

**Thèse de Master  
Année 2019-2020  
Master Sciences de la Mer**

**Modélisation qualitative et réseaux bayésiens  
de la dynamique des récifs d'hermelles**



© Arnaud Guérin - Lithosphère

**François Leroy**

Sous la responsabilité du Dr. M.P. Marzloff, Dr. A. Boyé et du Dr. S. Dubois  
Laboratoire DYNÉCO-LEBCO, IFREMER

A qui de droit,

L'administration du Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université, est l'unique dépositaire des manuscrits servant à valider les Thèses de Master. Nous ne diffusons des copies que sur demande écrite, après avoir sollicité l'accord de l'auteur et du ou des responsables du stage qui a conduit à l'écriture de la Thèse. En apposant la mention ci-dessous dans la première page du manuscrit (page de couverture intérieure), nous nous engageons à ne pas diffuser le manuscrit et à transmettre toute demande à l'auteur et au responsable de stage qui la traitera indépendamment.

Alain NIERGA

Gestionnaire de la formation

**SORBONNE UNIVERSITE**  
**FACULTE SCIENCES et INGENIERIE**  
**MASTER SCIENCES DE LA MER**  
Tour 46 - 46/00 - Etage 1 - BC 6  
4 place JUSSIEU  
75252 PARIS Cedex 05

Avertissement/Disclaimer

Cette Thèse de Master a été réalisée de manière indépendante, pour remplir une partie des conditions d'obtention du titre de Master Sciences de la Mer de l'Université Sorbonne Université. Aucune autre assistance ou source que celles mentionnées n'ont été utilisées. Aucunes données ne pourra être prise de ce manuscrit sans l'approbation de l'auteur et du responsable de stage.

*This Master Thesis has been independently composed for the partial fulfillment of the title of Master of Science in Marine Sciences at University «Sorbonne Université». No other than the indicated aid and sources have been used. It has not been presented to any other examination board. No data can be taken out of this manuscript without prior approval of the author and the thesis-promoter.*

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Matériels et Méthodes</b>	<b>3</b>
2.1	Modélisation qualitative . . . . .	3
2.1.1	Description de l'approche . . . . .	3
2.1.2	Application aux écosystèmes centrés sur les récifs à <i>S. alveolata</i> . . . . .	6
2.2	Inférence de réseaux bayésiens . . . . .	10
2.2.1	Description de l'approche . . . . .	10
2.2.2	Application aux écosystèmes centrés sur les récifs à <i>S. alveolata</i> . . . . .	12
2.2.3	Analyses des Tables de Probabilités Conditionnelles (TPC) . . . . .	12
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>13</b>
3.1	Modélisation qualitative . . . . .	13
3.1.1	Effet de la topologie du modèle sur la réponse de l'écosystème à différents scénarios . . . . .	13
3.1.2	Analyses de sensibilité du modèle sélectionné : déterminer les interactions les plus structurantes . . . . .	16
3.2	Interprétation des Réseaux Bayésiens . . . . .	17
3.2.1	Inférence des relations globales : le Réseau Bayésien . . . . .	17
3.2.2	Inférence des relations sur une année : le Réseau Bayésien Dynamique	18
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>20</b>
4.1	Mise en évidence d'états alternatifs . . . . .	20
4.2	Complémentarité et limites des deux approches . . . . .	23
4.3	Perspectives : Quel avenir pour les récifs d'hermelles et les communautés associées ? . . . . .	24
<b>5</b>	<b>Conclusion</b>	<b>26</b>
<b>6</b>	<b>Bibliographie</b>	<b>27</b>
<b>7</b>	<b>Annexes</b>	<b>33</b>

*Je tiens à remercier mes co-encadrants de stage, les Dr. Martin P. Marzloff et Aurélien Boyé, de m'avoir permis d'explorer plusieurs méthodes de modélisation et de m'avoir formé à de nombreux outils. L'expertise de ces deux chercheurs fut une source de connaissances et de techniques très enrichissante. Leur soutien jusqu'aux derniers instants de la rédaction de ce mémoire fut exemplaire. Un grand merci au Dr. Stanislas Dubois, de m'avoir accueilli dans son équipe. Son expertise sur les hermelles fut indispensable à l'interprétation de mes modèles. Enfin je tiens à remercier toute l'équipe du laboratoire DYNECO-LEBCO pour leur accueil, leur partage et leur dynamisme dans la réalisation de projets scientifiques.*

# Table des figures

1	<i>Graphique orienté et matrice de communauté du modèle expert</i>	4
2	<i>Schémas des différentes topologies du modèle testées dans cet étude</i>	6
3	<i>Topologie du modèle sélectionné et matrice adjointe associée</i>	14
4	<i>ACoP représentant l'influence de la topologie du modèle dans la réponse du système aux différents scénarios</i>	16
5	<i>Réponse du modèle sélectionné aux différents scénarios</i>	17
6	<i>Réseau Bayésien représentant les dépendances conditionnelles de l'écosystème étudié</i>	18
7	<i>Tables de Probabilités Conditionnelles de la variable Récif à partir du Réseau Bayésien et du Réseau Bayésien Dynamique</i>	19
8	<i>Réseau Bayésien Dynamique</i>	20

# Liste des tableaux

1	<i>Matrice indiquant le type de réponse de chaque variable après une perturbation</i>	5
2	<i>Résumé des interactions représentées dans les différentes topologies du modèle et des scénarios testés</i>	7

# Liste des symboles

<i>adj()</i>	Matrice adjointe
<i>det()</i>	Déterminant d'une matrice
POM	Particulate Organic Matter
SPIM	Suspended Particulate Inorganic Matter
RB	Réseau Bayésien
RBD	Réseau Bayésien Dynamique
TPC	Tables de Probabilités Conditionnelles

# Introduction

Les récifs biogéniques forment des structures tridimensionnelles créées par des organismes qui fournissent des habitats supplémentaires pour les communautés benthiques. Les espèces ingénieries (Jones *et al.*, 1994, 1997) à l'origine de ces bio-constructions jouent un rôle structurant d'un point de vue écosystémique et environnemental. Dans les régions tempérées côtières et tropicales (Muir *et al.*, 2016), certains annélides polychètes de la famille des Sabellariidae possèdent ces qualités de constructeurs de récifs. L'espèce grégaire *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767), plus connue sous le nom d'hermelle, peut former ce type de constructions complexes augmentant localement la richesse spécifique (Lecornu *et al.*, 2016). Cette espèce peut se rencontrer tout le long des côtes ouest européennes (*i.e.* du nord de l'Angleterre au sud du Portugal) et s'étend jusqu'au sud des côtes marocaines en passant par la Manche (Gruet et Lassus, 1983). On la trouve aussi en Méditerranée.

Cette annélide sédentaire se fixe sur des substrats rocheux où elle peut former différentes structures, allant d'un simple encroûtement à d'imposantes structures récifales (Curd, 2019, Gruet, 1982). Cependant, l'hermelle peut aussi consolider ses récifs sur des fonds meubles, comme par exemple sur le site emblématique de Saint-Anne, au sud de la Baie du Mont-Saint-Michel. Avec son une étendue de plus de 100 hectares, cette structure biogénique est qualifiée de plus large formation récifale d'Europe (Gruet & Bodeur, 1997). La présence de ces édifices biogéniques influence grandement le fonctionnement et la diversité locale des écosystèmes benthiques en altérant les gradients hydrodynamiques et chimiques des masses d'eau et en fournissant une protection pour de nombreuses espèces benthiques et démersales (Dubois *et al.*, 2006, Jones *et al.*, 2018). Ces structures sont donc souvent considérées comme des "hot-spots" de biodiversités (Jones *et al.*, 2018).

La niche potentielle (Hutchinson, 1957) de l'hermelle est donc délimitée par un type de substrat, rocheux ou sableux, mais aussi par une présence de sédiments en suspension dans la colonne d'eau, permettant à l'hermelle de construire ses tubes. *In situ*, la niche réalisée de l'hermelle est contrainte par la présence de ses compétiteurs, le plus souvent représentées par des bivalves tels que *Crassostera gigas* (Thunberg, 1793) et *Mytilus edulis* (Linnaeus, 1758). De plus, la prolifération d'algues vertes (*Ulva sp.*) est connue pour à la fois limiter le recrutement cet annélide sédentaire mais aussi pour détériorer le récif par une action abrasive (Dubois *et*

*al.*, 2006).

Etant donnée son importance écologique, la biologie et l'écologie de cette espèce, représentent des points clefs dans la compréhension de la dynamique des écosystèmes associés (Harley *et al.* 2006). Relativement à d'autres espèces ingénieurs, l'évolution temporelle des formations récifales à *S. alveolata* reste malgré tout peu connue, la majorité de la littérature se focalisant sur la relation de cette espèce avec le sédiment et sur l'identification des épibiontes (*e.g.* Jones, 2017). Dans un contexte de changement climatique (Harley *et al.*, 2006), le réchauffement des eaux, ainsi que l'artificialisation croissante des côtes (Firth *et al.*, 2016), semble être des phénomènes favorables à la colonisation de nouveaux sites par les hermelles (Firth *et al.*, 2015). L'augmentation des événements extrêmes (coups de chaud, coups de froid, tempête) induits par le changement climatique risquent quant à eux d'avoir des impacts délétères sur les populations d'hermelles, connues pour être très sensibles aux basses températures (Firth *et al.*, 2015). L'évolution de ces structures biogéniques en lien avec les dynamiques d'autres espèces d'une part, et en fonction des conditions abiotiques d'autre part, restent donc à explorer, ce qui constitue l'objectif principal de ce stage

Dans une optique de compréhension globale d'un écosystème, la modélisation représente un outil permettant de simuler les réponses dynamiques des récifs et des communautés associées afin d'étudier *in silico* les répercussions de changements écosystémiques. Ce travail vise ainsi à élucider par la modélisation le rôle relatif des interactions biotiques et des filtres environnementaux dans la dynamique des récifs d'hermelles afin de mieux prédire la réponse de ces récifs face à différents changements des écosystèmes. Deux types de modèles complémentaires seront utilisées. La modélisation qualitative des boucles de rétroactions (Puccia et Levins, 1985) sera dans un premier temps utilisée afin d'étudier les interactions biotiques en jeu dans la réponse de ces écosystèmes. Ces premiers modèles faisant la synthèse des connaissances actuelles sur ces écosystèmes benthiques, nous les qualifierons de "modèles experts". Dans un second temps, l'inférence de réseaux bayésiens permettra d'étudier les dépendances conditionnelles entre les espèces et les conditions environnementales. Cette approche exploitera les données du suivi des populations d'algues, de moules, d'huîtres et d'hermelles effectués dans le cadre du projet REEHAB. En plus d'apporter une validation "terrain" au modèle expert dérivé de la première approche, ces réseaux bayésiens serviront aussi de base à la construction,

à terme, d'un outil prédictif à même de servir d'aide à la décision (Wu *et al.*, 2018, 2019).

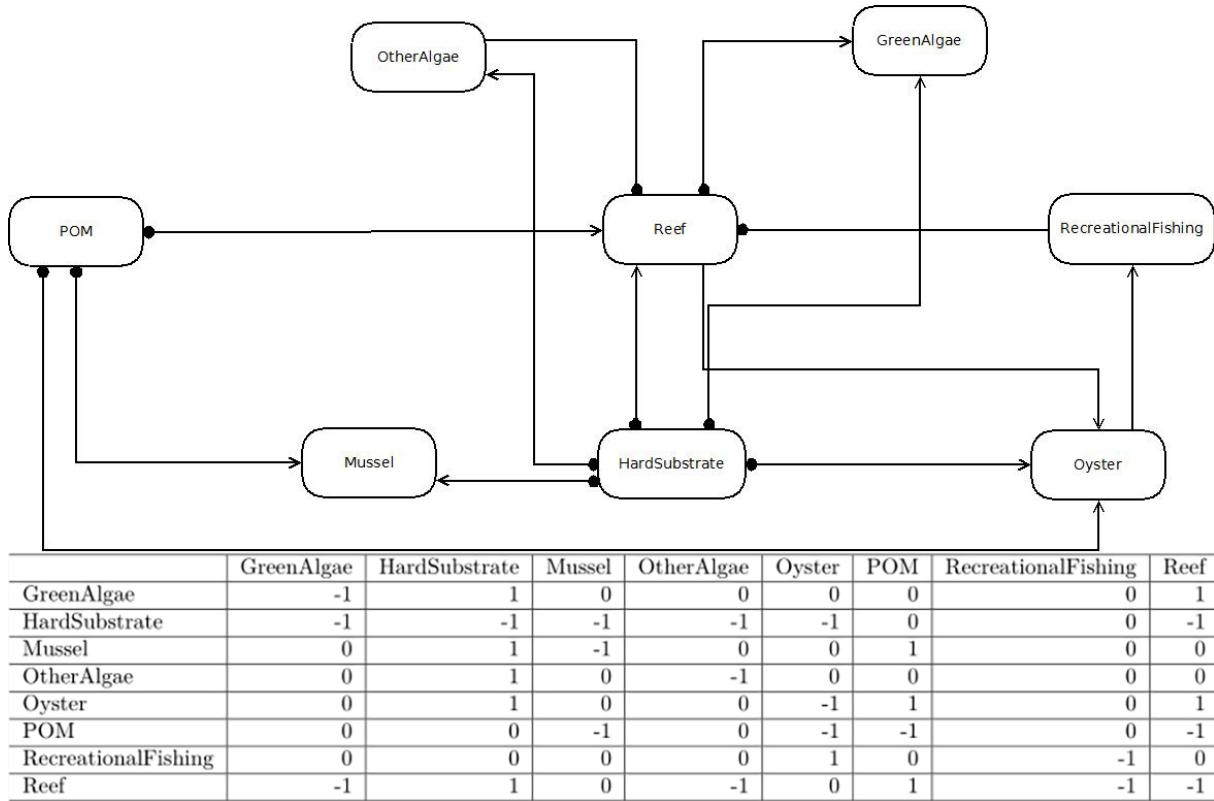
# Matériels et Méthodes

Dans un premier temps, la modélisation qualitative (Puccia et Levins, 1985) aura pour objectif la délimitation et la caractérisation du modèle le plus représentatif de la complexité observée, à la fois dans sa structure et dans sa dynamique face à différentes perturbations. En revanche, la modélisation qualitative fait l'assertion d'une binarité dans les relations des éléments de nos modèles (*i.e.* relation soit positive soit négative) et ne prend pas en compte les nuances quantitatives et les seuils régissant ces relations *in situ*. C'est pourquoi, dans un second temps, nous avons utilisé les réseaux bayésiens (Pearl, 1988). Ces derniers seront inférés à partir du jeu de données du projet REEHAB et permettront d'obtenir et de quantifier les relations conditionnelles entre les variables mesurées. Enfin une composante temporelle sera apportée par les Réseaux Bayésiens Dynamiques afin de mieux comprendre les dépendances temporelles et la mémoire de ce système (Benito *et al.*, 2019).

## 2.1 Modélisation qualitative

### 2.1.1 Description de l'approche

La modélisation qualitative est une méthode développée par Puccia et Levins et présentée dans « Qualitative Modeling of Complex Systems » (1985). Un modèle est dit qualitatif selon Puccia et Levins (1985) lorsque seuls les signes des interactions entre les variables d'états sont spécifiés, mais pas leur magnitude (Puccia et Levins, 1991). Cette approche peut être utilisée pour : (1) contourner le manque de données quantitatives en s'appuyant sur de la littérature scientifiques et des dires d'experts et (2) étudier l'écosystème de manière holistique grâce à une complexité réduite. Dans notre cas, la création des modèles alternatifs s'est déroulée en deux étapes : (1) une partie bibliographie, lors de laquelle les principales relations interspécifiques et abiotiques ont été recherchées directement dans la littérature scientifique puis (2) une partie discussion des modèles, visant à valider et compléter la liste des relations potentielles à inclure dans le modèle et à construire des topologies alternatives du modèle à partir de dires d'experts (*i.e.* Dr. S. Dubois, Dr. A. Boyé, Dr. M.P. Marzloff, Fig. 1, Fig. 2. Annexe).



**FIG. 1:** Graphique orienté et matrice de communauté du modèle expert (*i.e.* model i) tel qu'il a été pensé initialement. Les équivalences entre le graphique et la matrice sont : un point noir= -1; une flèche= 1; pas d'interactions = 0.

L'approche qualitative est soumise à l'hypothèse forte d'un système à l'équilibre. Grâce à cette approche, il est possible de prédire comment le niveau des variables à l'équilibre est affecté par une perturbation persistante (*i.e.* augmentation ou diminution) d'une ou plusieurs de ces variables. Chaque perturbation de variable peut être considérée comme un scénario, pour lequel on simule l'augmentation ou la diminution de l'abondance d'une espèce ou d'une ressource (Tab. 1, Tab. 2, colonnes). Il est aussi possible d'étudier la réponse intégrée du système face à plusieurs perturbations simultanées.

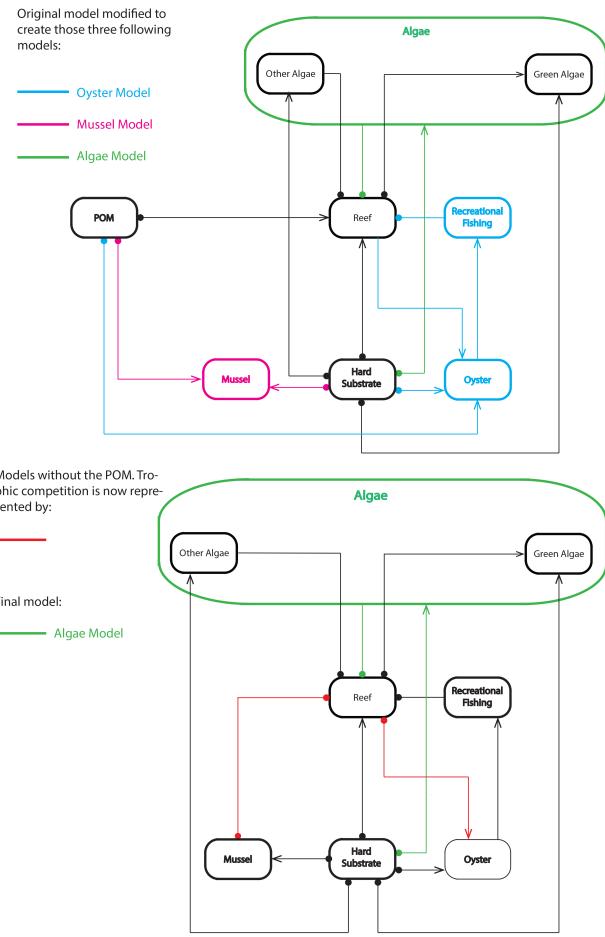
Un modèle qualitatif se construit à partir d'un graphique orienté signé (*i.e.* Signed Directed Graph, Fig. 1, Puccia & Levins, 1985), dans lequel les nœuds représentent les variables d'états et les liens (ou arrêtes) représentent les interactions causales entre les variables (représentés par  $\rightarrow$  pour des effets positifs et par  $\rightarrow\bullet$  pour des effets négatifs). Ce graphique orienté est transposable en une matrice de communauté  $A$  (Levins, 1968), où chaque élément  $a_{i,j}$  représente l'effet de la variable  $j$  sur la variable  $i$  (matrice Fig. 1). Les colonnes indiquent les variables à l'origine de la relation et les lignes indiquent les variables recevant l'interaction. Dans mon rapport, chaque terme  $a_{i,j}$  est assigné une valeur de 1, -1 ou 0 pour représenter une interaction

**TAB. 1 :** Matrice montrant les résultats de 5000 simulations de Monte-Carlo. Les valeurs négatives sont comprises entre 0 et -1 et les valeurs positives entre 0 et 1. Plus la valeur est proche de 1, plus la variable à tendance à répondre positivement à la perturbation (et inversement pour -1). Lorsque la valeur est proche de 0, la réponse de la variable à la perturbation est considérée comme ambiguë. Cette matrice est illustrée en couleurs dans la Fig. 1. GA = Green Algae; HS = Hard Substrate; MU = Mussel; OA = other Algae; OY = Oyster; POM = Particulate Organic Matter; FI = Recreational Fishing.

	GA+	HS+	MU+	OA+	OY+	POM+	FI+	REEF+
GreenAlgae	0.9408	0.3752	-0.1676	-0.8352	-0.7796	-0.3500	-0.6668	0.6668
HardSubstrate	-0.5952	0.9920	-0.4620	-0.5128	0.2636	-0.8436	0.7172	-0.7172
Mussel	0.2492	0.8332	0.8640	0.1608	-0.1764	0.3776	0.9712	-0.9712
OtherAlgae	-0.5952	0.9920	-0.4620	0.9476	0.2636	-0.8436	0.7172	-0.7172
Oyster	-0.4332	0.1504	-0.9052	-0.4152	0.9596	0.7636	-0.2808	0.2808
POM	0.7984	-0.3176	-0.8084	0.7780	-0.3856	0.9012	0.5420	-0.5420
RecreationalFishing	-0.4332	0.1504	-0.9052	-0.4152	0.9596	0.7636	0.9488	0.2808
Reef	-0.5052	-0.7836	0.2808	-0.4208	-0.7980	0.4832	-0.9932	0.9932

respectivement positive, négative ou nulle entre la variable  $j$  et la variable  $i$ . Les éléments de la diagonale sont par convention négatifs afin de traduire la limitation de la variable par elle-même (*e.g.* densité-dépendance), assurant une partie de la stabilité du modèle (Marzloff *et al.*, 2011). La matrice adjointe de la matrice de communauté permet déterminer le signe des réponses de chaque variable à la perturbation. Ainsi dans la matrice adjointe  $B = adj(A^{-1})$  (Tab. 1), le signe de l'élément  $b_{ij}$  correspond au signe de la réponse de la variable  $i$  suite à une perturbation long-terme positive de la variable  $j$ .

Différentes méthodes sont utilisées pour déterminer la matrice adjointe, notamment une approche symbolique (où la matrice adjointe est obtenue grâce à du calcul matriciel formel qui garde trace de chaque élément  $a_{i,j}$ ; voir Marzloff *et al.*, 2011 pour un exemple), ou des approches numériques qui assignent une valeur numérique à chaque élément  $a_{i,j}$ . C'est cette méthode qui est utilisée dans ce rapport, où j'ai utilisé l'approche proposée initialement par Melbourne-Thomas *et al.* (2012) et reprise par Marzloff *et al.* (2016) qui reposent sur  $n = 5000$  simulations Monte-Carlo (McKean Jr., 1969) pour informer numériquement la matrice de communauté comme suit (Tab. 1) : les interactions positives sont tirées aléatoirement selon une loi uniforme entre 0 et 1 (et alternativement les interactions négatives entre -1 et 0). Ainsi, les résultats de perturbations long-termes présentés dans ce rapport correspondent pour chaque élément  $b_{i,j}$  (Tab. 1) à la proportion de signes des réponses prédictes de  $i$  suite à une perturbation de  $j$  (négative, positive ou ambiguë c'est-à-dire proche de zéro) sur l'ensemble des  $n = 5000$  matrices tirées aléatoirement.



**FIG. 2 :** Schémas conceptuels des modèles explorés. En haut : Model i, Oyster Model, Mussel Model, Algae Model, Competitors Model (réunissant les nœuds mussel et oyster dans un seul nœud Competitors, non représenté ici par soucis de clarté) et un modèle Simple (avec un nœud Competitors et un nœud Algae). Le noeud POM est remplacé par de la compétition pour la ressource directe (liens rouges) avec deux modèles : Model i No POM et le modèle Algae No POM.

## 2.1.2 Application aux écosystèmes centrés sur les récifs à *S. alveolata*

**Echelle spatiale des modèles.** Le système représenté par les différentes versions du modèle explorées par cette première approche qualitative considère une échelle géographique locale (*i.e.* de quelques mètres carrés à quelques hectares). Les interactions potentielles ont ainsi été spécifiées en considérant une échelle qui soit cohérente avec celles auxquelles sont gérés ces écosystèmes (unité de gestion).

D'autre part, l'élaboration de ces modèles centrés sur les récifs à *S. alveolata* suppose l'existence même et la pérennité de ces structures. Ces modèles représentent un système intertidal à *Sabellaria alvolata* "typique" dans lequel on trouve à la fois du substrat dur, nécessaire à l'établissement des populations d'hermelles, ainsi que des particules sédimentaires en suspension,

**Tableau 2:** Tableau résumant les interactions incluses dans les différentes topologies du modèle et des scénarios testés lors des simulations. REC pour récif, HUÎ pour huître, ALGV pour Algue verte, AALG pour Autres Algues, PAP pour pêche à pieds, SUB pour substrat dur, POM pour Particulate Organique Matter.  pour le modèle Algues,  pour le modèle Huître,  pour le modèle moule et  pour la compétition trophique dans les modèles sans POM. En dessous, les scénarios utilisés lors de nos simulations.

● interaction négative; → interaction positive

Interactions	Description	Références
REC  HUÎ	Facilitation pour l'huître	Dubois <i>et al.</i> (2006)
REC  ALGV	Abrasion du récif + Création de substrat pour l'algue	Dubois <i>et al.</i> (2006)
REC  AALG	Abrasion du récif	Dubois <i>et al.</i> (2006)
REC  ALG	Action abrasive des algues sur le récif	Dubois <i>et al.</i> (2006)
HUI  PAP	Augmentation du nombre de pêcheurs avec la quantité d'huîtres + Diminution du stock d'huîtres	Plicanti <i>et al.</i> (2016)
PAP  REC	Destruction du récif par piétinement	Plicanti <i>et al.</i> (2016)
SUB  REC	Colonisation du substrat par le récif	Firth <i>et al.</i> (2015)
SUB  ALGV	Colonisation du substrat par les algues vertes	Curd <i>et al.</i> (2018)
SUB  AALG	Colonisation du substrat par les autres algues	Chemello <i>et al.</i> (2019)
SUB  HUÎ	Colonisation du substrat par les huîtres	Troost (2006)
SUB  MOU	Colonisation du substrat par les moules	Hunt & Scheibling (1998)
POM  REC	Source de nourriture	Dubois <i>et al.</i> (2003)
POM  MOU	Source de nourriture	Vahl (1972)
POM  HUÎ	Source de nourriture	Langdon (1981)
REC  MOU	Compétition pour la ressource	Jones <i>et al.</i> (2018)
REC  HUÎ	Compétition pour la ressource + Facilitation pour l'huître	Jones <i>et al.</i> (2018)

### Scénarios

Perturbation simple	Perturbations multiples
GA + pour Green Algae + HS + pour Hard Substrate + MU + pour Mussel + OA + pour Other Algae + OY + pour Oyster + POM + pour Particulate Organique Matter + FI + pour Recreational Fishing + REEF + AL + pour Algae + CO + pour Competitors +	Scénario Changement Climatique (CC): - OY + (Thomas <i>et al.</i> , 2018) - MU - (Thomas <i>et al.</i> , 2018) - GA + (Harley <i>et al.</i> , 2012) - REEF + (Firth <i>et al.</i> , 2015)  Scénario Sheltered Reef: - AL + (Harley <i>et al.</i> , 2012) - OY + (Dubois <i>et al.</i> , 2006)

La notation des scénarios utilisée ici est la même que celle utilisée lors de nos simulations, par soucis de cohérence

indispensables à la construction des récifs. Les variations de conditions environnementales qui peuvent exister entre localisations (*e.g.* niveau de marée, température, fréquentation du site par les pêcheurs à pied...) seront prises en compte dans le cadre de cette modélisation qualitative via des scénarios, où l'impact d'un changement d'une variable sur le système est implémenté selon les connaissances disponibles dans la littérature scientifique ou par dire d'experts. Par exemple, l'effet positif d'un hydrodynamisme plus fort sur les populations de moules par rapport aux hermelles (Tab. 2), peut être simulé en étudiant les conséquences sur l'ensemble du système d'une augmentation de ces moules.

**Construction des modèles alternatifs.** A partir du modèle créé à dires d'experts (*i.e.* model i, Fig. 1, Fig. 2. Annexe), des versions alternatives ont été construites en unifiant et supprimant certains noeuds afin de simplifier la topologie du modèle d'origine (Fig. 2, Fig. 4. Annexe). Ces différentes simplifications ont pour but de trouver la description la plus simple et parcimonieuse possible de ce système complexe et de ses dynamiques. Ceci doit permettre en retour d'identifier les variables essentielles à suivre *in situ*, ce qui peut permettre de diminuer le coût et le temps de récolte des données terrains (Houlahan *et al.*, 2016). Les topologies alternatives créées à partir du modèle original sont résumées Fig. 2. Le modèle le plus parcimonieux testé (**Modèle simple**) réunit ainsi les deux noeud *Other Algae* et *Green Algae* en un noeud commun *Algae* et comprend aussi la fusion des moules et des huîtres en un seul noeud *Competitors* (non représenté sur la Fig. 2 par soucis de clarté). Le modèle **Competitors** ne comprend que la fusion des huîtres et des moules tandis qu'un modèle **Algae** a été construit à partir de la seule fusion des deux noeuds algues. Un modèle **Algae No POM** comprend en plus des fusions faite dans le modèle **Algae**, la suppression du noeud *POM*. Au total, c'est ainsi huit versions alternatives du modèle initial qui ont été créées. Chaque interaction représentée dans nos modèles est référencée dans la littérature scientifique (Tab. 2).

**Construction des scénarios.** Afin de comparer les réponses des différents modèles, différents scénarios ont été mis en place. Dans un premier temps, des scénarios « simples » simulant la perturbation positive d'une seule variable d'état par scénario ont été utilisés afin d'étudier la réponse des huit modèles (perturbation simple, Tab. 2). Dans un second temps, des scénarios plus complexes, simulant des perturbations de plusieurs variables simultanément ont été utilisés (perturbations multiples, Tab. 2). Par exemple, il a été possible de mettre en place un scénario changement climatique (CC) en combinant plusieurs perturbations simples sur la base

de la littérature : augmentation des populations d’huîtres (Thomas *et al.*, 2018), d’algues (Harley *et al.*, 2012) et de la qualité du récif (Firth *et al.*, 2015) et diminution des populations de moules (Thomas *et al.*, 2018).

**Comparaison des réponses des huit modèles aux différents scénarios** Les réponses des huit versions alternatives du modèles aux différents scénarios créés ont été comparées via une Analyse en Coordonnées Principales (ACoP ; Gower 1966, Fig. 4). La distance de Gower (Gower, 1971) a pour cela été calculée sur les proportions de réponses positives et négatives de chaque noeud du modèle entre l’ensemble des combinaisons des huit topologies et des dix scénarios. La distance de Gower est utilisée ici afin de prendre en compte l’absence de nœuds dans certains des modèles, car elle s’accommode de la présence de données manquantes (Legendre et Legendre, 2012). De plus, une analyse de variance multivariée par permutations (PERMANOVA ; Anderson, 2017) basée sur les valeurs médianes de chaque groupe, a été utilisée pour quantifier et tester la significativité des différences observées sur l’ACoP entre les modèles et entre les scénarios. Au préalable, l’homogénéité des variances par groupes a été testée au seuil  $\alpha = 0,05$  (Anderson, 2006).

**Analyse de sensibilité du modèle sélectionné : déterminer les interactions les plus structurantes.** Par la suite, une analyse de sensibilité a été menée sur le modèle *Algae No POM* afin d’évaluer l’importance relative d’un retrait de chaque interaction dans le but de déterminer les interactions les plus structurantes dans la réponse de ce modèle. Cette topologie de modèle a été choisie sur la base des réponses aux différents scénario comme étant la représentation la plus adéquate du système. L’analyse de sensibilité de ce modèle s’est effectuée en trois étapes : (1) Pour chaque interaction présente dans le modèle (soit 15 au total) et pour chacun des dix scénarios, 5000 simulations de Monte-Carlo ont été réalisées afin d’obtenir la proportion de réponses positives et négatives de chaque noeud du modèle au scénario en l’absence de l’interaction. (2) Comme précédemment pour l’ACoP, des distances de Gower ont été calculées sur la base de ces proportions, cette fois-ci pour quantifier la différence entre les réponses du modèle originale au scénario avec l’interaction, et les réponses du modèle sans cette interaction. (3) Pour chaque noeud dans le modèle et chaque scénario, la différence entre les proportions de signes de réponses obtenues dans le modèle avec et dans le modèle sans l’interaction a été calculée. La moyenne de ces différences sur l’ensemble des modèles alternatifs (avec une interaction en moins) a été utilisée afin de déterminer qu’elles étaient les variables les plus affectées

par le retrait d'interactions selon les scénarios (Fig. 4).

## 2.2 Inférence de réseaux bayésiens

### 2.2.1 Description de l'approche

Les Réseaux Bayésiens (Pearl, 1988) sont un outil puissant dans l'inférence des relations des variables entre elles, représentée sous la forme d'un Graphe Orienté Acyclique (ou DAG pour Directed Acyclic Graph) dans lequel les relations conditionnelles sont fléchées, allant d'un nœud parent vers un nœud enfant et dans lequel on ne peut observer de cycle. L'ajout d'une composante dynamique à ce réseau permet toutefois de contourner la contrainte acyclique. On parle alors de Réseau Bayésien Dynamique (RBD). On considère pour ces derniers qu'ils respectent la propriété de Markov (1954) selon laquelle la probabilité des états au temps  $t + 1$  dépendent uniquement des états des variables au temps  $t$ .

Le DAG peut être déterminé *a priori* mais le plus souvent, ce réseau est inféré à partir de données afin de déterminer les relations conditionnelles entre les différentes variables mesurées. Sous-jacentes à ce graphique sont associées des Tables de Probabilités Conditionnelles (TPC), qui permettent de déterminer la probabilité d'une variable d'être dans un certain état, conditionnellement aux variables parentes. Ainsi, l'apprentissage d'un Réseau Bayésien (RB) se fait en deux étapes : (1) l'apprentissage de la structure et (2) l'apprentissage des paramètres (*i.e.* les probabilités associées à la structure). (1) Il existe différentes approches computationnelles afin d'apprendre cette structure. Celle utilisée ici est la méthode du *Hill – Climbing*, basée sur un score appelé *BIC* (Bayesian Information Criterion, Schwarz, 1978), que l'on cherche à minimiser :

$$BIC = \log L - \frac{1}{2} \text{Dim}(B) \log N \quad (1)$$

Cette Equation 1 illustre bien la volonté de respecter le principe de parcimonie en maximisant la vraisemblance  $L$  tout en diminuant le nombre de paramètres  $\text{Dim}(B)$  par rapport au nombre d'observation  $N$ . (2) Les probabilités conditionnelles peuvent être soit élicitées à partir de dire d'experts (*e.g.* Wu *et al.*, 2018, 2019) ou bien, dans notre cas, inférées directement à partir d'un jeu de données. Il est aussi important de noter que les Réseaux Bayésiens sont, à l'heure actuelle, le plus souvent utilisés avec des variables discrètes, bien qu'il soit possible d'utiliser

cette méthode sur des variables continues. Les données REEHAB étant semi-quantitative, une étape de discréétisation a donc été menée (*e.g.* Wu *et al.*, 2018).

**La base de données REEHAB** Les variables biotiques utilisées lors de l'inférence sont issues du suivi de 12 sites effectué pendant 3 années (2016 - 2018) à l'hiver et à l'été dans le cadre du projet REEHAB (<https://www.hermelles.fr/Le-projet-REEHAB>, Fig. 1.Annexe) et comprennent : l'état du récif (couverture et hauteur), l'abondance des moules, l'abondance des huîtres et la couverture algale. A cela, des données de conditions environnementales ont été ajoutées. Sur chacun des douze sites, les données sont récoltées sur cinq quadrats de  $25\ m^2$  divisés en 25 sous-quadrats de  $1\ m^2$ . Une feuille standardisée de récolte de données semi-quantitatives (Fig. 3.Annexe) est remplie. On y indique les poucentages de la couverture récifale et algale, l'épaisseur du récif en  $cm$  avec des groupes allant de  $5\ cm$  à plus de  $90\ cm$ . Enfin, les huîtres et les moules sont comptabilisées afin de déterminer une classe d'abondance (0, 10, 50, 100, >500 individus). Les données environnementales utilisées pour chaque site sont intégrées sur les six mois précédents la campagne d'échantillonnage. Celles utilisées lors de nos travaux sont les suivantes : la matière inorganique particulaire en suspension (SPIM pour Suspended Particulate Inorganic Matter, en  $mg.m^{-3}$ ), la vélocité du courant (en  $m.s^{-1}$ ) ainsi que l'exposition au vent (en  $m.s^{-1}$ ). De plus, les évènements extrêmes en termes de températures de l'eau (vagues de chaleurs ou de froids) ont été caractérisés en termes de nombre d'évènements, de durée et d'intensité sur la même période selon la méthode proposée par (Hobday *et al.*, 2016) et implémentée dans le package heatwaveR (Schlegel Smit, 2018).

**Discréétisation des données** Une étape supplémentaire de discréétisation de ces variables a consisté à réduire le nombre d'états de chaque variable biotique en trois catégories : haute, moyenne et nulle (respectivement : *high*, *medium* et *null*). Une variable « état du récif » a été créée à partir d'un clustering hiérarchique selon la méthode de Ward (1963) sur les variables « couverture de récif » et « épaisseur du récif ».

Une discréétisation des variables environnementales, ici en deux ou trois catégories, a aussi été effectuée selon des seuils définis grâce à des travaux précédents sur les données du suivi REEHAB (Fig. 4.Annexe, Boyé *et al.*, in prep). Ces travaux ont définit six régimes potentiels des récifs d'hermelles et ont étudiés l'influence de différentes variables abiotiques sur l'occu-

rence de ces 6 régimes par une approche de *machine learning*. Pour certaines variables, des seuils identifiables dans la probabilité d'occurrence des régimes sont apparus et ont servi de base pour la discréétisation des variables utilisées dans ce stade (*e.g.* diminution de la probabilité d'occurrence de récifs dominés par des moules ou par des algues au delà d'une vitesse de courant supérieure à  $0.15\text{--}0.25 \text{ m.s}^{-1}$  qui permet de classifier les courants en faible ( $< 0.15 \text{ m.s}^{-1}$ ), moyen  $[0.15 : 0.25] \text{ m.s}^{-1}$  et fort ( $> 0.25 \text{ m.s}^{-1}$ ))

## 2.2.2 Application aux écosystèmes centrés sur les récifs à *S. alveolata*

**Echelle spatiale des Réseaux Bayésiens.** Les réseaux et probabilités inférées ici se font sur les données récoltées le long de la côte ouest européenne dans le cadre du projet REEHAB. Ainsi, les Réseaux Bayésiens (RB) et Réseaux Bayésiens Dynamiques (RBD) de ces travaux doivent être considérés comme représentatif des écosystèmes benthiques intertidiaux le long de cette côte. Ici, l'intérêt de l'approche bayésienne est d'une part de quantifier l'impact des paramètres environnementaux dans la détermination du comportement de la communauté de ces écosystèmes et d'autre part de quantifier les relations interspécifiques.

**Echelle temporelle des Réseaux Bayésiens Dynamiques.** Les données REEHAB sont récoltées au rythme de deux fois par an sur chaque site : une fois en fin d'hiver (*i.e.* début d'année civile) et une fois en été. La dimension temporelle est utilisée afin de comprendre et d'intégrer les mécanismes à l'oeuvre dans l'évolution de la communauté sur une année. Pour le pas de temps  $t_1$  du RBD, les variables biotiques récoltées au temps  $t_1$  sont associées aux variables abiotiques intégrées sur les six mois précédents. Pour le pas de temps  $t_2$ , les variables abiotiques utilisées intègrent donc ces variables sur le temps qui s'est écoulé entre l'échantillonnage  $t_1$  et l'échantillonnage  $t_2$ . Les interactions abiotiques → biotiques peuvent donc être considérées ici comme représentatives des forçages sur un an permettant la transition d'une variable biotique à l'état dans laquelle on l'observe à  $t_2$ .

## 2.2.3 Analyses des Tables de Probabilités Conditionnelles (TPC)

Les TPC associées aux RB et RBD sont d'autant plus nombreuses que le nombre de variables considérées est important. En effet, théoriquement, il serait nécessaire d'inférer les paramètres de toutes les variables conditionnellement à toutes les autres. La première étape d'apprentis-

sage de structure sert donc à diminuer de manière significative le nombre de TPC inférées. Pour faciliter la visualisation et l'interprétation de ces TPC, nous avons décidé de les synthétiser en ne représentant les probabilités de la variable d'intérêt qu'en fonction d'un de ses parents et en moyennant les probabilités sur les autres variables parentes (Fig. 7).

Toutes les analyses ont été réalisées avec le langage de programmation **R** version 3.6.2. Les diagrammes utilisés pour la création des modèles intermédiaires (Fig. 4) ont été réalisés avec le logiciel *Dia* version 0.97.2. Les simulations des modèles qualitatifs ont été réalisées grâce à un script modifié de Marzloff *et al.*, 2016 utilisant le package *QPress* version 0.21. L'inférence des réseaux bayésiens s'est faite de manière comparative en utilisant les packages *bnlearn* version 4.5 et *bnstruct* version 1.0.6.

Ressources supplémentaires et scripts disponibles ici (<https://github.com/FrsLry>).

## Résultats

### 3.1 Modélisation qualitative

#### 3.1.1 Effet de la topologie du modèle sur la réponse de l'écosystème à différents scénarios

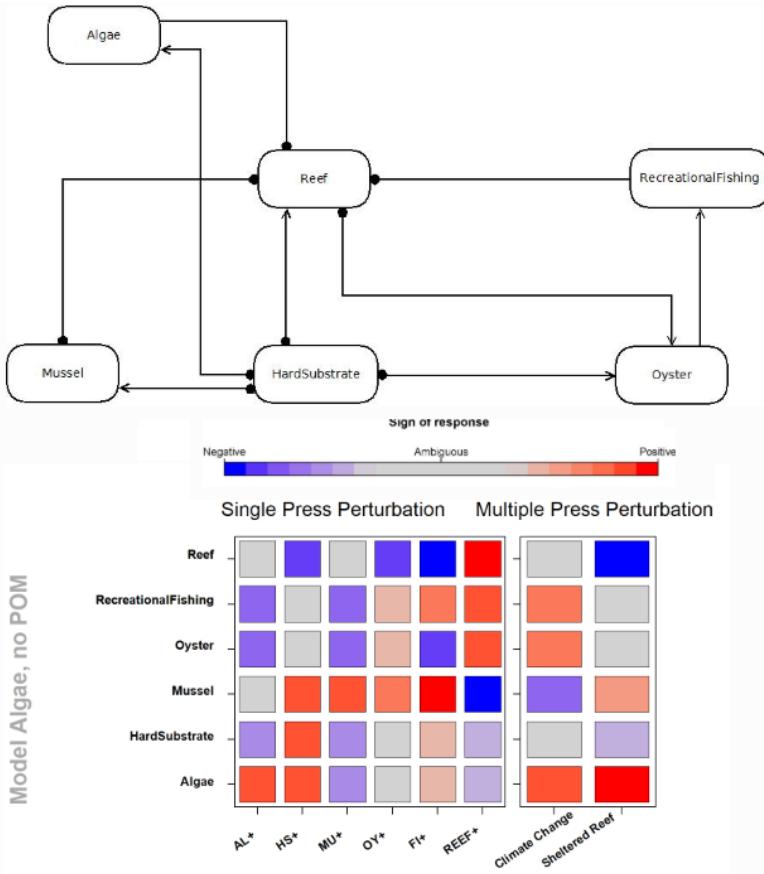
Les prédictions des modèles qualitatifs en réponse aux perturbations à long termes permettent de caractériser la dynamique associée aux différents modèles (Fig. 3 ; Fig. 4). Ces résultats illustrent notamment (1) que les structures des modèles alternatifs prédisent globalement les mêmes réponses du système aux perturbations (Fig. 4), (2) que, dans l'ensemble, les perturbations ont tendance à favoriser un parmi 2 états écologiques alternatifs possibles (*i.e.* un état dominé récif et un état dominé par la cooccurrence de moules et algues). Enfin, (3) nous caractérisons les effets de la structure, de l'influence du nombre de variables ainsi que l'apport des interactions sur la dynamique détaillée du modèle. Globalement, on observe que le récif répond aux perturbations de manière opposée aux algues, au substrat ainsi qu'aux moules (Fig. 4c.).

Ainsi, les scénarios se différencient principalement selon l'axe 1 de l'ACoP en 2 groupes aux

conséquences opposées qui, soit bénéficient aux algues, aux moules et à la disponibilité en substrat dur au détriment du récif (par exemple scénario 'HS+', voir aussi Fig. 4), soit l'inverse (par exemple scénario 'REEF+').

La Fig. 3 met également en évidence ces mêmes grands patrons dans la réponse des variables du modèle « Algae No POM » aux différents scénarios. Tout d'abord, notez que les réponses du récif (quand elles ne sont pas ambiguës) sont de signe opposé à celles globalement concordantes des huîtres, des moules et du substrat dur disponible (par exemple pour les scénarios 'HS+' en colonne 2, 'FI+' en colonne 5 ou 'REEF+' en colonne 6; Fig. 3).

Ces variables répondent donc de manière opposée entre elles, ce qui implique que chaque perturbation facilite la dominance de l'un ou l'autre des ces états alternatif de l'écosystème. Les huîtres et la pêche récréative, dont les réponses concordent sur les différents scénarios réagissent de manière indépendante aux autres variables en réponse aux scénarios simulés (Fig. 3 et Fig. 4.c.).

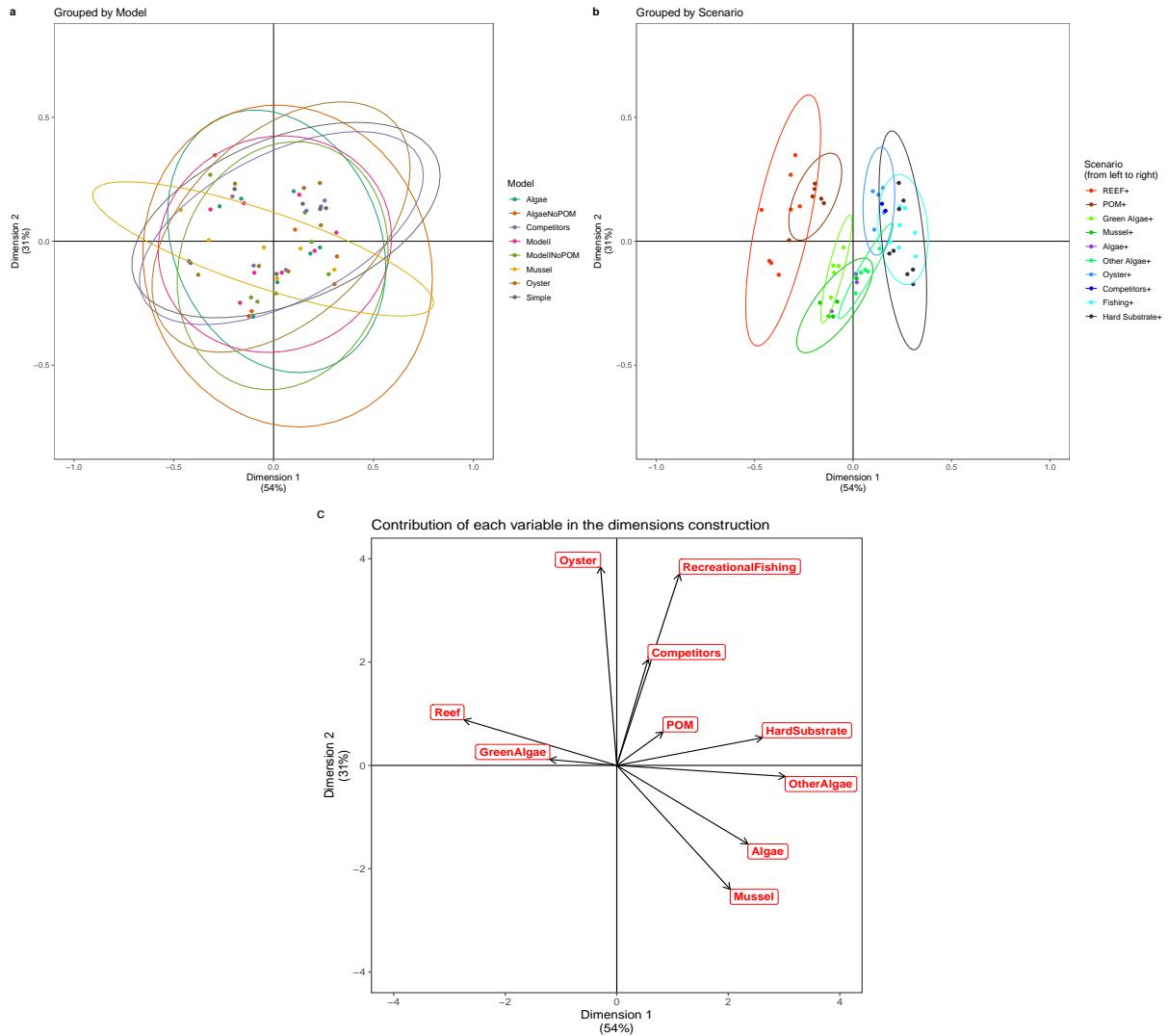


**FIG. 3 :** : Graphe orienté (haut) et prédictions (bas) associés au modèle « Algae, no POM ». Les noms de lignes indiquent la variable réponse, et ceux des colonnes, le scénario. L'intensité de la couleur correspond à la différence entre la proportion de réponses positives et la proportion de réponses négatives sur 5000 simulations de Monte-Carlo. Une majorité de réponses positives est représentée en rouge, (et inversement en bleu pour une majorité de réponses négatives). La réponse est définie comme ambiguë (représentée en gris clair) quand moins de 2/3 des réponses prédictes sont du même signe. Les scénarios et leur abréviation sont définis dans le Tab. 2

On peut donc observer ici la mise en évidence de deux états alternatifs différents, l'état récif ou l'état dominé par les moules et algues. Ainsi, les différents scénarios poussent généralement le système vers l'un ou l'autre de ces états. Par exemple : le scénario « REEF + » montre une réponse positive des huîtres et négative des moules et des algues accompagnant l'augmen-

tation des récifs d'hermelles ; ou encore, le scénario « HS + » (Fig. 3, colonne 6) qui engendre une réponse positive des populations de moules et d'algues via l'augmentation d'espace à coloniser. Certains scénarios engendent des réponses moins nettes où les variables présentent des réponses ambiguës (affichées en couleur grise ou pâle, comme par exemple dans le cas des scénarios « AL+ », « OY + » ou « FI+ » (Fig. 3, colonne 1, 4 et 5, respectivement). Le scénario « Changement Climatique » (Fig. 3, colonne 7) indique quant à lui une réponse positive des algues et des populations d'huîtres ainsi qu'une réponse négative des moules, même si ces réponses sont associées à une certaine ambiguïté. Il n'est pas possible de conclure sur la réponse des hermelles face à ce scénario, car il serait nécessaire de connaître la force relative des effets négatifs et positifs affectant le récif.

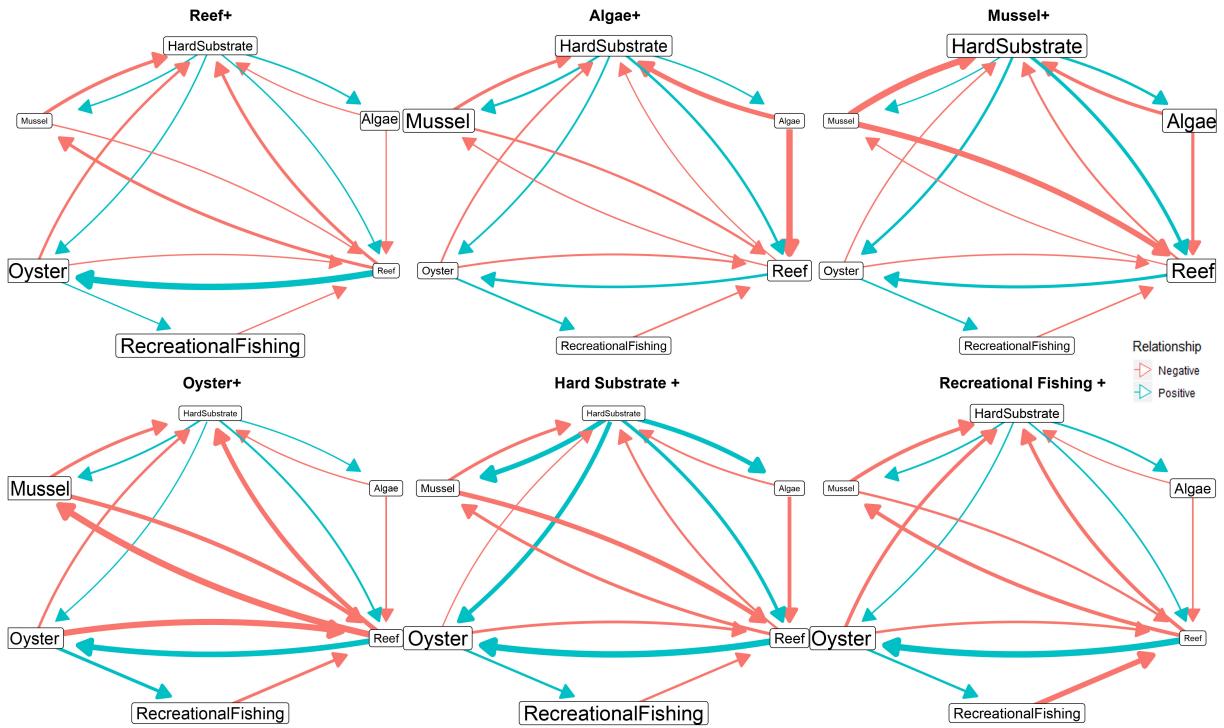
La PERMANOVA indique une différence non significative ( $p - value = 0,998$ ;  $R^2 = 0,02$ ;  $F = 0,13$ ) entre les topologies des modèles et une différence significative et importante ( $p - value < 0,001$ ,  $R^2 = 0,93$ ,  $F = 68$ ) entre les scénarios. Cela illustre une réponse globalement consistante des différents modèles aux scénarios, la dynamique du système étant avant tout influencée par le type de perturbation appliquée que par la topologie du modèle considéré (Fig. 4). Cependant, la Fig. 4.b. illustre les effets non-négligeables de la fusion de certains noeuds, comme celle des noeuds *Mussel* et *Oyster*, sur les réponses du modèle, là où la fusion d'autres noeuds comme celle des noeuds *Green Algae* et *Other Algae* semble avoir moins d'influence sur la dynamique du système représenté. Pour le premier cas, les réponses des modèles suivant les scénarios « *Mussel+* » et « *Oyster+* » sont très différentes, et celles suivants les scénarios « *Competitors+* » se rapprochent grandement des réponses aux scénarios « *Oyster+* ». Ainsi, on peut penser que la réunion de ces deux noeuds en un seul ne permet de prendre en compte que la compétition avec le noeud *Oyster*, dont les interactions avec la communauté sont très différentes de celles des moules. La même analyse peut être faite concernant les noeuds des algues : cette fois-ci, les réponses aux scénarios « *Other Algae +* » et « *Green Algae +* » sont très proches, et on observe que les réponses aux scénario « *Algae+* », dans lequel ces deux derniers noeuds sont réunis, se trouvent au milieu entre les deux autres. Ceci m'a donc conduit à préférer garder les noeuds *Oyster* et *Mussel* distincts et à réunir les algues dans un seul et unique noeud *Algae*. La suite de nos analyses portera donc sur le modèle ***Algae No POM***.



**FIG. 4 :** ACoP représentant les simulations pour les scénarios de chaque modèle. Les deux axes représentent 85% de la variance. Les résultats des simulations sont regroupés par modèle dans la Fig. 5.a. et par scénario sur la Fig. 5.b., avec leur ellipse représentant l'intervalle de confiance à 95%. La Fig. 5.c. représente la contribution de chaque variable dans la construction des deux dimensions.

### 3.1.2 Analyses de sensibilité du modèle sélectionné : déterminer les interactions les plus structurantes

Dans un second temps, nous avons cherché à tester l'importance de chaque interaction dans la réponse du modèle aux différents scénarios. La Fig. 5 montre que l'importance relative de chaque interaction dans l'écosystème dépend en grande partie du scénario simulé. En effet, étant donné que les perturbations positives simulées avec les modèles qualitatifs correspondent à une augmentation sur le long-terme de la variable ciblée, les interactions impliquant directement cette variable vont avoir une influence relative plus importante. D'autre part, il est important de noter que la différence moyenne de la réponse de chaque variable relativement à



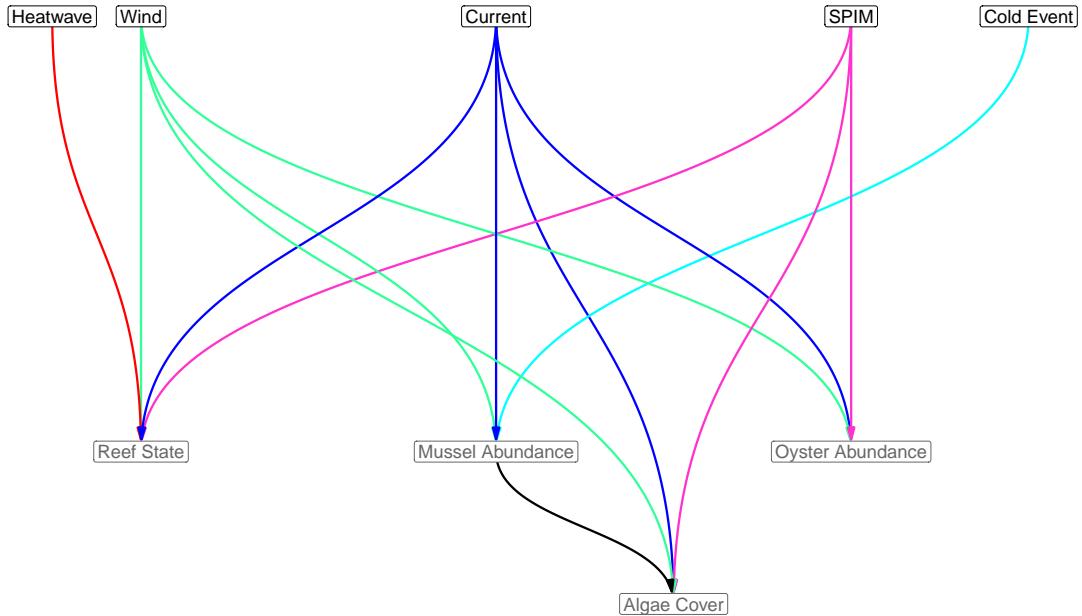
**FIG. 5 :** Réseaux du modèle «Algae No POM» après simulations par différents scénarios. L'épaisseur des flèches indiquent la distance de Gower au modèle original après le retrait de chaque interaction. La taille des étiquettes indique la différence moyenne de la réponse de la variable par rapport à la réponse originale

celle avec le modèle original (*i.e.* taille des nœuds) varie avec le scénario. La variable qui subit la perturbation initiale dans le scénario est la moins affectée par le retrait des interactions du modèle (taille de la variable réduite, Fig. 5). Certaines interactions influencent la réponse du modèle pour tous les scénarios. Ainsi, la facilitation du récif pour les huîtres (flèche bleue allant de récif vers les huîtres; Fig. 5) est l'une des interactions les plus structurantes dans la majorité des scénarios. De même, les interactions négatives associées aux moules (par exemple compétition avec les autres colonisateurs) structurent grandement la réponse du modèle aux différents scénarios (voir aussi, Fig. 6. Annexe).

## 3.2 Interprétation des Réseaux Bayésiens

### 3.2.1 Inférence des relations globales : le Réseau Bayésien

Grâce à la Fig. 6, on observe que les variables Vent, Courant et Matière Inorganique Particulaire en Suspension (*i.e.* Wind, Current et SPIM, respectivement) vont avoir un impact sur tous les taxons ingénieurs considérés. Ces trois variables environnementales peuvent donc être considérés comme des dimensions des niches écologiques de chaque espèce représentée ici (Grinell,



**FIG. 6 :** Réseau Bayésien inféré à partir du jeu de données REEHAB représentant les dépendances conditionnelles globales de l'écosystème. Les variables légèrement grises sont les variables environnementales.

1917, Hutchinson, 1957).

Les Tables de Probabilités Conditionnelles (TPC) nous permettent d'observer plus précisément cette répartition des niches écologiques : si on prends le cas d'un courant moyen ( $0.15 > c > 0.25 \text{ m.s}^{-1}$ ), on remarque que la probabilité d'observer un récif en bon état plus élevée (Fig. 7.a.). Des conditions de courant fort vont quant à elles augmenter les probabilités de ne pas observer d'algues et de moules et vont diminuer les probabilités d'observer le récif dans un bon état (phénomène d'abrasion). On remarque que le SPIM va avoir un impact très positif sur l'état du récif lorsque supérieur à  $40 \text{ mg.m}^{-3}$  (Fig. 7) et un impact négatif sur les algues et les moules. Dans ces mêmes conditions (*i.e.* courant intermédiaire et SPIM élevé), les probabilités des huîtres sont difficilement interprétables (car proche de 0.33).

### 3.2.2 Inférence des relations sur une année : le Réseau Bayésien Dynamique

Une différence majeure du RBD (Fig. 8) comparé au RB (Fig. 6) est l'impact des coups de chaud. Sur l'échelle d'une année, ils ont un impact positif sur la prolifération d'algues. Ainsi, l'impact négatif des coups de chaud que l'on observait sur le RB se fait par l'intermédiaire de prolifération algale, délétère pour le récif. En effet, la variable "Algae Cover" échantillonnée comprends les algues vertes, qui vont étouffer le récif (cf. Effet de la topologie du modèle sur la réponse

de l'écosystème à différents scénarios).

Concernant les variables structurant les niches écologiques (*i.e.* courant, vent et SPIM), la répartition des dépendances conditionnelles est différente lorsqu'on considère la dynamique temporelle. On remarque notamment que le SPIM va être déterminant pour la présence d'algues, confirmant ainsi l'hypothèse de l'impact négatif du SPIM sur les algues, résultant en un impact

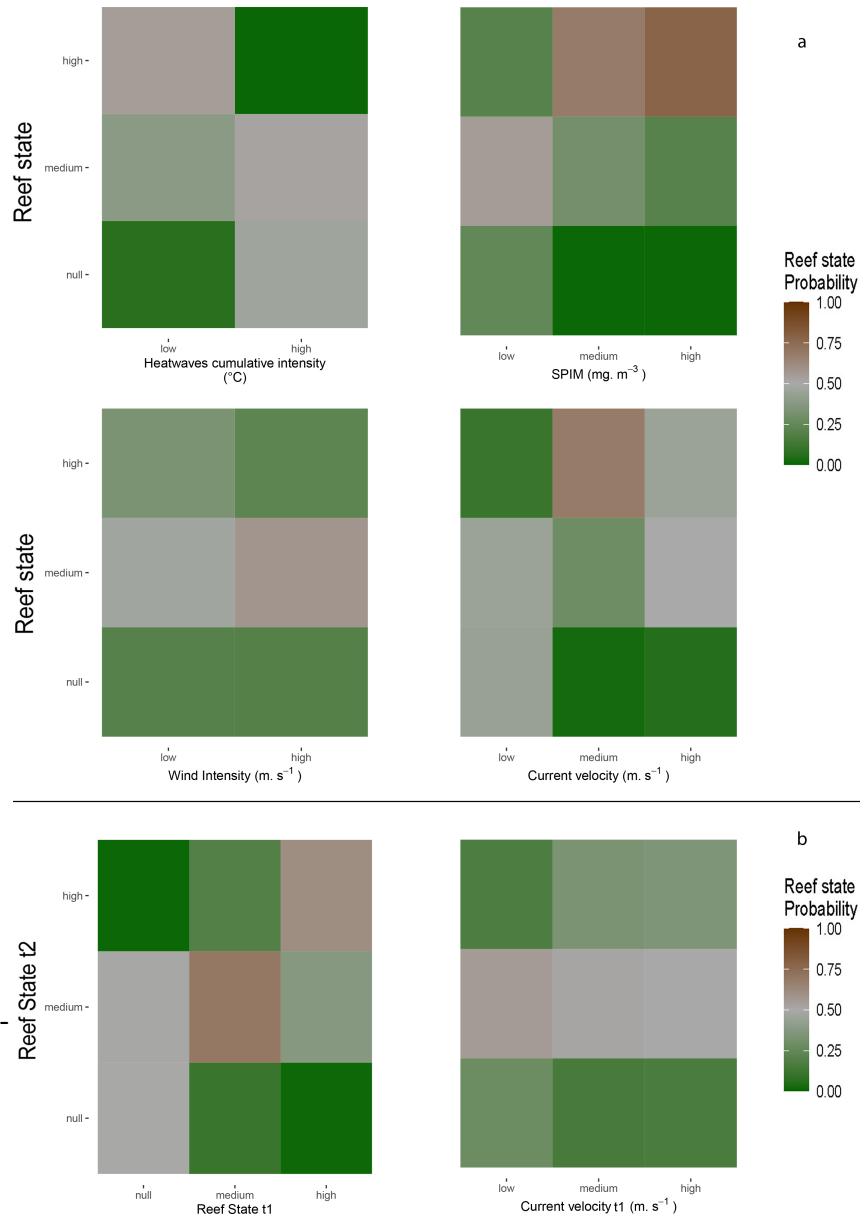
positif sur les hermelles.

Le SPIM a donc un impact positif cumulé sur les hermelles, en diminuant l'abondance d'algue et en favorisant la prolifération des hermelles.

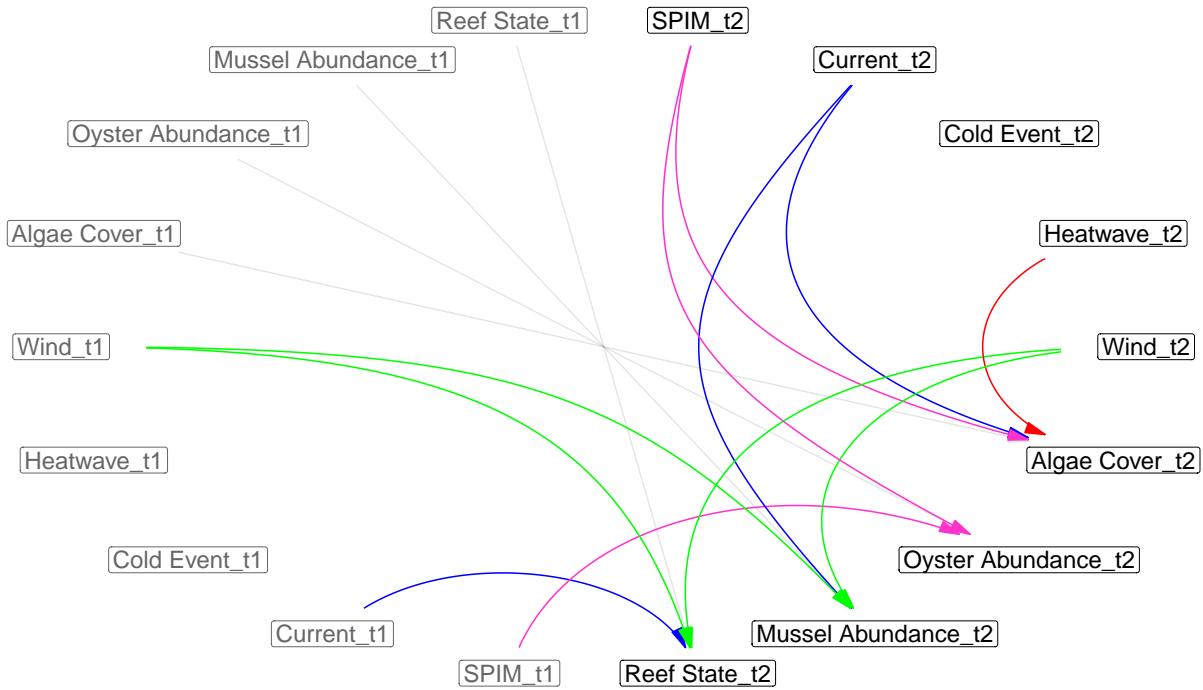
D'autre part, l'état du récif dépend du courant à  $t_1$ , c'est à dire sur un pas de temps d'une année. Ce temps de latence montre que le courant va avoir un impact sur les processus liés à la physiologie de

l'animal (*i.e.* construction des tubes, croissance de l'individu, reproduction, dispersion larvaire) dont les effets mettent un certain temps à être observable.

En revanche, le phénomène d'abrasion d'un fort courant est moins clair que pour le RB (compa-



**FIG. 7 :** Tables de Probabilités Conditionnelles de la variable "état du récif" (*i.e.* Reef State). La couleur indique la probabilité d'observer le récif dans un bon état, dans un état intermédiaire ou de ne pas observer de récif (high, medium et null, respectivement). La couleur verte (respectivement marron) indique les probabilités inférieures (respectivement supérieures) à 0.50. Plus la couleur est grisée, plus on se rapproche de la probabilité 0.50. **a.** Probabilité de la variable "état du récif" pour le Réseau Bayésien (Fig. 6); **b.** Probabilité de la variable "état du récif" au temps  $t_2$  pour le Réseau Bayésien Dynamique (Fig. 8)



**FIG. 8 :** Réseau Bayésien Dynamique montrant les dépendances conditionnelles impliquées dans la transition de l'écosystème en une année. Sur la gauche, les variables grisées représentent les variables au temps t1. A droite, les variables plus foncées représentent les variables au temps t2. Les flèches grisées représentent les dépendances triviales de la variable abiotique à t1 sur elle-même à t2. Les seuls noeuds enfants autorisés lors de l'inférence sont les variables biotiques à t2.

raison des TPC du récif  
avec le courant pour le RB

Fig. 7.a et pour le RBD Fig. 7.b.). Ici, comme pour le RB, les influences du vent sont difficiles à interpréter.

## Discussion

### 4.1 Mise en évidence d'états alternatifs

De nos résultats, il émerge des dynamiques communes qui sont en accord avec la littérature scientifique sur le sujet (*e.g.* Dubois *et al.*, 2006, Firth *et al.*, 2015). L'analyse de nos modèles montre que les communautés étudiées peuvent se retrouver dans deux états alternatifs (Fig. 3) : (1) un état de la communauté dominée par le récif d'hermelles et (2) un état alternatif favorisant l'abondance de moules et d'algues. Dans certains cas, le récif pourra se trouver dans un état dans lequel les huîtres vont dominer, avec des répercussions liées à l'afflux de pêcheurs (piétinement du récif; Plicanti *et al.*, 2016). La distinction de ces états alternatifs étaye les hypo-

thèses émises par Boyé *et al.* (in prep.) qui, à partir des données de suivis REEHAB, ont proposé l'existence de six régimes distincts pour des récifs intertidaux : deux régimes récifaux à proprement parler (couverture de récifs importante sous forme soit de placages fins, soit de récifs développés), un régime dominé par les moules et un dominé par les algues, les deux ayant des couvertures récifales faibles, un régime caractérisé par de fortes abondances d'huîtres sur des récifs d'hermelles développés, et enfin un régime caractérisé par de faibles abondances de l'ensemble de ces espèces, avec des récifs peu développés.

Dans nos modèles qualitatifs, les états alternatifs émergent de boucles de rétroactions positives qui facilitent l'un ou l'autre de ces états en réponse aux perturbations (Marzloff *et al.*, 2011). Ainsi en réponse aux perturbations, le récif d'hermelles pourra soit dominer ses compétiteurs (soit à l'inverse décliner à leur profit) via la rétroaction positive : *Reef* →• *Hard Substrate* → compétiteurs →• *Reef*. En effet, le développement du récif (Fig. 3) consomme de la ressource « substrat dur », ce qui impactent négativement ses compétiteurs (*i.e.* huîtres, algues, moules). La boucle de rétroaction positive conforte ainsi la dominance du récif. Ceci correspond à un exemple classique de compétition pour l'espace en milieu intertidal rocheux (Worm & Karez, 2002). Une autre caractéristique de la communauté mise en évidence par nos modèles qualitatif est la tendance des moules à l'exclusion compétitive (Gause, 1934) du récif et des huîtres. Cet effet s'observe aussi *in situ*, et peut s'expliquer par le *priority effect* (Fukami, 2015). Ainsi, sans quantifier aucune interactions, les moules dominent, montrant que la topologie du modèle favorise cet état (scénario "HS+", Fig. 3). *In situ*, les bancs de moules ont effectivement tendance à former des structures très denses, laissant peu d'espaces interstitiels. Or, Callaway (2018) montre que c'est ce volume d'espace intersticiel qui permet l'augmentation de la richesse spécifique et donc une co-occurrence des espèces qui colonisent le substrat dur. Il faut tout de même préciser que la cohabitation des moules avec d'autres espèces est observable dans la réalité. De plus, les perturbations simulées ici se font sur le long terme et à l'état d'équilibre, ne prenant pas en compte les évènements perturbateurs venant apporter de l'hétérogénéité à l'écosystème et permettant la cohabitation d'espèces ayant des niches écologiques proches (théorie du *Species sorting*, Elton, 1927, hypothèse de perturbation intermédiaire, Wilkinson, 1999). Malgré tout, les interactions des moules avec les espèces représentées dans nos modèles vont avoir un rôle structurant dans la détermination de l'état alternatif final. Les différentes réponses de nos modèles retrouvés dans la littérature scientifique combinés aux ré-

sultats de nos réseaux bayésiens nous permettent de valider la topologie globale des modèles créés à partir de références bibliographiques et de dires d'experts.

A noter que l'influence des boucles de rétroactions positives dans l'émergence d'états alternatifs est à nuancer par l'effet des boucles de rétroactions négatives, qui vont avoir une influence stabilisatrice sur la dynamique de l'écosystème (Dambacher *et al.*, 2003 ; Marzloff *et al.*, 2011). Par exemple, le nœud *Oyster* engendre une rétroaction négative sur lui-même : une augmentation des populations d'huîtres cause une augmentation du piétinement venant diminuer la qualité du récif qui normalement favorise la colonisation des huîtres (*Oyster* → *Recreational Fishing* → *Reef* → *Oyster*). Ceci explique que la réponse des huîtres au scénario « Huîtres + » semble légèrement atténuée (*i.e.* couleur légèrement transparente) en comparaison à la réponse de la variable récif au scénario « Récif + ».

Les prédictions de ces états alternatifs par les modèles qualitatifs, en particulier l'émergence d'un état dominé par les algues et les moules, reflètent des réalités bien observées sur le terrain (Petraitis and Dudgeon, 2004) et expérimentalement (Petraitis *et al.*, 2009). Les réseaux bayésiens identifient aussi que les régimes marqués par une dominance d'algues et de moules sont retrouvés dans des environnements similaires alors que les régimes récifaux, ainsi que le régime caractérisé par de fortes abondances d'huîtres, sont chacun trouvés dans des conditions environnementales distinctes.

Nos Réseaux Bayésiens (RB) distinguent des gammes de conditions abiotiques (*i.e.* niches écologiques) dans lesquelles certaines espèces sont avantagées. Des conditions de courant intermédiaire associées à de fortes concentrations de SPIM sont très favorable pour la prospérité des hermelles. Ce courant va permettre une remise en suspension de SPIM et de MOP, indispensable à ce filtreur passif pour à la fois se nourrir et construire ses tubes (Dubois *et al.*, 2006, Davies *et al.*, 2009). A contrario, les moules et les huîtres étant des organismes filtreurs actifs, ces derniers sont plus compétitifs que les hermelles dans des conditions de courant plus faible. La forte concentration de SPIM va d'autre part avoir un impact négatif sur l'intensité lumineuse de la colonne d'eau, diminuant ainsi la prolifération algale. La concentration en SPIM à donc un double impact positif sur les hermelles en étant bénéfique pour ces dernières, et délétères pour les algues dont la présence peut "étouffer" le récif. Dans ces gammes de conditions environnementales, on observera donc un récif en bon état et peu ou pas d'algues et de moules

(mise en évidence des trois états alternatifs). Dans des conditions environnementales inverses (*i.e.* faible courant et faible SPIM), on observe cette fois-ci une couverture algale et une abondance de moule favorisé au détriment des populations d'hermelles.

D'autre part, les modèles qualitatifs soulignent l'importance de la facilitation de la présence du récif pour les populations d'huîtres dans les réponses aux différents scénario (Fig. 5 ; Fig. 6.Anexe). Dubois *et al.* (2006) ont effectivement montré que la co-occurrence de ces deux espèces a un impact significativement positif sur la biodiversité locale soulignant ainsi l'importance de l'interaction entre ces deux espèces dans la réponse du modèle. Les scénarios favorisant des réponses positives de ces deux variables sont à considérer comme importante dans une gestion de l'écosystème visant à favoriser la biodiversité locale (*e.g.* scénario de diminution de la pêche à pied à pied).

## 4.2 Complémentarité et limites des deux approches

La combinaison des modèles qualitatifs avec les réseaux bayésiens apportent des informations complémentaires sur la dynamique des récifs d'hermelles. Il émerge des RB que les conditions environnementales vont être très structurantes dans la détermination de l'état des différentes populations, confirmant la difficulté d'inférer des relations inter-spécifiques à partir de données d'observations (Blanchet *et al.*, 2020). Ceci peut notamment s'expliquer par la qualité des données biotiques utilisées ici, qui se concentrent sur des sous-quadrats de 1 m<sup>2</sup> quand des interactions inter spécifique sont plus facilement observable à l'échelle des populations. D'autre part, les contraintes d'interactions imposées dans l'inférence des RB peuvent elles aussi limiter l'émergence de relations biotiques. Il faut aussi garder à l'esprit que les interactions émergeant des RB représentent les phénomènes à l'oeuvre à l'échelle spatiale biogéographique (*i.e.* côte atlantique européenne), pour laquelle l'environnement est considéré comme plus structurant (Chase, 2014). Or, on sait que les *drivers* de la distribution des espèces dépend en grande partie de l'échelle à laquelle on regarde notre écosystème (*e.g.* Keil *et al.*, 2012). Des interactions qui n'émergent pas dans nos RB peuvent exister *in situ*. Les modèles qualitatifs, permettent de choisir les interactions à étudier. Ainsi, il est possible d'implémenter dans ces modèles les interactions biotiques non émergentes dans nos RB afin de les étudier.

Dans nos modèles qualitatifs, l’ambiguïté des réponses de variables à certains scénarios ne permet parfois pas de conclure sur la dynamique des espèces considérées. Cette ambiguïté provient des interactions antagonistes implémentées dans nos modèles qualitatifs. Il serait possible de lever cette ambiguïté en regardant la magnitude relative des effets positifs et négatifs contribuant à la réponse ambiguë (Marzloff *et al.*, 2011). Les ambiguïtés des réponses de certaines espèces nécessiteraient donc une approche quantitative ou de mieux expliciter certains processus dans le modèle. Par exemple, la réponse des hermelles face au scénario du changement climatique est ambiguë (*i.e.* moins de 2/3 de réponses uniquement positive ou négative, en gris clair sur la Fig. 3) et ne nous permet pas de conclure sur le comportement de cette espèce face à ces pressions cumulées.

D’autre part, les hypothèses fortes des modèles qualitatifs, par exemple que les populations simulées soient à l’équilibre ou que les interactions entre les variables ne varient pas, empêchent de considérer la dynamique temporelle des interactions. Enfin, lors de la création de notre modèle expert, nous avons décidé de représenter l’état du récif par une seule variable allant d’un récif en mauvais état à un récif en bon état afin de la simplifier au maximum. Une alternative possible aurait été d’utiliser trois variables représentant le récif dans 3 états différents : roche nue avec peu de récif (bare rocky reef), récif en plateau (veneer reef) et récif conséquent (hummock reef) (Curd *et al.* 2019; Gruet, 1982) qui sont couramment utilisés pour décrire les formations récifales. L’inférence de réseau bayésien nous permet d’apporter cette nuance grâce en discrétilisant les données sur le récif en trois états *high*, *medium* et *null*.

L’ambiguïté des modèles qualitatifs et le manque d’inférence de relations inter-spécifiques des réseaux bayésiens soulignent bien la complémentarité des deux approches afin de simuler au mieux l’écosystème observé *in situ*.

### **4.3 Perspectives : Quel avenir pour les récifs d’hermelles et les communautés associées ?**

La double approche utilisée lors de ces travaux nous permet de mieux comprendre les interactions en jeu dans le comportement des communautés associées aux récifs à *S. alveolata*. Par exemple, il ressort de nos résultats que les récifs d’hermelles vont être avantagés par de fortes

conditions de SPIM et des conditions intermédiaires de courant. De plus, la présence de ses compétiteurs va permettre ou non au récif d'être pérenne. A des fins de conservation de l'espèce, il est intéressant de construire des scénarios dans lesquels les récifs seront avantagés et désavantagés.

Concernant les événements extrêmes, des températures trop élevées (température cumulées au dessus du seuil  $> 60^{\circ}\text{C}$ ) diminuent fortement les probabilités d'observer un récif en bon état (Fig. 7.a., Smale *et al.*, 2019). En revanche, Firth *et al.* (2015) ont démontré que le réchauffement des eaux a permis à l'hermelle de recoloniser des sites d'où elle avait disparu. D'autre part, un nombre moyen d'évènement de coups de froid va avoir un impact positif sur les populations de moules. On peut penser que ces coups de froid vont avoir un impact négatif sur les compétiteurs des moules (*e.g.* les hermelles sont très sensibles aux basses températures, Firth *et al.*, 2015), leur permettant de coloniser l'espace libéré. Des évènements de coups de froid trop nombreux vont malgré tout être défavorable pour les moules. Un autre résultat surprenant est l'absence de lien causaux entre les coups de froid et les hermelles, qui sont connues pour y être très sensible (Firth *et al.*; 2015). Il serait intéressant d'inférer à nouveau les réseaux en utilisant, par exemple, une intensité cumulée, à la manière des coups de chaud et d'inférer des RBD à différents pas de temps.

Si on envisage un scénario de faible courant et de faible vent, les TPC (Fig. 7) nous indiquent que ces conditions sont favorables à la prolifération algale et défavorables pour le récif. Ces résultats nous permettent d'interpréter l'ambiguïté de la réponse du récif au scénario "Changement Climatique" de notre modèle qualitatif (CC, Fig. 3). Si on ne considère que les relations inter-spécifiques (modèle qualitatif), le récif répond de manière ambiguë. Si on considère que la réponse positive des algues à ce scénario signifie des conditions environnementales pénalisantes pour le récif (réseau bayésien), on peut penser que cette ambiguïté va avoir tendance à devenir négative. De même, les coups de chaud, favorable aux algues, vont faire basculer l'écosystème dans ce même scénario de prolifération algale. Il en ressort que dans un contexte de changement climatique, les modifications des conditions environnementales ainsi que l'augmentation des évènements extrêmes peuvent être défavorables aux récifs d'hermelles en étant favorables aux algues vertes.

# Conclusion

La détermination de la niche réalisée d'une espèce nécessite de prendre en compte ses interactions à la fois biotiques et abiotiques avec son environnement. L'intégration des deux types de modèles utilisés dans mes travaux nous permet de mieux comprendre et prédire l'évolution de cette communauté sous ces deux aspects. D'une part les réseaux bayésiens nous permettent d'inférer les dépendances des récifs d'hermelles avec les facteurs environnementaux. D'autre part, la synthèse des connaissances sur les relations inter-spécifiques implémentées dans nos modèles qualitatifs nous permet d'étudier de manière holistique les interactions biotiques qui font basculer la communauté dans un des deux états alternatifs : (1) *dominé récif* et (2) *cooccurrence d'algues et de moules*. Les Réseaux Bayésiens Dynamiques, quant à eux, permettent en amont de préciser les mécanismes abiotiques déterminant les transitions entre ces deux états de l'écosystème. La suite de ces travaux consistera à modifier ces RBD afin de mieux comprendre d'une part l'impact des coups de chaud sur les récifs à *S. alveolata* et d'autre part, la dynamique temporelle de ces écosystèmes.

*Ressources supplémentaires et scripts disponibles ici (<https://github.com/FrsLry>)*

# Bibliographie

- Anderson, M.J., 2017. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA), in : Balakrishnan, N., Colton, T., Everitt, B., Piegorsch, W., Ruggeri, F., Teugels, J.L. (Eds.), Wiley StatsRef : Statistics Reference Online. John Wiley Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 1–15.  
<https://doi.org/10.1002/9781118445112.stat07841>
- Anderson, M.J., 2006. Distance-Based Tests for Homogeneity of Multivariate Dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Benito, B.M., Gil-Romera, G., Birks, H.J.B., 2020. Ecological memory at millennial time-scales : the importance of data constraints, species longevity and niche features. *Ecography* 43, 1–10. <https://doi.org/10.1111/ecog.04772>
- Blanchet, F.G., Cazelles, K., Gravel, D., 2020. Co-occurrence is not evidence of ecological interactions. *Ecology Letters* 23, 1050–1063. <https://doi.org/10.1111/ele.13525>
- Callaway, R., 2018a. Interstitial Space and Trapped Sediment Drive Benthic Communities in Artificial Shell and Rock Reefs. *Front. Mar. Sci.* 5, 288. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00288>
- Callaway, R., 2018b. Interstitial Space and Trapped Sediment Drive Benthic Communities in Artificial Shell and Rock Reefs. *Front. Mar. Sci.* 5, 288. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00288>
- Chase, J.M., 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *J Veg Sci* 25, 319–322. <https://doi.org/10.1111/jvs.12159>
- Chemello, S., Vizzini, S., Mazzola, A., 2018. Regime shifts and alternative stable states in intertidal rocky habitats : State of the art and new trends of research. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 214, 57–63. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.09.013>
- Connell, J.H., 1983. On the Prevalence and Relative Importance of Interspecific Competition : Evidence from Field Experiments. *The American Naturalist* 122, 661–696.
- Curd, A., Pernet, F., Corporeau, C., Delisle, L., Firth, L.B., Nunes, F.L.D., Dubois, S.F., 2019. Connecting organic to mineral : How the physiological state of an ecosystem-engineer is linked to its habitat structure. *Ecological Indicators* 98, 49–60. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.10.044>
- Dambacher, J.M., Luh, H., Li, H.W., Rossignol, P.A., 2003a. Qualitative Stability and Ambiguity in Model Ecosystems. *The American Naturalist* 161, 876–888. <https://doi.org/10.1086/367590>
- Dambacher, J.M., Luh, H., Li, H.W., Rossignol, P.A., 2003b. Qualitative Stability and Ambiguity in Model Ecosystems. *The American Naturalist* 161, 876–888. <https://doi.org/10.1086/367590>
- Dauvin, J.-C., 1997. Les biocénoses marines et littorales françaises des côtes Atlantique, Manche et Mer du Nord : synthèse, menaces et perspectives, in : Collection Patrimoines naturels : Série Patrimoine écologique.

Davies, A.J., Last, K.S., Attard, K., Hendrick, V.J., 2009. Maintaining turbidity and current flow in laboratory aquarium studies, a case study using *Sabellaria spinulosa*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 370, 35–40. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.11.015>

Dubois, S., Barillé, L., Retière, C., 2003. Efficiency of particle retention and clearance rate in the polychaete *Sabellaria alveolata* L. *Comptes Rendus Biologies* 326, 413–421. [https://doi.org/10.1016/S1631-0691\(03\)00124-0](https://doi.org/10.1016/S1631-0691(03)00124-0)

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. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68, 635–646. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.03.010>

Elton, C.S., 1927. *Animal ecology*,. Macmillan Co., New York,. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.7435>

Firth, L., Knights, A., Bridger, D., Evans, A., Mieszkowska, N., Moore, P., O'Connor, N., Sheehan, E., Thompson, R., Hawkins, S., 2016. Ocean sprawl : challenges and opportunities for biodiversity management in a changing world. *Oceanography and marine biology* 54, 189–262.

Firth, L.B., Mieszkowska, N., Grant, L.M., Bush, L.E., Davies, A.J., Frost, M.T., Moschella, P.S., Burrows, M.T., Cunningham, P.N., Dye, S.R., Hawkins, S.J., 2015. Historical comparisons reveal multiple drivers of decadal change of an ecosystem engineer at the range edge. *Ecol Evol* 5, 3210–3222. <https://doi.org/10.1002/ece3.1556>

Fukami, T., 2015. Historical Contingency in Community Assembly : Integrating Niches, Species Pools, and Priority Effects. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 46, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160340>

Gause, G.F., 1934. Experimental Analysis of Vito Volterra's Mathematical Theory of the Struggle for Existence. *Science, New Series* 79, 16–17.

Gower, J.C., 1971. A General Coefficient of Similarity and Some of Its Properties. *Biometrics* 27, 857. <https://doi.org/10.2307/2528823>

Gower, J.C., 1966. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika* 53, 325–338. <https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>

Grinnell, J., 1917. The Niche-Relationships of the California Thrasher. *The Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>

Gruet, Y., 1982. Recherches sur l'écologie des “récifs” d’hermelles édifiés par l’Annélide Polychète *Sabellaria alveolata* (Linné). Nantes.

Harley, C.D.G., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A., Graham, M.H., 2012. EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON GLOBAL SEAWEED COMMUNITIES. *Journal of Phycology* 48, 1064–1078. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01224.x>

Harley, C.D.G., Hughes, A.R., Hultgren, K.M., Miner, B.G., Sorte, C.J.B., Thornber, C.S., Rodri-

guez, L.F., Tomanek, L., Williams, S.L., 2006. The impacts of climate change in coastal marine systems. *Ecology Letters* 9, 228–241. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x>

Hobday, A.J., Alexander, L.V., Perkins, S.E., Smale, D.A., Straub, S.C., Oliver, E.C.J., Benthuyzen, J.A., Burrows, M.T., Donat, M.G., Feng, M., Holbrook, N.J., Moore, P.J., Scannell, H.A., Sen Gupta, A., Wernberg, T., 2016. A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography* 141, 227–238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>

Houlahan, J.E., McKinney, S.T., Anderson, T.M., McGill, B.J., 2017. The priority of prediction in ecological understanding. *Oikos* 126, 1–7. <https://doi.org/10.1111/oik.03726>

Hunt, H., Scheibling, R., 1998. Spatial and temporal variability of patterns of colonization by mussels (*Mytilus trossulus*, *M. edulis*) on a wave-exposed rocky shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 167, 155–169. <https://doi.org/10.3354/meps167155>

Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22, 415–427.

Jones, A., 2017. Effect of an engineer species on the diversity and functioning of benthic communities : the Sabellaria Alveolata reef habitat Interplay between abiotic factors and species assemblages mediated by the ecosystem engineer *Sabellaria alveolata* (Annelida : Polychaeta), in *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 200, January 2018 (These de doctorat). Brest.

Jones, A.G., Dubois, S.F., Desroy, N., Fournier, J., 2018. Interplay between abiotic factors and species assemblages mediated by the ecosystem engineer *Sabellaria alveolata* (Annelida : Polychaeta). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 200, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.10.001>

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1997. POSITIVE AND NEGATIVE EFFECTS OF ORGANISMS AS PHYSICAL ECOSYSTEM ENGINEERS. *Ecology* 78, 1946–1957. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1946:PANEEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1946:PANEEO]2.0.CO;2)

Jones, C.G., Lawton, J.H., Shachak, M., 1994. Organisms as Ecosystem Engineers. *Oikos* 69, 373. <https://doi.org/10.2307/3545850>

Keil, P., Schweiger, O., Kühn, I., Kunin, W.E., Kuussaari, M., Settele, J., Henle, K., Brotons, L., Pe'er, G., Lengyel, S., Moustakas, A., Steinicke, H., Storch, D., 2012. Patterns of beta diversity in Europe : the role of climate, land cover and distance across scales : Multiscale patterns of beta diversity in Europe. *Journal of Biogeography* 39, 1473–1486. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02701.x>

Langdon, C.J., Waldock, M.J., 1981. The effect of algal and artificial diets on the growth and fatty acid composition of *Crassostrea gigas* Spat. *J. Mar. Biol. Ass.* 61, 431–448. <https://doi.org/10.1017/S0025315400047056>

Lecornu, B., Schlund, E., Basuyaix, O., Cantat, O., Dauvin, J.-C., 2016. Dynamics (from 2010–2011 to 2014) of *Sabellaria alveolata* reefs on the western coast of Cotentin (English Channel, France). *Regional Studies in Marine Science* 8, 157–169. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.07.004>

Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology, Third English edition. ed, Developments in environmental modelling. Elsevier, Amsterdam.

Levins, R., 1968. Evolution in Changing Environments : Some Theoretical Explorations. Princeton University Press.

Markov, A.A., Nagorny, N.M., 1988. The Theory of Algorithms, Mathematics and its Applications. Springer Netherlands.

Marzloff, M.P., Dambacher, J.M., Johnson, C.R., Little, L.R., Frusher, S.D., 2011. Exploring alternative states in ecological systems with a qualitative analysis of community feedback. Ecological Modelling 222, 2651–2662. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.03.040>

Marzloff, M.P., Melbourne-Thomas, J., Hamon, K.G., Hoshino, E., Jennings, S., van Putten, I.E., Pecl, G.T., 2016. Modelling marine community responses to climate-driven species redistribution to guide monitoring and adaptive ecosystem-based management. Glob Change Biol 22, 2462–2474. <https://doi.org/10.1111/gcb.13285>

McKean Jr., H.P., 1969. Propagation of chaos for a class of nonlinear parabolic equations, in : Lectures in Differential Equations. Van Nostrand Reinhold Company, New York, pp. 177–193.

Melbourne-Thomas, J., Wotherspoon, S., Raymond, B., Constable, A., 2012. Comprehensive evaluation of model uncertainty in qualitative network analyses. Ecological Monographs 82, 505–519. ‘<https://doi.org/10.1890/12-0207.1>

Muir, A.P., Nunes, F.L.D., Dubois, S.F., Pernet, F., 2016. Lipid remodelling in the reef-building honeycomb worm, *Sabellaria alveolata*, reflects acclimation and local adaptation to temperature. <https://doi.org/10.1038/srep35669>

Pearl, J., 1988. Probabilistic Reasoning in Intelligent Systems : Networks of Plausible Inference. Morgan Kaufmann Publishers Inc., San Francisco, CA, USA.

Pearl, J., Probabilistic Reasoning in Intelligent Systems Networks of Plausible Inference, 1988

Petraitis, P.S., Dudgeon, S.R., 2004. Do Alternate Stable Community States Exist in the Gulf of Maine Rocky Intertidal Zone ? Comment. Ecology 85, 1160–1165.

Petraitis, P.S., Methratta, E.T., Rhile, E.C., Vidargas, N.A., Dudgeon, S.R., 2009. Experimental confirmation of multiple community states in a marine ecosystem. Oecologia 161, 139–148. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1350-9>

Plicanti, A., Domínguez, R., Dubois, S.F., Bertocci, I., 2016. Human impacts on biogenic habitats : Effects of experimental trampling on *Sabellaria alveolata* (Linnaeus, 1767) reefs. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 478, 34–44. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2016.02.001>

Puccia, C.J., Levins, R., 1991. Qualitative Modeling in Ecology : Loop Analysis, Signed Digraphs, and Time Averaging, in : Fishwick, P.A., Luker, P.A. (Eds.), Qualitative Simulation Modeling and Analysis, Advances in Simulation. Springer New York, New York, NY, pp. 119–143.

<https://doi.org/10.1007/978-1-4613-9072-5>

Puccia, C.J., Levins, R., 1985. Qualitative Modeling of Complex Systems : An Introduction to Loop Analysis and Time Averaging, Qualitative Modeling of Complex Systems. Harvard University Press. Schwarz, G., 1978. Estimating the Dimension of a Model. *Ann. Statist.* 6, 461–464. <https://doi.org/10.1214/aos/1176344136>

Shelamoff, V., Layton, C., Tatsumi, M., Cameron, M.J., Wright, J.T., Johnson, C.R., 2019. Ecosystem engineering by a canopy-forming kelp facilitates the recruitment of native oysters. *Restor Ecol* 27, 1442–1451. <https://doi.org/10.1111/rec.13019>

Skellam, J.G., 1951. Random Dispersal in Theoretical Populations. *Biometrika* 38, 196. <https://doi.org/10.2307/2332328>

Smale, D.A., Wernberg, T., Oliver, E.C.J., Thomsen, M., Harvey, B.P., Straub, S.C., Burrows, M.T., Alexander, L.V., Benthuyzen, J.A., Donat, M.G., Feng, M., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Scannell, H.A., Sen Gupta, A., Payne, B.L., Moore, P.J., 2019. Marine heatwaves threaten global biodiversity and the provision of ecosystem services. *Nature Climate Change* 9, 306–312. <https://doi.org/10.1038/s41558-019-0412-1>

Thomas, Y., Bacher, C., 2018. Assessing the sensitivity of bivalve populations to global warming using an individual-based modelling approach. *Glob Change Biol* 24, 4581–4597. <https://doi.org/10.1111/gcb.14402>

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. *Journal of Sea Research* 64, 145–165. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.02.004>

Vahl, O., 1972. Efficiency of particle retention in *Mytilus edulis* L. *Ophelia* 10, 17–25. <https://doi.org/10.1080/00785326.1972.10430098>

Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *Journal of the American Statistical Association* 58, 236–244. <https://doi.org/10.2307/2282967>

Wilkinson, D.M., 1999. The Disturbing History of Intermediate Disturbance. *Oikos* 84, 145. <https://doi.org/10.2307/3546874>

Worm, B. and Karez, R. (2002). Competition, Coexistence and Diversity on Rocky Shores, pages 133–163. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

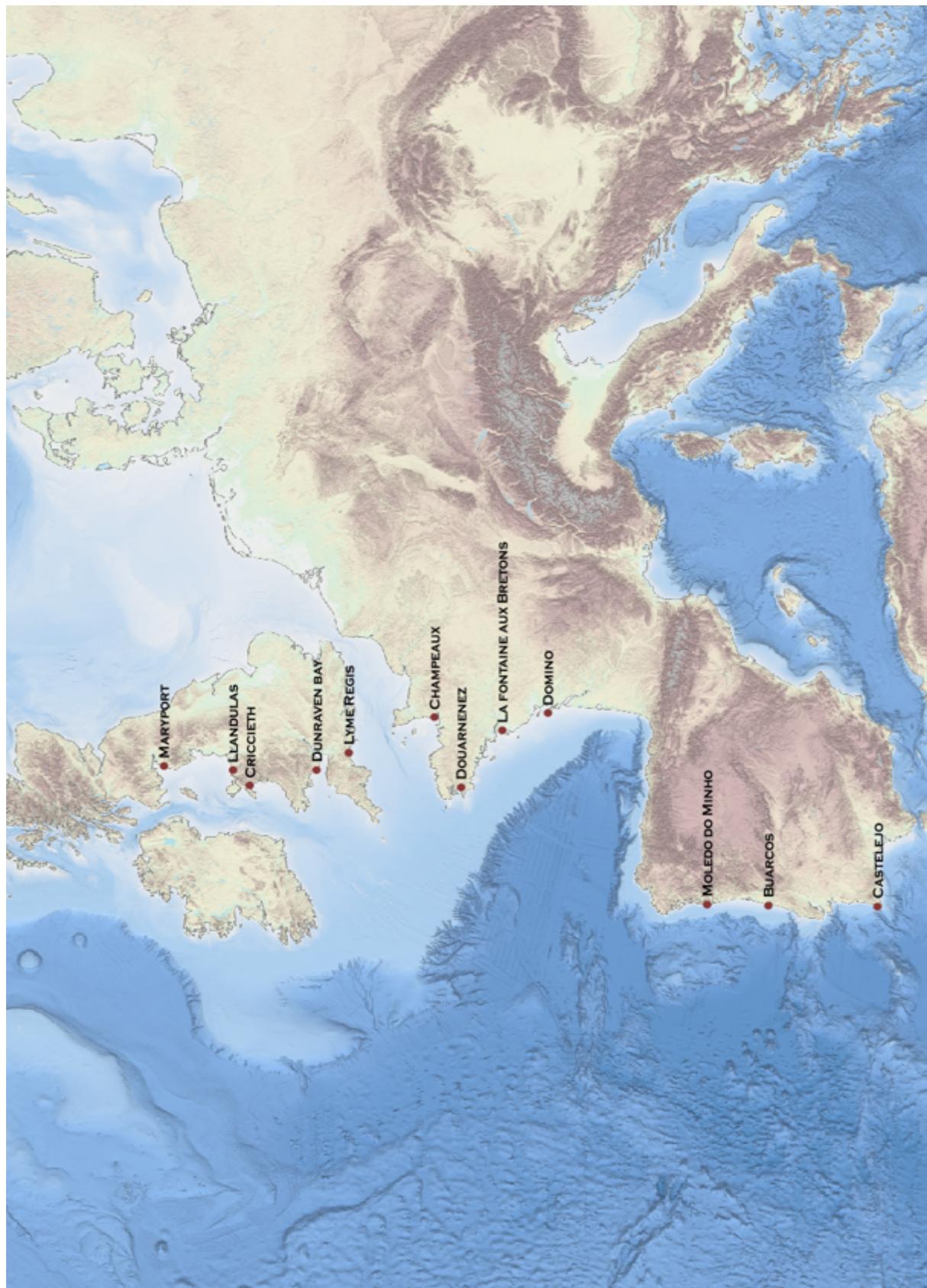
Wu, P.P., Mengersen, K., Caley, M.J., McMahon, K., Rasheed, M.A., Kendrick, G.A., 2019. Analysing the dynamics and relative influence of variables affecting ecosystem responses using functional PCA and boosted regression trees : A seagrass case study. *Methods Ecol Evol* 10, 1723–1733. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13269>

Wu, P.P.-Y., McMahon, K., Rasheed, M.A., Kendrick, G.A., York, P.H., Chartrand, K., Caley, M.J., Mengersen, K., 2018. Managing seagrass resilience under cumulative dredging affecting light : Predicting risk using dynamic Bayesian networks. *J Appl Ecol* 55, 1339–1350.

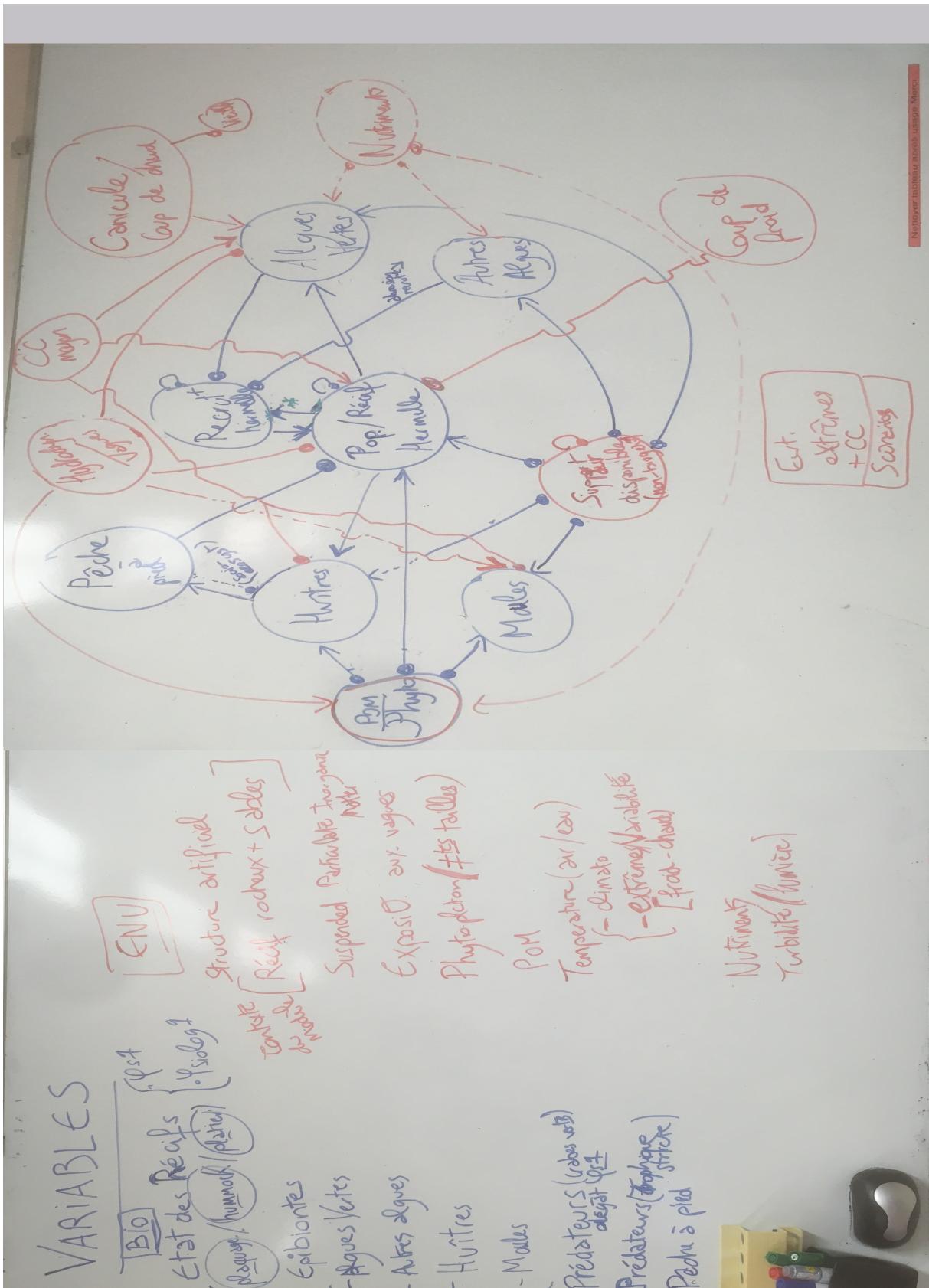
<https://doi.org/10.1111/1365-2664.13037>

Yves Gruet, Lassut, P., 1983. Contribution à l'étude de la biologie reproductive d'une population naturelle de l'annélide polychète, *Sabellaria alveolata* (Linné).

# Annexes



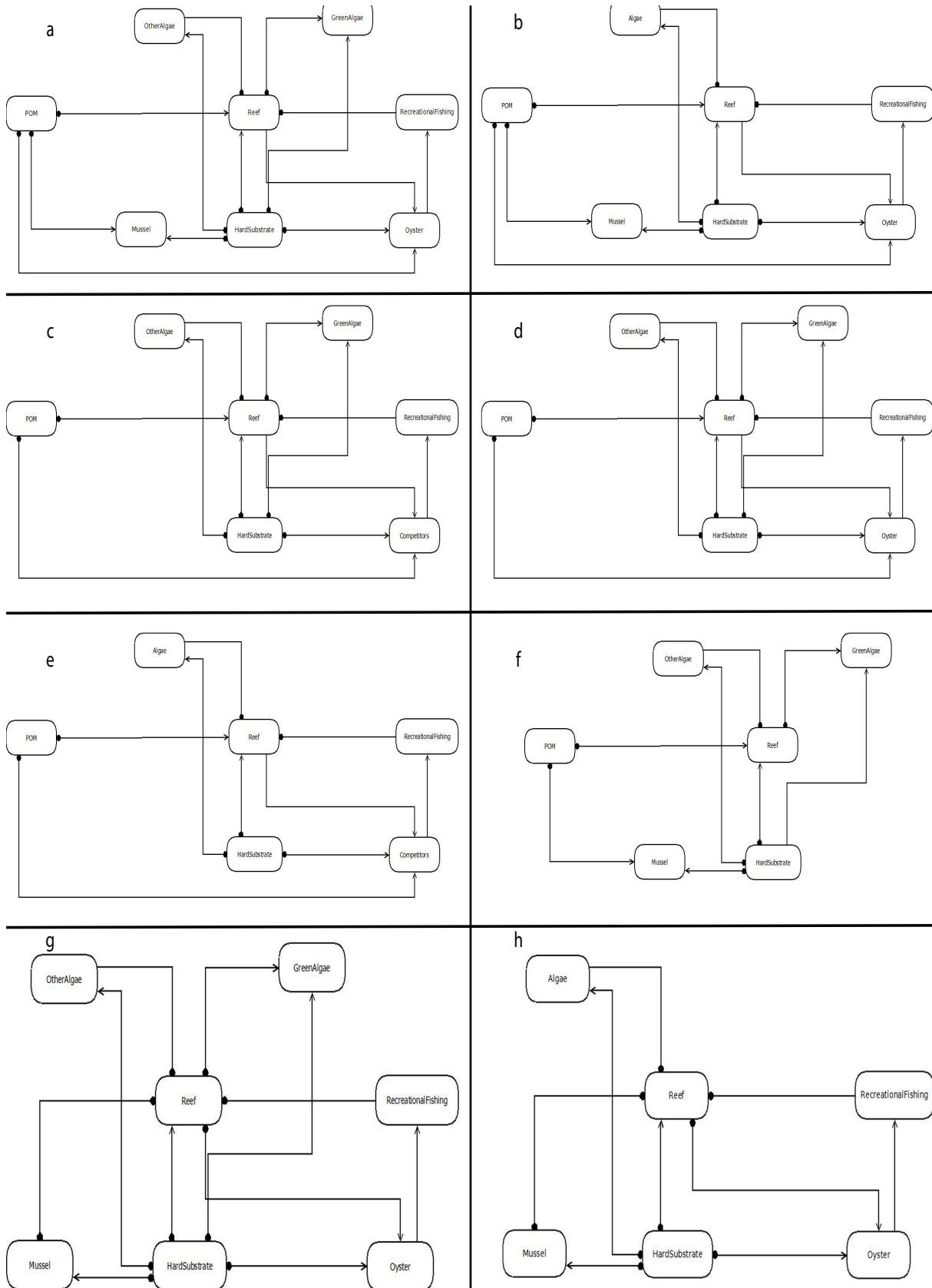
**FIG. 1 :** Carte des sites d'échantillonnages du projet REEHAB (Crédit : Céline Cordier)



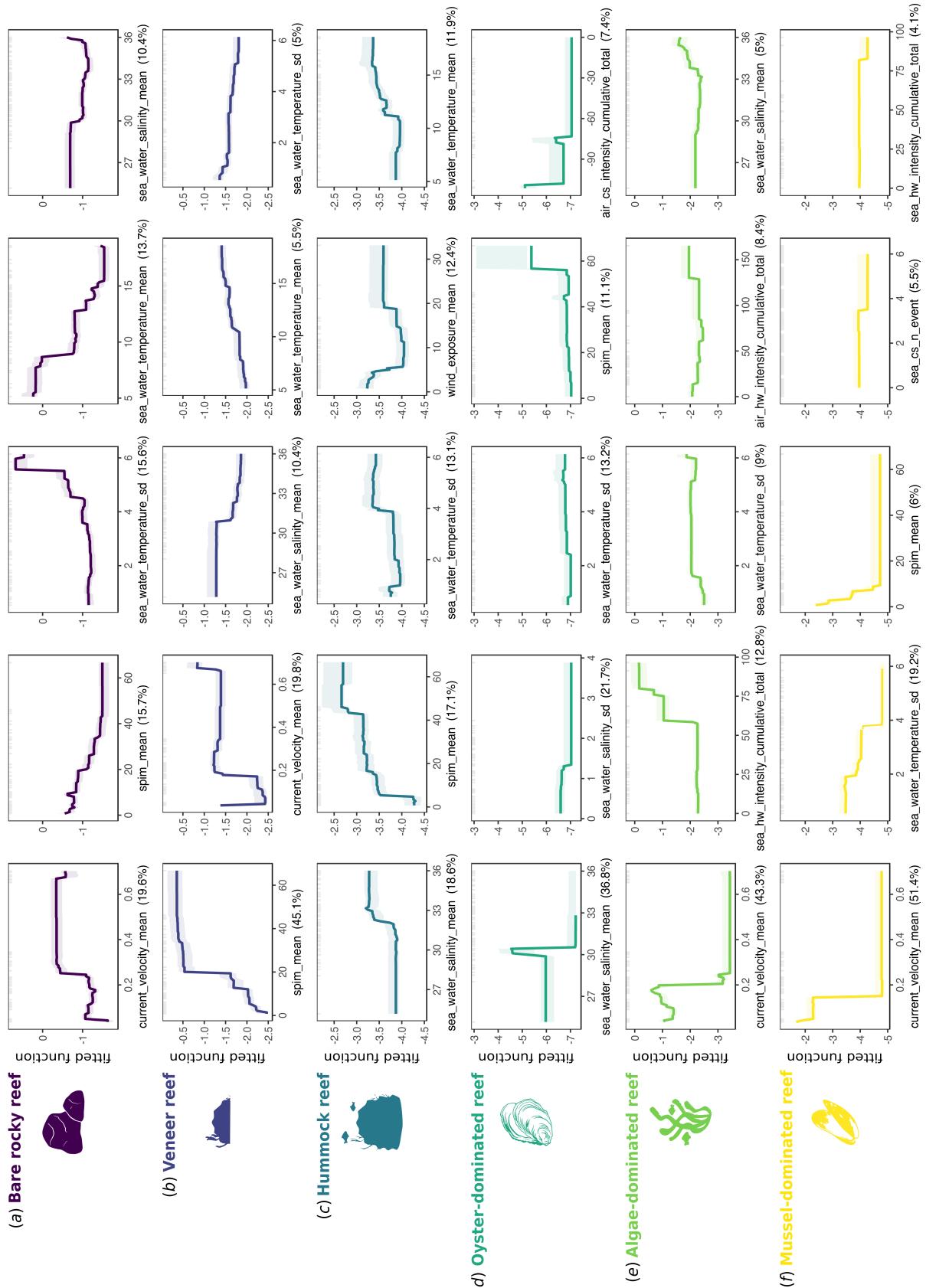
**FIG. 2 :** Photographie du modèle obtenu après la réunion avec le panel d'experts (model i). Sur la gauche, les variables biotiques et abiotiques à potentiellement intégrer. Sur la droite, le schéma conceptuel du modèle avec les variables et les interactions. Les flèches correspondent à un impact positif sur le nœud d'arrivée et les points noirs représentent un impact négatif. Les relations en pointillés correspondent à des processus secondaire dont l'inclusion dans le modèle est incertaine.

Project REEHAB - Sustained survey	Field operator(s): .....								
Date : .....	Site name: .....								
Quadrat n°	<input type="radio"/> 1 <input type="radio"/> 2 <input type="radio"/> 3 <input type="radio"/> 4 <input type="radio"/> 5								
Quadrat substrate description:	<input type="radio"/> mud <input type="radio"/> fine sand <input type="radio"/> coarse sand <input type="radio"/> shell fragments <input type="radio"/> gravel / pebble <input type="radio"/> boulders <input type="radio"/> bedrock								
Dominant macroalgae:	<input type="radio"/> Fucus <input type="radio"/> Ascophyllum <input type="radio"/> Ulva <input type="radio"/> Porphyra <input type="radio"/> Rhodothamniella <input type="radio"/>								
Species of interest:	.....								
Other comments:	.....								
Substrate: <input type="radio"/> Rock <input type="radio"/> Pebble/Gravel	<input type="radio"/> Sand <input type="radio"/> Pool	Health: <input type="radio"/> R = Recruits <input type="radio"/> G = Growth <input type="radio"/> D = Degraded							
<b>A1</b>	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> S <input type="radio"/> PG <input type="radio"/> P	<b>A2</b>	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> S <input type="radio"/> PG <input type="radio"/> P	<b>A3</b>	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> S <input type="radio"/> PG <input type="radio"/> P	<b>A4</b>	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> S <input type="radio"/> PG <input type="radio"/> P	<b>A5</b>	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> S <input type="radio"/> PG <input type="radio"/> P
% reef —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% reef —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% reef —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% reef —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% reef —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100
thickness —	<input type="radio"/> 5 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 30 <input type="radio"/> 60 <input type="radio"/> 90 >	thickness —	<input type="radio"/> 5 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 30 <input type="radio"/> 60 <input type="radio"/> 90 >	thickness —	<input type="radio"/> 5 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 30 <input type="radio"/> 60 <input type="radio"/> 90 >	thickness —	<input type="radio"/> 5 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 30 <input type="radio"/> 60 <input type="radio"/> 90 >	thickness —	<input type="radio"/> 5 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 30 <input type="radio"/> 60 <input type="radio"/> 90 >
reef health —	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> G <input type="radio"/> D	reef health —	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> G <input type="radio"/> D	reef health —	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> G <input type="radio"/> D	reef health —	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> G <input type="radio"/> D	reef health —	<input type="radio"/> R <input type="radio"/> G <input type="radio"/> D
% algae —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% algae —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% algae —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% algae —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100	% algae —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 25 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 75 <input type="radio"/> 100
oysters —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	oysters —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	oysters —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	oysters —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	oysters —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500
mussels —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	mussels —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	mussels —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	mussels —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500	mussels —	<input type="radio"/> 0 <input type="radio"/> 10 <input type="radio"/> 50 <input type="radio"/> 100 <input type="radio"/> 500

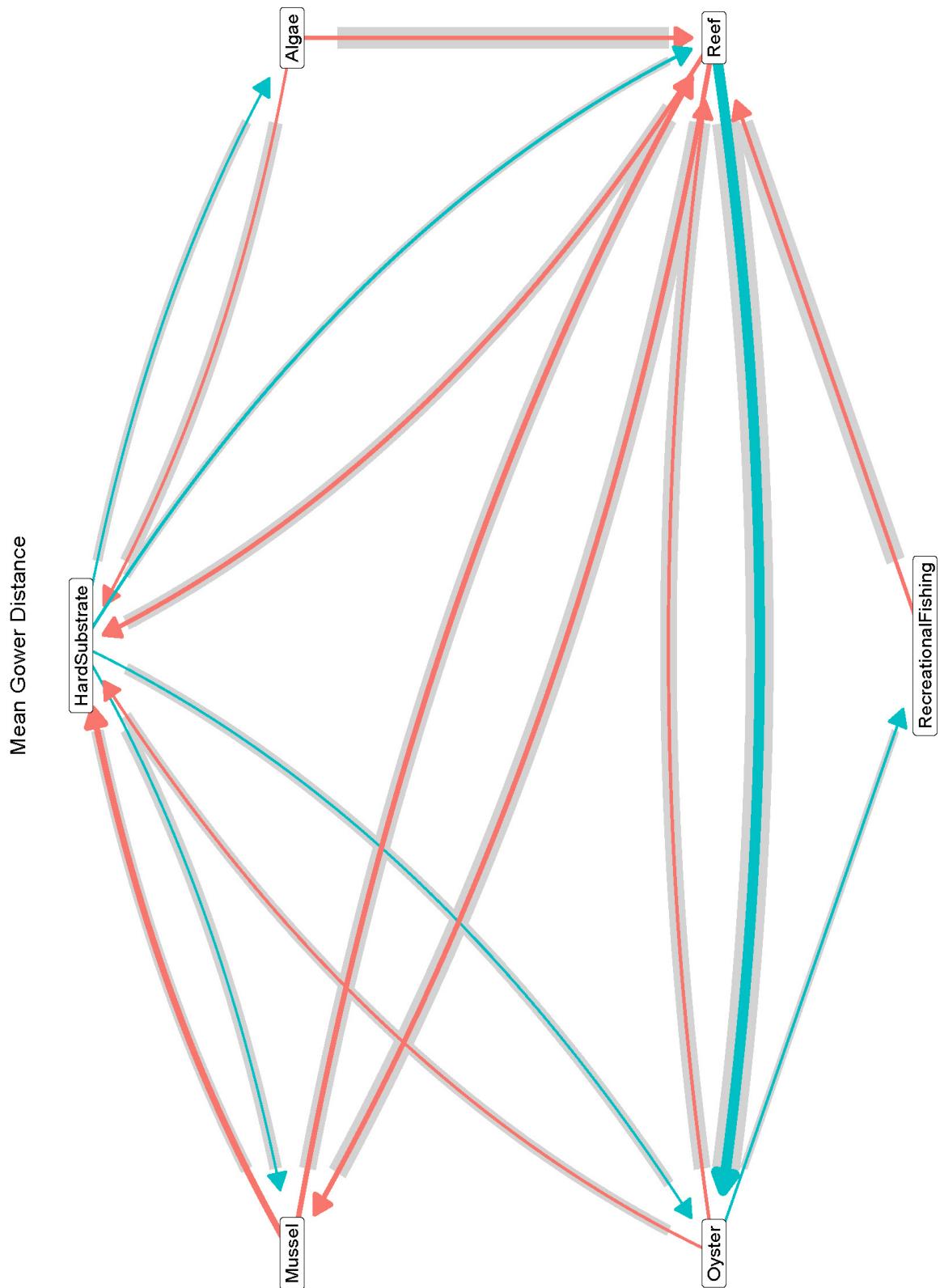
**FIG. 3 :** Feuille standardisée de récoltes de données REEHAB



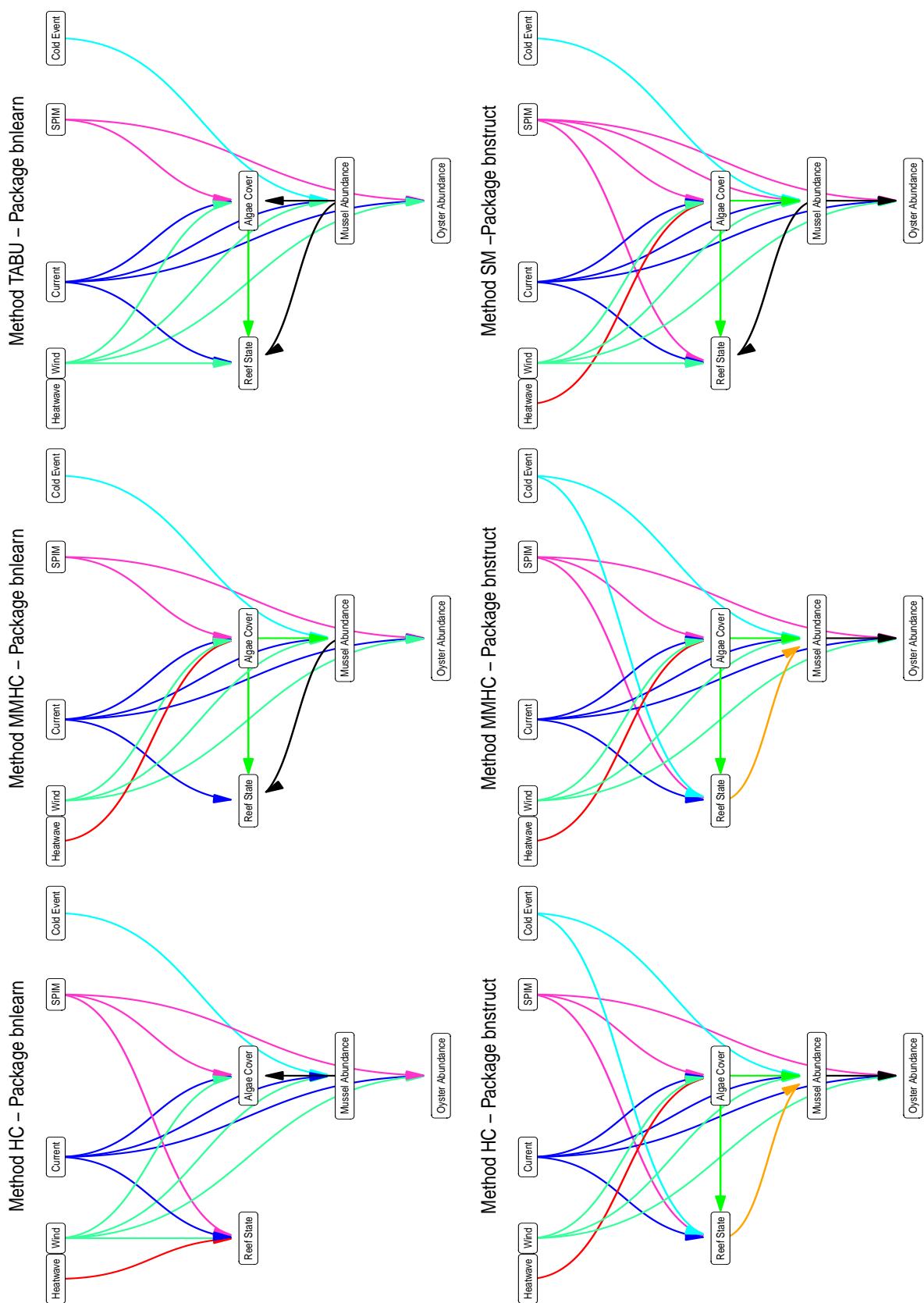
**FIG. 4 :** Liste des modèles explorés avec la méthode des modèles qualitatifs. Les noms sont ceux utilisés lors de nos analyses statistiques. **a** = Model I (i.e. modèle expert tel que pensé pour la première fois), **b** = Model Algae (rassemblement des noeuds Other Algae et Green Algae), **c** = Model Competitors (rassemblement des noeuds Oyster et Mussel), **d** = Model Oyster (rertait du noeud Mussel), **e** = Model Simple (un seul noeud Competitors et un seul noeud Algae), **f** = Model Mussel (rertait du noeud Oyster), **g** = Model I No POM, **h** = Model Algae No POM (i.e. modèle validé in fine)



**FIG. 5 :** Graphe des dépendances partielles issues de modèles de Boosted Regression Trees (BRT) prédisant l'occurrence des six régimes (a-f) de récifs à *Sabellaria alveolata* définis par Boyé et al. (in prep). Les dépendances partielles sont représentées avec leur intervalles de confiance à 95% issus de bootstrap. Seules les 5 variables les plus influentes dans la construction de chaque modèle sont représentées. L'influence relative de chaque variable dans la construction est reportée entre parenthèse. Les tirets en haut de chaque graphique représentent des points observés dans les données. Pour plus de détails sur l'approche de modélisation de régimes par BRT, se référer à Jouffray et al., 2017.



**FIG. 6 :** Modèle qualitatif Algae No POM validé par nos analyses. L'épaisseur des flèches représente la distance de Gower moyenne au modèle original après retrait de l'interaction pour chaque scénario. C'est une synthèse de la Fig. 5, qui peut être vu comme représentant la contribution moyenne de chaque interaction dans la réponse du modèle. La partie grisée représente l'écart-type.



**FIG. 7 :** Réseaux Bayésiens inférés avec différentes méthodes et différents packages. HC = Hill Climbing, MMHC = Max-Min Hill Climbing, SM = Silander-Myllymaki

## **Modélisation qualitative et réseaux bayésiens de la dynamique des récifs d'hermelles**

**Résumé :** Les récifs d'hermelles (*Sabellaria alveolata*) sont des structures biogéniques qui abritent une forte biodiversité et jouent un rôle clé dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers intertidaux. Le rôle des interactions biotiques et abiotiques dans la dynamique des récifs d'hermelles est mal connu et difficile à quantifier empiriquement ou expérimentalement. Dans ce travail, j'ai utilisé deux approches de modélisation complémentaires (modèles qualitatifs et réseaux bayésiens) afin (1) de mieux comprendre la dynamique des récifs en lien avec leur environnement et compétiteurs, et (2) de prédire leurs réponses à des scénarios futurs, notamment de changement climatique. Ces méthodes révèlent l'existence de deux états écologiques alternatifs dans les zones propices aux récifs : l'un dominé par les récifs, et l'autre associé aux algues et aux moules. La modélisation qualitative explique l'existence de ces états par des boucles de rétroactions, via notamment une compétition pour l'espace entre espèces. Les réseaux bayésiens inférés à partir de suivis terrain complètent la description de ces états, en identifiant des gammes environnementales (matière inorganique en suspension, courant, vent...) favorables à l'un ou l'autre des états, ainsi que les facteurs à l'origine de transitions entre ces états. La prise en compte des interactions biotiques influence la réponse prédictive des hermelles face aux changements climatiques et révèle des impacts négatifs inattendus sur la seule base des préférences environnementales de l'espèce. Cette étude met en avant la nécessité d'intégrer plusieurs types de modélisation pour appréhender les dynamiques écologiques complexes.

**Mots-Clés :** modélisation qualitative des boucles de rétroactions, réseaux bayésiens, *Sabellaria alveolata*, écologie benthique, conservation

## **Qualitative modelling and bayesian networks of the honeycomb worm reefs dynamic**

**Abstract:** Honeycomb worm *Sabellaria alveolata* reefs are biogenic structures that support a high biodiversity and play a key role in the functioning of intertidal coastal ecosystems. How biotic and abiotic interactions contribute to *S.alveolata* reef dynamics is poorly known and difficult to quantify empirically or experimentally. In this work, I used two complementary modelling approaches (qualitative models and bayesian networks) to (1) better understand reef dynamics in relation to their environment and competitors, and (2) to predict their responses to future scenarios, including climate change. These methods reveal the existence of two alternative ecological states in areas where *S. alveolata* reefs can occur: one dominated by reefs, and the other associated with algae and mussels. Qualitative modelling highlights how these alternative states emerge from positive feedback loops that are mostly associated with competition for space between species. Bayesian networks based on field observations also help characterise these alternative states, as they identify environmental ranges (suspended inorganic matter, current, wind, etc.) that favour the occurrence of one state or the other. In response to climate change, qualitative modelling that explicitly accounts for biotic interactions predicts ambiguous responses of honeycomb worm reefs, while Bayesian Networks that essentially capture the effects of environmental variables suggests unexpected negative responses of *S. alveolata*. This study highlights the benefits of combining alternative modelling approaches to understand complex ecological dynamics.

**Keywords:** qualitative modelling of system feedback, bayesian networks, *Sabellaria alveolata*, benthic ecology, conservation