du **« carroyage »** comme mode de représentation des habitats (Figure 6). Ce mode permet une représentation des données par unités spatiales conceptuelles et homogènes dans leur forme et leur taille appelée **« maille ».**

Les données mobilisées concernent à la fois les facteurs structurants les habitats mais également les donnés des suivis biologiques afin de confronter les résultats de la modélisation d'habitats potentiels aux observations de terrain.

Pour les facteurs environnementaux, et le volet aquatique les données mobilisées concernent : la bathymétrie, les facies sédimentaires et la salinité. Pour la Seine et la Gironde, la salinité est issue des résultats du modèle SIAM 3D développé par IFREMER. Concernant le volet terrestre (mis en œuvre sur la Seine et la Loire), les données prises en compte sont issues des atlas Natura 2000 et du réseau hydrographique pour les 2 estuaires puis spécifiquement sur la Seine de modes d'occupation du sol, d'inventaires de fossés et de haies, et d'usages agricoles. Sur chaque les référentiels temporelles diffèrent en fonction de la disponibilité des données.

3.2 SCHEMA CONCEPTUEL DE LA DEMARCHE

Sur le plan technique, l'outil SIG-HF tel qu'il est construit sur la Seine et la Gironde est la combinaison d'un SIG et d'une base de données relationnelle dans laquelle sont intégrées les connaissances sur la niche écologique des espèces d'intérêt (Figure 7).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

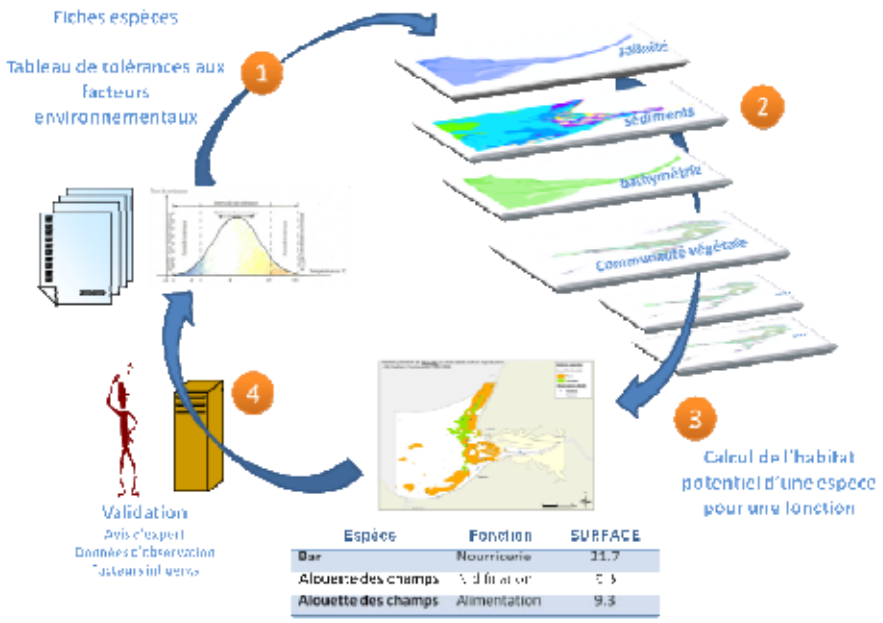


Figure 7. Schéma conceptuel présentant la démarche de mise en place du SIG-HF. (d'après travaux GIPLE et GIPSA)

3.2.1 ETAPE 1 : CODAGE DES PREFERENCES D'HABITAT

Un tableau de préférences d'habitats pour chaque espèce, chaque stade écologique (adulte ou juvénile) et chaque fonction considérée (nourricerie, reproduction…) est renseigné à partir de fiches espèces résultant de la synthèse bibliographique présentée plus haut (cf. 2.2.3). Dans ce tableau figurent les seuils de tolérance physiologique et les gammes de préférences pour chacun des principaux paramètres de l'habitat[3]. A partir de ces données, une gamme de potentialité d'habitat peut être codée pour chaque facteur d'habitat (Figure 8). Ce codage reprend les concepts présentés à la Figure 4.

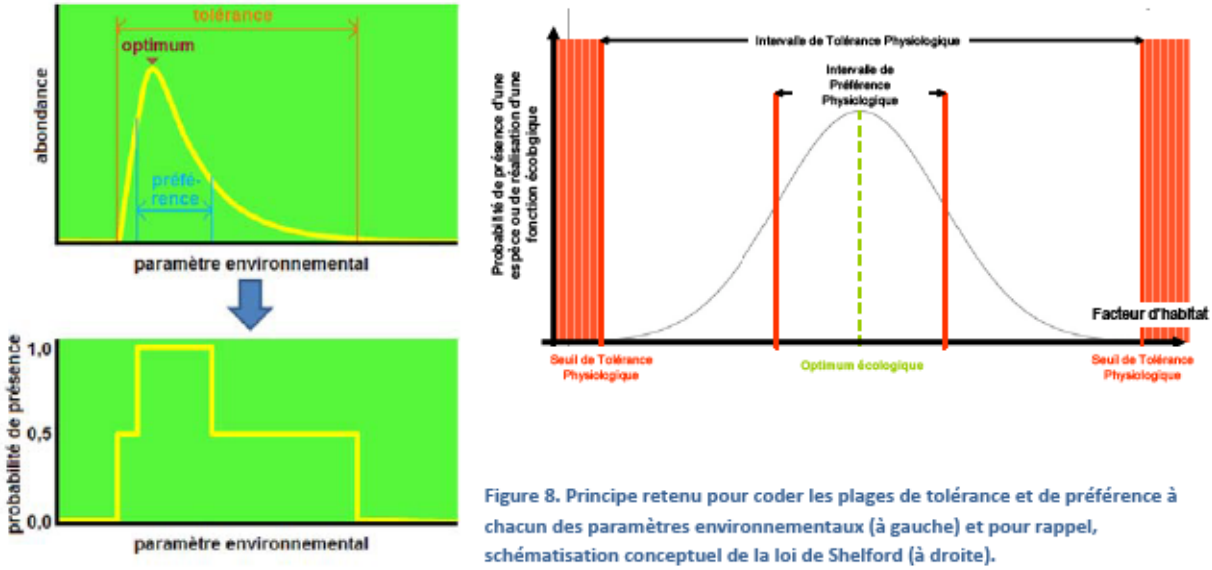


Figure 8. Principe retenu pour coder les plages de tolérance et de préférence à chacun des paramètres environnementaux (à gauche) et pour rappel, schématisation conceptuel de la loi de Shelford (à droite).

Pour chaque espèce et pour chaque facteur d'habitat, la gamme de valeurs correspondant à l'intervalle de préférence physiologique est supposée correspondre à la gamme des valeurs potentiellement la plus favorable

[3] Typiquement ces facteurs sont : la salinité, la bathymétrie et le faciès sédimentaire pour les invertébrés benthiques et les poissons. Ils sont approchés indirectement sur la partie terrestre en considérant les associations végétales considérés comme représentatives des conditions environnementales.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

pour ce facteur. Cela signifie que, potentiellement, sans tenir compte des autres facteurs, la probabilité d'occurrence de l'espèce ou de réalisation de la fonction écologique considérée est maximale dans cette gamme de valeur. En dehors de l'intervalle de tolérance, l'habitat est supposé incompatible avec la survie des individus ou à la réalisation de la fonction étudiée. La potentialité d'occurrence de l'espèce ou de réalisation de la fonction représentée est donc supposé nulle. Entre les deux, dans la 'zone' de tolérance, la potentialité est intermédiaire.

Ainsi, pour une espèce ou un couple espèce*fonction, on attribue une note (assimilable à une probabilité d'occurrence d'une espèce ou de réalisation d'une fonction) de 1 aux zones de l'estuaire pour lesquelles la valeur du facteur d'habitat concerné est comprise dans l'intervalle de préférence. L'intervalle de tolérance physiologique en dehors de la gamme de préférence est codé avec une note de 0,5. En dehors de l'intervalle de tolérance, la note est nulle.

3.2.2 ETAPES 2 ET 3 : COMBINAISON DES PREFERENCES D'HABITAT ET CARTOGRAPHIE

En chaque point de l'estuaire, une potentialité d'habitat totale pour la présence d'une espèce ou la réalisation d'une fonction est évaluée en multipliant les notes relatives à chacun des facteurs d'habitat pris en compte pour l'espèce ou le couple espèce*fonction. Une requête spatiale complexe permet alors de combiner les couches d'informations relatives aux préférences (ou tolérances) pour chacun des facteurs d'habitat retenus pour cette espèce ou ce couple espèce*fonction. Elle permet d'attribuer une potentialité d'habitat pour l'espèce ou le couple espèce*fonction considéré en chaque point (maille) de l'estuaire.

La cartographie du résultat de cette requête et donc de la note finale (comprise entre 0 et 1) définit l'habitat potentiel pour l'espèce ou le couple espèce*fonction considéré (Figure 9). L'habitat est considéré comme 'non favorable' lorsque la valeur d'au moins un des facteurs d'habitat considéré est en dehors de la gamme de tolérance de l'espèce ou du couple espèce*fonction (la note finale est nulle – en blanc sur la carte et en rouge sur les diagrammes de la figure). Il est au contraire considéré comme favorable lorsque l'ensemble des valeurs pour chacun des facteurs d'habitat considérés est optimale (la note finale vaut 1 – en vert sur la figure). Entre les deux, on peut établir une gamme de potentialité d'habitat (en jaune et orange sur la figure).

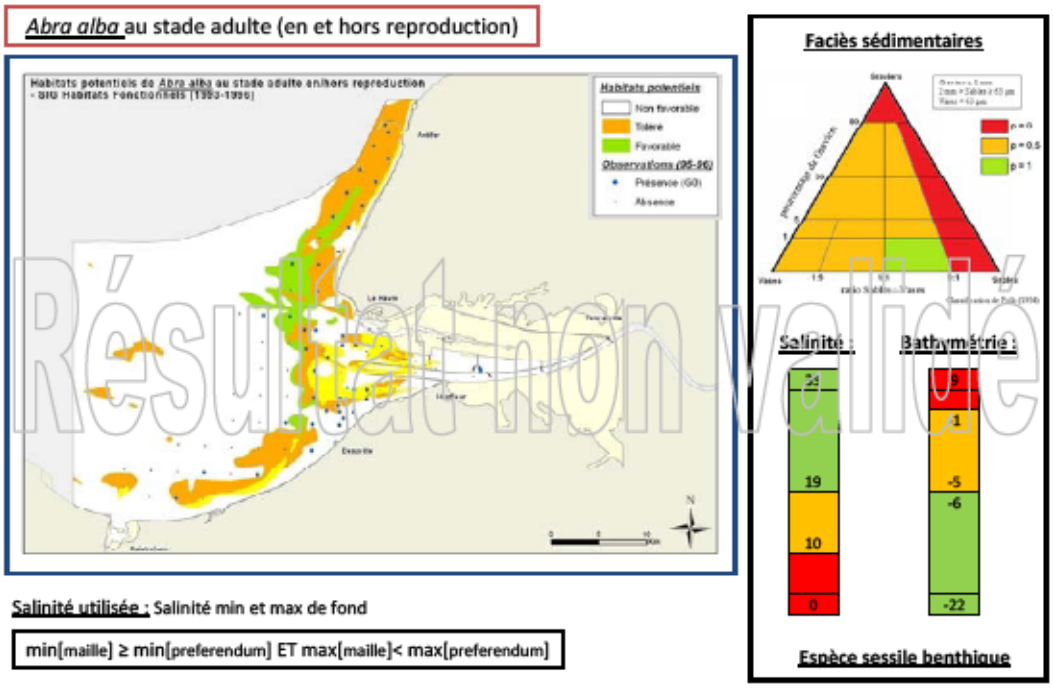


Figure 9. Exemple de cartographie préliminaire de l'habitat potentiel d'Abra alba (en et hors période de reproduction) dans l'estuaire de la Seine (RESULTAT NON VALIDE).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

3.2.3 ETAPE 4 : ANALYSE CRITIQUE DES RESULTATS

Face à la complexité du fonctionnement des écosystèmes estuariens étudiés, de nombreux choix techniques et méthodologiques et de nombreuses hypothèses de modélisation ont été nécessaires. Un effort important a été porté sur la traçabilité de la démarche, notamment dans la perspective de la reconduire à des pas de temps différents.

Aussi, dans un second temps, dans le cadre d'un processus de validation, une analyse critique des résultats obtenus mais aussi des hypothèses sous-jacentes doit être entreprise. Au moment de la rédaction du présent rapport, ce processus est en cours. Il est envisagé selon 2 axes complémentaires : (1) par comparaison des habitats potentiels cartographiés avec des données d'observation in situ et (2) en ayant recours à des avis d'experts.

La validation du modèle doit d'une manière générale répondre à la question : **est-ce que les hypothèses retenues pour la cartographie permet une représentation pertinente des espèces ou des couples espèces*fonctions dans l'espace ?**

1/ Comparaison avec des données d'observation

Dans un premier temps, les habitats potentiels obtenus sont comparés aux données d'observations issues des différentes campagnes scientifiques ou inventaires techniques qui ont permis de recueillir des données sur l'estuaire de la Gironde. Ces données nous renseignent sur les habitats réalisés par les espèces.

Dans l'exemple présenté à la Figure 9, les observations sont représentées par des points. Les gros points caractérisent des observations effectives tandis que les petits symbolisent les stations d'échantillonnage dans lesquelles l'espèce n'a pas été observée (ce qui n'implique pas nécessairement que l'espèce est absente du lieu échantillonnée). La comparaison visuelle permet d'apprécier qualitativement la pertinence de notre carte. Dans le cas présent, sur un résultat non encore validé, la plupart des observations effectives ont été réalisées dans des zones pour lesquelles la potentialité d'habitat modélisée par notre approche est jugée possible et, à l'inverse, la plupart des 'non observations' correspondent à des zones 'blanches'. Si comme dans ce cas-là, les deux approches semblent converger, rien de permet de remettre en cause la pertinence de notre démarche selon ce critère. Si de trop gros écarts sont constatés, en revanche, une analyse approfondi des cartes doit être entreprise afin de mesurer si la différence entre habitats potentiels et habitats réalisés permet (1) de critiquer et (in)valider le modèle écologique utilisé et donc les préférences écologiques retenues et (2) d'appréhender l'existence de facteurs limitants (sources de dérangements, conditions hydrologiques exceptionnelles…) non pris en compte dans l'analyse.

Fondamentalement, la carte des habitats potentiels et celle des habitats observés peuvent être relativement différentes. En effet, le SIG-HF définit une enveloppe globale d'habitat dans laquelle les réalisations sont potentiellement soumises à de nombreux autres facteurs tels que la compétition intra ou interspécifique ou l'impact de perturbations naturelles ou anthropiques. En ce sens, la caractérisation des causes des écarts entre potentiel et observé est riche d'enseignement dans le cadre de BEEST et de la DCE (cf. section 4 ci-dessous).

Plus prosaïquement, l'étude de ces différences doit dans une certaine mesure nous renseigner sur la validité de nos hypothèses de modélisation et en particulier sur la pertinence avec laquelle nous avons caractérisé les niches écologiques des espèces ou des couples espèces*fonctions. Il peut alors s'agir de revoir la validité de nos hypothèses sur les préférences d'habitat ou de reconsidérer la façon avec laquelle nous avons considéré les facteurs d'habitat.

Cette démarche est actuellement en cours, notamment sur la Seine (GIP Seine-Aval, 2011) mais aussi sur la Gironde et la Loire. Elle doit être considérée dans le cadre d'un processus itératif de consolidation du modèle.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Actuellement, une partie du travail porte sur la détermination d'un critère objectif de comparaison entre les observations et les cartes d'habitats potentiels.

2/ Prise en compte des avis d'expert

Une mobilisation d'experts des différents compartiments biologiques sur les différents estuaires (elle a débuté sur la Seine) est prévue. L'organisation de cette mobilisation suit les étapes suivantes :

- Cartographie par les experts des habitats réalisés par les espèces retenues. L'objectif est de délimiter par expertise le contour des habitats réalisés pour chaque espèce/fonction retenue sur un fond de carte illustré des principaux facteurs structurants les habitats (bathymétrie, facies sédimentaire, salinité, mode battu et abrité…). D'autres facteurs pourront être illustrés sur des cartes annexes (tension sur le fond, température de l'eau hiver/été…).

- Décrire la niche écologique dans l'estuaire de la Seine, c'est-à-dire les caractéristiques hydro-météo-morpho-sédimentaires de ces habitats en s'inspirant des typologies retenue par la synthèse bibliographique.

- Confrontation des cartes résultantes du modèle bibliographique SIG « Habitats Fonctionnels » avec les avis de l'ensemble des experts consultés pour le compartiment biologique concerné. Les analyses critiques des différents regards entre eux et avec les résultats issus du SIG-HF doivent permettre de valider ou non les hypothèses de modélisation et éventuellement de proposer des pistes d'amélioration.

De même que pour la comparaison avec les données d'observation, ce processus de consultation des experts doit idéalement être considéré dans un cadre itératif.

Plus largement, la question de la validation du modèle reste une question ouverte. Il s'agira de trouver un point d'équilibre entre le caractère innovant de l'outil et les possibilités de validation afin de ne pas trop pénaliser son développement et son utilisation dans un contexte de fortes incertitudes écologiques.

3.3 EXEMPLES DE RESULTATS

3.3.1 EXEMPLES DE RESULTATS

Au moment de la rédaction du présent rapport, les premiers résultats commencent à être analysés. L'architecture technique des outils sur les 3 estuaires est opérationnelle et des cartes peuvent être générées pour les 3 compartiments écologiques prioritairement ciblés : les invertébrés aquatiques, les poissons et les oiseaux (cf. exemples Figure 10). Les compilations de cartes spécifiques destinées à appréhender les fonctions écologiques à l'échelle plurispécifique ont largement été travaillées sur la Loire (cf. Figure 10a) tandis que l'on commence tout juste à les explorer sur les autres estuaires.

A partir de ce type de résultats, on peut ainsi évaluer des surfaces d'habitats potentiels pour une espèce, un stade de vie (ex. les juvéniles G0 de soles) ou relativement à une fonction donnée. On parlera alors de surfaces 'fonctionnelles' (ex. surface des habitats de nourricerie de sole ou d'hivernage des oiseaux).

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Par exemple, sur la partie aval de l'estuaire de la Gironde, compte-tenu de la précision actuelle des données, la surface potentielle de nourricerie de sole d'age 0 peut être évaluée à 4237,5 ha[4] ; pour le flet, elle est de 23070 ha[4] (attention ces résultats sont préliminaires ; ils n'ont pas encore été validés !!).

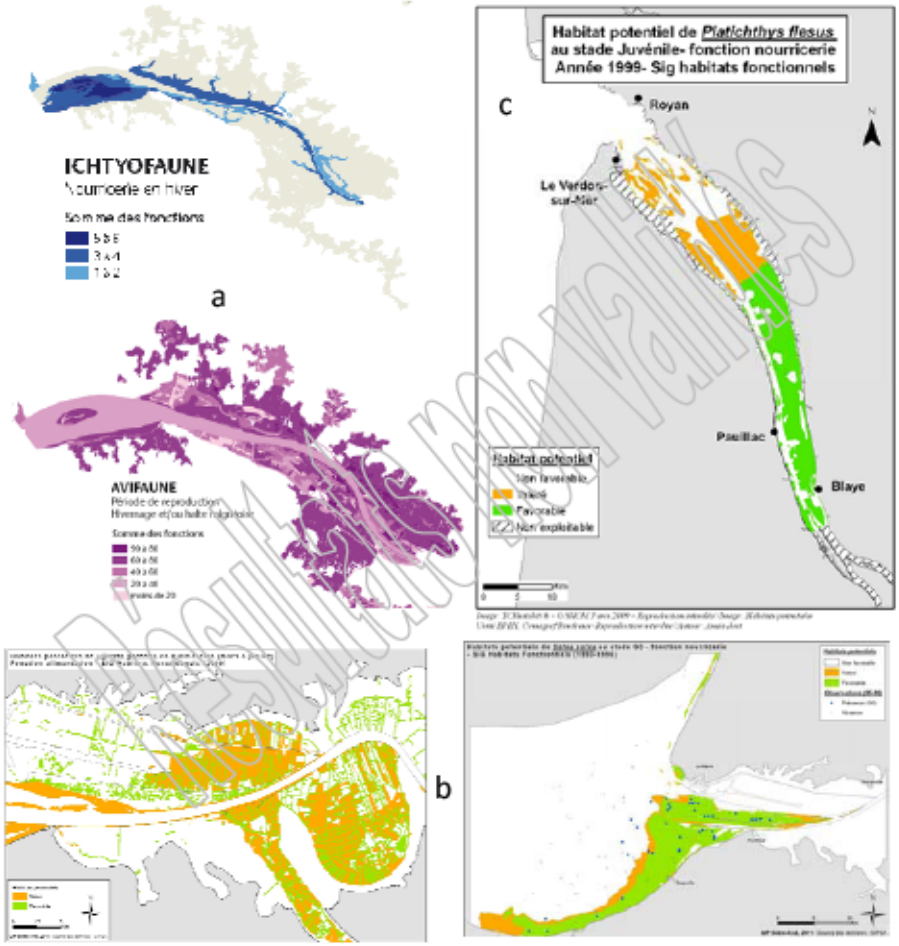


Figure 10. Exemples de cartes d'habitats potentielles produites sur la Loire (a), la Seine (b) et la Gironde (c). Sur la Loire, la carte produite résulte de la compilation de différentes cartes relatives à la fonction de nourricerie pour les espèces de l'ichtyofaune en hiver (en haut) et de l'avifaune en période de reproduction (en bas). Typiquement, une valeur de 5 pour une maille indique que 5 espèces utilisent potentiellement cette maille comme zone de nourricerie.

3.3.2 EXEMPLE DE COMPARAISONS INTER-ESTUAIRES

Ce type de résultats peut être comparé entre les 3 estuaires.

Avant toute comparaison, il est cependant nécessaire de déterminer des zones d'étude comparables. En effet, les 3 outils ne couvrent pas exactement le même périmètre estuarien. Ainsi, par exemple, le périmètre choisi pour la Seine dépasse largement le périmètre strict de l'estuaire géographique pour englober une partie de la Baie de Seine plus typiquement marine.

A titre d'exemple, nous nous sommes intéressés à l'habitat de nourricerie de sole et de flet dans les 3 estuaires. Pour cet exercice nous avons circonscrit le périmètre inclus dans les outils à la zone du lit mineur comprise entre 5 et 25 de salinité. Nous avons obtenu, au terme de ce travail préliminaire les résultats suivants (Tableau 3) :

[4] Pour déterminer la surface des habitats potentiels de chaque espèce, nous n'avons pris encompte que les probabilités de 1 et 0.5 sur la zone d'étude.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Tableau 3. Exemple de comparaisons de résultats synthétiques issus de l'analyse des cartes d'habitats potentiels. Ces résultats sont donnés à titre illustratifs. Ils n'ont pas été validés et ne sont donc pas représentatifs. Ainsi, la plupart des données relative à la zone intertidale nécessite d'être validées dans la Gironde et la Seine

	Seine	Gironde	Loire
Surface de la zone d'étude en ha	9208	38802	2946
Surface d'habitat potentiel de nourricerie de sole G0 en ha (% de la zone d'étude)	7119 (77 %)	4237 (11 %)	*1800 (61 %)*
Surface d'habitat potentiel de nourricerie de sole G1 en ha (% de la zone d'étude)	7688 (83 %)	8190 (21 %)	*(Go + G1)*
Surface d'habitat potentiel de nourricerie de flet en ha (% de la zone d'étude)	7926 (86 %)	23070 (59 %)	1378 (47 %)

Résultats non validés

Ce genre de comparaisons nécessite donc une grande rigueur dans la définition des périmètres d'étude tant sur le plan longitudinal que sur le plan latéral. Des discussions sont encore en cours pour identifier la zone la plus pertinente sur laquelle faire des comparaisons.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

4 CONCLUSION : VERS UN CHANGEMENT DE PARADIGME ?

4.1 HABITATS POTENTIELS ET POTENTIEL ECOLOGIQUE

Le SIG-HF est, en premier lieu, un outil de synthèse des connaissances et de réflexion. Il permet d'abord d'établir un bilan des connaissances (et des manques de connaissances) sur l'écologie des principales espèces de l'estuaire mais aussi sur nos capacités à décrire le milieu sur le plan environnemental. Ces connaissances, parfois fragmentées et éparses (par type de milieux, par espèce ou par groupe faunistique), sont ainsi compilées dans le SIG pour approcher de façon spatialisée les fonctions écologiques associées à l'estuaire. En ceci, le SIG-HF est un outil pertinent d'aide à l'évaluation des effets environnementaux que peuvent engendrer des modifications des habitats estuariens qu'elles soient dues à des aménagements, à des évolutions morphologiques à long terme, au changement climatique ou à des changements dans les usages et les pratiques, notamment agricoles.

Mais, par delà les aspects techniques et les modèles écologiques sous-jacents, le SIG-HF est avant tout un outil de travail qui met au cœur des discussions scientifiques et opérationnelles la question de la fonctionnalité écologique des habitats et donc, par là, focalise sur 2 points critiques de la DCE : la prise en compte des aspects fonctionnels plutôt que structurels et une appréhension explicite de l'espace.

L'apport des méthodes SIG aux concepts écologiques (fonctionnalité, potentialité, relations habitats-espèces…) mise en avant permet d'appréhender de manière pragmatique, opérationnelle et scientifiquement fondée et pertinente les enjeux environnementaux au sein de chaque estuaire et ainsi de mieux articuler les échanges sur les enjeux économiques et environnementaux et donc, plus largement sur le potentiel écologique.

En effet, le cadre conceptuel dans lequel s'inscrit la démarche SIG-HF établit de fait un lien entre structure des habitats et fonctions écologiques. En s'attachant à modéliser la niche fondamentale des couples espèces*fonctions et ainsi à cartographier leurs habitats potentiels, l'approche permet d'appréhender le potentiel écologique de l'estuaire. Conceptuellement, ce potentiel écologique peut être assimilé à un bilan spatialisé de l'ensemble des fonctions écologiques potentiellement réalisables dans l'estuaire compte-tenu des caractéristiques hydromorphosédimentaires du milieu et donc de la présence éventuelle des aménagements. Ainsi, quoique fondamentalement différentes des approches développées jusqu'ici dans le cadre de la DCE, la démarche SIG-HF permet finalement d'accéder à une notion du potentiel écologique d'un estuaire fortement modifié tels que le sont la Seine, la Loire et la Gironde. Ce potentiel écologique peut être considéré comme une forme de référence qui pourrait être définie selon les contextes, les modes de gouvernances et les objectifs de gestion comme le potentiel écologique de l'estuaire dans les conditions actuelles, dans des conditions historiques (par exemple avant les aménagements) ou dans des conditions futures tenant compte de projets de restaurations ou de nouveaux aménagements. La différence entre le potentiel écologique et la fonctionnalité effective de l'estuaire peut s'appréhender en évaluant les différences entre les habitats potentiels et les habitats réalisés, accessibles au travers des observations et des suivis environnementaux. Il peut définir une forme d'écart à la référence qui pourra être mesurée.

Cette approche nous permet donc de concevoir un changement de paradigme dans notre appréhension de la notion de bon état / bon potentiel écologique des estuaires, à la fois systémique, géographiquement définie, spatialisée et fonctionnelle. Naturellement, elle élargit le périmètre d'appréhension de l'estuaire en prenant en compte le lit majeur et l'avifaune.

Ce changement de paradigme conduit à envisager de nouveaux indicateurs, spatialisés et fonctionnels qui pourraient être développés à l'échelle de chaque estuaire. On pourra ainsi définir le potentiel de nourricerie de soles pour l'estuaire de la Seine en rapportant la surface de nourricerie de sole potentielle (ex. Surface d'habitat potentiel de nourricerie de sole G0 pour la Seine = 7119 ha) à la surface totale de la partie aquatique

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

de l'estuaire (Surface de la zone d'étude = 9208 ha). La valeur de cet indicateur (ici 0,77) pourra être comparée à celle qui serait calculée sur la Gironde ou la Loire ou être calculée dans le temps, suivie dans le futur, ajustée comme un objectif de gestion…

4.2 UN NOUVEAU PARADIGME PERTINENT ET PROMETTEUR

L'approche SIG-HF se situe à la convergence des considérations sur les aspects hydromorphosédimentaires des estuaires et leur lien avec le fonctionnement écologique des systèmes (cf. volet indicateurs HMS de BEEST) et des considérations sur la nécessité d'adopter une vision fonctionnelle explicite du bon état / bon potentiel écologique des estuaires (cf. chapitre idoine du rapport final). Elle nous semble donc avantageusement complémentaire des approches plus classiques développées dans le cadre de la DCE.

La démarche apparaît clairement pertinente et prometteuse. Alliant un déterminisme opérationnel certain avec la recherche d'une rigueur et d'une précision scientifique tant dans les concepts que dans les méthodes, elle sera d'autant plus pertinente que sera mis en œuvre un processus de validation efficace. Les contours précis de ce processus restent à déterminer.

Par ailleurs, une des perspectives de cette approche réside dans son couplage avec (1) d'autres approches fonctionnelles reposant par exemple sur les traits écologiques, (2) d'autres évaluations fonctions et processus écologiques comme par exemple la mesure du potentiel auto-épuratoire et (3) d'autres modèles écologiques. Sur ce dernier point, dans le cadre de BEEST, une première expérience, tentée sur la Loire en associant les résultats d'un modèle trophique et ceux issus du SIG-HF, a permis de déterminer les contours de ce qui a été nommé à cette occasion des 'habitats-clés' sur le plan trophique (cf. Lebailleux 2009, rapport de stage de M2). Ce type de démarche sera poursuivi et amélioré, en construisant par exemple des modèles trophiques plus adaptés à leur spatialisation.

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

BIBLIOGRAPHIE

Austin MP (2002) Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. Ecological Modelling 157:101-118

GIP Seine-Aval (2011) SIG Habitats Fonctionnels de l'estuaire de la Seine. Objectifs, hypothèses et premiers résultats.

Barbault R (1993) Une approche écologique de la biodiversité. Natures, Sciences, Sociétés 1:322-329

Bioret F, Estève R, Sturdois A (2009) Dictionnaire de la protection de la Nature. Presses Universitaires de Rennes

Coleman JM, Huh OK, Braud Jr D (2008) Wetland loss in world deltas. Journal of Coastal Research 24:1-14

Costanza R, D'Arge R, De Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, Van den Belt M (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. Nature 387:253-260

de Jonge VN, Elliott M, Brauer VS (2006) Marine monitoring: Its shortcomings and mismatch with the EU water framework directive's objectives. Mar Pollut Bull 53:5-19

Diamond JM (1975) Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM (eds) Ecology and evolution of communities. Belknap, Harvard, USA, p 342-444

Diaz RJ, Rosenberg R (2008) Spreading deadzones and the consequences for marine ecosystems. Science 321 926-929

Elliott M, Dewailly F (1995) The structure and components of european estuarine fish assemblages. Neth J Aquat Ecol 29:397-417

Elliott M, Hemingway K (eds) (2002) Fishes in Estuaries, Vol. Blackwells, London

Elliott M, Quintino V (2007) The Estuarine Quality Paradox, Environmental Homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. Mar Pollut Bull 54:640-645

Gili JM (2002) Towards a transitory or ephemeral key habitat concept. Trends Ecol Evol 17:453

GIP Loire Estuaire (2005) Submersibilité latérale dans l'estuaire. Cahier Indicateurs - Observations et suivis environnementaux de la Maine à la Mer Fiche L1D1

GIP Loire Estuaire (2009) Mosaïque d'habitats de l'estuaire de la Loire - Approche spatialisée des fonctionnalités écologiques. GIP Loire Estuaire

Guisan A, Edwards TC, Hastie T (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. Ecological Modelling 157:89-100

Halpern BS, Walbridge S, Selkoe KA, Kappel CV, Micheli F, D'Agrosa C, Bruno JF, Casey KS, C. Ebert, Fox HE, Fujita R, Heinemann D, Lenihan HS, Madin EMP, Perry MT, Selig ER, Spalding M, Steneck R, Watson R (2008) A global map of human impact on marine ecosystems. Science 319 948-952

Hénocque Y, Denis J (eds) (2001) Guide Méthodologique : Des outils et des hommes pour une gestion intégrée des zones côtières, Vol 42. Commission océnaographique intergouvernementale de l'UNESCO, Paris

Hering D, Borja A, Carstensen J, Carvalho L, Elliott M, Feld CK, Heiskanen AS, Johnson RK, Moe J, Pont D, Solheim AL, Van De Bund W (2010) The European Water Framework Directive at the age of 10: A critical review of the achievements with recommendations for the future. Sci Total Environ 408:4007-4019

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

Hutchinson G (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 22:415-427

ICES (2008) Report of the ICES/GLOBEC Working Group on Life Cycle and Ecology of Small Pelagic Fish (WGLESP). By Correspondence

Kearney M (2006) Habitat, environment and niche: what are we modelling? Oikos 115:186-191

Keddy PA (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. Journal of Vegetation Science 3:157-164

McHugh JL (1967) Estuarine nekton, Estuaries. In: Lauff GH (ed) Publication of the American Association for the Advancement of Science 83, Minneapolis, p 581-620

Mitchell SC (2005) How useful is the concept of habitat? a critique. Oikos 110:634-638

Nicolas D (2010) Des poissons sous influence ? Une analyse à large échelle des relations entre les gradients abiotiques et l'ichtyofaune des estuaires tidaux européens. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I

Post JC, Lundin CG (1996) Guidelines for integrated coastal zone management, World Bank, Washington, DC

Ramade F (1984) Eléments d'écologie: écologie fondamentale. Mc Graw Hill, Paris

Ramade F (2008) Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité. Dunod, Paris

Southwood T-R-E (1977) Habitat, the templet for ecological strategies ? Journal of Animal Ecology 46:337-365

Tonn WM, Magnuson JJ, Rask M, Toivonen J (1990) Intercontinental comparison of small-lake fish assemblages: The balance between local and regional processes. Am Nat 136:345-375

Whittaker RH (1975) Communities and ecosystems. MacMillan, New York, USA

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref