

Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)

UMR 6539 CNRS/UBO/IRD/Ifremer

E. Fleury, S. Petton, V. Le Roy, T. Guillet, I. Queau, C. Corporeau, R. Vilaça, B. Petton, S. Pouvreau

Laboratoire de Génétique et Pathologie des Mollusques Marins - LGPMM

A. Benabdelmouna, C. Ledu

Laboratoire 'Environnement-Ressources Normandie' - LER N

A. Gangnery, W. Louis, J. Normand, MP Halm

Laboratoire 'Environnement-Ressources Bretagne' - LER BN

J. Penot, P. Le Gall, J. Cheve, C. Rollet

Laboratoire 'Environnement-Ressources Morbihan Pays de Loire' - LER MPL

JF. Bouget, M. Shapira, N. Cochenec-Laureau

Laboratoire 'Environnement-Ressources Poitou-Charentes' - LER PC

JL. Seugnet, P. Geairon, J. Grizon, J.M. Chabirand, A. Piraud, A. Bruneau

Laboratoire 'Environnement-Ressources Arcachon' - LER AR

I. Auby, F. D'Amico, C. Metaigner, M.P. Tournaire, L. Rigouin, M. Rumèbe, F. Trut, E. Antajan

Laboratoire 'Environnement-Ressources Languedoc-Roussillon' - LER LR

F. Lagarde, S. Mortreux, G. Messiaen, Y. Godfrin, A. Fiandrino

Centre Régional Expérimentation et Application Aquacole - CREA

AL. Bouquet, M. Béchade, P. Barbier, P. Blachier

Centre Régional Synergie Mer et Littoral - SMEL

S. Pien

Bureaux d'études Armeria & Cochet environnement

G. Allain & H. Cochet



Liberté • Égalité • Fraternité

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'AGRICULTURE
ET DE
L'ALIMENTATION

Observatoire national du cycle de vie de l'huître creuse en France



- Rapport annuel ECOSCOPA 2019 -

Coordination & rédaction :

E. Fleury, S. Petton, C. Corporeau, A. Benabdelmouna, S. Pouvreau

Convention DPMA - IFREMER - Année 2019

Fiche documentaire

Titre du rapport : Observatoire national du cycle de vie de l'huître creuse en France	
Référence interne : R.INT.BREST RBE/PFOM/PI 2020-1 Diffusion : <input checked="" type="checkbox"/> libre (internet) <input type="checkbox"/> restreinte (intranet) – date de levée d'embargo : <input type="checkbox"/> interdite (confidentielle) – date de levée de confidentialité :	Date de publication : 2020/03/31 Référence de l'illustration de couverture : Crédit photo : S. Pouvreau / Ifremer Langue(s) : Française
Résumé/ Abstract : <p>Occupant une place de premier ordre dans les paysages côtiers français, l'ostréiculture est le premier contributeur de la filière aquacole française avec une production estimée à 85000 tonnes ces dernières années. Pourtant, depuis 2008, cette espèce est affectée par des épisodes de mortalités massives et récurrentes déclenchées par la présence d'agents infectieux viraux (de type Herpes virus OsHV-1 μVar) en conjonction avec des facteurs environnementaux (i.e. élévation de la température). Cette infection virale induit une altération des défenses antimicrobiennes ainsi qu'une déstabilisation de son microbiote. Ce processus conduit à une infection secondaire par des bactéries opportunistes potentiellement pathogènes qui se multiplient rapidement entraînant des dommages tissulaires irréversibles conduisant à la mort de l'animal. En parallèle et bien que mal renseignées, ces phénomènes de mortalités touchent aussi les nombreux bancs sauvages présents sur la côte française. Or, la filière ostréicole repose sur un approvisionnement en naissain qui provient majoritairement du captage naturel, pratiqué désormais dans plusieurs bassins ostréicoles. Cependant, sur tous ces secteurs, la reproduction et le recrutement présentent des performances très variables d'une année à l'autre. Ce contexte de crise (épisodes de mortalités, défaut du recrutement, variabilité de la croissance...) nécessite la mise en œuvre de moyens d'observation pertinents à l'échelle nationale permettant de mesurer objectivement au travers de différents proxys l'état général de santé des populations d'huîtres cultivées et sauvages, et ce pour les différentes phases sensibles de leur cycle de vie (reproduction, écologie larvaire, recrutement, croissance, survie). L'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de mutualiser et pérenniser les dispositifs d'observation actuels, créés antérieurement par les projets RESCO et VELYGER, et d'y ajouter progressivement une série de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux pertinents, contribuant à une analyse plus fine du cycle de vie de cette espèce en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.</p> <p>Le rapport ci joint présente donc, pour l'année 2019, de façon successive : (1) les suivis des paramètres environnementaux sur les huit sites atelier ; (2) les suivis (partiels cette année) de croissance et de mortalités de lots sentinelles d'huîtres (Série RESCO) ; (3) une analyse exhaustive du cycle de reproduction et du recrutement de l'huître (Série VELYGER); (4) les résultats du suivi cytogénétique du naissain sauvage et (5) le développement de nouveaux outils et descripteurs écopysiologiques pertinents avec, cette année, une description plus fine du microenvironnement de l'animal et son impact sur ses performances physiologiques de croissance et de défense face aux pathogènes.</p>	
Mots-clés/ Key words : Huître creuse, Physiologie, Cytogénétique, Écologie, Réseau National	
Comment citer ce document : Fleury E., Petton S., Corporeau C., Benabdelmouna A., Pouvreau S. et coll. (2020) Observatoire national du cycle de vie de l'huître creuse en France. Rapport annuel 2019. Convention DPMA 2019 - IFREMER Réf. XXXXXX.	
DOI :	
Commanditaire du rapport : DPMA - Convention Ifremer 2019 - Action ECOSCOPA	
Auteurs principaux : Fleury E., Petton S., Corporeau C., Benabdelmouna A., Pouvreau S. Contributeurs : V. Le Roy, T. Guillet, I. Queau, B. Petton, R. Vilaça, C. Ledu, W. Louis, J. Normand, A. Gangnery, MP. Halm, J. Penot, P. Le Gall, J. Cheve, C. Rollet, JF. Bouget, M. Shapira, N. Cochennec-Laureau, JL. Seugnet, P. Geairon, J. Grizon, J.M. Chabirand, A. Piraud, A. Bruneau, I. Auby, F. D'Amico, C. Meteigner, M.P. Tournaire, L. Rigouin, M. Rumèbe, F. Trut, E. Antajan, F. Lagarde, S. Mortreux, G. Messiaen, Y. Godfrin, A. Fiandrino, AL. Bouquet, M. Béchade, P. Barbier, P. Blachier, G. Allain & H. Cochet	Affiliation principale : Département Ressources Biologiques et Environnement Unité Physiologie Fonctionnelle des Organismes Marins Laboratoire des sciences de l'environnement marin UMR 6539 LEMAR Laboratoire de Physiologie des Invertébrés
Destinataire : DPMA	
Validé par : C. Béchemin Adresse électronique : christian.bechemin@ifremer.fr	

Préambule



Les réseaux conchylicoles RESCO (croissance et survie) et VELYGER (reproduction et recrutement) ont été créés en 2008 dans le contexte des épisodes de mortalité massive affectant le naissain d'huître creuse, *Crassostrea gigas*. Mis en œuvre par l'Ifremer, ces projets ont bénéficié depuis leur lancement de co-financements accordés par la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture (DPMA) et la Direction Générale de l'Alimentation (DGAL) ainsi que de fonds européens pour la Pêche et l'Aquaculture (FEP). La mise en œuvre et la gestion annuelle de ces deux réseaux complémentaires sont désormais regroupées au sein de l'action ECOSCOPA depuis 2018. Ils forment ainsi un observatoire national unique pour le suivi du cycle de vie de la première espèce aquacole française, l'huître creuse, dans le contexte croissant des crises environnementales.

Ce dispositif fait aussi intervenir :

- le Centre Régional d'Expérimentation et d'Application Aquacole (CREAA) ;
- le Syndicat Mixte de la Mer et du Littoral (SMEL) ;
- des bureaux d'étude spécialisés : Cochet Environnement et Armeria ;
- des ostréiculteurs dans chaque site atelier.



L'analyse et l'interprétation des données de ces réseaux nationaux font aussi appel à d'autres données régionales et à d'autres réseaux nationaux. Il s'agit :

- **pour le bassin de Marennes Oléron**, des données acquises annuellement par le CREAA dans le cadre d'une contractualisation avec le Comité Régional Conchylicole de Poitou-Charentes ;
- pour la côte Ouest Cotentin, des données acquises annuellement dans le cadre d'un réseau régional (HLIN) mis en œuvre par le SMEL ;
- **pour le bassin d'Arcachon**, des données acquises depuis plusieurs années dans le cadre d'une convention entre le Comité Régional Conchylicole Arcachon-Aquitaine et la Station Ifremer d'Arcachon (avant 2016) et le CREAA depuis 2016 ;
- **pour la baie de Vilaine**, des données de recrutement acquises dans le cadre d'une convention locale entre le CRC Bretagne sud et le bureau d'étude Cochet-environnement ;
- **pour l'hydrologie et le phytoplancton**, des données acquises par le REPHY, complété par le réseau SOMLIT du CNRS ainsi que, le cas échéant, par des analyses supplémentaires ;
- **pour la climatologie**, des données météorologiques des stations proches des sites d'étude vendues par Météo-France.

Retrouver l'intégralité des données "Croissance et Survie" (Série de données RESCO) :

http://www.ifremer.fr/observatoire_conchylicole

Retrouver l'intégralité des données "Reproduction, larves et recrutement" (Série de données VELYGER) :

<http://www.ifremer.fr/velyger>

Sommaire

1	Introduction générale	5
2	Matériel et méthode	9
2.1	Mise en œuvre du dispositif national	9
2.1.1	Sites étudiés	9
2.1.2	Matériel biologique et paramètres suivis	9
2.2	Gestion et analyse des données	17
3	Suivis des conditions environnementales en 2019	19
3.1	Conditions climatiques générales	19
3.1.1	Température de l'air	19
3.1.2	Pluviométrie	21
3.2	Données hydrologiques	23
3.2.1	Température de l'eau de mer	23
3.2.2	Salinité	25
3.2.3	Concentration en phytoplancton	26
3.2.4	pH et acidification de l'océan	27
3.2.5	Suivis environnementaux à haute fréquence : le site pilote en Rade de Brest	28
4	Croissance et survie de l'huître creuse (série RESCO)	31
4.1	Suivis des taux de mortalité en 2019	31
4.2	Évolution des taux de mortalité selon les années	32
5	Reproduction et recrutement de l'huître creuse (série VELYGER)	34
5.1	Maturation et indice de condition	34
5.1.1	Variabilité spatio-temporelle de la maturation : bilan décennal	34
5.2	Date de ponte	36
5.3	Abondance, développement et survie des larves	38
5.3.1	Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire	38
5.3.2	Survie larvaire	42
5.3.3	Larves grosses et intensité du captage	43
5.4	Estimation du recrutement annuel	45
5.4.1	Comparaison à l'échelle nationale et tendance temporelle	45
5.4.2	Structuration géographique du recrutement	47
5.5	Synthèse sur la reproduction et le recrutement 2019	48
5.5.1	Conditions hydroclimatiques générales de l'année	48
5.5.2	Schéma général du cycle de reproduction de l'huître creuse	49
5.5.3	Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction	51
6	Anomalies génomiques des naissains sauvages	57
6.1	Rappel méthodologique	57
6.2	Statut cytogénétique des naissains par secteur	58
6.3	Tendance générale	60
7	Vers de nouveaux descripteurs écophysiologiques	61
7.1	Rappel du matériel et méthode	61
7.1.1	Capteurs instrumentaux IN et OUT	61
7.1.2	Protocole de suivi sur l'estran	62
7.2	Principaux résultats	63
7.3	Discussion	65
8	Conclusion	66
9	Références bibliographiques	68

1 Introduction générale

Occupant une place de premier ordre dans les paysages côtiers français, l'ostréiculture est le premier contributeur de la filière aquacole française avec une production estimée à 85000 tonnes ces dernières années. Pourtant, depuis 2008, cette espèce est affectée par des épisodes de mortalités massives et récurrentes déclenchées par la présence d'agents infectieux viraux (de type Herpes virus OsHV-1 μ Var) en conjonction avec des facteurs environnementaux (*i.e.* élévation de la température). Cette infection virale induit une altération des défenses antimicrobiennes ainsi qu'une déstabilisation de son microbiote. Ce processus conduit à une infection secondaire par des bactéries opportunistes potentiellement pathogènes qui se multiplient rapidement entraînant des dommages tissulaires irréversibles conduisant à la mort de l'animal.

En parallèle et bien que mal renseignées, ces phénomènes de mortalités touchent aussi les nombreux bancs sauvages présents sur la côte française. Depuis son introduction il y a 50 ans, l'huître creuse a, en effet, progressivement colonisé de nombreux écosystèmes de la côte atlantique, mais aussi de Manche Occidentale. Véritable espèce ingénieur, elle y joue désormais un rôle essentiel sur le plan écologique en y rendant de nombreux services écosystémiques (Beck *et al.*, 2009). Certains récifs sauvages ont désormais plus de 50 ans d'existence et constituent de nouveaux patrimoines sur le plan de la biodiversité (Figure 1).



Figure 1 : Récifs sauvages d'huîtres creuses en France, 50 ans après l'introduction de l'espèce pour les besoins de l'ostréiculture. A gauche : récifs d'huîtres d'Arés dans le bassin d'Arcachon, à droite : récifs d'huîtres de la rivière du Faou en rade de Brest. Ces récifs rendent désormais de nombreux services écosystémiques dont la fourniture de larves pour le captage ostréicole professionnel.

Ces populations sauvages (estimées à plusieurs centaines de milliers de tonnes en France) bien que méconnues jouent un rôle clé, puisque la filière ostréicole repose encore en grande partie sur un approvisionnement en naissain qui provient majoritairement du captage naturel, pratiqué désormais dans plusieurs bassins ostréicoles. Il s'agit principalement du bassin d'Arcachon (e.g. Maurer *et al.*, 2009a ; Auby *et al.*, 2012) et des Pertuis Charentais (e.g. Geay et Bouquet, 2009), qui depuis l'origine de l'ostréiculture au 19^{ème} siècle, maintiennent cette activité traditionnelle, mais il faut y ajouter désormais la baie de Bourgneuf, la rade de Brest et même la lagune de Thau (Lagarde *et al.*, 2017) ou

la baie de Vilaine (Pouvreau et al., 2015). Cependant, sur tous ces secteurs, la reproduction et le recrutement présentent des performances très variables d'une année à l'autre (Figure 2).

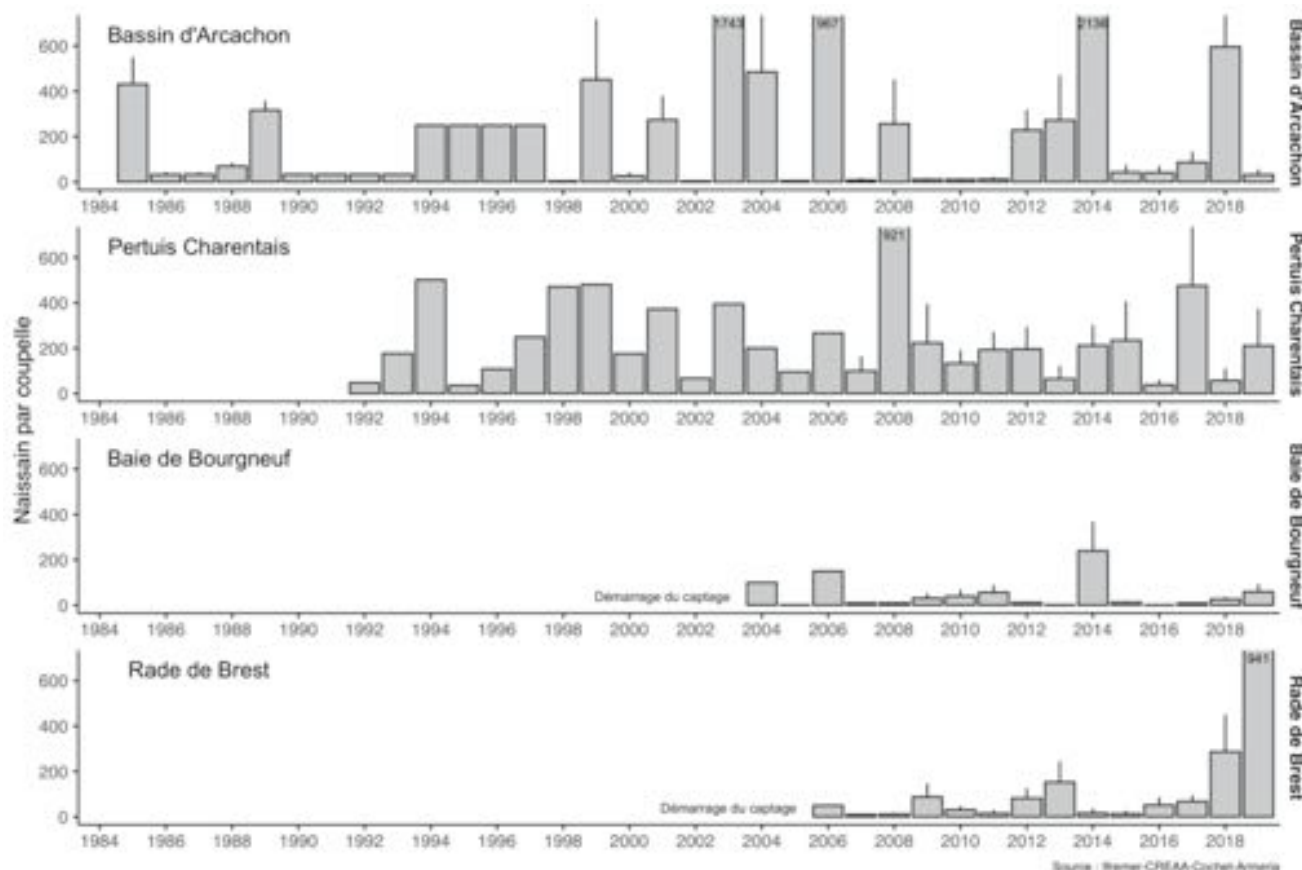


Figure 2 : Série historique de recrutement annuel sur collecteur (captage) dans les bassins d'Arcachon et de Marennes Oléron depuis les années 1985 et sur les sites dits « émergents » pour la pratique du captage : Baie de Bourgneuf et Rade de Brest. Pour Arcachon, Bourgneuf et Rade de Brest, les données sont obtenues annuellement sur la base d'un échantillonnage à l'échelle du bassin. Pour Marennes Oléron, il s'agit de données issues d'un seul parc de captage géré par le CREAA, puis d'un secteur jugé représentatif localisé au sud de l'estuaire de la Charente (St Froult puis Les Longées). Enfin, pour Arcachon, les valeurs mentionnées de 1990 à 1997, résultent d'une estimation approximative par enquête et n'ont qu'une valeur indicative.

Ce contexte de crise (anomalies climatiques, épisodes de mortalités, défaut du recrutement, variabilité de la croissance...) nécessite **la mise en œuvre de moyens d'observation pertinents à l'échelle nationale** permettant de mesurer objectivement au travers de différents proxys l'état général de santé des populations d'huîtres cultivées et sauvages, et ce pour les différentes phases sensibles de leur cycle de vie (reproduction, écologie larvaire, recrutement, croissance, survie). Dans la mesure où l'élevage de l'huître creuse est, pour la quasi-totalité du cycle, réalisé en milieu naturel, ces outils font nécessairement appel à des systèmes organisés d'observation sur le long terme et à grande échelle permettant d'intégrer aussi la diversité des écosystèmes côtiers dans lesquels l'huître creuse s'est installée depuis son introduction. Sur le long terme, ces dispositifs d'observation doivent permettre de mieux évaluer les risques biologiques encourus par la filière afin de mieux s'y adapter, notamment sous la contrainte croissante du changement climatique et de l'érosion de la biodiversité.

Dans ce contexte, l'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de mutualiser et **pérenniser les dispositifs d'observation actuels basés sur différents écosystèmes côtiers**, créés antérieurement par les projets RESCO et VELYGER, et d'y ajouter progressivement de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux, contribuant à une analyse pertinente de l'intégralité du cycle de vie de cette espèce en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.

Pour ce faire, le projet propose des suivis réguliers concernant la physiologie, la croissance, la survie, la reproduction et le recrutement de l'huître en relation avec son environnement hydrologique immédiat et ce au sein de huit grands écosystèmes contrastés et pour lesquels il existe des suivis antérieurs. Il s'agit des sites suivants : (1) Lagune de Thou ; (2) Bassin d'Arcachon ; (3) Pertuis Charentais ; (4) Baie de Bourgneuf ; (5) Baie de Vilaine ; (6) Rade de Brest ; (7) Baie du Mont St Michel et (8) Baie des Veys.

Sur le plan environnemental, ces sites sont équipés de sondes multi-paramètres à haute fréquence (Température et Salinité) et font l'objet de prélèvements réguliers pour des analyses phytoplanctoniques soit par mutualisation avec le réseau REPHY de l'Ifremer soit indépendamment. Dans le cadre de l'action ECOSCOPA, l'objectif est donc de poursuivre l'acquisition de ces données et d'y adjoindre, selon les sites, de nouveaux descripteurs pertinents pour l'espèce en relation avec d'autres projets (*i.e.* : mesures continues de pH et de fluorimétrie).

Sur le plan de la physiologie, le projet propose des suivis réguliers concernant la croissance et la survie en relation avec son environnement hydrologique. Ces données permettent d'analyser statistiquement les liens entre ces différents paramètres, et d'établir des analyses spatio-temporelles pour dégager des tendances à l'échelle nationale. Un des exemples récents de valorisation de ces données vient d'être publié dans le journal Scientific Report (Fleury et al., 2020). Parallèlement à ces suivis *in situ*, l'action ECOSCOPA permet également d'effectuer des expérimentations « miroirs » en milieu contrôlé, pour affiner, entre autres, la tolérance thermique de l'huître creuse dans le contexte du réchauffement climatique. C'est notamment par le biais d'une thèse adossée à ce projet ECOSCOPA que les mécanismes de compensation physiologiques (trade-offs) face à des hausses de températures sont étudiés.

Sur le plan de la reproduction et du recrutement, cette espèce a fait l'objet d'un travail d'importance depuis 2008 au travers du réseau national VELYGER (e.g. Pouvreau *et al.*, 2015). Six écosystèmes choisis dans cette action sont justement les sites étudiés par VELYGER et les deux écosystèmes de Manche Occidentale vont l'objet depuis 2019 d'un suivi du recrutement sauvage.

Le recrutement naturel fait aussi l'objet d'un suivi cytogénétique. Dans le cadre du réseau ECOSCOPA 2019, la sous-action AnoGen a eu pour objectif la détermination de la variabilité du niveau de ploïdie des naissains sauvages de *C. gigas* issus des principaux sites de captage naturel en France. En effet, en plus de leur importance comme espèces d'intérêt aquacole, les huîtres sont des organismes aquatiques sentinelles pouvant servir de bio-indicateurs pour l'identification *in situ* de changements environnementaux, soit d'origine naturelle soit liés à l'activité humaine.

Enfin, et de façon complémentaire, l'action ECOSCOPA se propose aussi chaque année de développer de nouveaux outils permettant de mieux évaluer certains aspects du cycle de vie de l'espèce. En 2018 et 2019, un effort particulier a été consacré à la description fine du microenvironnement physique

rencontré par l'huître au travers du développement de capteurs endogènes innovants (capteur BODY©Ifremer, capteur de température endogène acquise en haute fréquence). Au laboratoire, nous avons montré qu'un choc thermique de 8°C modifie les mécanismes intracellulaires de l'huître creuse et induit une « réponse thermique clés » sur le plan physiologique. Or, l'animal qui a induit sa réponse thermique est alors mieux protégé du virus OsHV-1 avec une survie améliorée de +30% (Delisle, 2018). Aujourd'hui, les suivis de température endogène que nous avons entrepris dans le cadre du projet Ecoscopa permettent d'évaluer les températures réelles auxquelles font face les huîtres dans leur environnement naturel (notamment en fonction de leur position bathymétrique sur l'estran) et les réponses physiologiques induites. Nos objectifs futurs sont de définir les limites de tolérance thermique du naissain d'huître creuse et de résistance aux maladies, grâce à l'utilisation de ces capteurs BODY en expérimentations sur le terrain et au laboratoire.

Le rapport ci joint présente donc de façon successive : (1) les suivis 2019 des paramètres environnementaux sur les huit sites atelier ; (2) les suivis partiels (cf encart ci-dessous) de croissance et de mortalités des lots sentinelles sur ces mêmes sites ; (3) une présentation exhaustive des données concernant le cycle de reproduction et le recrutement de l'huître en 2019 et (4) le développement de nouveaux outils et descripteurs écophysologiques pertinents avec, cette année comme en 2018, une description plus fine du microenvironnement de l'animal et son impact sur ses performances physiologiques de croissance et de défense face aux pathogènes.

Le 4 juin 2019, une infection par un parasite du genre Haplosporidium a été suspectée d'être responsable de la mortalité d'un lot d'huîtres creuses Crassostrea gigas juvéniles au sein de la station Ifremer de Bouin. Le prélèvement avait été réalisé le 28 mars 2019 pour ce lot présentant des mortalités chroniques depuis décembre 2018, et aucune détection de Vibrio aestuarianus ou d'autres bactéries majoritaires ni de l'herpèsvirus OsHV-1 n'avait été constatée lors des premières analyses réalisées. Le 8 juin 2019, des analyses de caractérisation moléculaire complémentaires (PCR et séquençage) ont permis d'identifier le parasite comme appartenant à l'espèce Haplosporidium costale sur la base des connaissances actuelles en matière de génome pour ce parasite. La Direction générale de l'Ifremer et la Direction générale de l'alimentation (DGAL) ont été prévenues par email le jour-même de la confirmation de la détection d'H. costale associé à des mortalités d'huîtres C. gigas (8 juin 2019). Le 13 juin, une cellule opérationnelle interne Ifremer a été mise en place pour organiser les actions d'investigations épidémiologiques, environnementales et biologiques au sein de l'Ifremer, et pour transmettre des recommandations. Dans l'état actuelle des connaissances, il s'agissait de la première détection d'une infection par un parasite interprété comme H. costale chez l'huître creuse C. gigas associée à des mortalités en France et en Europe d'après les données publiées disponibles. Cet événement a été donc interprété comme une alerte par la cellule opérationnelle interne Ifremer au regard de la réglementation européenne (Directive CE 2006/88 du Conseil du 24 octobre 2016).

En vertu du principe de précaution, cette infection a été considérée comme nouvelle et transmissible. Les recommandations suivantes ont été formulées et diffusées le 13 juin et le 17 juin 2019 :

- la suspension des mouvements d'animaux depuis les installations Ifremer de Bouin et vers ces installations (« rien ne rentre, rien ne sort ») ;
- la destruction des lots des deux unités épidémiologiques des installations dans lesquelles de l'ADN du parasite a été détecté ;
- le nettoyage et désinfection des locaux et du matériel avec la mise en place d'un vide sanitaire ;
- la destruction des lots issus des installations expérimentales Ifremer de Bouin depuis janvier 2018 et déployés sur le terrain (dont les lots ECOSCOPIA) ;
- la destruction du matériel d'élevage (poches...).

L'objectif de ces mesures était de limiter la transmission potentielle de l'infection et de réduire son extension : réduire les contacts entre les animaux potentiellement infectieux et les animaux sensibles et diminuer la quantité d'organismes pathogènes.

D'un point de vue pratique, l'ensemble des lots ECOSCOPIA (3 classes d'âge sur site : NSI 6 mois, 18 mois et 30 mois) ont donc été détruits au cours de la semaine 25 (du 17 au 19 Juin 2019) soit à l'autoclave, ou via une incinération, mettant ainsi un terme aux suivis de croissance et de mortalité sur l'ensemble des 8 sites pour cette année.

2 Matériel et méthode

2.1 Mise en œuvre du dispositif national

2.1.1 Sites étudiés

Le dispositif est mis en place sur plusieurs sites ateliers de la côte française, assez espacés sur un plan latitudinal, afin de couvrir une large gamme de conditions hydro-climatiques. Ces sites sont des secteurs importants pour l'ostréiculture.

Sur le plan de la reproduction il s'agit : (1) soit des sites traditionnels de captage pour lesquels la reproduction de l'huître creuse a eu lieu dès son implantation (bassin d'Arcachon et pertuis charentais) ; (2) soit des sites plus récents en terme de recrutement de l'espèce et donc d'activité de captage (rade de Brest, baie de Bourgneuf) ; soit des sites pour lesquels une activité de captage professionnel est envisagé par les Centres Régionaux Conchylicoles (baie de Vilaine et lagune de Thau) et enfin soit des secteurs où le recrutement naturel est émergent mais pourrait augmenter dans les années à venir en raison du réchauffement climatique (Baie du Mont St Michel et Baie des Veys). La carte présentée sur la figure 4 permet de localiser les différentes zones d'étude et pour chacune d'elles, les différents points de suivis proposés dans le cadre de ce réseau.

2.1.2 Matériel biologique et paramètres suivis

La population d'huître creuse surveillée par le réseau ECOSCOPA est issue d'un lot de Naissain Standardisé Ifremer (NSI) constituant un matériel biologique produit en condition d'élevage et milieux contrôlés (site expérimental d'Argenton RBE/PFOM/LPI puis sur la Plateforme Régionale d'Innovation de Bouin SG2M-LSPC), selon le protocole développé par Petton et al., 2013 au sein de l'action FINA soutenue par le département RBE. Ce type de lot NSI représente un matériel biologique standard et reproductible, dont la variance inter-lot est minimisée grâce à l'utilisation d'un large pool de géniteurs d'origine sauvage et dont les traits d'histoire de vie précédant le déploiement sur site sont parfaitement connus. Sur la base de l'utilisation de ce lot de naissain en année N, les lots sentinelles sont conservés sur chacun des sites en année N+1 et N+2, afin de constituer des suivis de lots sur 3 ans issus d'une même cohorte. Les lots sentinelles suivis sont donc composés de 3 classes d'âge : 6 mois, 18 mois et 30 mois (Figure 3).

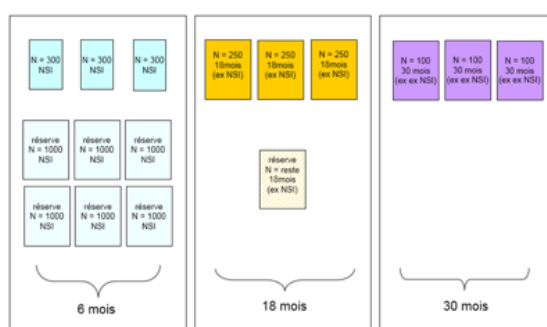


Figure 3 : Schéma représentant les lots sentinelles suivis sur l'ensemble des sites ECOSCOPA en 2019

La classe d'âge 6 mois se compose de :

- 3 poches contenant 300 individus du lot NSI et de 6 poches « réserve » contenant 1000 individus NSI. Ces poches « réserve » ne font pas l'objet des suivis actifs en 2019, mais serviront à

compléter le nombre d'individus NSI restant en fin de campagne pour constituer le lot « 18 mois » de l'année suivante. Ces lots NSI ont été produits au laboratoire de Physiologie des Invertébrés, sur le site expérimental d'Argenton (RBE/PFOM/LPI) puis pré-grossis au Laboratoire Sécurisation des Production en Conchyliculture à Bouin (RBE/SG2M/LSPC) selon un protocole standardisé. Ce lot a été envoyé simultanément à tous les laboratoires impliqués dans le réseau RESCO 2 par transporteur début mars. Une biométrie initiale (commune à tous les sites) a été réalisée sur 30 individus de ce lot prélevés ce même avant l'envoi jour à l'ensemble des correspondants. Le poids moyen initial de ce lot NSI 2016 était de 0,3 g, comparé à 0,5 g pour l'année 2018. Par ailleurs, des analyses pathologiques initiales ont été réalisées sur 50 individus de cette cohorte.

- 3 poches contenant 250 individus du lot « 18 mois » issus de la conservation des lots NSI de l'année précédente sur chacun des sites (nommés « ex NSI »), et de poches « réserves » contenant le surplus de ces individus. Ces poches « réserve » ne font pas l'objet des suivis actifs, mais servent, chaque année, à compléter le nombre d'individus « 18 mois » restant en fin de campagne pour constituer le lot « 30 mois » de l'année n+1. Des biométries « initiales » pour ce lot « 18 mois » ont donc été effectuées à partir de 15 individus prélevés sur chacun des sites RESCO 2 au début du mois de mars, période de lancement de la campagne de suivi.

- 3 poches contenant 100 individus du lot « 30 mois » issu de la conservation des lots « 18 mois » de l'année précédente sur chacun des sites (nommés « ex ex NSI »). Des biométries « initiales » pour ce lot « 30 mois » ont donc été effectuées à partir de 15 individus prélevés sur chacun des sites RESCO à la date du lancement de la campagne de suivi.

Pour chaque site, la description du cycle de reproduction de l'huître creuse se fait sur la base de 3 descripteurs biologiques associés à l'analyse des conditions environnementales (Tableau 1).

Tableau 1 : Descripteurs suivis sur chaque site atelier du réseau

Paramètres suivis	Description	Fréquence d'échantillonnage	Méthode
<u>Descripteur A</u>	Suivi annuel de la mortalité, croissance, maturation des lots d'huîtres sentinelles	Bi mensuel de Mars à septembre Mensuel d'Octobre à Février	Comptage mortes / vivantes, prélèvements aléatoires, biométries en laboratoire
<u>Descripteur B</u>	Suivi estival de l'abondance et du développement larvaires	Hebdomadaire à bi-hebdomadaire de Juin à Septembre	Pompage 1.5 m ³ d'eau sur filet plancton puis analyse comptage
<u>Descripteur C</u>	Estimation automnale du captage sur collecteur professionnel	Octobre - Novembre	Prélèvements aléatoires sur parcs et estimation de la densité du naissain
<u>Descripteur D</u>	Suivi annuel des paramètres environnementaux (température, phytoplancton, salinité)	Suivi en continu et prélèvement discret (REPHY)	Flotteurs SMATCH temps réel ou sondes temps différé – Visite mensuelle et prélèvements REPHY
<u>Descripteur ★</u>	Paramètres « tests » d'intérêt testés sur certains sites pilotes		

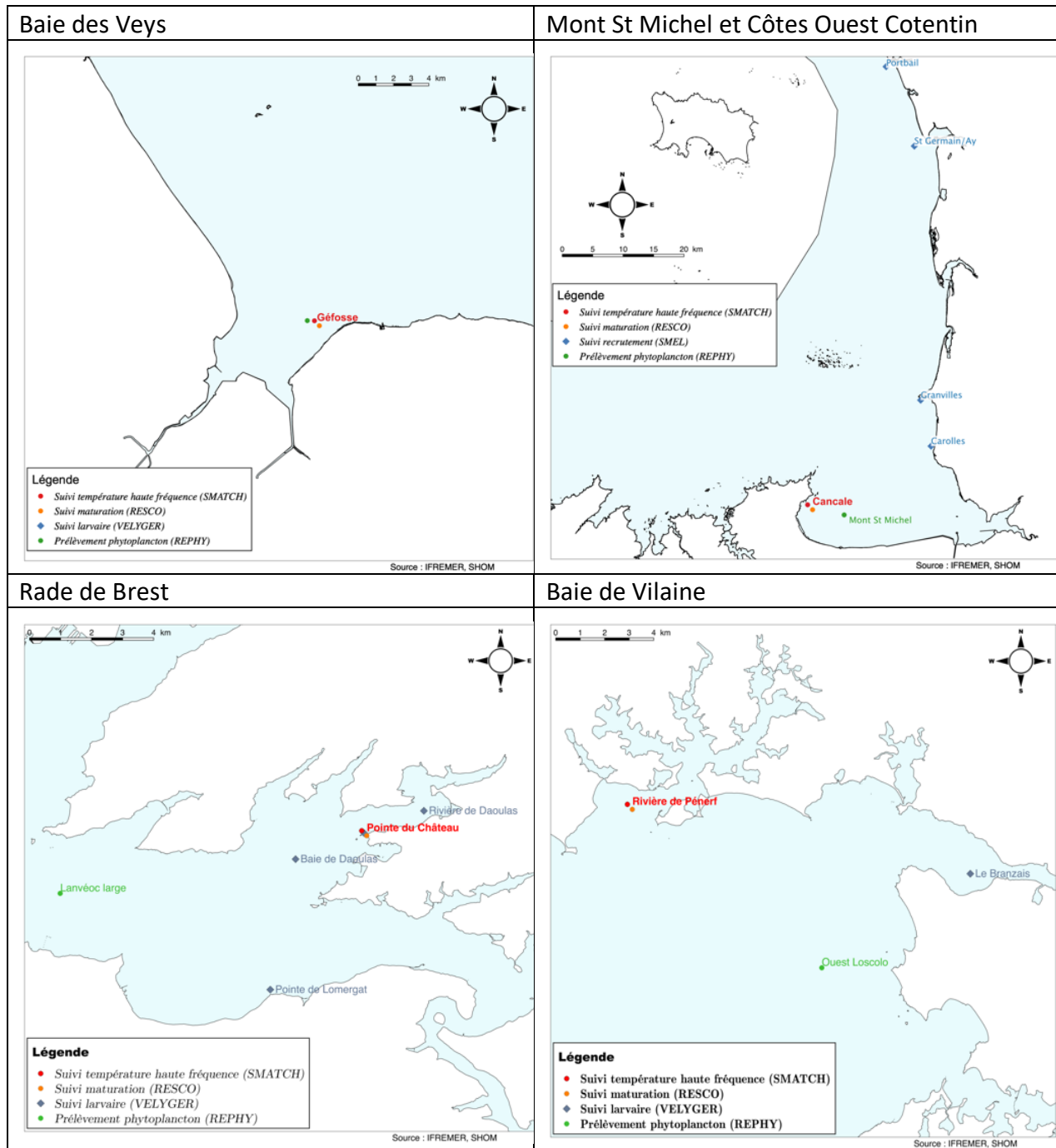


Figure 4-a: Présentation des 8 sites étudiés. Partie nord.

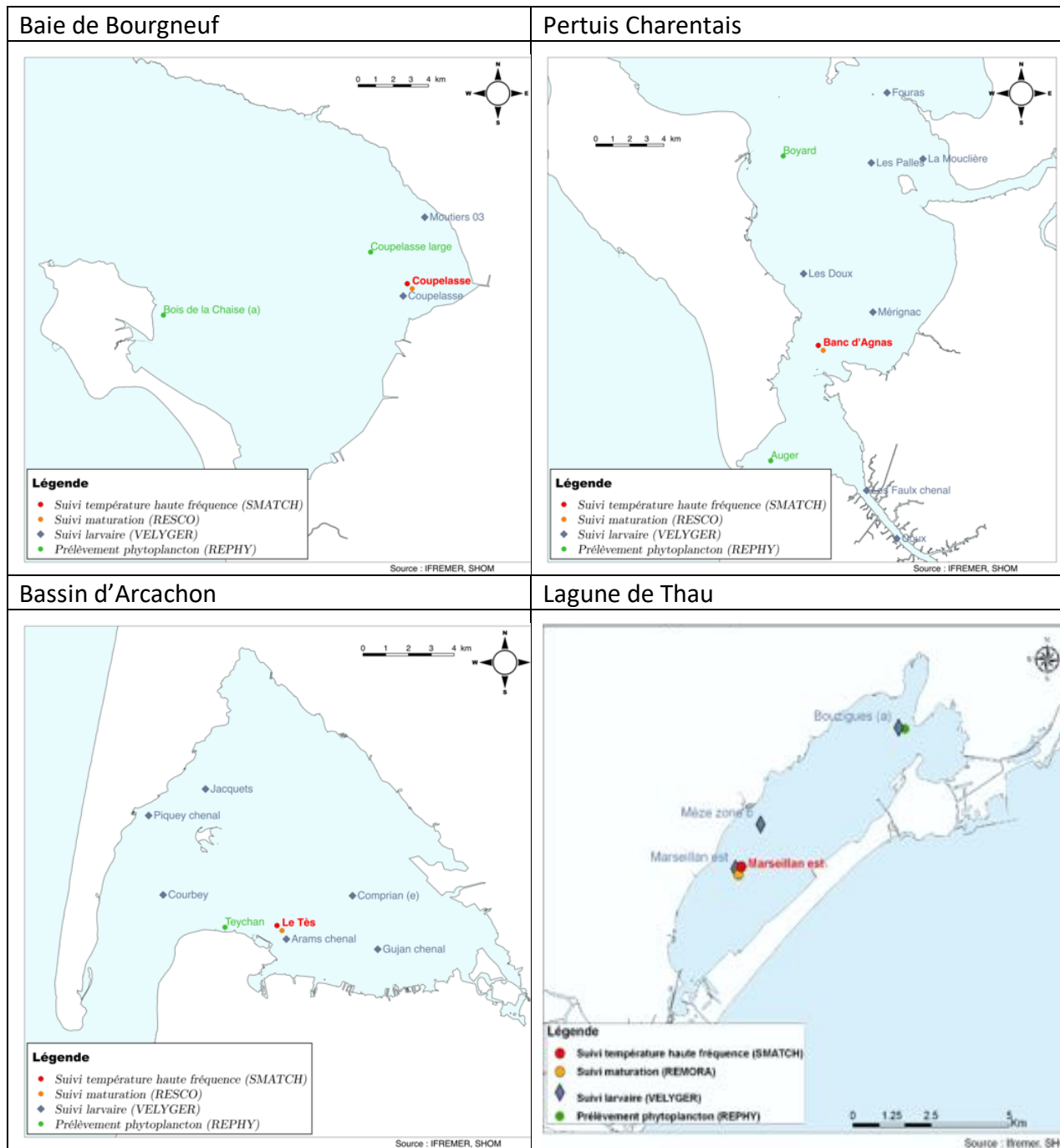


Figure 4-b: Présentation des 8 sites étudiés. Partie Sud

2.1.2.1 Suivis des taux de mortalité

Pour les suivis des mortalités d'huîtres (Descripteur A), la fréquence des visites de terrain continue d'être définie selon un calendrier programmé à l'avance et commun aux différents sites ECOSCOPIA. Le calendrier tient compte des périodes « à risque » pour les mortalités identifiées lors des années précédentes, notamment vis-à-vis de l'augmentation des températures de l'eau. En pratique, les suivis s'échelonnent de façon bimensuelle du mois d'avril au mois de septembre, et de façon mensuelle du mois d'octobre au mois de février, afin d'assurer les suivis tout au long de l'année. Ainsi, en 2019, les suivis devaient être réalisés selon 21 sorties simultanées sur l'ensemble des sites. Cependant, suite à la crise *Haplosporidium* mentionnée en introduction, seules 7 sorties communes ont pu être effectuées, et se sont donc arrêtées simultanément au cours de la semaine 25 (du 17 au 19 Juin 2019). Lors de chaque passage sur site, les poches contenant les différents lots sont vidées précautionneusement dans un panier de comptage grillagé. Les individus sont examinés visuellement puis triés selon leur statut : morts, moribonds ou vivants. Les individus moribonds ou morts (correspondant à des animaux baillant ou à des coquilles vides) et les individus vivants sont alors dénombrés sur l'ensemble des 3 poches « comptages » de chacun des lots. Les individus moribonds sont comptabilisés comme des individus morts. Au final, les nombres relevés d'individus morts et d'individus vivants permettent de déterminer, en triplicat pour chaque lot, les taux de mortalité suivants :

- le taux de mortalité instantanée (MI), constaté au temps t :

$$\text{Mortalité instantanée}_{(t)} = \frac{\text{Nombre mortes}_{(t)}}{\text{Nombre mortes}_{(t)} + \text{Nombre vivantes}_{(t)}} = \text{MI}_{(t)}$$

- le taux de mortalité cumulée (MC) au temps t :

$$\text{Mortalité cumulée}_{(t)} = 1 - [(1 - \text{MC}_{(t-1)}) \times (1 - \text{MI}_{(t)})] = \text{MC}_{(t)}$$

2.1.2.2 Reproduction des adultes

Le **deuxième descripteur d'intérêt (B, Tableau 1)** qualifie le déroulement printanier et estival de la gamétogenèse et de la ponte du lot d'huîtres sentinelles « 18 mois » placées, au sein de chaque site atelier, dans une station considérée représentative en termes de maturation des huîtres adultes. Plus précisément, sur chaque site, le choix géographique de la station repose sur les critères suivants :

- proximité d'un stock important d'huîtres adultes;
- station bien documentée en termes d'hydrologie (point REPHY complet en vert sur la Figure 4);
- station historique du réseau REMORA;
- facilité d'accès, permettant un prélèvement tous les 15 jours.

Pour il s'agit de Cancale en Baie du Mont St Michel, Géfosse en Baie des Veys, Pointe du Château en rade de Brest, Pénerf en baie de Vilaine, Coupelasse en baie de Bourgneuf, Agnas pour les Pertuis Charentais, Tés pour bassin d'Arcachon, et enfin Marseillan pour la lagune de Thau. Ces points sont signalés en orange sur la Figure 4.

Le suivi de la gamétogenèse se fait par la mesure d'un indicateur simple et peu coûteux : la chair de 30 individus issus du lot sentinelle « 18 mois » est disséquée, lyophilisée et pesée individuellement. Ce suivi permet d'évaluer la date et l'intensité des émissions majeures de gamètes pour chaque site et

chaque année. La facilité d'acquisition de cet indicateur permet à la fois sa réalisation sur plusieurs sites de la côte française, tout en assurant la pérennité et l'homogénéité de sa mesure chaque année. Les émissions majeures de gamètes sont clairement identifiables par la brusque chute des valeurs de masse de chair.

2.1.2.3 Abondance et survie larvaire

Un **troisième descripteur** (C, Tableau 1) permet d'évaluer la date d'apparition, l'abondance et le bon déroulement du développement des larves émises dans la colonne d'eau. Ce travail se fait de façon similaire dans chacun des sites et sur plusieurs stations par site tout au long de la saison de reproduction, *i.e.* de juin à septembre.

Ce travail relativement lourd est réalisé, à Thau, par l'Ifremer, à Arcachon et à Marennes Oléron, par l'Ifremer puis repris par le Creaa (*e.g.* Maurer *et al.*, 2009a, Geay et Bouquet, 2009), en rade de Brest, en baie de Vilaine et en baie de Bourgneuf par prestation auprès de 2 bureaux d'étude ('Cochet-environnement' et 'Armeria'). Pour de nombreux sites, la contribution d'ostréiculteurs est sollicitée pour les sorties en mer.

L'évaluation des abondances larvaires se fait par l'intermédiaire de prélèvements de plancton (« les pêches de larves ») réalisés 2 fois par semaine tout au long de l'été. Ces « pêches de larves » se font par pompage (Figure 5) selon la méthode décrite dans Auby *et al.* (2002). Selon l'étendue géographique des sites atelier, 2 à 7 stations font l'objet de prélèvements (losange bleuté sur la Figure 4).



Figure 5 : Système de pompage et de filtration permettant la récolte des échantillons de plancton contenant les larves d'huîtres. La moto-pompe permet de filtrer 1,5 m³ d'eau de mer en moins de 15 minutes. La maille du filet à plancton est de 40 µm. La mesure précise du volume pompé est fournie par un débitmètre. La crépine de prélèvements est lestée de manière à prélever à 1 mètre sous la surface. Lors du pompage, le bateau fait route au ralenti (vitesse inférieure à 1 nœud). Après pompage, le culot de filtration est transféré dans un flacon plastique de 2 litres tout en rinçant le filet. L'échantillon est formolé ou alcoolisé. Photo : © Cochet-environnement (2009). ►

Le comptage disponible sous 48 h indique le nombre de larves d'huîtres creuses pour chaque stade de développement (Figure 6). Les valeurs sont exprimées, pour des raisons historiques, en nombre de larves par 1,5 m³. Ces pêches sont aussi le moyen de mieux caractériser, le cas échéant, l'hydrologie, sur chaque site, par des prélèvements discrets d'eau pour mesure de la température et de la salinité.

La méthode de préparation et d'analyse des échantillons de plancton est la suivante :

- Au laboratoire, pré-tamassage sur 500 µm puis double tamassage sur mailles de 132 puis sur 40 µm (excepté pour le site d'Arcachon pour lequel le double tamassage est réalisé sur 125 µm et 40 µm). Le refus du tamis de 500 µm, contenant les macro-algues et débris, est éliminé. Les refus des deux autres tamis sont récupérés séparément dans des éprouvettes de 100 mL. Pour chaque station, on dispose donc de deux fractions qui sont traitées de la même manière : (1) une fraction >125 µm, contenant plutôt les stades âgés et (2) une fraction > 40 µm, contenant plutôt les stades jeunes.

- Chaque fraction est mise à décanter dans une éprouvette graduée de 100 mL afin de mesurer la hauteur du culot. Puis, on ajuste le volume d'eau surnageant en vidant l'éprouvette de manière à ne conserver que 4 fois le volume du culot (approximativement). Pour les échantillons trop concentrés, les dilutions sont réalisées à l'eau de mer filtrée (Cochet-environnement et Armeria) ou à l'eau distillée, voire du robinet (Creaa et LER Arcachon). Dans tous les cas, le volume total de l'échantillon (v) est mesuré.
- Cet échantillon est ensuite homogénéisé directement dans l'éprouvette à l'aide d'un agitateur muni d'un disque perforé à son extrémité. Deux aliquotes (1 et 2) de 0,5 mL sont prélevés à la micro-pipette et transférés sur deux cellules de numération quadrillées (Sedgewick rafter cell - Ref 02C00415). Les larves de *C. gigas* y sont identifiées, comptées et classées dans les différents stades présentés sur la planche ci-joint (LARVST1 à 4, Figure 6).
- Compte tenu des risques de confusion avec d'autres espèces, les larves dont la hauteur est inférieure à 70 μm ne sont pas prises en compte pour l'instant.
- Ainsi, pour une fraction donnée, le nombre N de larves d'un stade donné pour un volume de 1,5 m^3 , est calculé de la façon suivante : $N=1,5*(n1+n2)* v/V$, avec : $n1$ et $n2$, le nombre de larves d'un stade donné respectivement compté dans les aliquotes 1 et 2 de 0,5 mL ; v , le volume (en mL) de l'échantillon dilué et V , le volume pompé (généralement proche de 1,5 m^3).
- Pour chaque stade larvaire, le résultat retenu est la somme des valeurs dénombrées dans les deux fractions. Les concentrations sont exprimées pour 1,5 m^3 et le seuil de détection est de 20 à 100 larves/1,5 m^3 selon la dilution utilisée pour la lecture.

L'ensemble des données est ensuite saisi et archivé dans la base nationale Quadrige sous 24 h, permettant la mise à disposition de l'information sur le site Internet de VELYGER dans les 48 h suivant la sortie en mer.

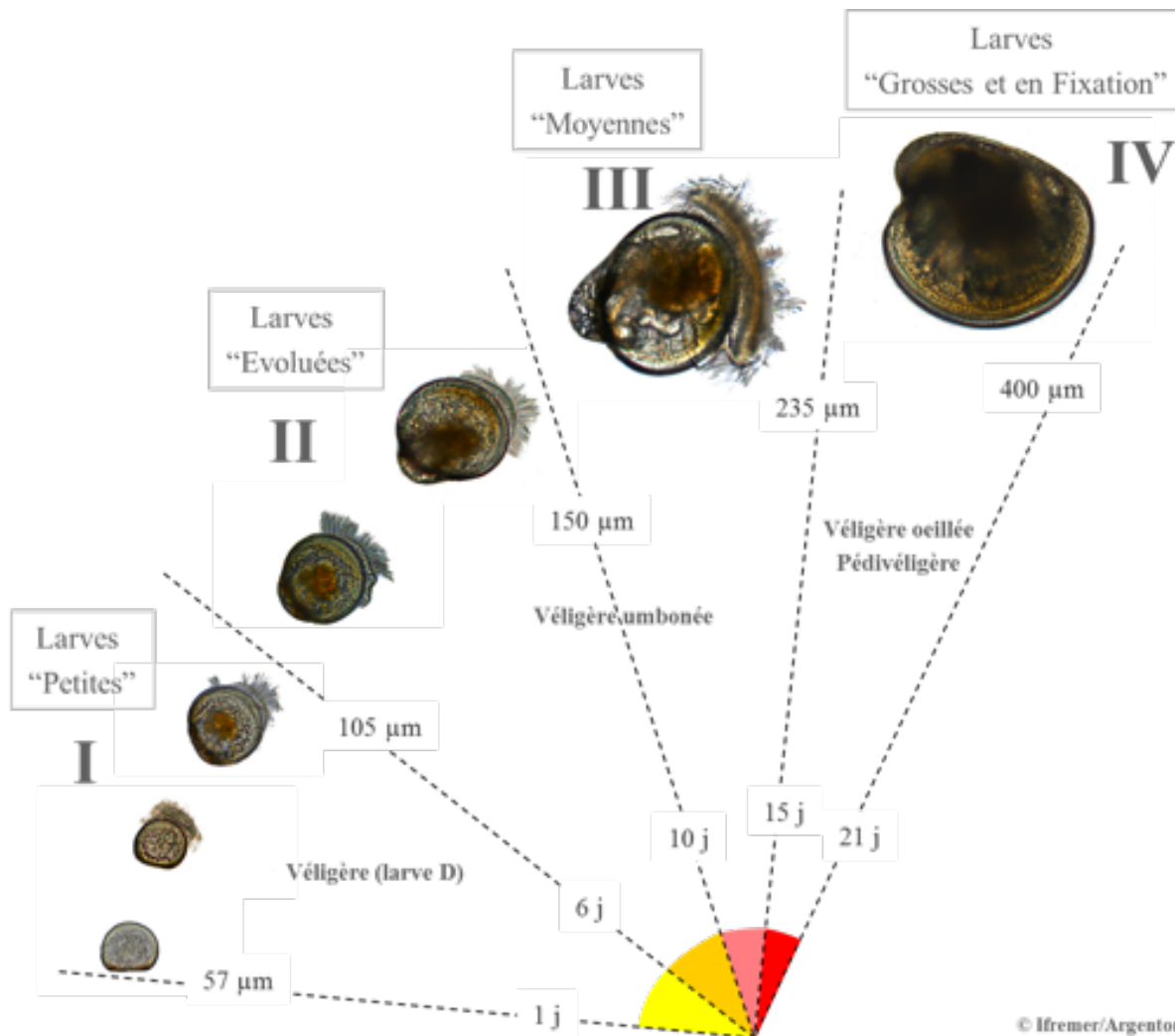


Figure 6 : Planche de détermination des quatre stades larvaires chez l’huître creuse, *Crassostrea gigas*, d’après Le Penne (1978) et His (1991). L’âge est donné à titre indicatif, il est fonction de la température et de la concentration en nourriture. Légende : H est la hauteur (mesurée de l’extrémité de la charnière au bord opposé de la coquille, cette mesure correspond aussi à la largeur, e.g. Le Penne, 1978). La hauteur (=largeur) et la longueur sont précisées en µm sur les photos. Photos : © Ifremer/Argenton.

2.1.2.4 Estimation automnale du captage

En complément, un **troisième descripteur** (C, Tableau 1) permet d’estimer, en automne, l’intensité du recrutement. Ce descripteur fournit donc l’abondance du captage à un instant donné et, en l’occurrence, à l’issue de la saison de reproduction. Il a pour vocation de ‘qualifier’ le succès biologique du recrutement du cycle de reproduction de l’année écoulée. Mais, compte tenu des très forts risques de mortalités lors de la première année de vie de l’huître creuse, cet indice n’a pas pour vocation à quantifier la quantité de naissains disponible au printemps de l’année suivante.

Afin d’être représentatif le plus possible de chaque secteur d’un même site atelier, l’abondance du captage est évaluée sur les différentes zones du bassin à partir d’un comptage de coupelles prélevées de la façon stratifiée par rapport à la stratégie de pose des professionnels et selon la méthodologie d’échantillonnage présentée, pour Arcachon, dans Maurer *et al.* (2009b, cf Annexes). Le taux de survie est aussi estimé au moment du comptage, mais cela reste un paramètre difficile à évaluer selon les secteurs et trop variable dans le temps pour permettre une analyse rigoureuse inter-bassins.

Afin de permettre la comparaison entre secteurs et entre sites ateliers, le choix du collecteur à prélever s'est porté sur la coupelle plastique, utilisée dans chaque bassin et facile à échantillonner sur le terrain. Des équivalences entre type de collecteurs sont données dans ce rapport afin de permettre des comparaisons inter-bassins.

2.1.2.5 Paramètres hydro-climatiques

En parallèle, un suivi des **paramètres du milieu (descripteurs D, Tableau 1)** est effectué sur chaque zone atelier. Dans la mesure du possible, les paramètres suivis sur chaque site sont les suivants :

- Température et salinité tout au long de l'année en haute fréquence (une acquisition toutes les 30 minutes), en temps différé ou en temps réel. Les sites sont équipés de sondes (Température, Salinité et Pression) d'enregistrement en continu de type STPS ou Smatch (© NKE). La mesure se fait directement à proximité des poches contenant les huîtres 'sentinelles'.
- Température et salinité, en été, par prélèvement discret lors des sorties en mer au cours des pêches de larves (2 fois par semaine en période estivale). La mesure se fait à pleine mer (+/- heures) à 1 m sous la surface, au moment des pêches de larves.
- Biomasse en phytoplancton (via le proxy chlorophylle a), abondance et composition du phytoplancton tout au long de l'année (tous les 15 jours en période de production primaire active, et tous les mois hors période productive) dans la mesure du possible à proximité des populations d'huîtres adultes, soit sur les sites nationaux de 'Flore totale' du réseau REPHY soit sur des sites ajoutés (la pointe du Château en rade de Brest et le banc d'Agnas dans le bassin de Marennes Oléron). Les méthodes de prélèvement et d'analyse sont détaillées dans Grossel (2006) et Daniel (2009).
- Conditions climatologiques fournies par Météo-France, dans le cadre d'un contrat d'accès à leur climathèque, notamment les paramètres température de l'air, pluviométrie et ensoleillement qui sont connus pour jouer un rôle, de façon directe et/ou indirecte sur le phytoplancton, la croissance, la reproduction des adultes, le développement et la survie des larves.

2.2 Gestion et analyse des données

Les données issues de tous ces suivis sont archivées dans la base nationale publique Quadrigé2 au sein des programmes VELYGER et RESCO. Cette action s'accompagne d'une standardisation des procédures et favorise une homogénéité progressive des méthodes entre les sites. Elle permet en outre une extraction aisée des données et facilite ensuite leur exploitation. Ces bases de données uniques sont aussi disponibles sur le serveur **Seanoe** (Pouvreau et al., 2019 ; Fleury et al., 2019 ; Petton et al., 2019).

Il convient de noter que ce travail de centralisation des données s'est aussi accompagné d'une récupération, ainsi que d'une vérification, des anciennes données acquises avant 2008 (et depuis les années 70) sur les bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon.

Une fois extraites de la base Quadrigé2, les données sont exportées et analysées dans Excel (© Microsoft) et Sigmaplot (© Systat software, Inc.). Les procédures statistiques utilisées dans ce rapport restent relativement simples afin de permettre une analyse la moins technique possible et une lecture aisée des graphes et des interprétations associées.

Il est ainsi fait appel à :

- des calculs de moyenne (journalière, mensuelle et annuelle) ;
- des représentations d'anomalies (écarts) par rapport à une moyenne de référence calculée sur une période antérieure la plus longue possible;
- des représentations graphiques de la variance des données, sous la forme de boîte à moustache (cf encart ci-dessous) ;
- l'utilisation fréquente d'échelles logarithmiques pour les concentrations larvaires compte tenu des fortes disparités sur ce paramètre ;
- des analyses de corrélations entre variables, avec le cas échéant, une estimation des paramètres de la régression reliant les 2 variables étudiées.

De nombreux graphes de ce rapport utilisent la représentation dite des boîtes à moustaches (de l'anglais « Box and Whiskers Plot » ou « Box Plot »). Ce type de représentation repose sur la notion de quartiles. Un quartile est l'une des 3 valeurs qui divisent une série de données triées en 4 parts égales, de sorte que chaque partie représente 1/4 de l'échantillon. On distingue : le premier quartile (Q1) qui sépare le quart inférieur des données, le deuxième quartile qui correspond à la médiane de la série et le troisième quartile (Q3) qui sépare le quart supérieur des données. Utilisant cette notion de quartile, une boîte à moustache permet de synthétiser la dispersion d'une série de données sur la base de 5 valeurs-clés :

- la valeur minimale et la valeur maximale de la série, définissant les extrémités des « moustaches » en deçà d'une limite égale au quartile plus 1,5 fois la distance interquartile (différence entre le premier et le troisième quartile) ;

- l'intervalle interquartile, définissant les limites de la boîte contenant 50% des valeurs de la série comprises entre le premier Q1 et le troisième quartile Q3 ;

- la médiane, définie comme la valeur qui partage la série de données en deux groupes de taille égale ;

L'interprétation d'une boîte à moustache est la suivante : les valeurs contenues dans la boîte peuvent être considérées comme les valeurs 'habituelles' ou 'normales' du paramètre étudié. Celles se positionnant sur les moustaches s'observent moins fréquemment et enfin les valeurs au-delà des extrémités présentent un caractère exceptionnel.

3 Suivis des conditions environnementales en 2019

3.1 Conditions climatiques générales

L'intégralité du cycle de vie de l'huître creuse est sous la dépendance directe des facteurs hydrologiques, eux-mêmes forcés par les conditions climatiques du moment voire de la saison écoulée (e.g. Auby et Maurer, 2004 ; Bernard 2011 ; Pouvreau et al., 2011). Sur le milieu ultra-côtier, la température de l'air influence directement la température de l'eau. La pluviométrie influence le débit des rivières et les apports en sels nutritifs et contrôle indirectement la salinité, la turbidité et les efflorescences phytoplanctoniques. L'ensemble de ces conditions très locales peut influencer sur les performances biologiques de l'espèce pour l'année en cours.

3.1.1 Température de l'air

La Figure 7 présente, de façon synthétique, les variations de la température de l'air en 2019 et son degré d'anomalie par comparaison à la normale.

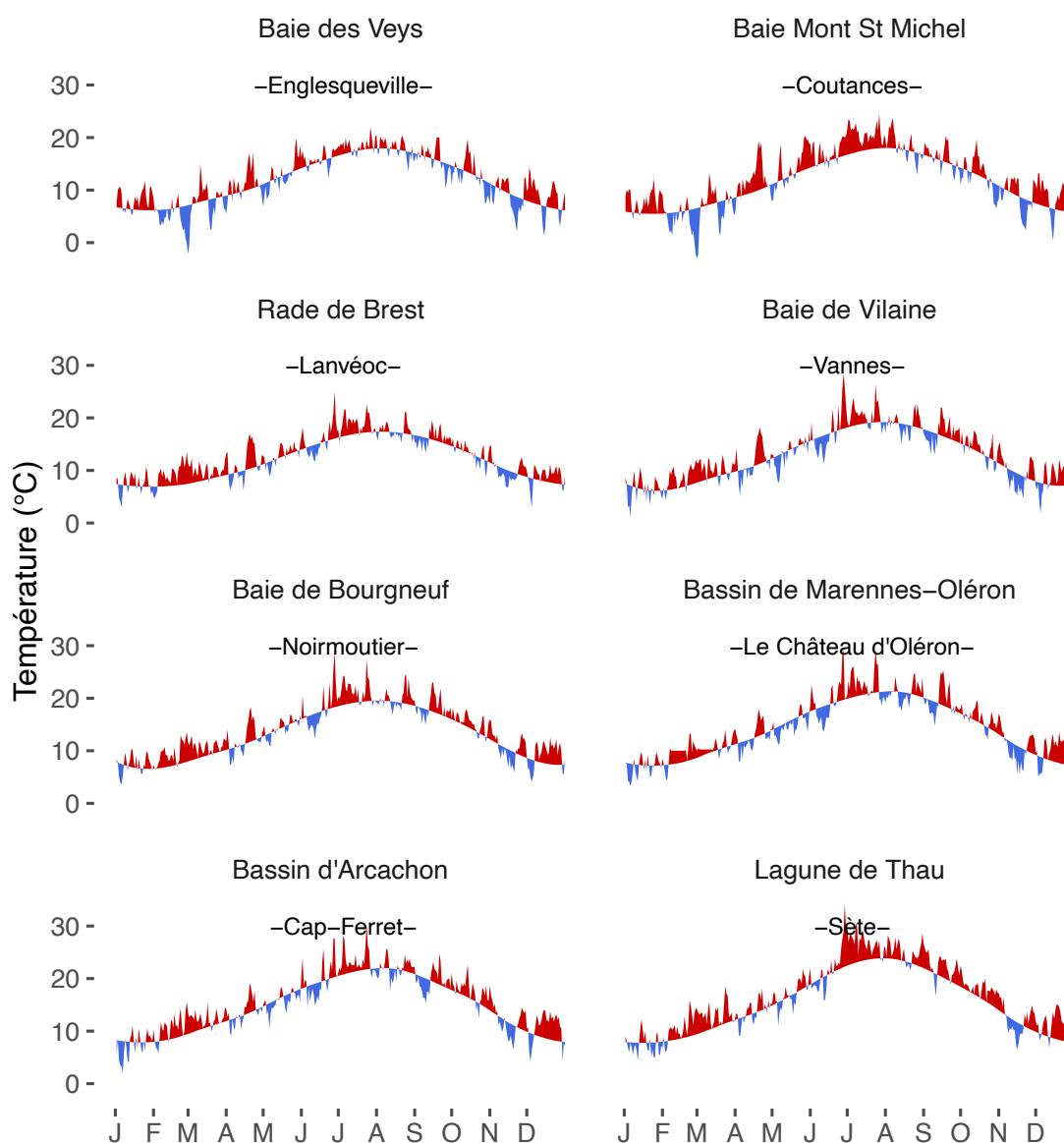


Figure 7 : Température moyenne journalière de l'air et anomalies par rapport à la normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites (© Météo-France). Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu.

On retiendra, à l'interprétation de cette figure, les principaux résultats suivants :

- A l'exception de quelques semaines en février et mars, caractérisé par des valeurs inférieures aux normales, l'hiver a plutôt été marqué par des températures supérieures aux normales.
- Le printemps est plutôt marqué par des périodes présentant des températures proches des normales.
- La fin du printemps et la première partie de l'été sont ensuite marqués par plusieurs vagues de chaleur avec des températures de l'air largement supérieures aux normales jusqu'à la fin juillet. Les mois d'août et de septembre présente par contre un retour à des valeurs proches des normales.
- L'automne reste caractérisé par des températures proches des normales, avec des alternances entre des périodes plus froides et plus chaudes mais sur de courtes durées, le début de l'hiver est ensuite très chaud.

En complément, la figure 8 présente l'évolution, depuis 1960, de l'anomalie annuelle de la température de l'air sur chacun des sites du réseau. **Cette figure montre que l'année 2019 s'inscrit toujours dans la tendance au réchauffement enregistrée depuis les années 1990 avec une accélération depuis 5 ans.** Elle présente une anomalie positive, en moyenne sur l'année, de 0,5 à plus de 1,0°C du nord au sud.

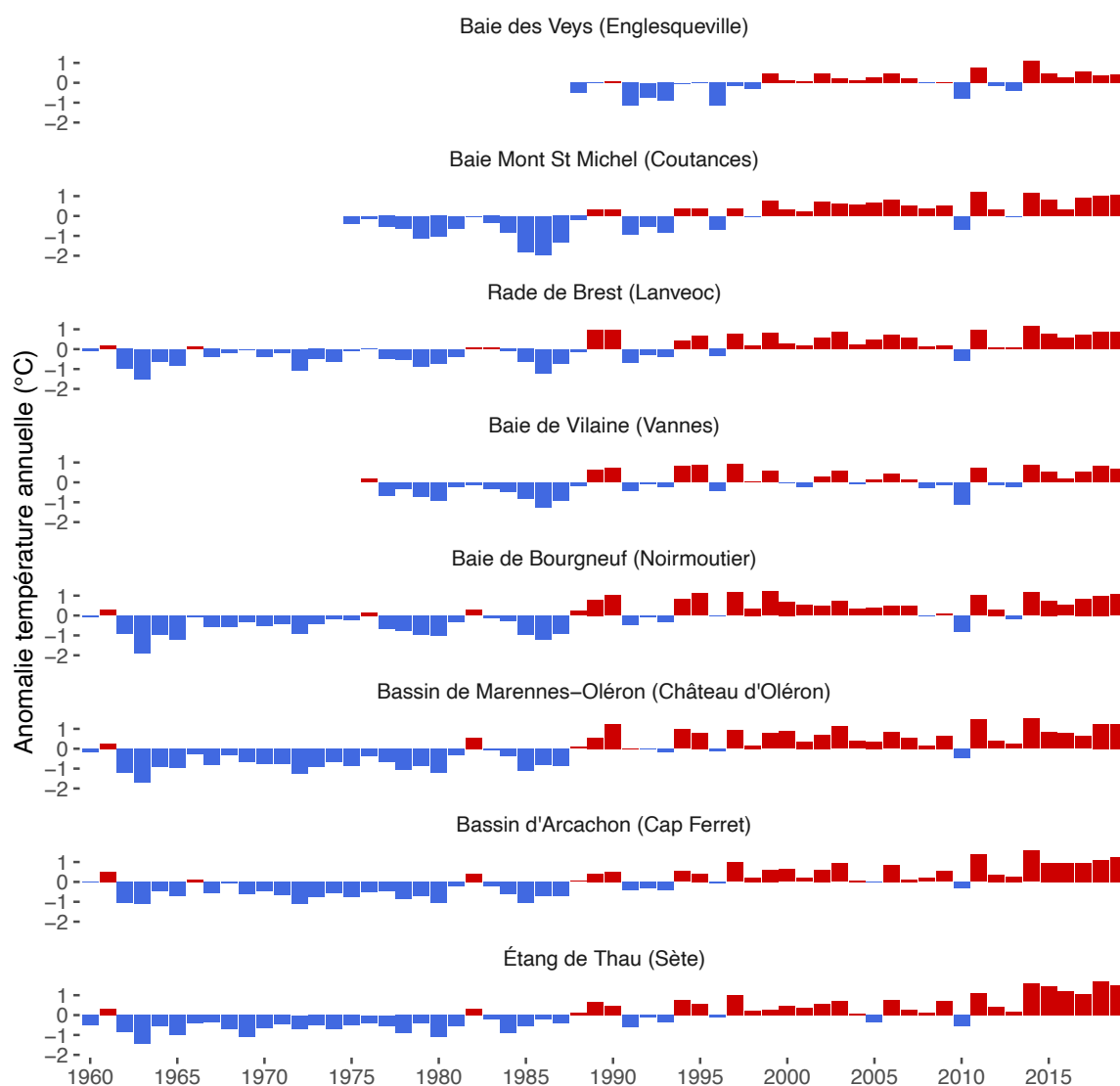


Figure 8 : Anomalies de température de l'air (moyenne annuelle en °C) pour chaque site d'étude depuis 1960, à l'exception des stations Météo de Englesqueville, Coutances et Vannes, pour laquelle les données ne sont disponibles qu'à partir de 1976 (Source des données : © Météo-France).

Ainsi, de façon assez similaire aux 5 années antérieures, **l'année 2019 apparaît comme une année chaude avec un hiver, un printemps et une partie de l'été nettement au-dessus des normales.**

3.1.2 Pluviométrie

La Figure 9 présente, de façon synthétique, les cumuls mensuels de pluie relevés en 2019 et fournit une comparaison avec les normales. L'analyse de cette figure révèle, d'une façon plus ou moins marquée selon les sites, les points suivants :

- L'hiver se caractérise par des conditions pluviométriques dans les normes sur la plupart des secteurs, voire des valeurs déficitaires pour les écosystèmes méridionaux notamment pour la Lagune de Thau.
- Au printemps, les cumuls de pluie se situent toujours plutôt dans les normales voire un peu déficitaire surtout pour les écosystèmes au sud.
- En été, de façon similaire, les cumuls mensuels sont dans les normales voire un peu déficitaire sur la fin de l'été.
- En automne, les cumuls deviennent très vite supérieurs aux normales dès le mois d'octobre en que ce soit sur les sites de la façade atlantique ou sur la lagune de Thau, avec la recrudescence de phénomènes cévenoles.

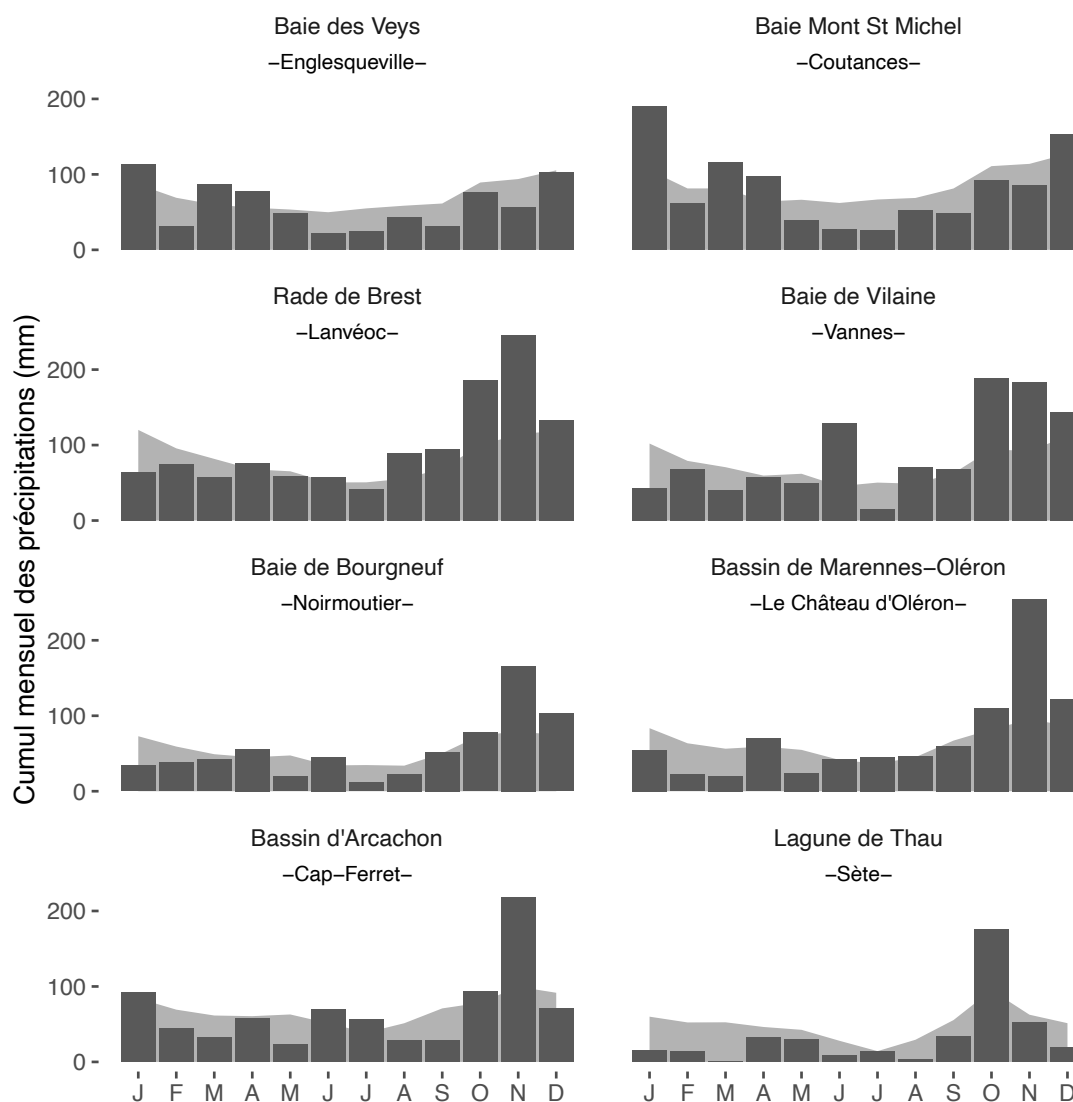


Figure 9 : Cumul pluviométrique mensuel pour l'année 2019 et normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites (données issues des stations Météo-France les plus proches des points de suivis).

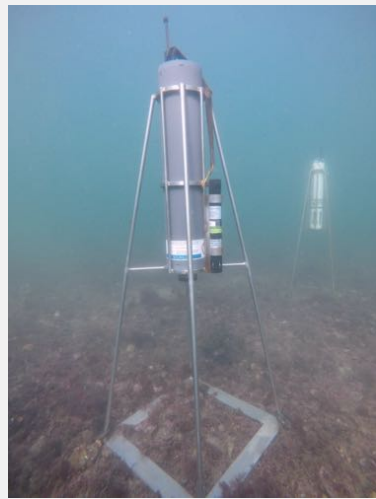
En complément, la figure 10 présente l’anomalie annuelle 2019 de pluviométrie pour chacun des sites du réseau et permet de la comparer avec celles enregistrées depuis 1960. Cette figure montre que l’année 2019 s’inscrit au final comme une année proche des normales, voire même un peu excédentaire sur les sites septentrionaux. La lagune de Thau repasse à nouveau en déficit pluviométrique comme c’est le cas depuis presque 20 ans.



Figure 10 : Anomalies annuelles de pluviométrie (mm) depuis 1960 pour chaque site d’étude, à l’exception des stations Météo de Englesqueville, Coutances et Vannes, pour laquelle les données ne sont disponibles qu’à partir de 1976 (Source des données : © Météo-France).

3.2 Données hydrologiques

3.2.1 Température de l'eau de mer



La température de l'eau de mer constitue un paramètre clé pour la croissance, la survie et la reproduction de l'huître creuse : sa diminution permet un repos physiologique hivernal lors des hivers froids, le réchauffement printanier accélère sa croissance et module la vitesse de maturation, les étés chauds favorisent les pontes (e.g. Bernard et al., 2016 ; Thomas et al., 2016), le développement des larves et le recrutement (e.g. Pouvreau et al., 2015). Mais elle est aussi un facteur essentiel dans les épisodes de mortalité. En effet, l'huître creuse est soumise à de fortes variations thermiques en lien avec sa position sur l'estran et son mode d'élevage, qui influencent directement les temps durant lesquels l'animal est exondé, et est de ce fait régulièrement soumise à de fortes variations de température (Chapman et al., 2011). Lorsque les huîtres sont immergées, il est déjà bien connu que la température de l'eau de mer va directement influencer le métabolisme de l'huître creuse, bloquer les processus d'infection virale (Delisle et al., 2018) et augmenter les taux de survie face aux mortalités liées au virus OsHV-1 (Pernet et al. 2012, Petton et al. 2013, Pernet et al., 2015, Renault et al., 2014) ou aux bactéries du genre *Vibrio* (Le Roux et al., 2016, Petton et al., 2015).

La figure 11 présentent, de façon synthétique, la température de l'eau de mer (respectivement moyenne journalière calculée à partir de données hautes fréquences et moyenne mensuelle calculée à partir de données ponctuelles) et son degré d'anomalie par comparaison à la normale.

L'année 2019 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les points suivants :

- L'hiver est globalement marqué par une période plutôt chaude pendant laquelle la température de l'eau est supérieure aux normales avec, sur certains secteurs, des anomalies de plus de 2°C.
- Le printemps présente des valeurs proches des normales voire même des périodes plutôt fraîches avec des anomalies négatives de -1°C plutôt dans les sites plus au sud.
- L'été 2019 se caractérise rapidement par de fortes anomalies positives sur quasiment toute la période et tous les secteurs. Sur certains sites, ces anomalies dépassent +3°C.
- Suite à cet été particulièrement chaud, l'automne se positionne, dans son intégralité, au-dessus des normales, à l'exception de quelques courtes périodes selon les secteurs. Il convient aussi de noter les très fortes anomalies positives observées dans la Lagune de Thau jusqu'en décembre.

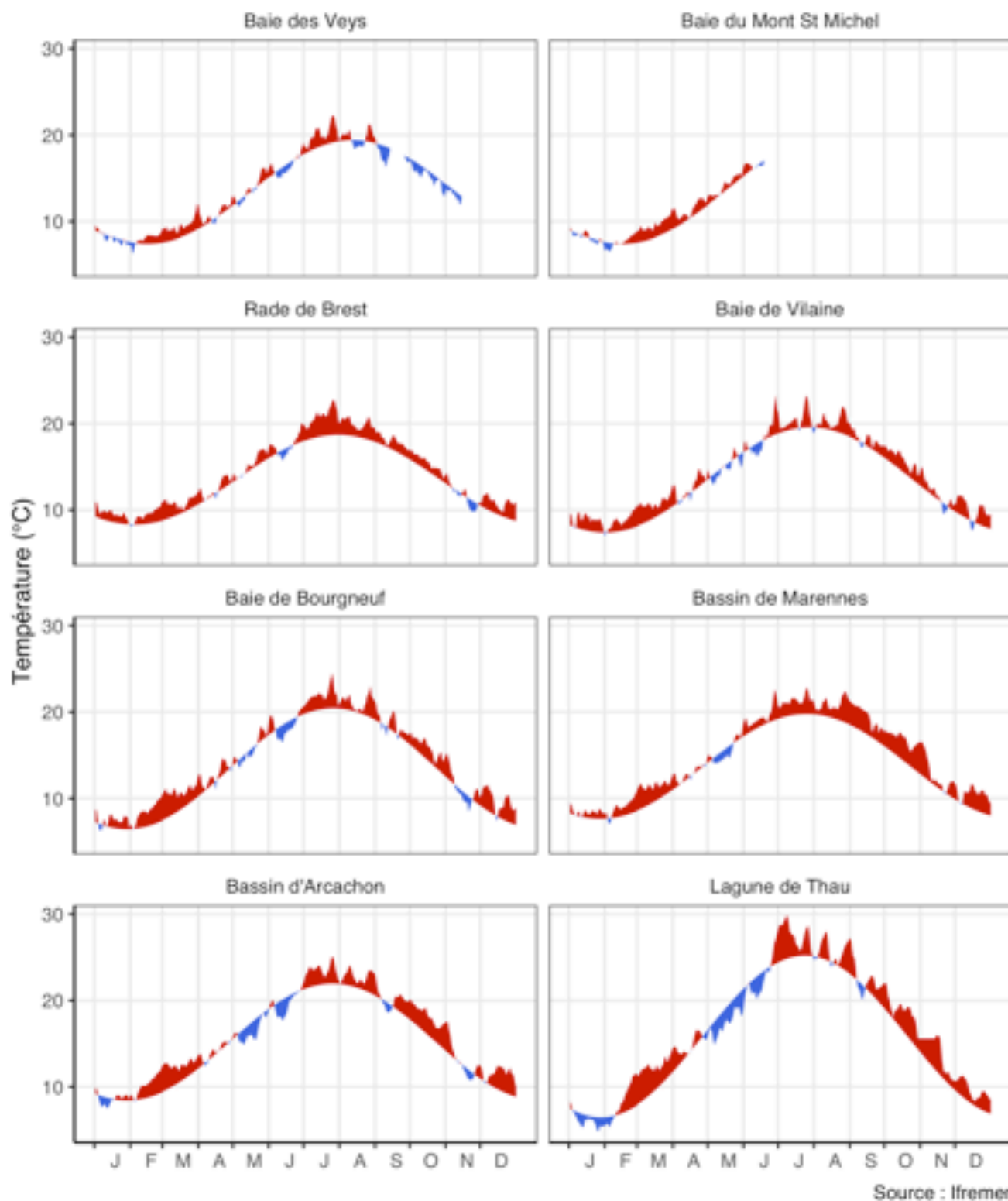


Figure 11 : Température moyenne journalière de l'eau de mer en 2019 et anomalies par rapport à la normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites suivis (© Ifremer). Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu. La survenue de la crise Haplosporidium a entraîné, sur les sites de Cancale et Gêfosse, un manque de données à partir du mois de juin.

3.2.2 Salinité

La salinité joue un rôle indirect sur la croissance et le succès de la reproduction de l'huître creuse : c'est un indicateur du débit des fleuves et rivières et donc un proxy¹ des apports de sels nutritifs entrant dans le système et régulant, en partie, le niveau de production primaire et les efflorescences phytoplanctoniques.

La figure 12 présente la salinité de l'eau de mer (moyenne et dispersion). L'année 2019 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les résultats suivants :

- A l'exception du mois de février ou de mars, l'hiver est marqué par des valeurs de salinité plutôt élevées témoignant d'une pluviométrie dans les normes ou plutôt déficitaire.
- Le printemps présente, quasiment sur tous les secteurs, des valeurs de salinité très élevées (situées dans les quartiles supérieurs) et sans épisode de dessalures comme c'était le cas en 2018.
- Puis, l'ensemble de l'été se caractérisent par des valeurs plutôt élevées là aussi positionnées dans les quartiles supérieurs témoignant d'un déficit pluviométrique sur la plupart des secteurs (à l'exception de Thau).
- L'automne et le début de l'hiver sont marqués par des valeurs rapidement très basses, voire parmi les plus basses, témoignant de brusques dessalures liés à des épisodes particulièrement pluvieux.

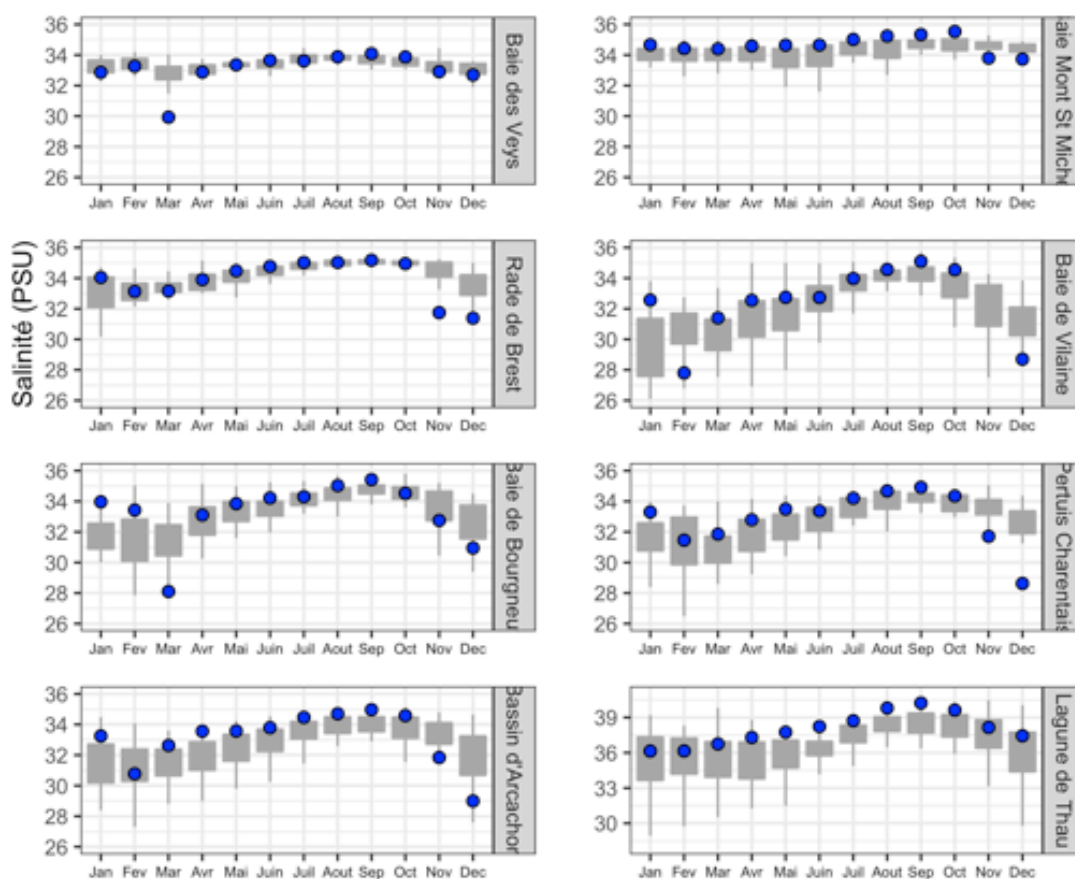


Figure 12 : Valeurs moyennes mensuelles 2019 (points bleu) de salinité (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (boîtes à moustache grisées) pour chacun des six secteurs étudiés. Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Lanvéoc en rade de Brest, Ouest Loscolo en baie de Vilaine, Bois de la chaise en baie de Bourgneuf, Boyard dans le bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY.

¹ Proxy = Outil, indicateur permettant une quantification, une semi-quantification ou une estimation d'une (ou plusieurs) variable(s) biotique(s) ou abiotiques d'un écosystème donné. Traceur d'un paramètre environnemental.

3.2.3 Concentration en phytoplancton

Le phytoplancton constitue, après la température, le deuxième paramètre clé pour la croissance et la reproduction de l'huître creuse. En tant que source principale de nourriture, il régle au printemps la pousse et l'effort de reproduction des bancs de géniteurs (*e.g.* Bernard *et al.*, 2011) et en été la rapidité de croissance et la survie des larves (*e.g.* Rico-villa *et al.*, 2010). La concentration en phytoplancton est étudiée ici *via* l'utilisation d'un proxy universel et simple à mesurer : la biomasse de chlorophylle *a*.

La figure 13 présente, de façon synthétique, la concentration 2019 en chlorophylle *a* de l'eau de mer mesurée à pleine mer (moyenne mensuelle issue du Réseau REPHY) et son degré d'anomalie par comparaison à la distribution des moyennes des 20 dernières années.

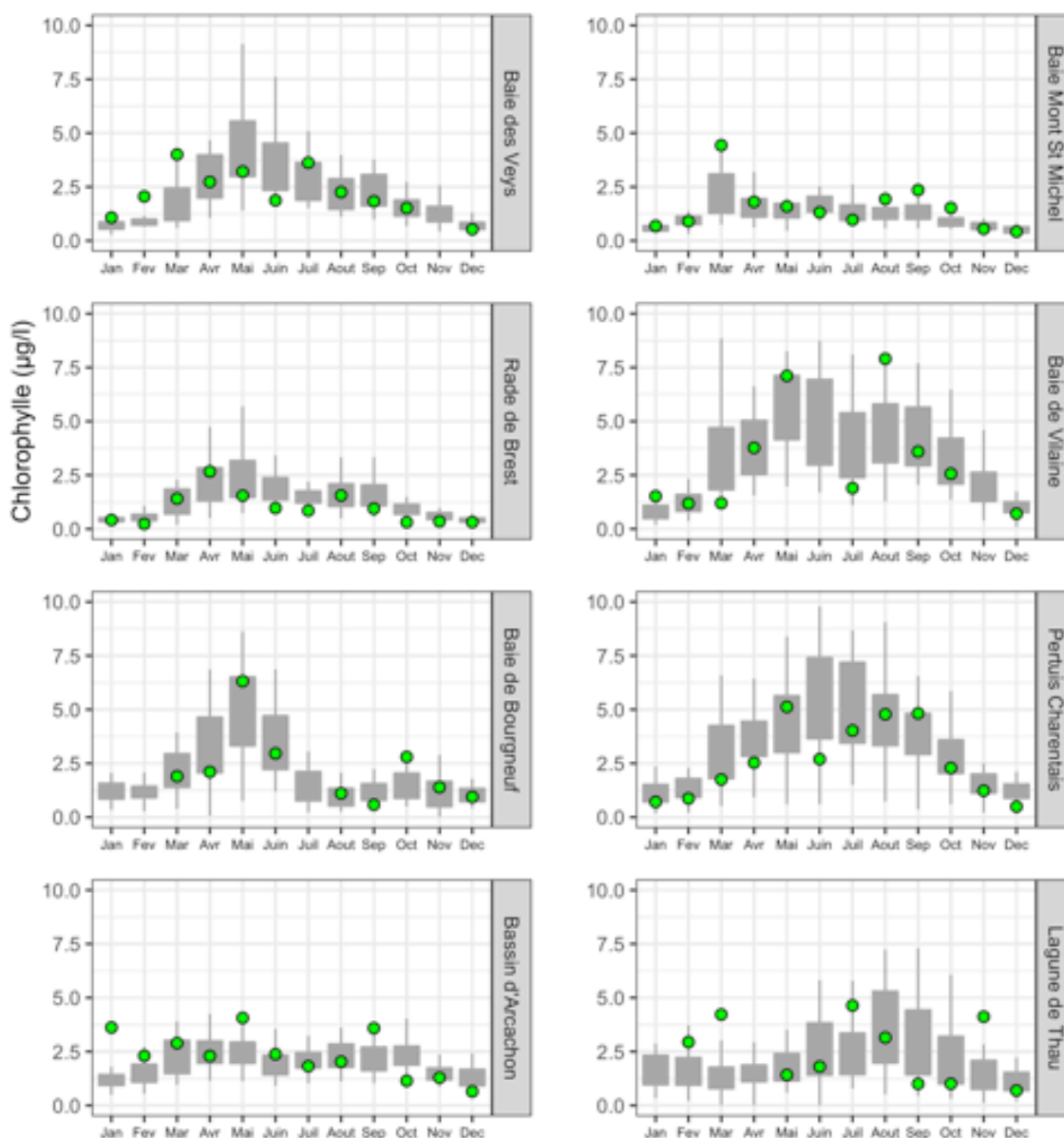


Figure 13 : Valeurs moyennes mensuelles 2019 de concentration en chlorophylle *a* de l'eau de mer (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (pour chacun des 8 écosystèmes étudiés). Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Géfosse en Baie des Veys, Cancalle en Baie du Mont St Michel, Lanvéoc en Rade de Brest, Ouest Loscolo en Baie de Vilaine, Bois de la Chaise en Baie de Bourgneuf, Boyard dans le Bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le Bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la Lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY. A noter que le point Lanvéoc en Rade de Brest est un site historique du REPHY pour lequel nous disposons de séries historiques mais il est resté sous influence océanique. Depuis 2008, une nouvelle série temporelle de phytoplancton est en cours de constitution sur un secteur plus proche des populations d'huîtres.

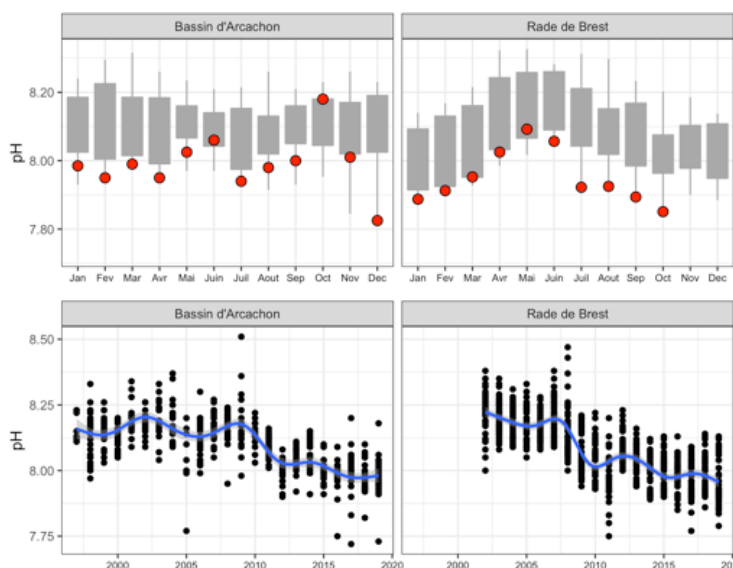
D'une façon générale, il apparaît que la concentration en chlorophylle *a*, au cours de l'année 2019, se caractérise par des valeurs dans les normes sans anomalies particulières à l'exception de quelques valeurs un peu extrêmes certains mois. Notons que, depuis les dernières années, la Lagune de Thau présentait des valeurs très faibles souvent situées dans les quartiles inférieurs quasiment tout au long de l'année. Mais ce n'est pas le cas en 2019 : on observe sur 4 mois des valeurs situées dans les quartiles supérieurs en lien avec les fortes pluies enregistrées sur ce secteur en 2019, notamment en automne. L'observatoire des Eaux Vertes en lagune de Thau (Projet OVERTÉ financé par la DPMA, La Région Occitanie, le Département de l'Hérault, Sète Agglopolie Méditerranée et Ifremer) permet d'avoir des précisions sur les processus de juillet et août 2019. Les plus forts niveaux de chlorophylle *a* sont représentatifs d'une efflorescence de picocyanobactéries en lien avec les canicules de l'été. En outre, un développement de picophytoplancton de type *Picochlorum* a également été enregistré pendant le mois de juillet (Lagarde, Com. Pers.). Ce genre *Picochlorum* est connu pour ne pas être digérable par les larves d'huîtres (Robert 1998).

3.2.4 pH et acidification de l'océan

Outre l'augmentation de température, l'un des changements majeurs d'ici la fin de ce siècle réside dans l'acidification des océans liée à l'augmentation progressive des rejets de CO₂ (Anonyme, 2011). Sur nos côtes, le pH de l'eau de mer est, en moyenne, compris entre 8.1 et 8.2. Mais il y a énormément de variabilité spatiale dans la chimie carbonatée de l'océan et la prédiction, à l'échelle régionale, de l'évolution du pH au cours de ce siècle est particulièrement incertaine. Chez l'huître creuse, le stade larvaire est le plus sensible à une diminution du pH : plusieurs études montrent qu'à partir d'un pH de 7.6, la croissance larvaire est affectée et la survie diminue (e.g. Kurihara et al., 2007). Des expérimentations récentes, réalisées en 2011 dans le cadre du projet VELYGER, ont montré que pour un pH de 7.2 et une température de 20°C, la croissance larvaire était ralentie de moitié et la métamorphose compromise (Bagusche et al., 2012). Actuellement, le suivi du pH sur nos côtes est assuré par le réseau SOMLIT² du CNRS.

Les figures ci-dessous présentent l'évolution du pH dans le domaine côtier pour deux sites étudiés dans le cadre du réseau : la rade de Brest et le bassin d'Arcachon. Ces données sont obtenues dans le cadre du Réseau Côtier SOMLIT (Service d'Observation en Milieu Littoral) mis en œuvre par le CNRS-INSU (<http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>).

Figure 14 : *Haut :* Valeurs moyennes mensuelles 2019 du pH de l'eau de mer (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée du Bassin d'Arcachon (site « Eyrac ») et de la Rade de Brest (site « Portzic »). Ces valeurs 2019 sont comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années. *Bas :* Evolution du pH (moyenne annuelle +/- ECT) depuis les années 1998 (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée de la Rade de Brest et du Bassin d'Arcachon. Ces graphes ont été obtenus à partir des données acquises par le Service d'Observation en Milieu Littoral, mis en œuvre par l'INSU-CNRS (Réseau SOMLIT). Pour en savoir plus : <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>



² <http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>

On constate que les données 2019 s'inscrivent, pour ces deux secteurs, dans une tendance à la diminution avec des valeurs se situant dans la gamme inférieure des observations enregistrées depuis le début des années 2000 par le réseau SOMLIT². **En 2019, les valeurs moyennes annuelles du pH sont passées en deçà de 8.00 que ce soit en Rade de Brest ou dans le Bassin d'Arcachon.** Bien sûr, ces valeurs moyennes restent toujours supérieures au seuil de 7.6 - valeur considérée comme problématique pour la vie larvaire de l'huître creuse. Cependant, ce paramètre hydrologique (ainsi que le suivi de la lysocline³) mérite, sans conteste, une attention accrue dans les années à venir.

3.2.5 Suivis environnementaux à haute fréquence : le site pilote en Rade de Brest

Dans le cadre du projet ECOSCOPIA, il est prévu d'améliorer progressivement les suivis environnementaux par la mise en œuvre d'une instrumentation hydrologique la plus éprouvée possible permettant l'acquisition robuste de données hydrologiques en haute fréquence. Le premier site atelier à bénéficier de cet effort est le secteur de la Baie de Daoulas en Rade de Brest. En effet, en complément des sondes STPS standard utilisées depuis le début des réseaux RESCO et VELYGER et ayant fait leur preuve, des sondes multi-paramètres Hydrolab OTT puis Wetlab ECO FLNTU ont été mises en œuvre depuis 2011 sur le site estran de la Baie de Daoulas (pointe du Château). Cet effort particulier permet désormais de disposer d'une série temporelle unique en haute fréquence sur 8 années (Figure 15) associant température, salinité et signal de fluorescence *in vivo* (converti en chlorophylle *a*).

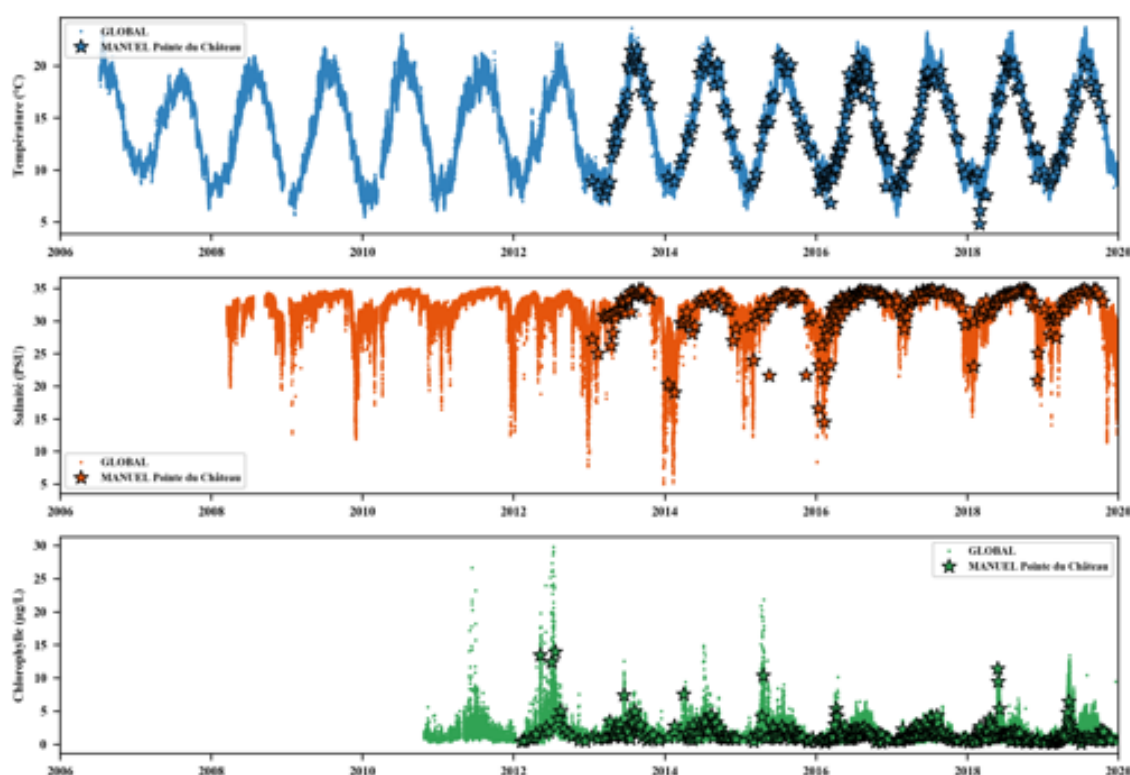


Figure 15 : Suivis hydrologiques haute fréquence de la Baie de Daoulas (site estran, pointe du Château) depuis 2011. De haut en bas : Température, Salinité et Chlorophylle *a*. Périodiquement les valeurs des capteurs sont contrôlées par des mesures discrètes par prélèvement d'eau (points additionnels sur chaque graphe). Notez les dessalures hivernales et les blooms printaniers et estivaux, variables en intensité selon les années.

³ La lysocline est la profondeur dans l'océan à partir de laquelle la solubilité du calcaire (CaCO₃), sous sa forme calcite ou aragonite, augmente fortement. L'aragonite est plus soluble que la calcite et donc la lysocline de l'aragonite survient à des profondeurs moins élevées. Dans certains environnements particuliers, il arrive que la lysocline atteigne les eaux côtières (e.g. Anonyme, 2011).

Depuis 2017, et en complément de ce site estran, un site sous-marin, toujours en Baie de Daoulas a été mis en place sur le banc du Roz. Il abrite (Figure 16) une sonde pH SeaFET (déployée depuis mars 2017) ainsi qu'une sonde Wetlab ECO FLNTU (déployée depuis août 2017). L'avantage de la sonde pH utilisée réside dans la technologie du capteur (ISFET) qui permet d'éviter des dérives connues avec les électrodes en verre classiques. Toutefois, pour assurer une précision de l'ordre du millième (± 0.005 pH), il faut régulièrement effectuer un prélèvement d'eau au niveau de la sonde lors d'une mesure, puis analyser ce prélèvement avec une mesure de spectrophotométrie (Dickson et al., 2007) afin de corriger régulièrement les mesures brutes de la sonde (Martz et al., 2015). Côté fluorescence *in vivo* de l'eau, l'avantage du capteur Wetlab ECO FLNTU réside dans la protection de sa cellule de mesure et la précision de sa mesure. Il permet la mesure de fluorescence *in vivo* (mesure corrélée à la concentration de phytoplancton) ainsi que de la turbidité à raison de 5 mesures toutes les 15 minutes.

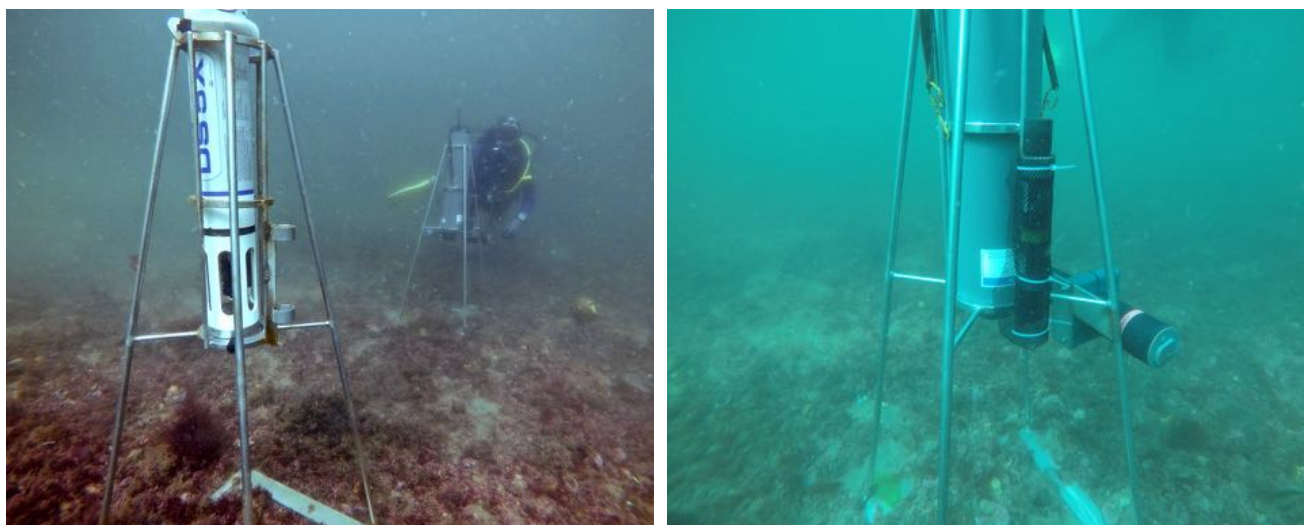


Figure 16 : Vue du site sous-marin d'instrumentation du banc du Roz (Baie de Daoulas). Photo de gauche : jeux de sondes déployées sur le fond, photo de droite : détail des capteurs pH, STPS et ECO FL-NTU.

Les premiers résultats de ces nouveaux suivis sont présentés sur la figure 17. En ce qui concerne le pH, il s'agit des toutes premières données haute fréquence disponible sur la côte atlantique et en milieu estuarien. Ce jeu de données sera bientôt intégré automatiquement à la base de données Coriolis (<http://www.coriolis-cotier.org>).

L'association de ces deux secteurs (Roz et Château) constitue un observatoire hydrobiologique haute fréquence complet de la Baie de Daoulas, site remarquable (placé en zone NATURA 2000) abritant différentes populations de bivalves sauvages emblématiques de Rade de Brest : huîtres creuses, huîtres plates et pétoncles.

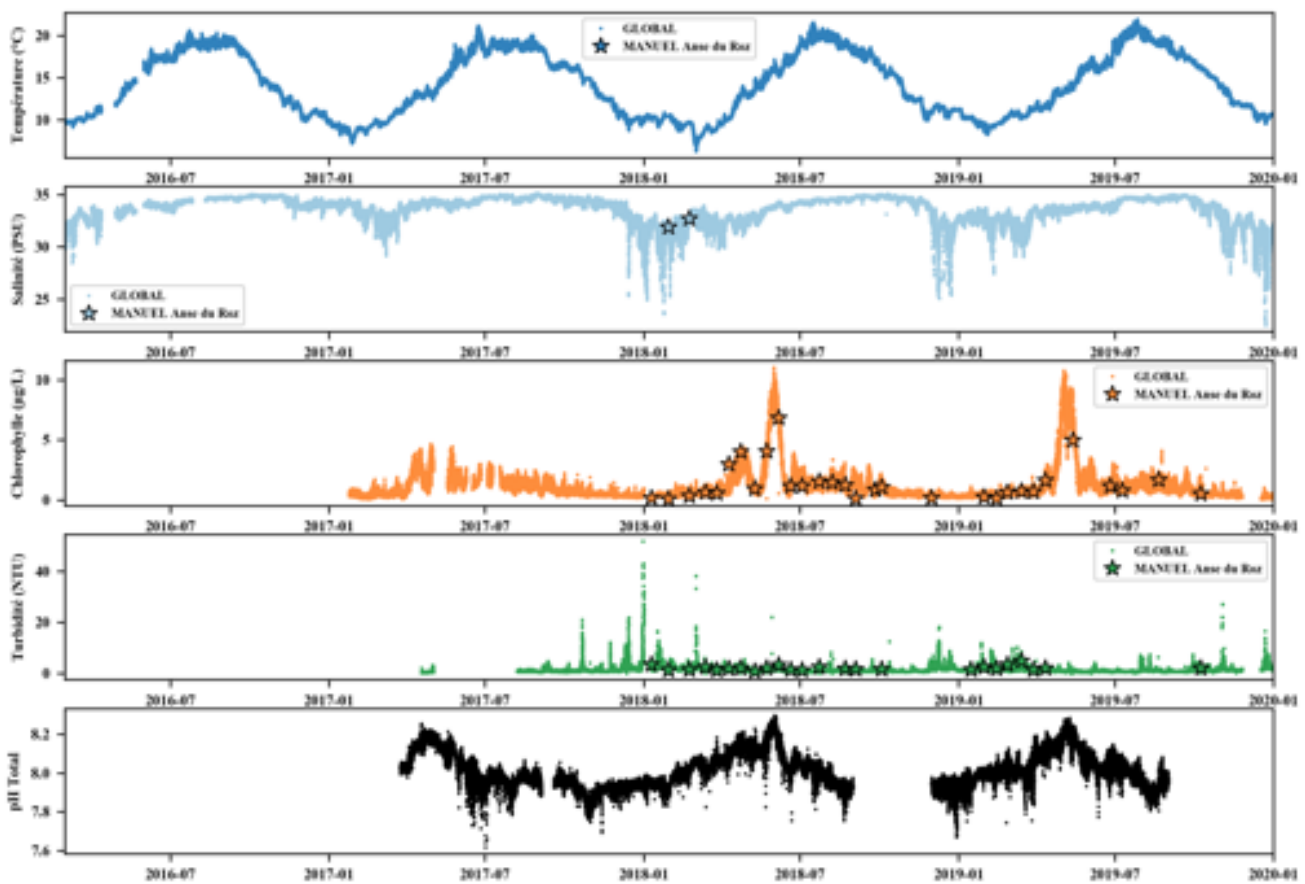


Figure 17 : Suivis hydrologiques haute fréquence de la Baie de Daoulas (site sous-marin, banc du Roz) depuis 2017. De haut en bas : Température, Salinité, Chlorophylle a, Turbidité et pH. Notez les dessalures hivernales et les blooms printaniers et estivaux, les fortes variations journalières du pH (> 0.3 unité pH) ainsi que les fortes variations hebdomadaires (> 0.5 unité pH) au cours l'été lors des blooms estivaux de phytoplancton.

4 Croissance et survie de l'huître creuse (série RESCO)

4.1 Suivis des taux de mortalité en 2019

Les suivis des mortalités observées sur les sites ateliers du réseau ECOSCOPA en 2019 ont été brutalement interrompus au cours de la semaine 25 suite à la crise Haplosporidium. Seules 7 sorties terrain ont pu être effectuées sur l'ensemble des sites, et les derniers comptages des taux de mortalité sur l'ensemble des lots ont été réalisés entre les 17 et 19 Juin 2019, avant la destruction de tous les lots. Même si les suivis ne sont que partiels, les données acquises ont quand même mis en évidence des débuts de vagues de mortalités importantes sur le lot naissain NSI déployé simultanément sur l'ensemble des sites. Sur la durée des suivis, aucune mortalité n'a été détectée sur les classes d'âge supérieurs, c'est-à-dire les lots sentinelles de 18 mois et 30 mois.

Plus précisément, en ce qui concerne le lot de naissain NSI, les suivis mettent en évidence des hausses de mortalités instantanées dès mi-Mai sur le site d'Arcachon, suivies par des hausses significatives début Juin sur les sites de la lagune de Thau (Marseillan), Pertuis Charentais (d'Agnas), Rade de Brest (Pointe du Château), et Baie du Mont Saint Michel (Cancale). Lors du dernier suivi effectué mi-Juin, des mortalités étaient en cours sur les sites de la baie de Bourgneuf (Coupelasse), baie de Vilaine (Penerf) et toujours en cours sur la baie du Mont Saint Michel (Cancale) (Figure 18).

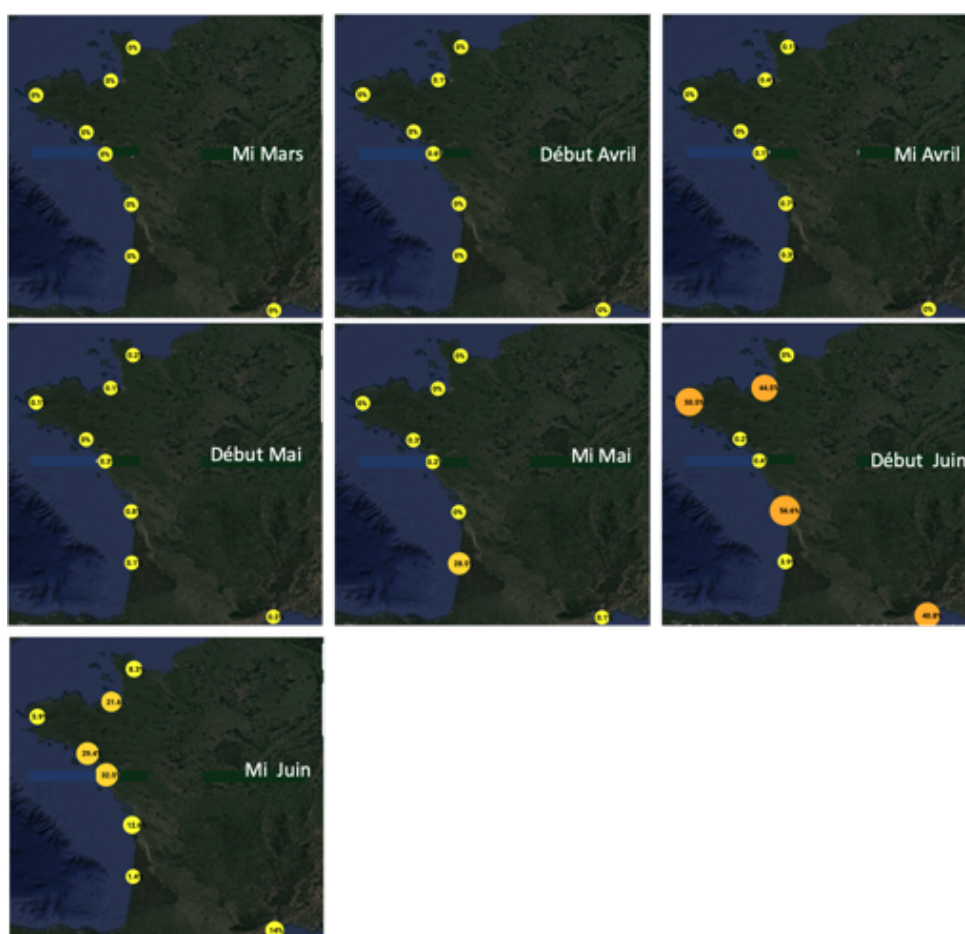


Figure 18 : Évolution des taux de mortalité instantanée calculés pour le lot de naissain NSI déployé simultanément sur tous les sites ECOSCOPA le 1^{er} mars 2019. La taille et la couleur des bulles varient en fonction du taux de mortalité instantanée calculé lors de chaque sortie terrain.

Juste avant l'arrêt des suivis (semaine 25), les moyennes des taux de mortalité sur les différents sites ateliers avaient atteint 41,0% ± 18 pour le NSI, 2,2% ± 2 pour les lots 18 mois, et 2,5% ± 1,5 pour les lots de 30 mois (Tableau 2). Ces résultats sont donc partiels, puisque les taux de mortalité cumulés sont normalement calculés à l'issue de la campagne, c'est-à-dire en Décembre.

Tableau 2 : Taux de mortalité cumulée (MC) des différents lots sentinelles d'huîtres sur les sites ECOSCOPA lors de la campagne 2019.

SEMAINE 25	du 17 au 19 juin 2019								
Lieux	Naissain Standardisé Ifremer			18 Mois (ex-NSI)			30 Mois (ex-18 mois)		
	Moyenne	Ecart-type	Tendance	Moyenne	Ecart-type	Tendance	Moyenne	Ecart-type	Tendance
Géfosse	8,78	4,30	▲	1,60	0,00	▲	3,00	3,00	▲
Cancale - Terrelabouet	57,11	5,10	▲	1,46	1,31	▲	0,37	0,64	▶
Pointe du Château	53,44	2,27	▲	5,98	0,70	▲	5,33	1,53	▲
Pénerf - Rouvran	29,78	3,02	▲	1,94	0,97	▲	1,76	1,61	▲
Couperlasse	33,67	3,50	▲	3,72	1,72	▲	3,70	3,21	▲
D'Agnas	62,56	5,35	▲	1,61	1,45	▲	2,33	1,53	▲
Le Tes	32,56	3,66	▲	0,82	0,75	▲	2,00	1,73	▶
Marseillan-Est	49,78	2,52	▲	0,75	0,97	▲	1,33	1,15	▶
Moyenne nationale	41,0			2,2			2,5		
Ecart-type	17,9			1,8			1,5		

Flèche rouge : plus de 5% d'augmentation de la mortalité cumulée par rapport au dernier bulletin ou à la semaine indiquée entre parenthèse.

Flèche noire : moins de 5% d'augmentation de la mortalité cumulée par rapport au dernier bulletin ou à la semaine indiquée entre parenthèse.

Valeurs en bleu : pas de donnée pour la semaine en cours (les valeurs correspondent à la semaine indiquée dans la colonne tendance).

Néanmoins, les premières tendances observées (Figure 19) semblent suivre celles observées pour les années précédentes, pour ce qui concerne les lots 18 mois et 30 mois pour l'ensemble des sites. Pour le lot NSI, les mortalités sont arrivées plus tardivement que les deux années précédentes pour la plupart des sites, à savoir la rade de Brest (Pointe du Château), baie de Vilaine (Pénerf), baie de Bourgneuf (Couperlasse), les pertuis Charentais (D'Agnas) et la lagune de Thau (Marseillan).

4.2 Évolution des taux de mortalité selon les années

La comparaison interannuelle des taux de mortalité obtenus sur les sites ateliers pour les 3 classes d'âge ne peut donc pas être présentée cette année, car les taux de mortalité finaux n'ont pas été atteints, et ne sont donc pas comparables aux années précédentes.

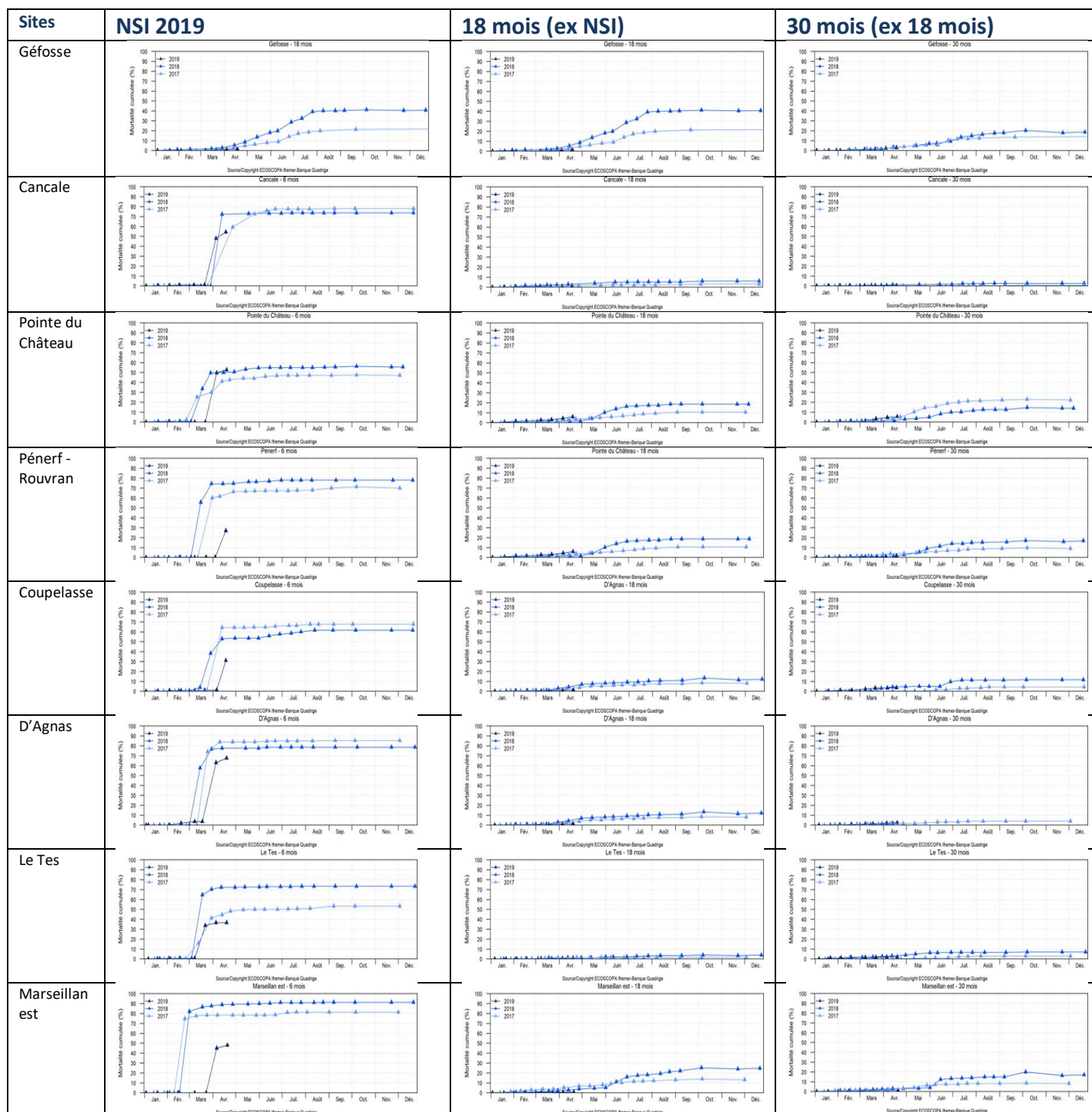


Figure 19 : Évolution des taux de mortalité cumulée observée sur l'ensemble des sites ateliers (en colonne) et pour les 3 classes d'âge (en ligne) sur les 3 dernières années. (2017, 2018, 2019). L'année 2019 est représentée en bleu foncée, et s'arrête à la semaine 25 suite à la crise Haplosporidium.

5 Reproduction et recrutement de l'huître creuse (série VELYGER)

5.1 Maturation et indice de condition



Chez l'huître creuse, la gamétogenèse se déroule tout au long du printemps à la faveur du réchauffement printanier des eaux et des blooms de phytoplancton : on parle communément de maturation. Cette maturation conduit à un gain de chair ou engraissement (relativement à la croissance en coquille) qui se traduit par une augmentation de l'indice de condition, celui-ci devenant maximal juste avant la ponte (e.g. Thomas et al., 2016 ; Gourault et al., 2018).

La croissance printanière en chair et l'indice de condition sont des indicateurs ou proxys qui permettent de caractériser simplement la maturation et la fécondité potentielle d'une population d'huîtres pour une année et un site donnés. Ils présentent en outre l'avantage d'être aisés à obtenir par le biais de suivis réguliers sur des populations sentinelles ou d'échantillonnages aléatoires sur des populations naturelles.

Ensuite, en été, généralement à la faveur d'un choc thermique, l'huître émet ces gamètes lors du frai (appelé communément « ponte »). La quantité de gamètes émis par un géniteur (la fécondité), et notamment la quantité d'ovocytes, peut être un facteur déterminant dans l'abondance de jeunes larves et, dans les cas déficitaires, être à l'origine d'un faible recrutement pour un écosystème donné (e.g. Pouvreau et al., 2011 ; Maurer et al., 2011).

5.1.1 Variabilité spatio-temporelle de la maturation : bilan décennal

La mise en place et le suivi régulier d'une population d'huîtres 'sentinelles', transplantée chaque année en fin d'hiver depuis 2008 dans chaque secteur conchylicole du réseau, a permis d'étudier la variabilité interannuelle et intersites de la croissance et de la reproduction et d'en déterminer ses principales causes (e.g. Thomas et al., 2016 ; Gourault et al., 2018). Tous les graphes de croissance (poids total, poids de coquille, poids de chair) et d'indice de condition, par site, par secteur et par année sont disponibles sur le site internet du réseau VELYGER : <http://www.ifremer.fr/velyger>, dans la rubrique : accès aux données.

La figure ci-contre fournit aussi un récapitulatif de l'ensemble de ces suivis sur 10 années et 8 bassins ostréicoles. Chaque courbe se caractérise par une dynamique temporelle similaire : un gain de biomasse au cours du printemps, lié à la maturation (gamétogénèse), suivie d'une chute plus ou moins marquée au cours de l'été correspondant à la ponte (ou à une régression) et se terminant ou non par un engraissement automnal.

Sur le plan géographique, il ressort, indépendamment des années, que les sites de Baie des Veys, Rade de Brest et Pertuis Charentais présentent généralement les croissances (et les maturations) les plus fortes et à l'opposé les sites de Baie du Mont Saint Michel, Baie de Vilaine et Bassin d'Arcachon les croissances (et les maturations) les plus faibles. Par contre, aucune tendance temporelle significative ne se dégage sur les 10 années de suivis : certaines années présentent, indépendamment des sites, des valeurs systématiquement soient plutôt faibles (e.g. 2011, 2012, 2014) ou plutôt fortes (e.g. 2015, 2016) en relation avec la nature des blooms printaniers.

En outre, toutes ces courbes montrent, en cours d'été, un accident plus ou moins marqué et plus ou moins précoce ou tardif correspondant à l'émission principale des gamètes. Cet événement survient généralement en juillet sauf pour les sites les plus septentrionaux, pour lesquels il peut survenir en fin d'été ou bien être absent (année sans ponte).

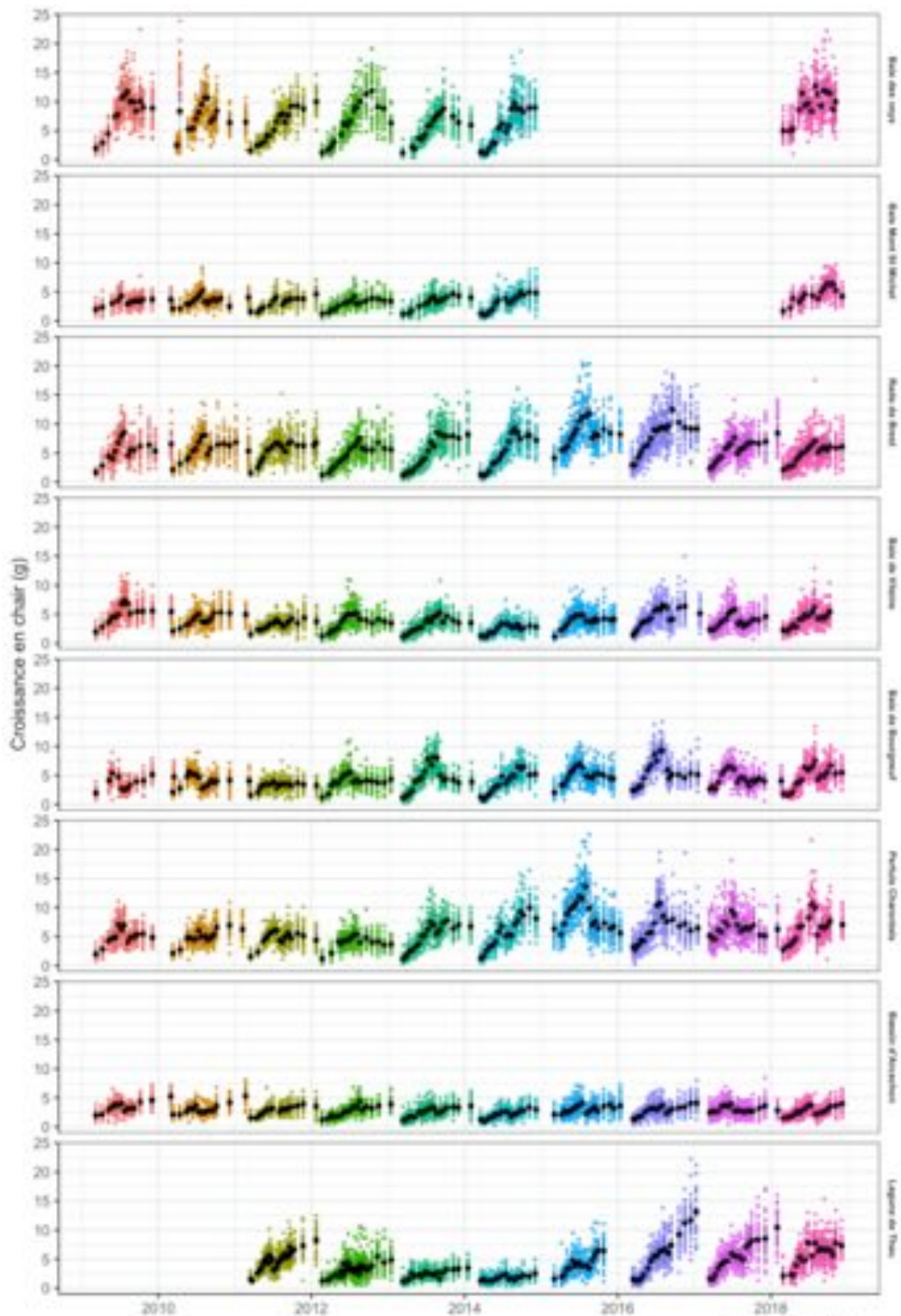


Figure 20 : Évolution et variabilité interannuelle et intersites de la croissance en chair, de la maturation et de la ponte d'une population d'huîtres sentinelles placée dans chaque secteur en début d'année. Les valeurs de croissance en chair avant ponte constituent un proxy de la fécondité potentielle de l'huître creuse. Cette planche fournit un récapitulatif sur 10 années de suivi.

5.2 Date de ponte



En début d'été, une fois la gamétogenèse achevée, l'émission des gamètes, communément appelée ponte (ou frai), survient généralement en réponse à des stimuli extérieurs. L'étude de l'effet des facteurs environnementaux stimulant l'émission des gamètes a fait l'objet de travaux assez anciens (His, 1976), ré-analysés récemment par Bernard et al. (2016). Il en ressort que les fortes amplitudes thermiques journalières associées aux marées de vives eaux apparaissent comme deux conditions favorisant des pontes massives et synchrones sur un même secteur. A l'inverse, des conditions thermiques moins contrastées entraînent généralement un retard de ponte, associé parfois à des phénomènes de pontes asynchrones et/ou partielles (tous les individus d'un

même banc ne pondent pas en même temps et certains n'émettent que partiellement leurs gamètes). En termes prévisionnels, les températures moyennes de l'eau de mer en début d'été constituent un bon proxy de la date de ponte (e.g. Auby et Maurer, 2004 ; Pouvreau et al., 2011). Dans la perspective du changement climatique, nombres de phénomènes périodiques risquent d'être perturbés dans le monde du vivant : l'étude de ces phénomènes périodiques s'appelle la phénologie. La date de ponte est un événement phénologique d'intérêt car il va conditionner la période d'apparition des larves et donc leurs conditions de vie, ce qui peut impacter le succès du recrutement. Le suivi de la date de ponte fait donc l'objet d'une analyse toute particulière dans le cadre du réseau VELYGER. Elle est obtenue assez précisément par l'observation des premiers pics importants de larves dans l'eau.

Les figures 21 et 22 ci-dessous montre la relation, actualisée pour 2019, entre la température moyenne de l'eau de mer en Juin et le jour d'observation de la ponte principale. Les valeurs pour l'année se positionnent parmi les plus précoces pour chaque secteur et de façon logique corrélativement à la température. Les pontes ont, en effet, été précoces pour les écosystèmes septentrionaux compte tenu des très fortes chaleurs en juin et juillet. En outre, depuis le début du réseau, on constate pour chaque secteur étudié, les résultats suivants :

- La Lagune de Thau présente toujours les pontes les plus précoces généralement en juin.
- A l'opposé, la Rade de Brest et la Baie de Vilaine présentent les pontes les plus tardives parfois en septembre.
- La Baie de Bourgneuf, les Pertuis Charentais, le Bassin d'Arcachon occupent des positions intermédiaires avec une variabilité interannuelle importante expliquée en partie par la température.

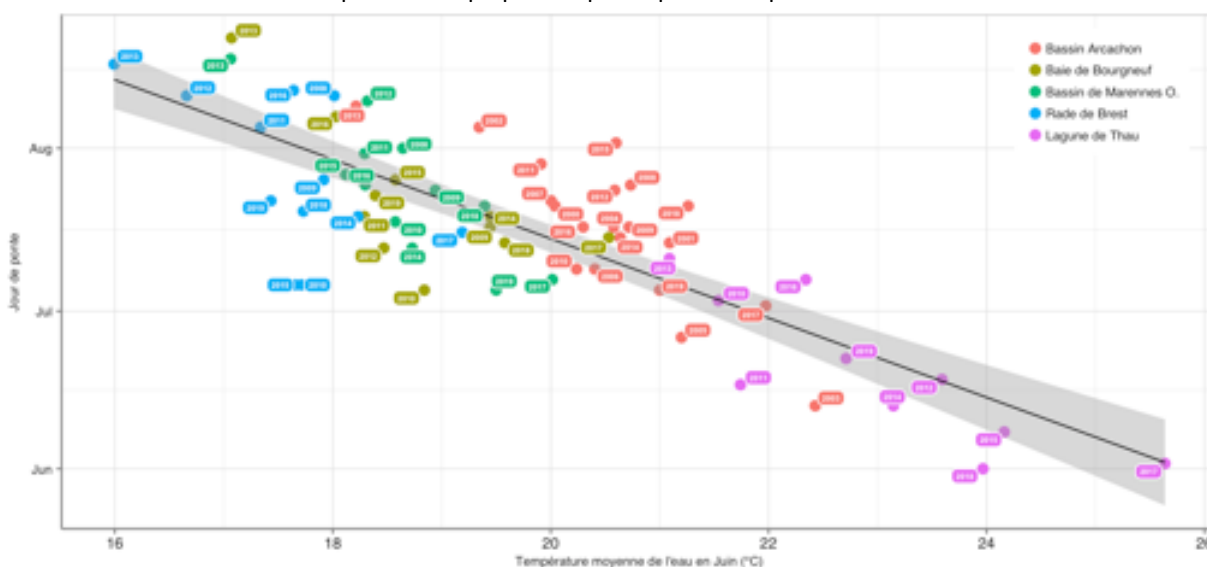


Figure 21 : Relation entre la température de l'eau au moins de juin (moyenne issue des données journalières de sonde haute fréquence) et la date d'émission principale des gamètes, tous sites et années confondus. La date d'émission des gamètes est obtenue à partir des suivis d'abondances de larves (notamment l'apparition du premier pic de larves).

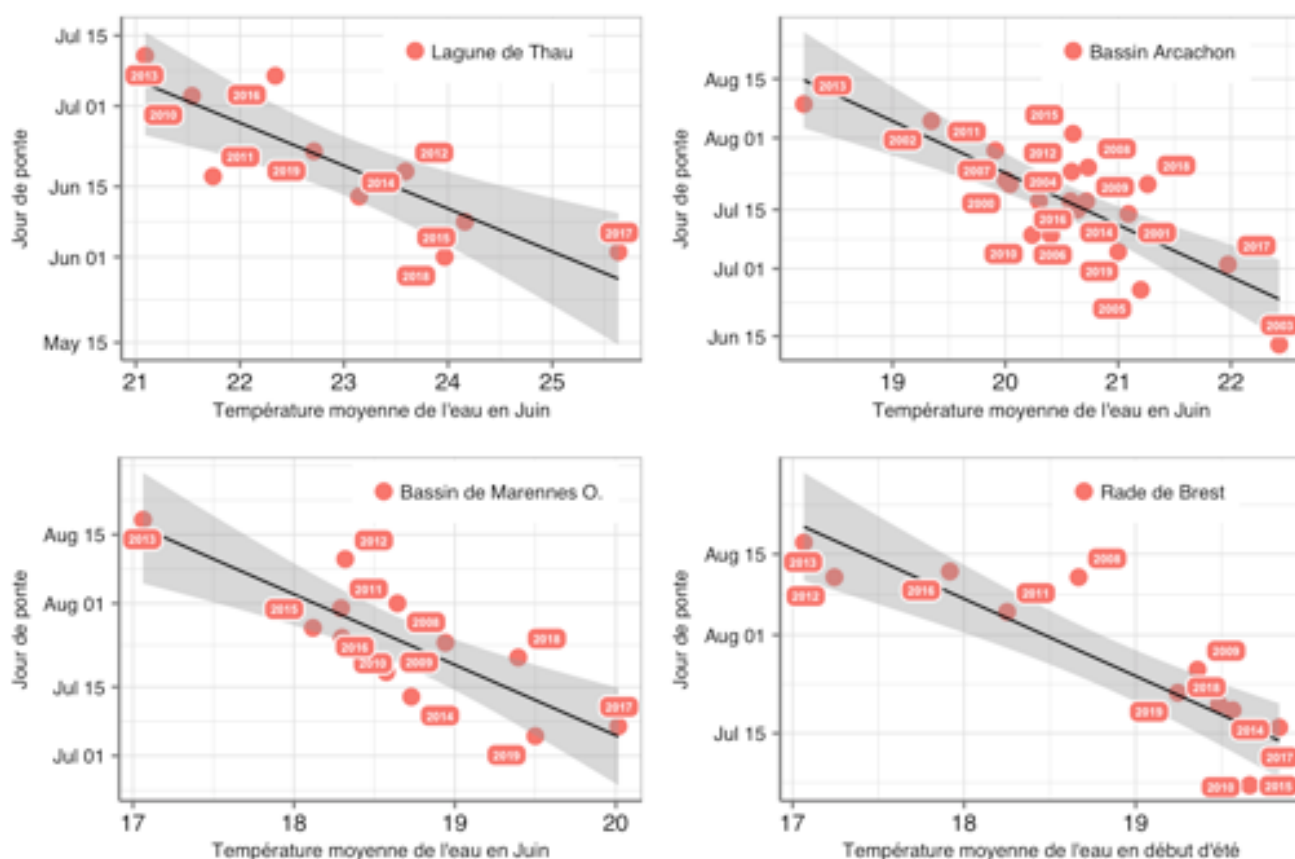


Figure 22 : Relation détaillée entre la température moyenne de l'eau au moins de juin (moyenne issue des données journalières de sonde haute fréquence) et la date d'émission principale des gamètes, par secteur et toutes années confondues. La date d'émission des gamètes est obtenue à partir des suivis d'abondances de larves (notamment l'apparition du premier pic de larves). L'année 2019 se positionne pour la plupart des secteurs parmi les valeurs les plus précoces (à l'exception de la lagune de Thau).

5.3 Abondance, développement et survie des larves



Après l'émission des gamètes et la fécondation, les larves se développent dans la colonne d'eau et leur concentration diminue de façon exponentielle tout au long de la vie larvaire en fonction de deux facteurs majeurs : (1) la durée du développement larvaire, communément appelée « PLD » (Pelagic Larval Duration), liée à la température de l'eau et aux conditions nutritives (cf précédents rapports); (2) la « survie » générale des larves sur l'été, calculée de façon approchée par le rendement entre l'abondance de larves grosses et celle de larves petites. Ce paramètre est lié à la température moyenne de l'eau au cours du développement larvaire, aux conditions hydrodynamiques (forcées par les coefficients de marée et les régimes de vent régnant sur le secteur), aux conditions trophiques (en liaison avec la compétition) et enfin à la prédation, la présence de pathogènes et/ou de contaminants (e.g., Auby et Maurer, 2004 ; Pouvreau et al., 2011). Nous nous intéressons ici aux seuls effets des facteurs hydrologiques, notamment celui de la température, considéré comme dominant et important dans le contexte du réchauffement climatique.

5.3.1 Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire

L'ensemble des graphes d'abondance larvaire, par stade, par site, par bassin, par année est disponible depuis 2008 sur le site Internet de VELYGER : <http://www.ifremer.fr/velyger>, dans la rubrique : **accès aux données**. Nous ne présentons, dans cette partie, que des graphes de synthèse permettant (1) de comparer aisément l'année en cours par rapport aux années antérieures et (2) de présenter l'évolution des abondances sur le moyen terme afin d'identifier d'éventuelles tendances temporelles. En fin de paragraphe, une figure traite de la relation entre le stade 'larves évoluées' et le stade 'larves grosses'. Pour cette relation, on privilégie les données de larves au stade 'évoluées' plutôt qu'au stade 'petites' (ce dernier présente parfois un biais d'échantillonnage liés à la dynamique spatio-temporelle très rapide d'apparition de ce stade).

○ Abondance larvaire 2019 et comparaison avec les années antérieures

Dans un premier temps, la Figure 23 permet d'analyser les concentrations larvaires moyennes observées sur l'été 2019 par rapport à celles des années antérieures sur chacun des secteurs et pour chaque stade d'évolution larvaire. Il ressort que :

- Pour le premier stade (« larves petites »), la plupart des secteurs présentent des valeurs dans les normales (se situant dans l'intervalle interquartile) parfois en partie dans le quartile inférieur (Rade de Brest et Lagune de Thau) ou le quartile supérieur (Baie de Bourgneuf).
- Au cours du développement larvaire, cette répartition peut évoluer en fonction des conditions environnementales rencontrées. En 2019, on note rapidement une diminution des quantités de larves dans les secteurs méridionaux (Lagune de Thau et Bassin d'Arcachon) et au contraire une bonne survie des larves dans les secteurs plus au nord, avec progressivement des concentrations en larves grosses se positionnant dans les quartiles supérieurs pour la Rade de Brest et la Baie de Bourgneuf.
- Tout comme en 2018, on observe en fin de développement larvaire, des concentrations en larves grosses particulièrement élevées en Rade de Brest, avec des valeurs moyennes sur l'été proches de 500 larves grosses/1,5m³. Ces valeurs constituent un record décennal pour ce secteur (10 fois supérieures aux valeurs médianes).
- A l'inverse, on note des concentrations en larves grosses très faibles dans la Lagune de Thau (inférieures à 100 larves/1,5m³) positionnant l'année 2019 comme la plus basse des années pour ce secteur.

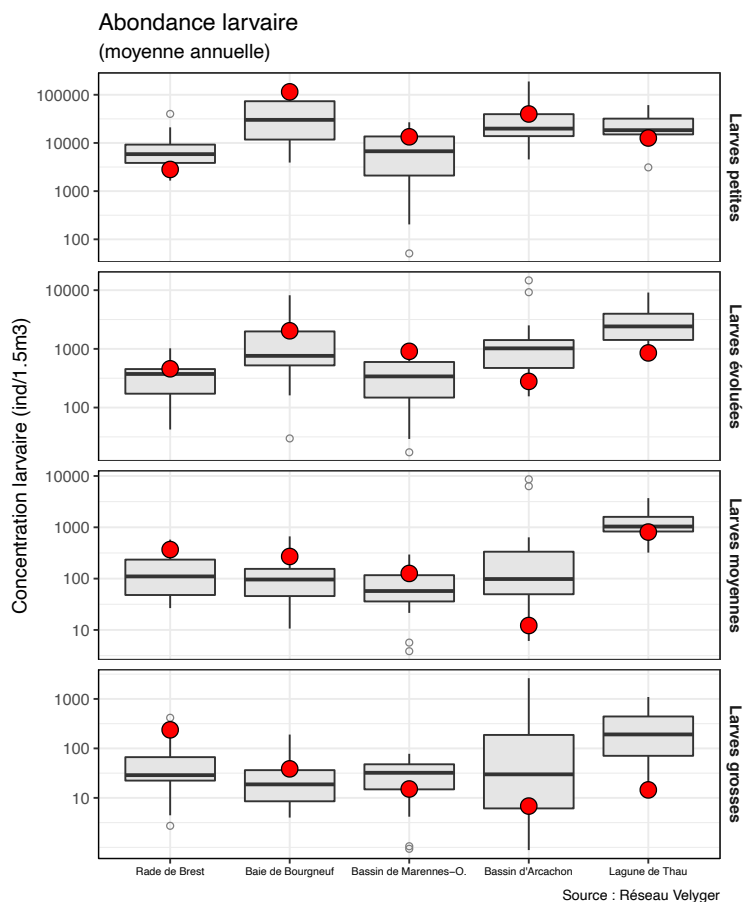
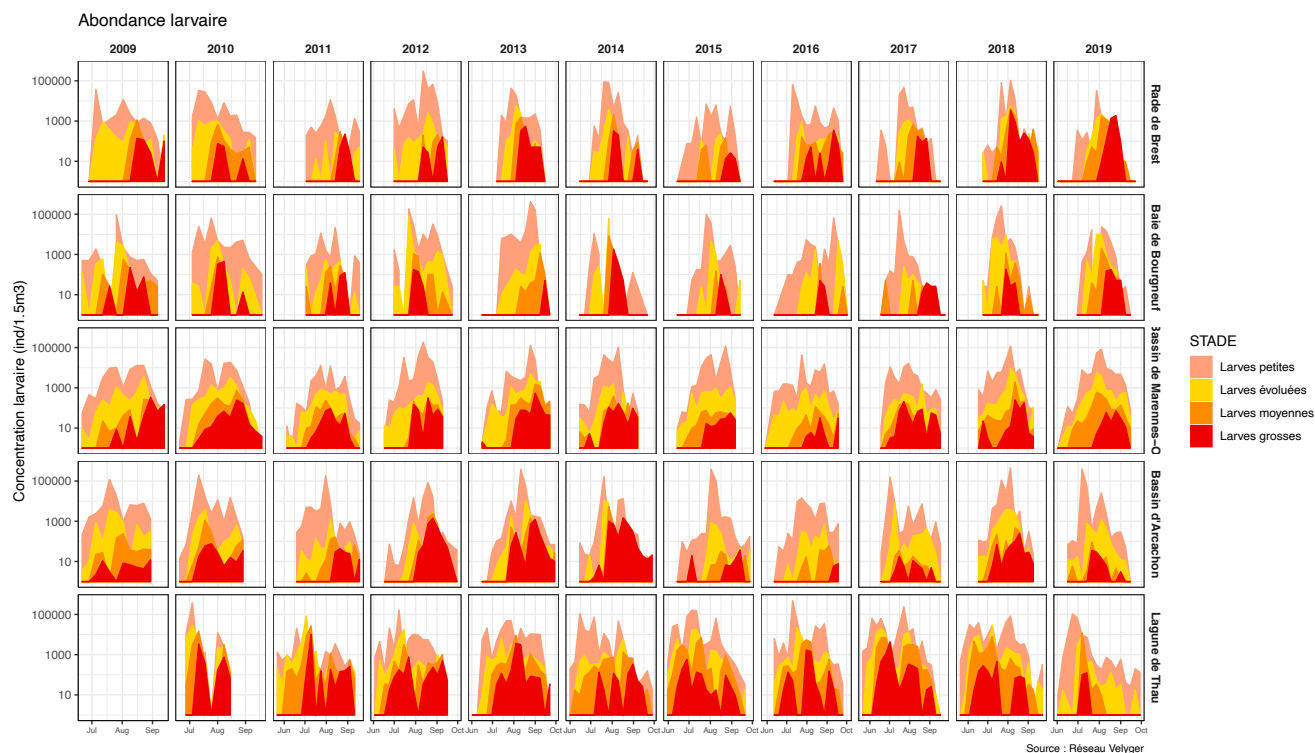


Figure 23 : Abondance larvaire (Nb larves évoluées/1,5 m³) observée au cours de l'année 2019 et comparaison avec les années antérieures. Graphe supérieur : distribution temporelle des valeurs observées pour chaque secteur et pour chaque stade d'évolution larvaire. Graphe inférieur : boîte à moustaches présentant la distribution des valeurs moyennes pour chaque secteur et chaque stade d'évolution larvaire (l'année en cours est symbolisée par le point rouge).

○ **Tendance temporelle sur le long terme**

En complément, la figure 24 ci-dessous montre l'évolution sur le long terme des abondances larvaires moyennes, pour chaque stade de développement et chaque secteur. Il ressort de l'analyse de cette figure :

- L'absence de tendance décennale marquée pour les stades "larves petites" et "larves évoluées": les concentrations larvaires présentent des distributions assez stables dans le temps indépendamment du secteur d'étude ;
- Une plus grande variabilité interannuelle est observée pour les stades "larves moyennes" et "larves grosses", mais avec l'absence de tendance sur le long terme. Il convient cependant de noter que depuis 5 années consécutives, les concentrations en larves grosses sont plutôt faibles en Baie de Bourgneuf ou dans le Bassin d'Arcachon, cette situation méritant d'être surveillée à l'avenir.
- La Rade de Brest présente quant à elle des variations un peu cycliques avec une nette augmentation de larves évoluées, moyennes et grosses ces dernières années de façon un peu similaire à 2013-2014.

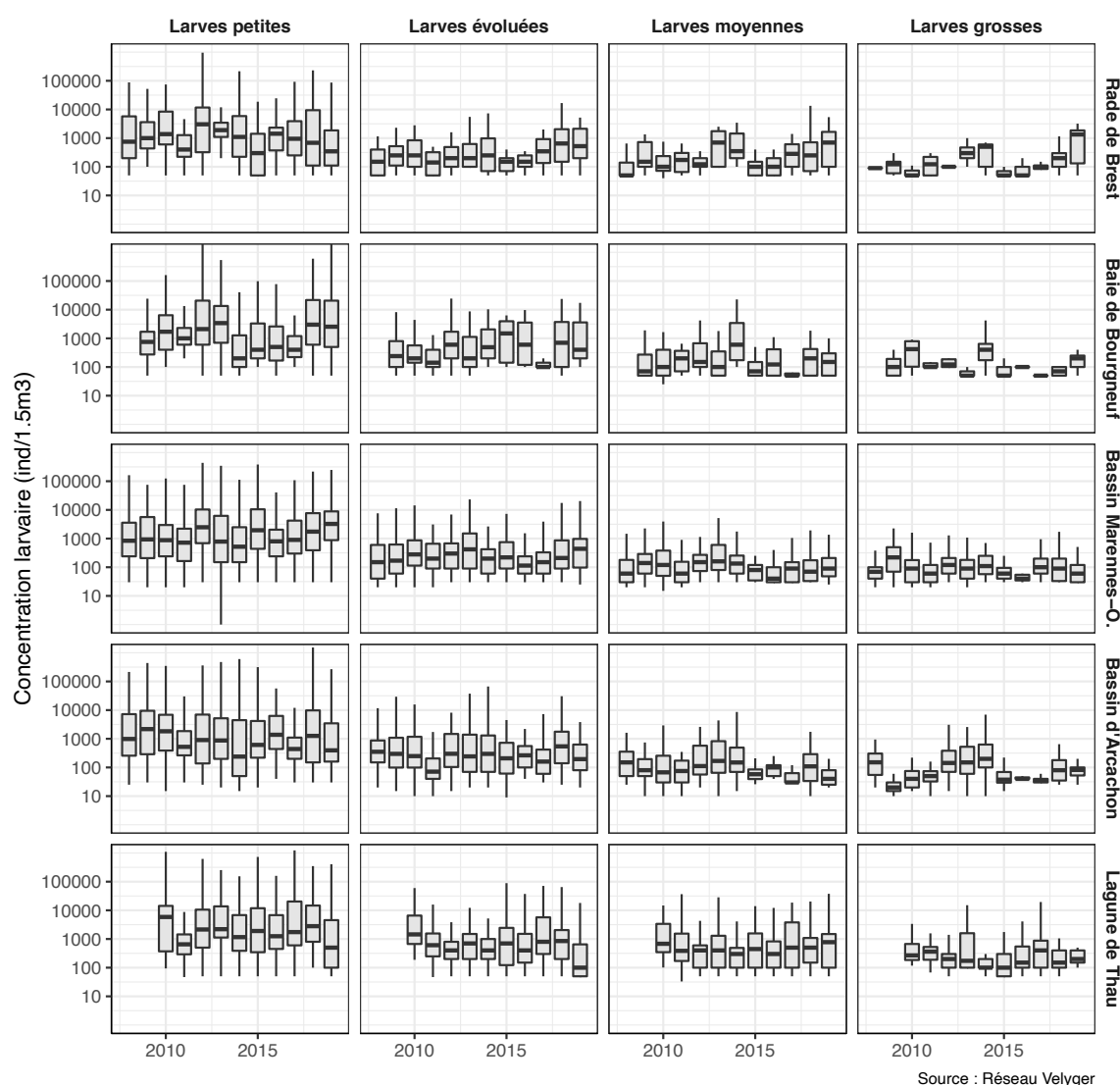
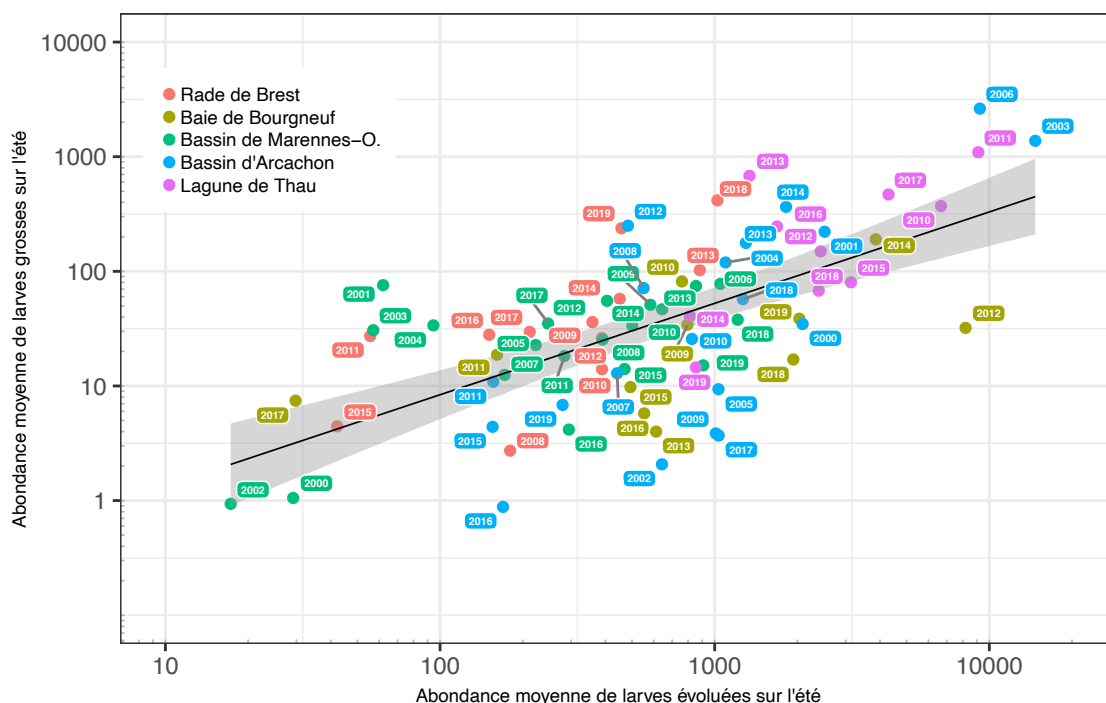


Figure 24 : Évolution des abondances moyennes de larves sur l'été pour chaque stade et pour chaque secteur. Noter la faible concentration en larves grosses sur le Bassin d'Arcachon ainsi qu'en Baie de Bourgneuf ces dernières années, ainsi que l'évolution cyclique en Rade de Brest.

○ **Corrélations entre les stades larvaires**

En complément de la description de la variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire, la figure 25 ci-dessous montre, tous sites et toutes années confondus, la relation qui existe entre l'abondance de larves évoluées et l'abondance de larves grosses, et permet, là aussi, de positionner l'année en cours par rapport aux années antérieures. L'analyse détaillée de cette figure révèle les points suivants :

- Tout d'abord, la Lagune de Thau présente des valeurs qui se positionnent généralement dans le cadran supérieur du nuage de points proches des bonnes années observées à Arcachon. Pour la première fois depuis le début du réseau, les valeurs 2019 se positionnent en retrait, au milieu du nuage de points.
- A l'opposé, le site Rade de Brest se positionne généralement plutôt dans le cadran inférieur du nuage de points avec des concentrations faibles à modérées de larves, mais l'année 2019, tout comme 2018, est atypique avec des valeurs se positionnant dans le cadran supérieur proche des valeurs observées à Thau ou à Arcachon lors des bonnes années.
- Entre ces deux extrêmes se situe généralement les Pertuis Charentais et le Bassin d'Arcachon, présentant selon les années des valeurs se situant dans le cadran supérieur, inférieur ou tout simplement au cœur du nuage de points. A noter que pendant de nombreuses années, le Bassin d'Arcachon se distinguait très nettement des Pertuis Charentais par des concentrations en larves (évoluées et grosses) nettement supérieures avec des années parfois record (comme 2003, 2006). A l'opposé, les Pertuis Charentais pouvaient présenter de très mauvaises années (comme 2000, 2002). Et, d'une façon générale, les nuages de points pour ces deux sites étaient bien distincts : les valeurs des Pertuis Charentais occupant la partie inférieure, celles pour le Bassin d'Arcachon occupant la partie supérieure. C'est désormais moins le cas, et l'année 2019 se positionne au cœur du nuage de points pour les deux bassins.
- Enfin, la Baie de Bourgneuf présente généralement des valeurs très variables d'une année à l'autre et les observations s'éparpillent complètement sur toute la gamme des valeurs du nuage en atteignant parfois les extrêmes (e.g. 2017 versus 2014). L'année 2019 présente des valeurs plutôt élevées et se positionne en marge du cadran supérieur.



Source : Réseau Velyger

Figure 25 : Relation entre l'abondance de larves évoluées et l'abondance de larves grosses pour les 5 sites du réseau VELYGER toutes années confondues. Notez que la régression établie sur ce nuage de points présente un coefficient de détermination R^2 de 0,60 et permet d'évaluer une survie moyenne de l'ordre de 10% entre ces deux stades.

5.3.2 Survie larvaire

La survie larvaire peut être approchée, en partie, par le calcul du rendement entre l'abondance de larves grosses et l'abondance de larves petites sur l'été. Ce rendement est avant tout fonction des caractéristiques physiques du bassin (temps de résidence, conditions hydrodynamiques, volume moyen) mais aussi des conditions environnementales moyennes rencontrées lors de la vie larvaire (température de l'eau, régime de vents, abondance de nourriture). La figure 26 montre les valeurs moyennes de survie obtenues pour chaque secteur et permet de positionner l'année 2019 par rapport aux années antérieures

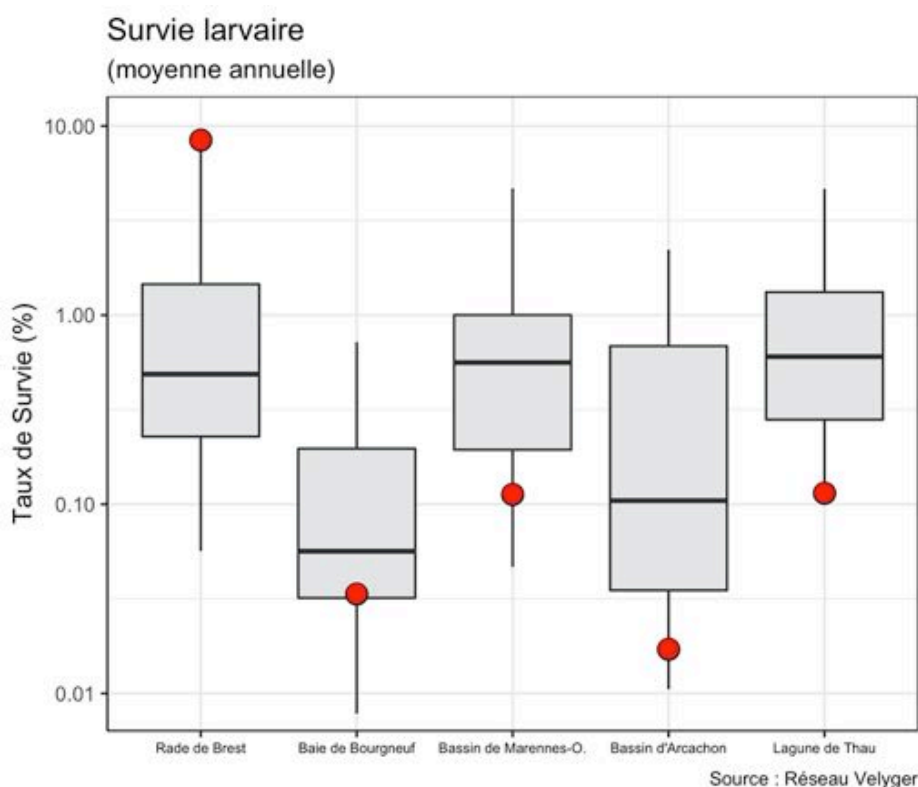


Figure 26 : Rendement larvaire moyen (en %) pour les principales cohortes observées en 2019 dans chaque secteur. Cette survie est calculée à partir d'un ratio entre l'abondance moyenne (calculée sur tout l'été) de larves en stade 1 (larves petites) et celle en stade 4 (larves grosses).

Il ressort, pour l'année 2019, que :

- La survie observée en Baie de Bourgneuf est généralement plus faible que sur les autres secteurs et cette année la valeur de survie moyenne pour 2019 se positionne dans l'intervalle interquartile mais avec une valeur faible de 0,03 %.
- Ensuite, les survies intermédiaires sont généralement observées pour le Bassin d'Arcachon, les Pertuis Charentais et la Rade de Brest avec des valeurs comprises entre 0,1% et 1%. Cette année, c'est toujours le cas pour les Pertuis et le Bassin d'Arcachon, avec des valeurs respectivement de 0,13 et 0,02 %. Par contre, la Rade de Brest présente cette année les plus fortes valeurs de survie larvaire observées sur ce secteur, avec un ratio de 8 %.
- Enfin, la Lagune de Thau présente généralement des survies les plus fortes avec des valeurs proches de 1%. ce n'est pas le cas cette année, caractérisée par les valeurs les plus basses observées pour ce secteur (respectivement 0,11%).

5.3.3 Larves grosses et intensité du captage

Pour terminer cette série d'analyse sur les données larvaires, il convient de s'intéresser à la relation entre l'abondance de larves grosses mesurée tout au long de l'été et le captage (cumulé) obtenu à l'automne sur les collecteurs posés au cours de l'été. Pour se faire, seuls les secteurs faisant l'objet d'une estimation du captage la plus optimisée possible (Maurer *et al.*, 2009b) ont été utilisés : le secteur Centre dans les Pertuis Charentais a été écarté, car insuffisamment échantillonné et les résultats encore expérimentaux obtenus sur le captage dans la Lagune de Thau limitent l'intérêt de les représenter sur ce graphe.

La figure ci-contre, présente les relations entre la concentration moyenne en larves au stade « Grosses » obtenue au cours de l'été pour un secteur donné et l'intensité du recrutement cumulé (sur coupelle) estimé à l'automne sur ce même secteur (nombre total de naissain incluant individus morts et vivants). Ces relations, actualisées pour l'année 2019, se caractérisent toujours par des coefficients de corrélation assez élevés. Elles permettent aussi d'établir, dès la fin de l'été, une prévision du captage à l'automne. En outre, cette forte relation entre abondance de larves grosses à l'été et recrutement à l'automne montre aussi qu'il n'y a vraisemblablement pas de verrous biologiques clés, chez cette espèce, au moment de la métamorphose et de la fixation. Par contre, dans la Lagune de Thau, cette relation n'est pour l'instant pas démontrée et cette exception prouve que le problème lié à la variabilité du captage dans la Lagune trouve son explication dans une cause différente de celles rencontrées sur la façade atlantique (e.g. Lagarde *et al.*, 2017, 2018b, 2019, Ubertini *et al.* 2017). De façon schématique et simplifié, nous pouvons établir, sur la base de cette figure générale et de la relation sous-jacente, les correspondances générales suivantes :

- Une abondance moyenne de larves grosses, sur l'ensemble de l'été, inférieure à 20 larves/1,5m³ entraîne un recrutement faible se traduisant par un captage généralement inférieur à 20 naissains par coupelle (nombre total incluant les naissains morts et vivants).
- Une abondance moyenne de larves grosses entre 20 et 200 larves/1,5m³ fournit généralement un recrutement modéré et un captage compris entre 20 à 200 naissains par coupelle.
- Une abondance de larves grosses entre 200 et 2000 larves/1,5m³ soutient un fort recrutement et permet un captage compris entre 200 et 2000 naissains par coupelle, qualifié de « bon à excellent ».
- Une abondance moyenne de larves grosses au-dessus de 2000 larves/1,5m³ engendre un recrutement pléthorique et un captage très abondant, supérieur à 2000 naissains par coupelle, qualifié « d'exceptionnel ».

Pour l'année 2019, les résultats contrastés selon les secteurs peuvent se résumer ainsi :

- Dans le Bassin d'Arcachon, l'abondance de larves grosses en quantité faible sur l'été (comprise entre 2 et 11 larves/1,5m³) a entraîné un captage faible (à modéré) entre 26 et 44 naissains/coupelle selon les secteurs.
- Dans les Pertuis Charentais, la concentration faible à modérée de larves grosses de l'été (comprise entre 3 et 22 larves/1,5m³) s'est traduite par un captage modéré, variant 57 à 211 naissains/coupelle selon les secteurs.
- En Baie de Bourgneuf, les concentrations moyennes en larves grosses ont été faibles à modérées avec seulement 39 larves/1,5m³ en moyenne. Il en ressort un captage modéré de 59 naissains/coupelle.
- En Rade de Brest, les fortes abondances de larves grosses mesurées sur l'été (238 larves/1,5 m³) constituant un record décennal avec 2018. Elles ont permis un captage excellent variant, selon le secteur, de 700 à plus de 2000 naissains/coupelle.
- Enfin, dans la Lagune de Thau, la pratique du captage reste encore expérimentale et les performances obtenues dépendent totalement des techniques mises en œuvre par les professionnels. Cela dit, la moyenne sur l'été de larves grosses a été faible (18 larves/1,5m³), c'est la valeur la plus faible enregistrée depuis la création du réseau. Dans ce contexte, il n'a pas été observé de captage cette année.

Ces résultats de recrutement sont détaillés dans le paragraphe suivant.

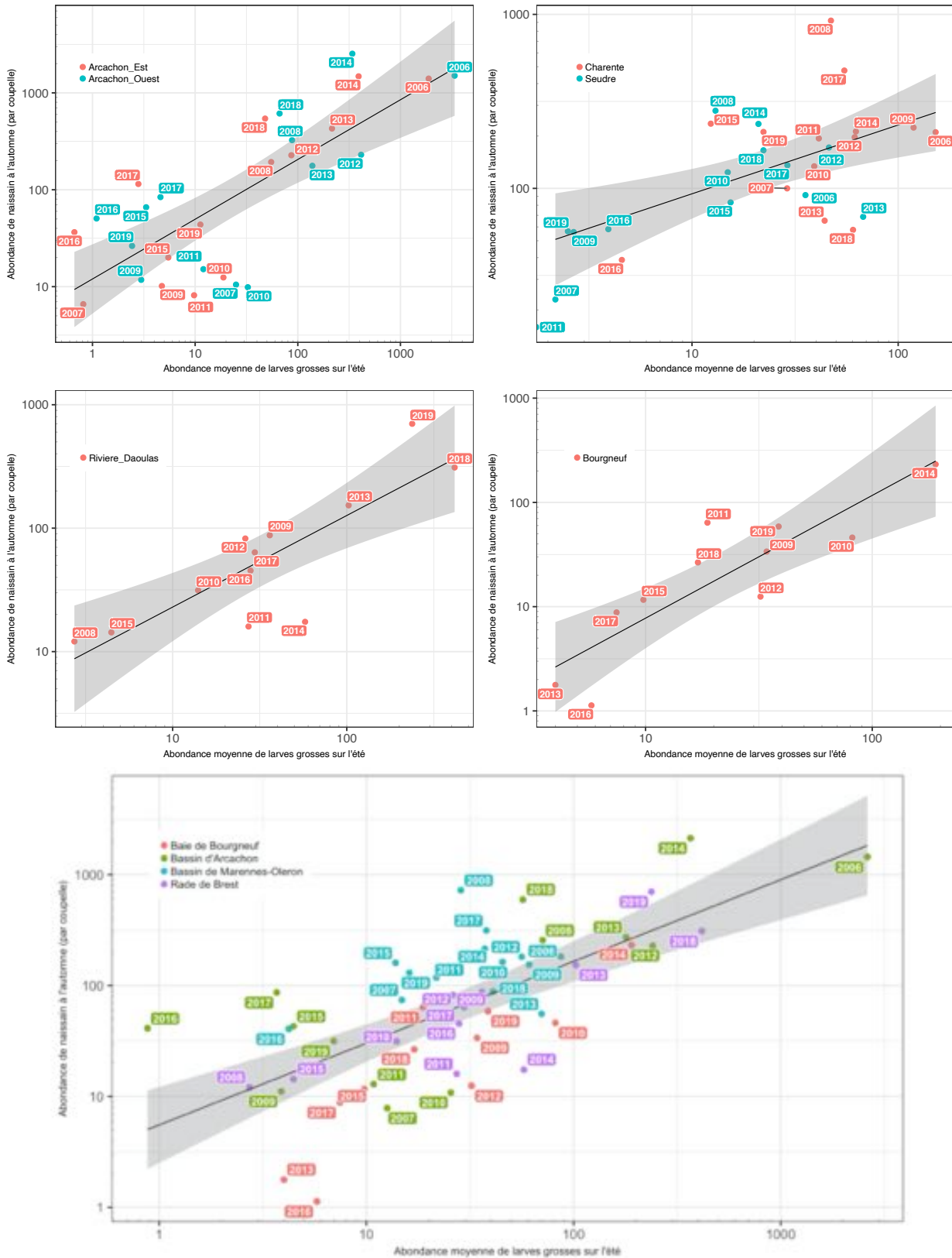


Figure 27 : Relation entre l'abondance moyenne de larves grosses au cours de l'été (pour 1.5 m³) et l'intensité du captage estimé à l'automne (nombre total de naissain exprimé en équivalent coupelle). Les 4 graphes supérieurs présentent les relations par secteur et le graphe inférieur la relation générale tous secteurs confondus (en utilisant les valeurs moyennes observées par bassin). NB : Les valeurs pour la Lagune de Thau ne sont pas représentées sur ces graphes, car pour ce secteur la variabilité du recrutement reste encore liée à la pratique du captage par les professionnels (technique et calendrier de pose des collecteurs, méthode d'exondation, durée d'immersion totale).

5.4 Estimation du recrutement annuel



Le recrutement est l'étape ultime du cycle de reproduction d'une espèce, il conditionne le renouvellement d'une population. La complexité du recrutement réside dans le nombre important et cumulatif de chaque processus impliqué : (1) la fécondité et la période de ponte des adultes (2) l'abondance, le transport et la survie larvaire, (3) les facteurs contrôlant l'installation ou la fixation. De plus, ces processus sont non-linéaires, inter-agissent plus ou moins (chaîne de facteur) et opèrent à différents niveaux d'échelle spatiale et temporelle (e.g., Pineda et al., 2008). Si le recrutement échoue plusieurs fois de suite, la population décline et peut disparaître surtout si d'autres facteurs défavorables s'additionnent, par exemple, des facteurs liés aux pressions anthropiques multiples et variées (e.g. Sale, 1991). Par contre, dès que les conditions redeviennent favorables à la vie larvaire, la forte fécondité individuelle caractéristique fréquente chez les invertébrés marins suffit à reconstituer rapidement de nouvelles populations (e.g. Hugues et al., 2000). Derrière toutes ces notions fondamentales, se cache une vraie discipline de l'écologie marine : la 'supply-side ecology' (e.g. Grosberg & Levitan, 1992, Underwood & Fairweather, 1989) communément reprise dans la thématique du déterminisme du recrutement. Les travaux montrent progressivement qu'une partie importante de la variabilité du recrutement est liée à l'influence des facteurs de l'environnement sur les premiers stades de développement (e.g. Blenckner & Hillebrand, 2002 ; Stenseth et al., 2003 ; Lehodey et al., 2006 ; Menge et al., 2009). Compte tenu du contexte du changement global, l'intérêt pour l'étude du déterminisme environnemental du recrutement est, on ne peut plus, d'actualité.

5.4.1 Comparaison à l'échelle nationale et tendance temporelle

Chaque année, des campagnes d'échantillonnage sont effectuées, en période automnale (octobre-novembre) dans chaque bassin afin d'estimer, sur les parcs de captage ou en milieu naturel, l'abondance moyenne du recrutement de l'année écoulée. Pour les parcs de captage, la méthodologie utilisée sur chaque site est adaptée de Maurer *et al.* (2009b)⁴. Pour le suivi en milieu naturel, là où il n'y a pas de parcs de captage (Côte Ouest Cotentin), la méthode est celle présentée par Pien et al (2016). La figure ci-contre synthétise, pour chaque secteur, les résultats 2019 du recrutement et la série temporelle associée. Il ressort pour l'année écoulée que :

- La Rade de Brest se caractérise, en 2019, par **un recrutement excellent**, avec des valeurs moyennes de captage comprises entre 701 et 2486 naissains par coupelle. Il s'agit des plus fortes valeurs sur ce secteur depuis 2008.
- La côte Ouest Cotentin se caractérise par **un recrutement assez proche** de celui de la Rade de Brest : les bonnes années et les mauvaises années sont généralement les mêmes sur ces deux secteurs. C'est moins le cas en 2019, mais cette analyse de corrélation entre les deux secteurs reste à approfondir dans les années à venir.
- La Baie de Vilaine a été suivie pour la 5^{ème} année consécutive par le bureau d'étude Cochet-environnement. Sur ce secteur, le recrutement y est, cette année, **modéré** avec en moyenne 126 naissains par coupelle.
- La Baie de Bourgneuf présente, cette année, **un recrutement modéré** avec des valeurs autour de 59 naissains par coupelle. Ces résultats sont légèrement plus élevés que ceux des années antérieures (années de captage faible). Ils sont plus faibles que ceux de l'année 2014 mais comparable à ceux des années 2009 à 2011.
- Les Pertuis Charentais sont caractérisés, en 2019, par **un recrutement modéré**, avec des valeurs moyennes, selon les secteurs, comprises entre 57 et 211 naissains par coupelle, de façon assez similaire aux années antérieures.
- Le Bassin d'Arcachon est caractérisé cette année par **un recrutement tout juste modéré**, avec des valeurs moyennes comprises entre 26 et 44 naissains par coupelle selon les secteurs. Ces résultats similaires aux années 2015-2016 contrastent très fortement avec les valeurs très fortes observées en 2018.
- La Lagune de Thau est souvent caractérisée par **un recrutement très variable** tant sur le plan spatial que temporel. Certaines années et sur certains sites les valeurs peuvent être élevées : e.g. 2017 et 2018 sur Bouzigues. Mais en 2019, le recrutement a été inexistant pour toute la lagune en lien avec une abondance très faible en larves grosses.

⁴ Notons que, en ce qui concerne le captage, il existe plusieurs types de collecteurs (tuile, coupelle, tube crénelé, plénos) et les professionnels n'utilisent pas forcément le même type. Dans un souci d'inter-comparaison, le collecteur choisi comme référence ici a été la coupelle (car elle est utilisée dans chaque bassin). Cependant, à titre d'indication, les précédents rapports (e.g. Pouvreau *et al.*, 2015) fournissent des éléments de corrélation permettant d'établir des équivalences entre les différents types de collecteurs.

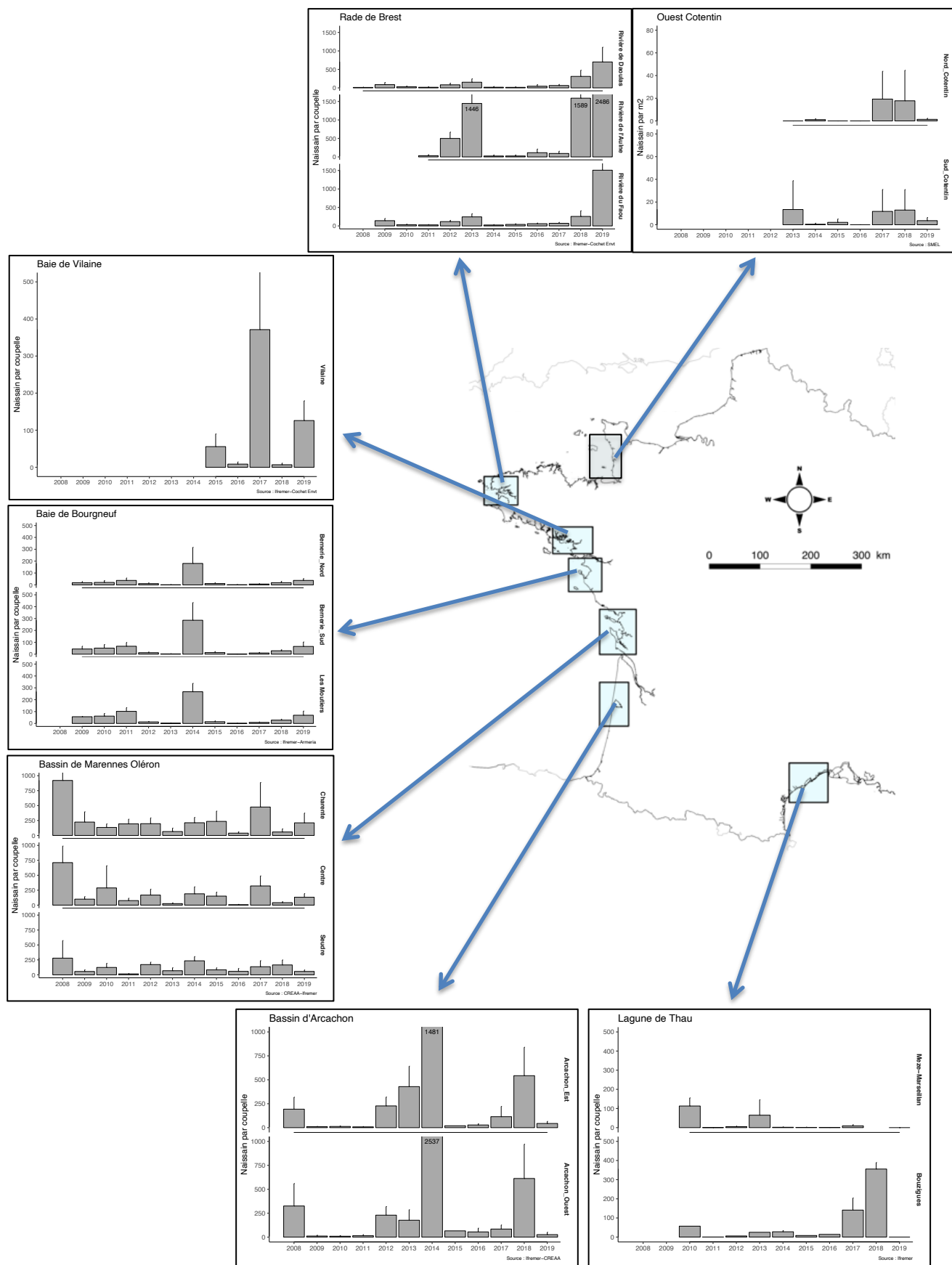


Figure 28 : Abondance moyenne du recrutement en 2019 en France par secteur (naissain total par couplelle ou m²) et comparaison aux années antérieures. Source : Ifremer - Creaa - SMEL - Cochet - Armeria

5.4.2 Structuration géographique du recrutement

Au sein de chaque bassin, le recrutement est plus ou moins corrélé entre les sites étudiés. La figure 29 ci-dessous fournit les corrélations géographiques les plus significatives qui se dégagent au fur et à mesure des suivis obtenus par le réseau VELYGER.

- En Rade de Brest, le recrutement obtenu dans la rivière du Faou est toujours très corrélé au recrutement obtenu en rivière de Daoulas ($R^2=0.98$) en y étant systématiquement supérieur. L'année 2019 avec ses fortes valeurs observées confirment encore un peu plus cette relation.
- En Baie de Bourgneuf, le recrutement est corrélé entre les différents sites suivis, avec un gradient croissant du nord vers le sud. La figure ci-dessous montre la corrélation ($R^2=0.95$) entre le secteur le plus au nord (Bernerie Nord) et le secteur le plus au sud (Moutiers). L'année 2019 complète cette relation en se positionnant au cœur du nuage de points.
- Dans les Pertuis Charentais, seuls les secteurs Charente et Centre sont corrélés ($R^2=0.87$), la Seudre présente systématiquement un recrutement différent sans relation avec les deux autres secteurs du bassin. L'année 2019 confirme cette relation en se positionnant au cœur du nuage de points.
- Dans le Bassin d'Arcachon, les deux secteurs Ouest et Est présentent toujours des performances de recrutement corrélés ($R^2=0.95$), avec des valeurs souvent supérieures sur la partie Ouest. L'année 2019 avec ses faibles valeurs observées confirment à nouveau cette relation.
- Enfin, aucune tendance ne se dégage dans la Lagune de Thau (non représenté).

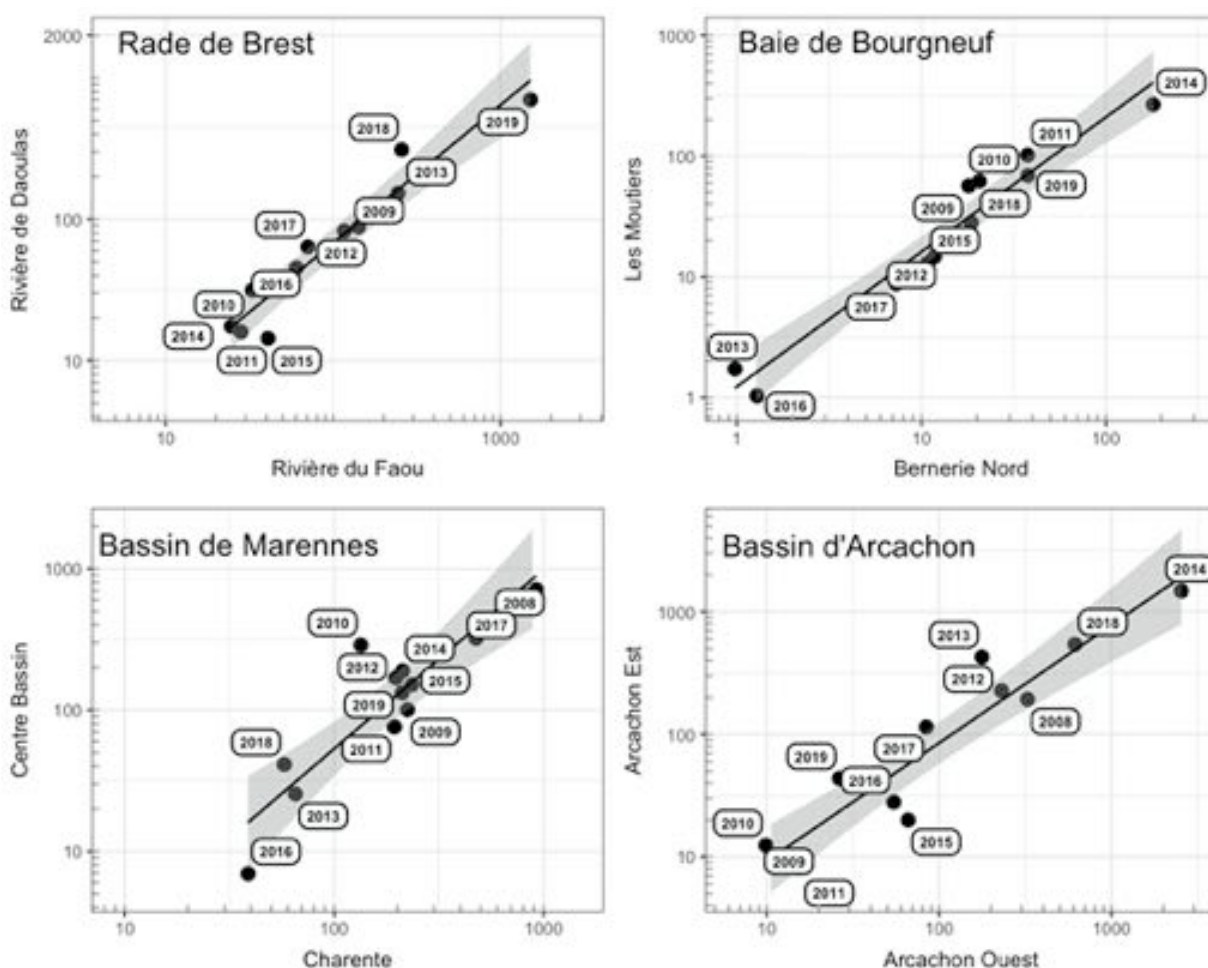


Figure 29 : Relation géographique entre les intensités de captage obtenues dans les différents sites au sein de chaque bassin suivi par le réseau VELYGER. Les sites présentant peu de corrélations spatiales entre eux n'ont pas été représentés : il s'agit de la Seudre dans les Pertuis Charentais et des différents sites suivis dans la Lagune de Thau ou sur la côte Ouest Cotentin.

5.5 Synthèse sur la reproduction et le recrutement 2019

5.5.1 Conditions hydroclimatiques générales de l'année

L'année 2019 s'inscrit dans la tendance générale du réchauffement climatique. A l'échelle de la France, avec une anomalie de +1,1°C, l'année 2019 est au 3ème rang des années les plus chaudes depuis 1900 (Figure 30) juste derrière 2018 (+1,4°C) et 2014 (+1,2 °C). Au niveau de chacun des sites du réseau VELYGER, 2019 constitue la cinquième année consécutive présentant une anomalie thermique moyenne supérieure de +1°C par rapport à la normale. Les écarts thermiques sont plus marqués sur les sites les plus méridionaux (de la Baie de Bourgneuf à la Lagune de Thau) et un peu moins marqués au nord (*e.g.* Baie des Veys). A l'échelle saisonnière, cette année chaude résulte surtout d'une forte anomalie dès de l'hiver puis de l'été et de l'automne.

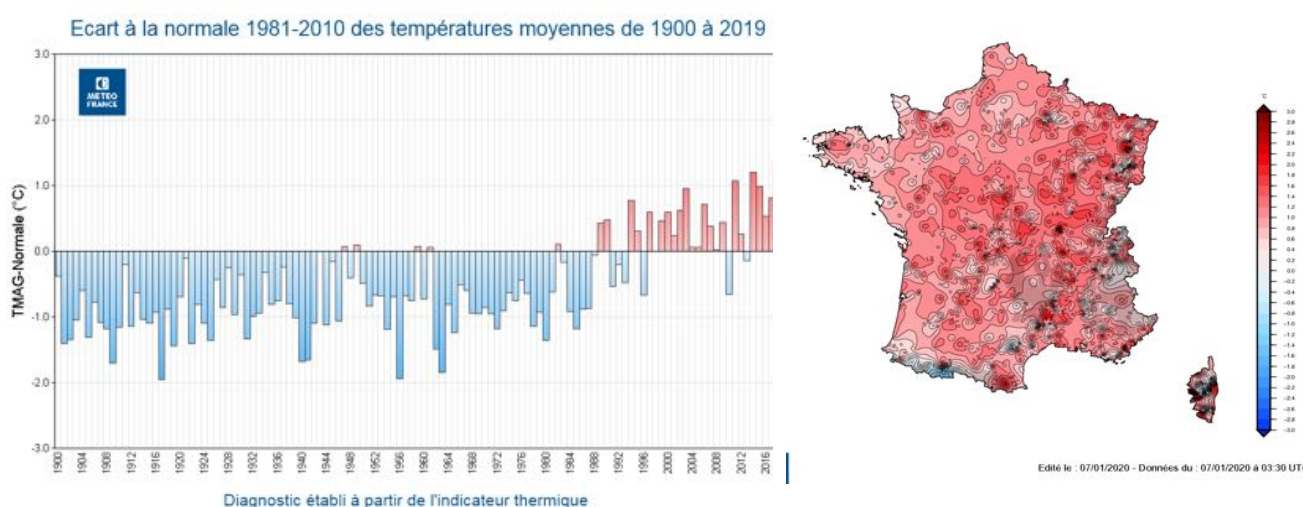


Figure 34 : Carte d'anomalie thermique moyenne de l'année 2019 à l'échelle de la France (période de référence : 1981-2010) et série historique des écarts à la normale depuis 1900 (Source : Météo France⁵).

Ces conditions climatiques se sont traduites, au niveau côtier, par des températures de l'eau particulièrement élevées : les anomalies thermiques des masses d'eau dépassent par endroit +3°C au cours du mois de juillet et aucune anomalie négative n'est observée au cours de l'été sur la plupart des secteurs suivis par le réseau.

Sur le plan pluviométrique, l'année 2019 est moins sèche que les années antérieures, notamment en raison d'un important cumul pluviométrique au dernier trimestre alors que de janvier à septembre, les précipitations sont restées particulièrement déficitaires. Elle se classe ainsi parmi les années chaudes et plutôt humides, proche de 2014 et 2018 (Figure 31).

⁵ <http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/bilan-2019/bilan-climatique-de-l-annee-2019>

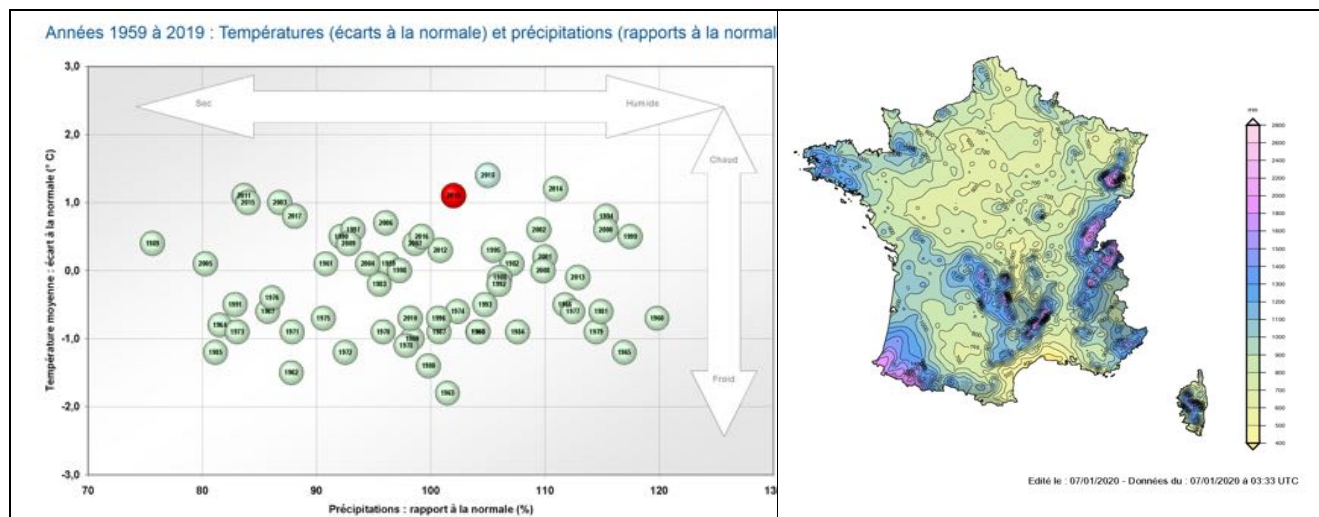


Figure 31 : Carte d'anomalie pluviométrique moyenne de l'année 2019 à l'échelle de la France (rapport à la moyenne sur la période de référence : 1981-2010) et classement des années selon leur degrés d'anomalies thermiques et pluviométriques depuis 1981 (Source : Météo France).

Au niveau des secteurs suivis par le réseau, on constate en conséquence un premier semestre présentant plutôt des valeurs hautes de salinité avec une chute brutale à l'automne. Ces conditions se sont traduites par des concentrations printanières en phytoplancton plutôt dans les normales sur la plupart des secteurs à l'exception de la Lagune de Thau.

5.5.2 Schéma général du cycle de reproduction de l'huître creuse

Sur la base des résultats antérieurs obtenus par le réseau VELYGER depuis sa création (*e.g.* Pouvreau et al., 2016) et des nouvelles données acquises au cours de l'année 2019 présentées tout au long de ce rapport, il nous est possible de proposer un schéma général pour mieux expliquer la variabilité spatio-temporelle 2019 de la reproduction de l'huître creuse en France. Ce schéma, que l'on peut construire comme une chaîne de facteurs, résumé sur la Figure 32, s'organise de la manière suivante :

- (1) L'abondance printanière en phytoplancton agit quantitativement sur la maturation et détermine la fécondité en début d'été. Cette abondance en phytoplancton est en partie sous la dépendance des apports d'eau douce hivernaux et printaniers. En 2019, sur le plan pluviométrique, l'hiver et le printemps se sont situés en-dessous ou proches des normes, en conséquence, **les concentrations en phytoplancton étaient plutôt dans les normales favorables à des indices dans les normes.**
- (2) La température moyenne de l'eau en début d'été détermine en partie la date de la ponte principale. Sur la façade atlantique, en raison d'un début d'été particulièrement chaud, la température de l'eau au-dessus des normales a permis une **ponte principale plutôt précoce** pour l'ensemble des secteurs en conformité avec le modèle thermique proposé depuis plusieurs années.
- (3) La quantité de jeunes larves présentes dans l'eau dépend de l'abondance et de la localisation des stocks d'huîtres adultes contribuant au captage, de leur fécondité individuelle et du synchronisme de leur ponte, ce synchronisme étant favorisé par les forts contrastes thermiques (*e.g.* Bernard et al., 2011). En 2019, **les pontes ont été plutôt synchrones et les abondances de jeunes larves ont été dans les normales.**
- (4) Une fois les larves émises, leur vitesse de développement et leur abondance à chaque stade (*i.e.* leur survie) dépendent directement de la température de l'eau lors du développement larvaire. Une température basse rallonge la durée de la vie larvaire (PLD), ce qui favorise une dispersion plus

importante et une survie plus faible. Cette survie peut varier **d'un facteur 1000** (i.e. de 0,01 % à presque 10 %) selon les sites et la température de l'eau. **En 2019, la durée de vie larvaire s'est située dans les normes, voire exceptionnelle en Rade de Brest.**

- (5) La quantité de larves grosses dépend directement de l'abondance de jeunes larves (étape 3) et de leur survie (étape 4). **En 2019, ces étapes ont été plutôt favorables.** Ainsi, cela aboutit en moyenne sur la façade atlantique à **des abondances de larves « grosses » modérées à fortes**, comprises entre 20 larve/1,5 m³ (Baie de Bourgneuf) et plus de 400 larves/1,5 m³ (Rade de Brest).
- (6) Enfin, une relation de proportionnalité directe existe entre l'abondance moyenne de larves grosses (étape 5) au cours de l'été et le recrutement observé à l'automne sur les collecteurs. Cette relation permet une prédiction du captage dès la fin de l'été. **En 2019, le captage a donc été modéré à excellent selon les secteurs (conformément aux abondances de larves grosses).**
- (7) Seule exception à cette règle de proportionnalité : la Lagune de Thau qui malgré des abondances de larves « grosses » plutôt élevées présente, chaque année, un captage souvent faible ou très variable. Une pratique zootechnique adaptée à ce secteur sans marée devrait permettre à terme d'assurer un bon captage systématique (e.g. Lagarde 2018a).

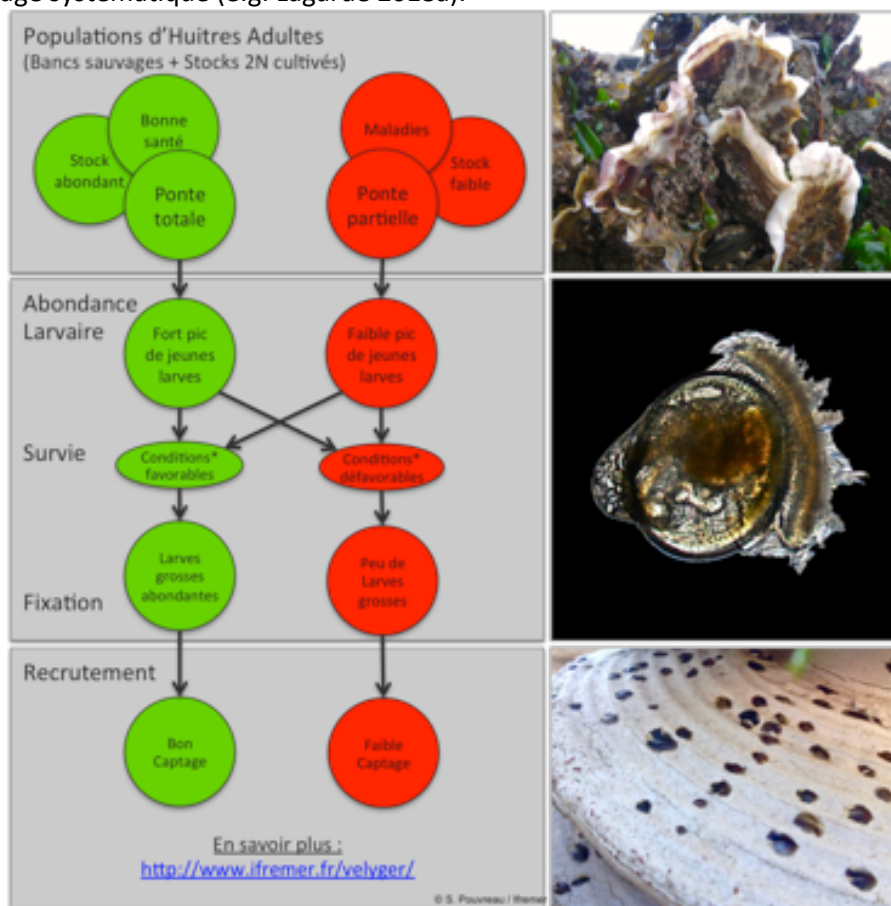


Figure 32 : Schéma récapitulatif expliquant les grands traits de la variabilité du recrutement et du captage de l'huître creuse sur les côtes françaises. Légende : * la température estivale est le facteur majeur influençant la survie des larves, mais les facteurs contrôlant le temps de résidence des masses d'eau (hydrodynamique du secteur, coefficient de marée, régime de vent) ainsi que les conditions trophiques (petit phytoplancton) jouent aussi un rôle déterminant.

5.5.3 Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction

Depuis 2008, le réseau VELYGER suit le cycle de reproduction de l'huître creuse dans les différents écosystèmes côtiers de la Rade de Brest à la Lagune de Thau, sa variabilité en fonction des conditions environnementales, notamment dans le contexte du changement climatique. Ce réseau s'intéresse plus spécifiquement aux étapes suivantes : fécondité des adultes, phénologie de la ponte, abondance larvaire et intensité du recrutement annuel. Il ressort progressivement de ces suivis différents résultats clairement établis, qui sont synthétisés ci-dessous.

- **Fécondité des populations d'adultes**

Chez l'huître creuse, la gamétogenèse se déroule tout au long du printemps à la faveur du réchauffement des eaux (e.g. Gourault et al., 2018) et des blooms de phytoplancton (Gangnery et Pouvreau, 2018). Cette étape conduit à un gain de chair (relativement à la croissance en coquille) qui se traduit par une augmentation progressive de l'indice de condition, celui-ci devenant maximal juste avant la ponte. Cet indice de condition maximal constitue un proxy pertinent de la fécondité potentielle d'une population d'huîtres. Suivi sur 10 années dans 8 écosystèmes contrastés il ressort que certaines populations d'huîtres présentent plutôt des fécondités fortes (Baie des Veys, Rade de Brest, Pertuis Charentais), d'autres des fécondités plutôt faibles (Bassin d'Arcachon, Baie du Mont St Michel et dans une moindre mesure Baie de Vilaine). La Baie de Bourgneuf présente quant à elle une situation intermédiaire avec des indices assez variables selon les années.

Ensuite, en été, généralement à la faveur d'un choc thermique, l'huître émet ces gamètes lors du frai, appelé communément « ponte » (e.g. Bernard et al., 2016). Bien sûr, pour un secteur donné, tous les bancs d'huîtres n'émettent pas forcément leurs gamètes de façon synchrone, la localisation géographique de ces différents bancs de reproducteurs au sein de chaque bassin constitue donc aussi un élément important dans l'approvisionnement en jeunes larves. Ces stocks notamment leur nature (localisation, sauvages, cultivés, 2N/3N, niveau bathymétrique) restent très mal connus et on fait l'hypothèse arbitraire d'une relative stabilité d'une année à l'autre. Mais, sur le long terme, des tendances aux effets difficiles à évaluer sont probablement à l'œuvre : augmentation des densités de triploïdes dans les élevages, mortalités inconnues sur les stocks sauvages, restructuration du DPM. **Le réseau VELYGER recommande une évaluation décennale de ces stocks par bassin, ou à défaut préconise des politiques locales de gestion raisonnée et de conservation des récifs sauvages devenus maintenant quasiment patrimoniaux, certains récifs sauvages ayant plus de 50 ans (e.g. Beck et al., 2009).**

- **Phénologie de la ponte**

Le deuxième point très important qui ressort du réseau concerne la date de la ponte principale dans chaque secteur. Cette étape très « fugace », qui se déroule sur quelques heures une ou deux fois par an à l'échelle individuelle, constitue une clé déterminante dans le cycle de reproduction (Bernard et al., 2016). Évènement phénologique par excellence, il est aussi amené à évoluer avec le réchauffement climatique (Gourault et al., 2018). Avec 10 ans de suivis, le réseau met en évidence les résultats suivants.

Sur les secteurs en Manche (Baie du Mont Saint Michel et Baie des Veys) **la ponte est possible, mais quand elle survient, elle est souvent tardive** (généralement en août/septembre), c'est pourquoi le recrutement reste encore faible dans ces milieux septentrionaux.

En Rade de Brest, la ponte survient généralement en août (e.g. Gourault et al., 2018) et mais là aussi il peut y avoir des années pour lesquelles localement certaines « populations » d'huîtres ne pondent pas (on parle de ponte asynchrone). Les années à ponte tardive et asynchrone entraînent généralement un mauvais recrutement. *A contrario*, un été chaud permet généralement des pontes synchrones, de fortes abondances de jeunes larves, une survie élevée et un recrutement élevé. **C'est exactement le cas des années 2018 et 2019 pour la Rade de Brest.**

En Baie de Vilaine ainsi qu'en Baie de Bourgneuf, **la ponte est systématique mais reste très variable d'une année à l'autre.** A titre d'exemple, sur la Baie de Bourgneuf, la date de ponte principale **peut varier entre le début juillet et la fin août** selon les années. Une ponte précoce sera généralement suivi d'un recrutement significatif, une ponte tardive d'un recrutement faible.

Sur le secteur des Pertuis Charentais, la date de ponte principale semble assez stable et a lieu généralement **dans la deuxième quinzaine de juillet** (éventuellement début août). Cette relative stabilité entraîne généralement un recrutement (au moins pour le secteur Charente) toujours significatif. Depuis 2008, le recrutement sur ce secteur présente, en effet, la plus faible variation interannuelle de tous les sites suivis par le réseau.

Sur le secteur du Bassin d'Arcachon, la date de ponte se révèle **très variable : elle peut survenir début juillet et certaines années au-delà du 15 août.** Ce décalage phénologique de plus d'un mois a des conséquences directes : quand les jeunes larves apparaissent lors des vives eaux du mois d'août, le risque de dispersion hors du bassin est plus élevé, alors que les mortes eaux et les faibles vives eaux de juillet leur sont plus favorables. Cette tendance pourrait expliquer en partie l'augmentation de la variabilité interannuelle du captage observée depuis les années 2000. Cela dit depuis deux ans, à la faveur d'étés particulièrement chauds la ponte a eu lieu, à nouveau, en juillet.

Enfin pour la Lagune de Thau, les pontes y sont **généralement très précoces** mais aussi asynchrones. Elles ont lieu systématiquement avant les autres secteurs de la façade atlantique, généralement en juin. Et on peut désormais affirmer que les déficits de recrutement sur ce secteur ne sont vraisemblablement pas liés à cette étape de la reproduction.

- **Abondance et survie des larves**

La ponte principale sur un secteur se traduit généralement par un pic massif de jeunes larves dans les jours qui suivent. L'intensité, la dynamique et l'évolution de ces pics constituent des descripteurs très fins pour évaluer l'abondance, le développement et la survie des jeunes larves émises. Ces proxys sont généralement des clés essentielles pour comprendre le recrutement ultérieur. **La durée du développement des larves ainsi que leur survie sont extrêmement variables d'un site à l'autre**, d'une année à l'autre car elles dépendent de nombreux facteurs : température de l'eau, conditions hydrodynamiques (forcées par les coefficients de marée et les régimes de vent), conditions trophiques (en liaison avec la compétition), présence de prédateurs, pathogènes et/ou de polluants. Depuis 2008, le réseau VELYGER suit ces abondances larvaires tout au long de l'été et sur l'ensemble des secteurs du réseau dans le cadre de différentes collaborations et contrat d'études. Cette base de données est unique et est désormais accessible à la communauté au travers du serveur Seanoe (Pouvreau *et al.*, 2016). Il ressort de cet observatoire pluriannuel les points remarquables suivants.

Tout d'abord, l'abondance en jeunes larves est complètement sous la dépendance de la nature des pontes : les pontes totales et synchrones se traduisent par des pics élevés de jeunes larves (> 100 000 larves/1.5 m³) alors que des pontes peu synchrones se traduisent par des faibles pics de jeunes larves (< 10 000 larves/1.5 m³). Une fois les larves émises, la température et le temps de résidence des masses d'eau sur chaque secteur au moment du développement larvaire constituent vraisemblablement les autres clés du recrutement, au moins pour les secteurs de la façade atlantique. Or, chaque secteur de recrutement présente des caractéristiques physiques, notamment hydrodynamiques, qui lui sont propres.

La partie Est de la Rade de Brest présente probablement **les temps de résidence les plus longs** (e.g. Petton et al., 2020) des secteurs suivis par le réseau VELYGER (à l'exception de la Lagune de Thau). Il s'agit aussi d'un site pour lequel les durées de vie larvaire sont généralement longues (20-25 jours), compte tenu des températures toujours un peu plus faibles dans ce bassin septentrional. Dans ces conditions, si les températures de l'eau sont favorables, le recrutement y est généralement bon. Les larves sur ce secteur sont présentes généralement en août et on montre effectivement que le recrutement y est particulièrement corrélé à la température des masses d'eau au mois d'août (Figure 33) Les observations 2019 confortent à nouveau cette relation.

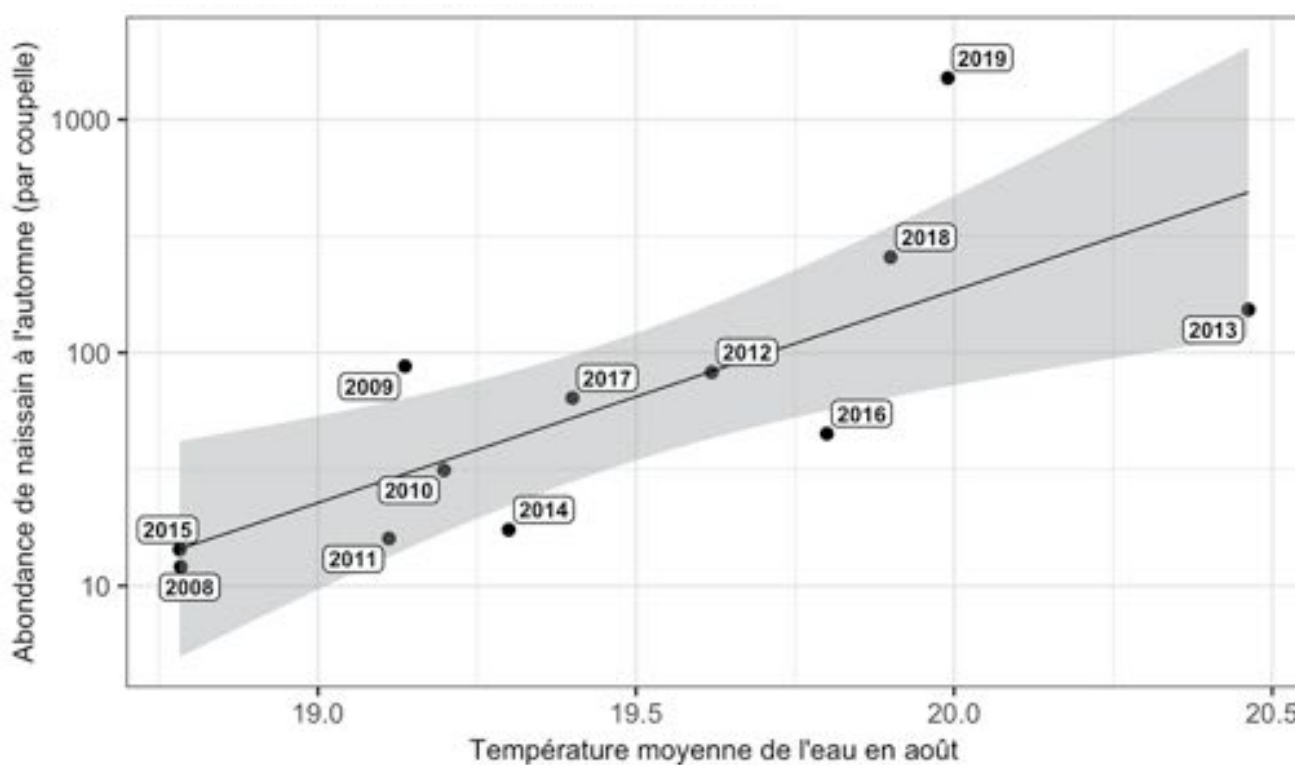


Figure 33 : Relation entre la température moyenne de l'eau au mois d'août et le recrutement à l'automne en Baie de Daoulas (Rade de Brest).

Sur le secteur de la Baie de Bourgneuf, beaucoup d'éléments acquis depuis le début du réseau laissent penser que **la circulation hydrodynamique de ce système relativement ouvert pourrait être un facteur défavorable à la survie larvaire** surtout lors d'étés frais ou tout juste dans les normes. La mise en œuvre d'un modèle hydrodynamique reste une étape à envisager dans les années à venir si l'on souhaite mieux comprendre la dynamique du recrutement dans ce secteur particulier. Il ressort en tout

cas que la survie larvaire y est très variable d'une année à l'autre et cela décide ensuite de l'efficacité du recrutement.

Pour les Pertuis Charentais, il ressort de l'ensemble des suivis, **une grande complexité dans la distribution spatiale et la dynamique des larves** sur l'ensemble du bassin (Bernard, 2011). En effet, pour tous les autres écosystèmes étudiés dans le réseau national, il y a toujours une corrélation intra-bassin assez élevée entre l'abondance en larves (stade « grosses ») et le recrutement ultérieur, mais cette relation est peu significative pour ce secteur. Il en est de même pour le suivi des cohortes larvaires. Dans la plupart des écosystèmes, l'identification des cohortes est évidente, alors que pour ce secteur elle est systématiquement délicate à réaliser : les larves « petites » disparaissent assez rapidement sans forcément présenter d'évolution et l'arrivée sporadique de larves « grosses » reste difficile à interpréter.

Cette complexité est à relier à la circulation hydrodynamique ouverte de cet écosystème proposé par Bernard *et al.*, (2010). Ces travaux montrent que selon les conditions hydro-climatiques de l'été, les secteurs au nord (Charente) peuvent bénéficier d'apports allochtones de larves et les secteurs au sud (Seudre) présentent un risque accru d'export de larves. Dans ce contexte, la préservation des stocks sauvages de reproducteurs en amont de ces zones constitue, sans aucun doute, une garantie d'avenir pour la pérennité du captage dans les Pertuis Charentais.



Figure 34 : Carte simplifiée des liens privilégiés entre les bancs potentiels d'émission de larves et les zones de captage dans les Pertuis Charentais, d'après Bernard (2011)

Pour le Bassin d'Arcachon, il ressort que la température de l'eau lors du développement des cohortes est un critère décisif pour la survie : pour des températures inférieures à 22°C, la survie larvaire devient très basse (< 0,01%) et le recrutement irrémédiablement faible. Par contre, en cas d'été favorable (> 24°C), les températures élevées garantissent une bonne survie (> 1%) et assurent généralement un captage satisfaisant voire excellent (Figure 35). Entre ces deux conditions extrêmes, il est vraisemblable que la survenue des larves en période de vive eaux ou de morte eaux jouent alors un rôle significatif.

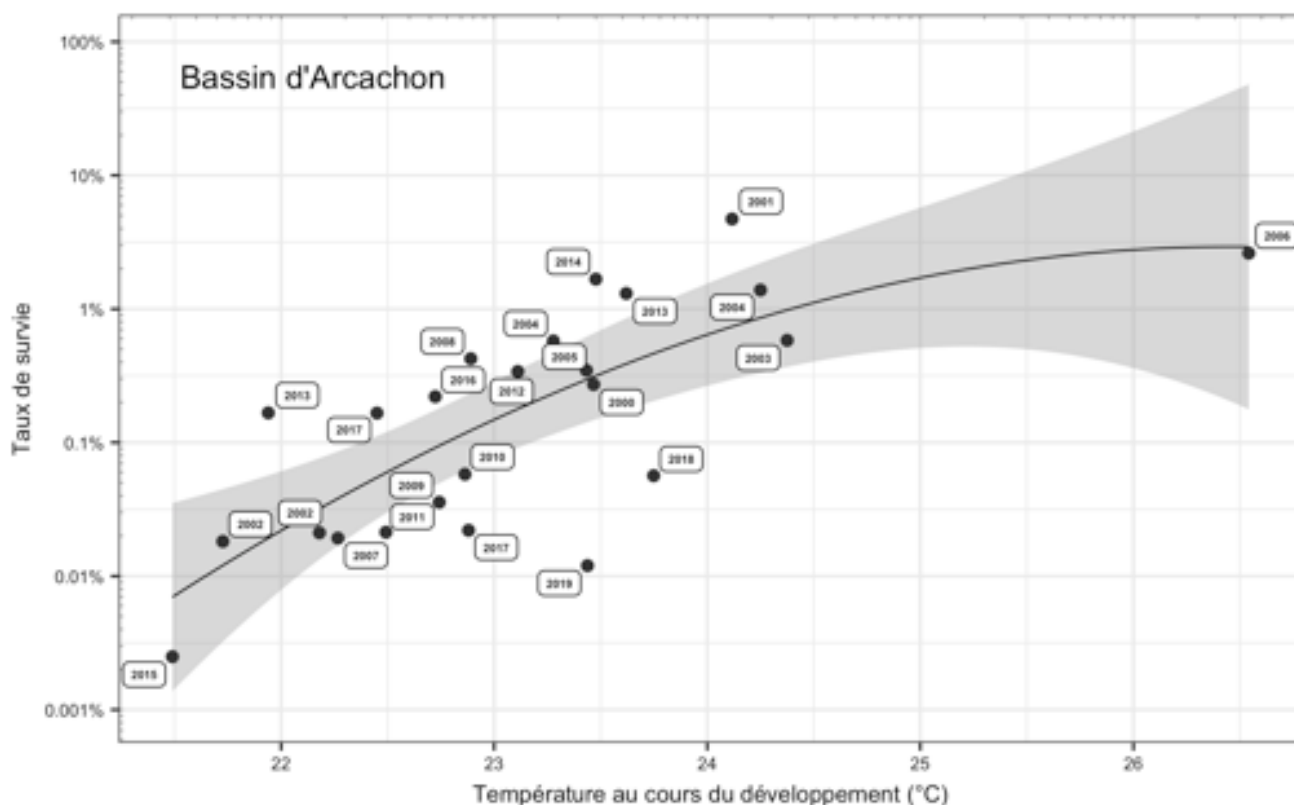


Figure 35 : Relation entre la température de l'eau au cours du développement larvaire et le taux de survie de la principale cohorte de larves de l'été sur le Bassin d'Arcachon. Le taux de survie est calculé par le ratio entre l'abondance maximum de larves au stade "grosse larve" et celle au stade "petite larve". Notez que les dernières années 2017, 2018 et 2019 sortent un peu du nuage de points.

Enfin, en ce qui concerne la Lagune de Thau, les températures de l'eau sont toujours très élevées lors du développement larvaire ($> 25^{\circ}\text{C}$) et par conséquent les durées de vie larvaire sont les plus courtes des sites suivis par le réseau (PLD ~ 12 j) et les survies toujours favorables ($> 1\%$). Dans ces conditions, les concentrations moyennes de larves 'grosses' sont souvent modérées à fortes et constituent généralement les meilleurs scores sur le plan national. C'était un peu moins le cas pour l'année 2018, même si les valeurs restaient encore élevées. En 2019, pour la première fois les survies larvaires sont mauvaises (0,11%) et sont à relier avec un épisode caniculaire observé dans la lagune cette année associé à un fonctionnement écologique non favorable pour le recrutement des huîtres.

- **Larves grosses et recrutement**

À l'issue de toutes les étapes rappelées précédemment, il reste dans la colonne d'eau, en concentration variable, des larves au stade « larves grosses » prêtes à se fixer. À l'exception de la Lagune de Thau, le réseau VELYGER montre une relation assez forte entre l'abondance moyenne de ces larves grosses sur l'été et le recrutement estimé à l'automne. Cette relation peut se résumer de façon assez simple de la manière suivante :

- Une abondance moyenne de larves grosses, sur l'ensemble de l'été, inférieure à 20 larves/1,5m³ aboutit à un recrutement généralement inférieur à 20 naissains par coupelle (nombre total incluant les naissains morts et vivants), qualifié de « captage faible » ;

- Une abondance moyenne de larves grosses entre 20 et 200 larves/1,5m³ fournit généralement un recrutement compris entre 20 à 200 naissains par coupelle, qualifié de « captage modéré » ;
- Une abondance de larves grosses entre 200 et 2000 larves/1,5m³ permet un recrutement compris entre 200 et 2000 naissains par coupelle, qualifié de « captage bon à excellent » ;
- Une abondance moyenne de larves grosses au-dessus de 2000 larves/1,5m³ apporte un recrutement très abondant, supérieur à 2000 naissains par coupelle, qualifié de « captage exceptionnel ».

Selon les années, les abondances de larves grosses sont variables selon les secteurs, mais il ressort trois comportements distincts.

- Les sites atlantiques les plus au nord (de la Rade de Brest aux Pertuis Charentais) présentent des concentrations en larves grosses généralement moins variables et comprises selon les années entre 5 et 200 larves/1.5 m³. Cette caractéristique leur confère généralement des performances de captage généralement significatives mais sans excès.
- Le Bassin d'Arcachon, par contre, peut présenter des valeurs beaucoup plus variables comprises entre 1 et 2000 larves/1.5 m³. Cette caractéristique est à l'origine de l'extrême variabilité du captage enregistré ces dernières années sur ce secteur (de faible à exceptionnel).
- La Lagune de Thau présente toujours des concentrations en larves grosses importantes, comprises entre 100 et 1000 larves/1.5 m³. Le captage devrait donc y être bon systématiquement, mais il reste généralement faible ou variable. Sur ce secteur, le verrou biologique du recrutement se situe justement au niveau de la fixation et de la métamorphose (Lagarde et al, 2017, 2018b, 2019). Ce problème très spécifique à la Lagune de Thau a été pris en charge dans le cadre du projet PRONAMED II et explicité dans une thèse de doctorat (Lagarde, 2018a).

6 Anomalies génomiques des naissains sauvages

Dans le cadre de leur interaction étroite avec leur milieu, les mollusques bivalves peuvent montrer diverses anomalies génomiques comprenant des aberrations chromosomiques, la formation de micronoyaux, des cassures d'ADN ou des changements drastiques du niveau de ploïdie, avec notamment des aneu-ploïdies affectant les cellules circulantes de l'hémolymphe comme c'est le cas lors de l'établissement d'une maladie cancéreuse contagieuse et fatale appelée néoplasie disséminée. Que ce soit pour les moules adultes ou pour les huîtres juvéniles, nos diverses études ont montré que ces anomalies génomiques sont impliquées dans les épisodes de surmortalité et leur niveau initial était étroitement corrélé avec le taux final de mortalité des divers cheptels conchylicoles étudiés. Durant ces travaux, la caractérisation de ces anomalies génomiques a été faite par la cytométrie en flux qui est une méthode de cytogénétique quantitative ayant les avantages d'être sûre, rapide et peu onéreuse. En effet, cette approche est utilisée depuis plusieurs années à la fois dans le cadre de réseaux de surveillance (réseau biovigilance de 2003 à 2014, Benabdelmouna *et al.* 2014), d'action de recherches régionales (CARTAMO, Benabdelmouna & Hemissi 2011) ou nationales (Morbleu, Benabdelmouna & Ledu 2016 ;) et aussi dans le cadre de projets de recherche fondamentale (Benabdelmouna *et al.* 2018 ; Barranger *et al.* 2014).

6.1 Rappel méthodologique

Dans le contexte des surmortalités touchant de façon récurrente en France les cheptels ostréicoles, dans le but final de pouvoir suivre l'évolution du critère « qualité cytogénétique » défini par le taux des anomalies génomiques affectant les cellules somatiques, nous avons proposé pour l'année 2019 de déterminer la variation qualitative et quantitative de la ploïdie de divers lots de naissains captés en 2018 au niveau des principales zones de captage en France. Ainsi, profitant du maillage existant des réseaux Ifremer ECOSCOPA, divers lots de naissains sauvages ont été échantillonnés afin de subir des analyses de ploïdie par cytométrie en flux à partir de biopsies branchiales et ceci afin de déterminer les pourcentages respectifs en anomalies génomiques (AG %) pour chaque lot et établir ainsi une qualité cytogénétique correspondante.

En 2019, 8 lots de naissains sauvages provenant d'autant de sites ont été analysés. Les échantillons de naissains naturels ont été prélevés à raison de quatre sites dans le bassin d'Arcachon, deux sites dans le bassin de Marennes Oléron, un site en baie de Bourgneuf en Vendée et enfin un site en rade de Brest (Tableau 3). Durant la campagne 2019, un total de 1117 naissains ont été analysés : 560 naissains issus du bassin d'Arcachon, 280 naissains issus des Pertuis Charentais, 159 naissains issus de la rade de Brest et 118 naissains issus de la baie de Bourgneuf. Il est important de noter qu'au vu des travaux de rénovation engagés sur le site Ifremer de la Tremblade induisant son arrêt, les différents lots de naissains réceptionnés n'ont pas pu bénéficier d'une installation dans nos structures habituelles les protégeant de la mortalité (eau de mer traitées aux UV). Ainsi, la plupart des lots de naissains réceptionnés ont été analysés en cours de mortalité. Par ailleurs, le lot issu de la baie de Bourgneuf a quant à lui été réceptionné tamisé et après la fin de mortalité qu'il a subie sur son site d'origine. Pour tous ces lots touchés par la mortalité, ceci implique que les résultats obtenus doivent être relativisés dans la mesure où la qualité cytogénétique obtenue après ces analyses ne reflète que partiellement la qualité initiale des différents lots.

Tableau 3 : Sites et bassins prospectés, effectifs collectés, et statut avant analyse.

Bassin	Lot	Effectif	Observation particulière
Arcachon	Comprian	140	Mortalité en cours (30%)
	Graouères	140	Mortalité en cours (25%)
	Le Tés	140	RAS
	La Vigne	140	RAS
Pertuis Charentais	Seudre	160	Mortalité en cours (40%)
	Mérignac	120	Mortalité en cours 40%
Brest	Rade de Brest	159	RAS
Bourgneuf	La Bernerie	118	Triés après mortalité récente

Pour déterminer le niveau de ploïdie d'un naissain, chaque échantillon est analysé individuellement par cytométrie en flux et comparé à un témoin interne. Jusqu'à 2014, l'étalonnage du cytomètre a toujours été réalisé en utilisant un témoin interne constitué par des érythrocytes de truite TRBC (Trout Red Blood Cells, DNA reference calibrator, Coulter). Suite à l'arrêt de commercialisation de ce témoin interne par son unique fabricant, des expérimentations ont été réalisées par nos soins afin de remplacer ce témoin interne par des érythrocytes de poulet CRBC (Chicken Red Blood Cells). Un nouveau ratio a ainsi été déterminé à partir de la position moyenne de la fluorescence émise par les cellules somatiques des échantillons divisé par la position moyenne du pic de fluorescence du nouveau témoin interne. Durant ce travail, nous avons mis en évidence que le ratio moyen de fluorescence pour des huîtres diploïdes était de 0,80 (+/- 5%). Ainsi, des huîtres dont la valeur du ratio dépasse 0,84 sont considérées comme étant hyper-diploïdes alors que celles dont la valeur du ratio est inférieure à 0,76 sont considérées comme étant hypo-diploïdes.

6.2 Statut cytogénétique des naissains par secteur

Les naissains issus de la baie de Bourgneuf proviennent du site de la Bernerie. Ces naissains ont été reçus triés après avoir subi de façon complète l'épisode de mortalité printanier. Les naissains analysés de ce site sont donc des survivants qui ne représentent pas le captage naturel initial de ce bassin. Dans cette étude, ces naissains sont donc à considérer comme étant des témoins diploïdes. Comme attendu, les analyses cytométriques montrent pour ce site que 100% des naissains étaient parfaitement diploïdes sans aucun naissain aneuploïde, ni hypo ni hyper-diploïde (Figure 36). Ce résultat indique que i) les analyses réalisées avec le nouveau témoin interne peuvent être validés et ii) en accord avec tous nos résultats passés, la mortalité élimine tous les naissains aneuploïdes alors que les survivants sont des euploïdes, et dans ce cas diploïdes.

Au niveau du bassin d'Arcachon, quatre sites ont été prospectés et 560 naissains ont été analysés. Des taux variables de naissains non diploïdes ont été détectés dans tous les sites analysés (Figure 36). Ainsi des naissains ayant une réduction de leur taille du génome (ratio inférieur à 0.76), considérés ici comme hypo-diploïdes, ont été détectés dans les quatre sites prospectés alors que seul un naissain

ayant une augmentation de sa taille du génome (ratio supérieur à 0.84), considéré ici comme hyper-diploïde, a été détecté dans le site de Graouères. Ainsi, les naissains issus des sites intérieurs du bassin que sont Graouères et Camprian apparaissent comme étant les plus touchés par cette aneuploïdie étant donné que près de 8 % des naissains analysés de ces sites ont une taille du génome non diploïde. Il est important de noter que les naissains issus de ces deux sites ont été analysés alors qu'ils venaient de subir un épisode de mortalité d'environ 20-30% suggérant que le taux réel de naissains aneuploïdes de ces sites est vraisemblablement beaucoup plus élevé que ce qui a été déterminé. Les deux autres sites, le Tes et la Vigne situés vers la sortie du bassin et dont les naissains étaient sans mortalité avant l'analyse, apparaissent comme étant moins touchés par l'occurrence des naissains hypo-diploïdes avec seulement 3,6 % des naissains analysés qui montrent une taille du génome inférieure à la normale.

Au niveau des Pertuis Charentais, 280 naissains issus des sites de la Seudre et Merignac ont été analysés (Figure 36). Pour le site de la Seudre, 4% des naissains analysés sont hypo-diploïdes avec une taille du génome inférieure à la normale diploïde. Pour Merignac, 2,5% des naissains analysés sont hypo-diploïdes et seulement un naissain a été révélé comme étant hyper-diploïde avec une taille du génome supérieure à la normale diploïde. Comme pour certains sites d'Arcachon, les naissains issus des deux sites Charentais étaient en cours de mortalité (40%) avant les analyses cytométriques indiquant par conséquent que les taux de naissains aneuploïdes sont également sous-estimés pour ce bassin.

Au niveau de la rade de Brest, 159 naissains indemnes de mortalité ont été analysés par cytométrie en flux. Seulement 4% des naissains analysés apparaissent comme étant aneuploïdes, 2% hypo-diploïdes et 2% hyper-diploïdes (Figure 36). Relativement aux autres bassins analysés en 2019, le faible taux d'aneuploïdes (plus particulièrement hypo-diploïdes) obtenu pour ce site de la rade de Brest dont les naissains ont été analysés avant toute mortalité visible indique une bonne qualité cytogénétique de ce site.

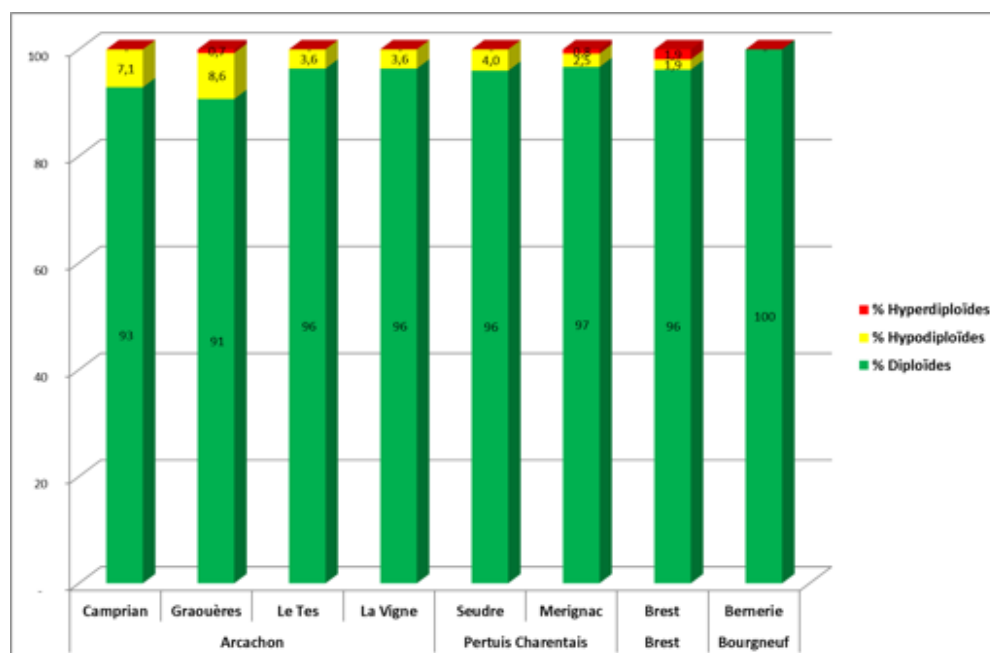


Figure 36 : Distribution intersites des différents niveaux de ploïdie obtenus pour les naissains analysés en 2019.

6.3 Tendance générale

Au niveau des bassins (Arcachon, Pertuis Charentais, baie de Bourgneuf et rade de Brest), en se basant sur les nouveaux ratios moyens de fluorescence standardisés, il apparaît clairement que nos analyses ne mettent pas en évidence la présence d'animaux polyploïdes, ni triploïdes ni à fortiori tétraploïdes, dans les naissains issus du captage naturel, dans ces quatre bassins qui fournissent l'essentiel de ce naissain de captage en France. Par contre, une tendance variable à l'aneuploïdie ADN du type très majoritairement hypodiploïde a été mise en évidence (Figure 37). Cette tendance à l'aneuploïdie ADN des naissains est vraisemblablement sous-estimée vue que, pour des raisons de logistique hors de notre contrôle, plusieurs lots de naissains ont été analysés en cours de mortalité ou même après la fin de celle-ci. Enfin, il est important de noter qu'en 2019 aucun naissain aneuploïde dont le profil typique d'une reproduction de triploïdes ou de tétraploïdes n'a été détecté (hyper-triploïde et hypo-tétraploïdes). Comme pour les années précédentes (campagnes Biovigilance, notamment), ceci implique que l'aneuploïdie ADN observée dans les différents bassins de captage suivis en 2019 est vraisemblablement le résultat de l'impact génotoxiques de facteurs environnementaux via un apport de produits toxiques tels les herbicides, fongicides et métaux lourds dont l'action aneugène et clastogène est bien établie chez les invertébrés marins, en particulier les huîtres et les moules.

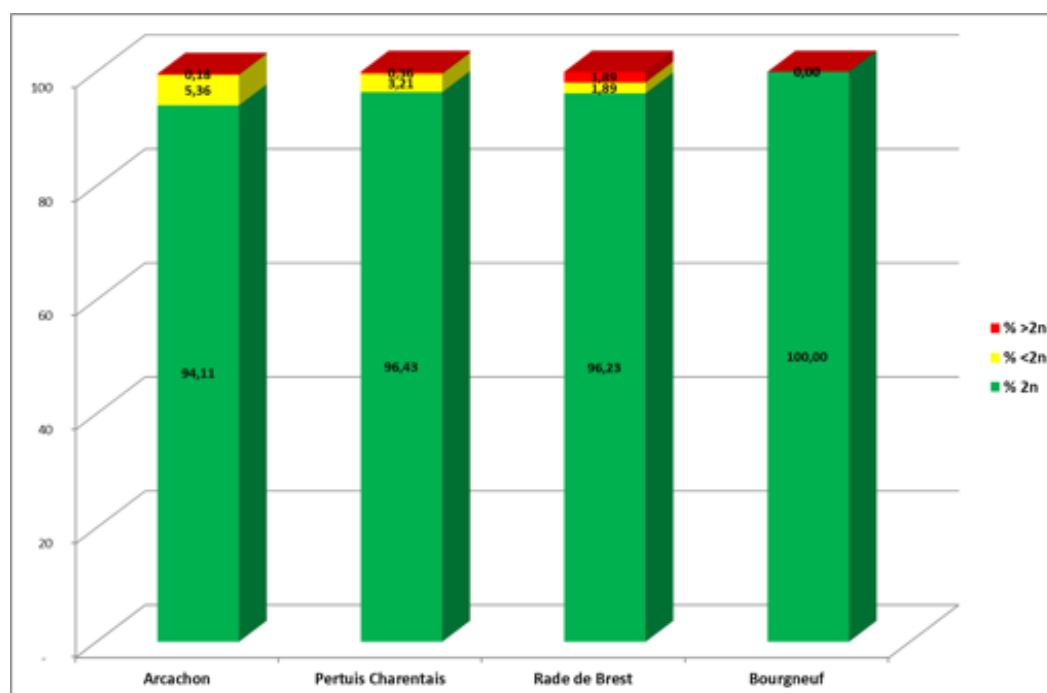
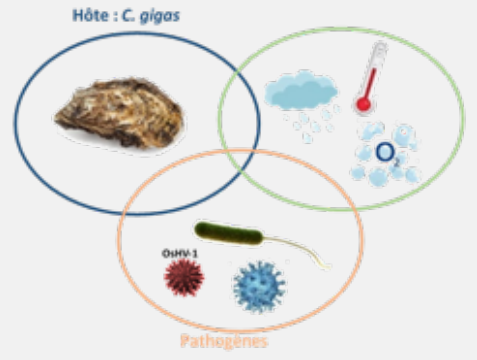


Figure 37 : Synthèse des différents niveaux de ploïdie obtenus pour les naissains analysés en 2019.

7 Vers de nouveaux descripteurs éco-physiologiques



Il est désormais acquis que la température réelle ressentie par l'huître peut protéger de certains phénomènes de mortalité : une température de 29°C appliqué à l'huître induit une réponse thermique dans les tissus qui bloque les mécanismes d'infection par le virus OsHV-1 (Delisle et al., 2018). Sur l'estran l'huître creuse est une espèce purement intertidale qui est très souvent exondée et il apparaît "logique" que sa température corporelle puisse dépasser fréquemment le seuil thermique de 29°C lors de belles journées d'été, ce qui pourrait mieux la protéger de l'infection virale en induisant la réponse thermique dans ses organes.

Aujourd'hui, très peu de données biologiques existent sur la température corporelle des espèces de l'estran et il n'existe aucune donnée chez l'huître creuse *C. gigas*. Les seuls travaux réalisés ont été faits aux USA par Helmuth (1998) sur l'huître américaine *C. virginica*. Par contre, on sait que l'huître en élevage, qui meure massivement de l'infection par OsHV1 dans sa première année, est très peu exondée. Placée de plus en plus bas sur l'estran pour favoriser sa croissance, et subissant des émergences de courte durée, elle pourrait donc subir des variations de température corporelle très différentes de celles subies naturellement par une huître sauvage.

Suite aux résultats de 2018, il semble que les variations très fluctuantes de l'environnement de haut d'estran permettent une plus grande robustesse des huîtres face à leurs pathogènes, et en particulier la robustesse du naissain face à OsHV-1. L'acquisition de données *in situ* du microenvironnement de l'animal sur le long terme et d'indicateurs physiologiques nous permettra de confirmer cette hypothèse.

En 2019, nous avons donc poursuivi l'acquisition de la température dans le microenvironnement de l'animal sur le site ECOSCOPIA de rade de Brest, en fonction des 3 position bathymétriques définies en 2018. Ces données complètent les premières données obtenues en 2018.

7.1 Rappel du matériel et méthode

7.1.1 Capteurs instrumentaux IN et OUT

Des capteurs spécifiques (BODY) permettant de mesurer directement la température dans la cavité palléale de l'huître (Température IN) ont été développés en 2018 par la société NKE en collaboration avec l'unité de l'Ifremer Recherche et Développement Technologique (RDT), Laboratoire Détection, Capteurs et Mesures (LDCM). Le capteur se présente sous la forme d'un capillaire de 1 cm de titane qui héberge la sonde de température, elle-même reliée à un grand support par un petit câble optique. Sous le support se trouve le capteur de pression, qui lui est donc externe (pour désigner le moment exact d'exondation). Les huîtres instrumentées sont des huîtres « sentinelles » petite taille au moment de l'instrumentation (moins de 3 cm, Figure 38). Lors de l'instrumentation, l'huître est anesthésiée et percée, ce qui permet de coller le capillaire à l'intérieur de l'huître pour la mesure endogène. L'huître est ensuite fixée avec de la colle sur le socle pour ne pas que le câble bouge. En gardant les animaux instrumentés en conditionnement au laboratoire pendant plus de 2 mois (hiver 2017-2018), nous avons montré que l'instrumentation BODY ne gêne pas l'animal, et que l'huître gère le capteur BODY comme une impureté endogène : une fine couche de coquille pousse autour du capteur ce qui ne modifie pas la mesure thermique.

Pour chaque hauteur d'estran, nous avons disposé une huître instrumentée avec le capteur BODY (température IN) dans une poche. Ce capteur permet de mesurer la pression et la température endogène de l'animal à haute fréquence. Chaque capteur enregistre les données en autonomie selon un pas d'une donnée par minute.

Pour mesurer la température dans le milieu environnant des naissains, température environnante (température OUT), des capteurs SP2T ((c) NKE) ont été déployé là aussi à chaque hauteur d'estran. Ils permettent de mesurer la pression et la température à haute fréquence. Autonomes, robustes et de faible dimension, ils sont fixés sur les poches et résistent à l'eau de mer et aux intempéries (durée de vie 10 ans). Chaque sonde enregistre les données en autonomie selon un pas d'une donnée par minute. Ces capteurs sont appelés capteurs « OUT » car ils mesurent la température externe aux huîtres, ils renseignent sur leur microenvironnement

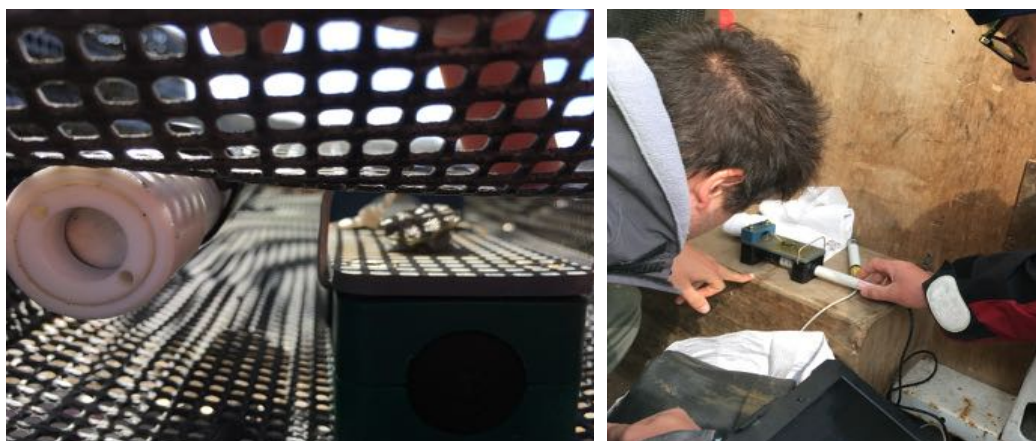
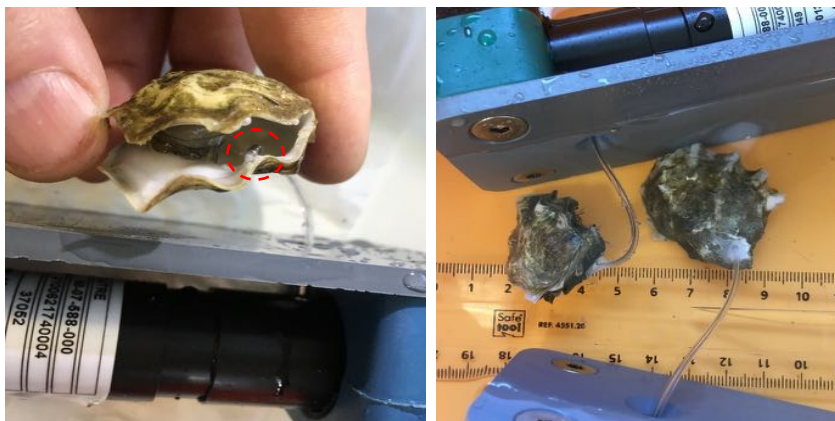


Figure 38 : En haut : instrumentation des huîtres, le capillaire (capteur BODY IN) est visible dans l'huître (en pointillé rouge). En bas à gauche : les capteurs OUT et IN placés ensemble dans les poches ; à droite : récupération des données IN par induction.

7.1.2 Protocole de suivi sur l'estran

Comme en 2018, nous avons déployé des triplicats de poches de 200 Naissains par poche (âgées de 3 mois ; environ d'1 cm) à trois hauteurs d'estran (Haut, Milieu, Bas) sur le site ECOSCOPA de rade de Brest, respectivement à +5 m, +3 m, +1m40 par rapport au zéro hydrographique. Chacun de ces 3 niveaux bathymétriques correspond à des temps d'exondation de respectivement : 80 %, 56 % et 20 %. Chacun des lots est noté : T1H, T1M et T1B. Pour chaque hauteur d'estran, une poche est choisie afin de porter les capteurs IN et OUT. Un logiciel (Winmemo2) permet de lire les données de température et de pression internes (IN) et externes (OUT) de convertir les données de pression en profondeur et d'exporter le tout au format texte (.txt). La lecture des données se fait par lecture radio

pour le OUT et par induction pour le IN avec un crayon « data pencil » qu'on place à proximité du capteur à relever.



Figure 39 : Photo aérienne du site d'expérimentation situé en Rade de Brest à Logonna-Daoulas (Source : GoogleEarth)

7.2 Principaux résultats

La figure 40 montre que plus l'animal est situé en haut d'estran, plus les variations de température de son environnement sont importantes en relation avec les périodes d'exondation. Nous avons pu montrer par exemple que, en haut et milieu d'estran, avec respectivement 80% et 56% de temps exondées, les huîtres pouvaient subir des variations particulièrement importantes : de 2°C le 28 avril jusqu'à 44,1 °C le 21 août 2018. Au contraire, en bas d'estran (seulement 20% de temps exondées), les températures ne varient pas beaucoup sauf aux très grandes marées : les huîtres placées dans ces conditions subissent moins de variations de leur environnement.

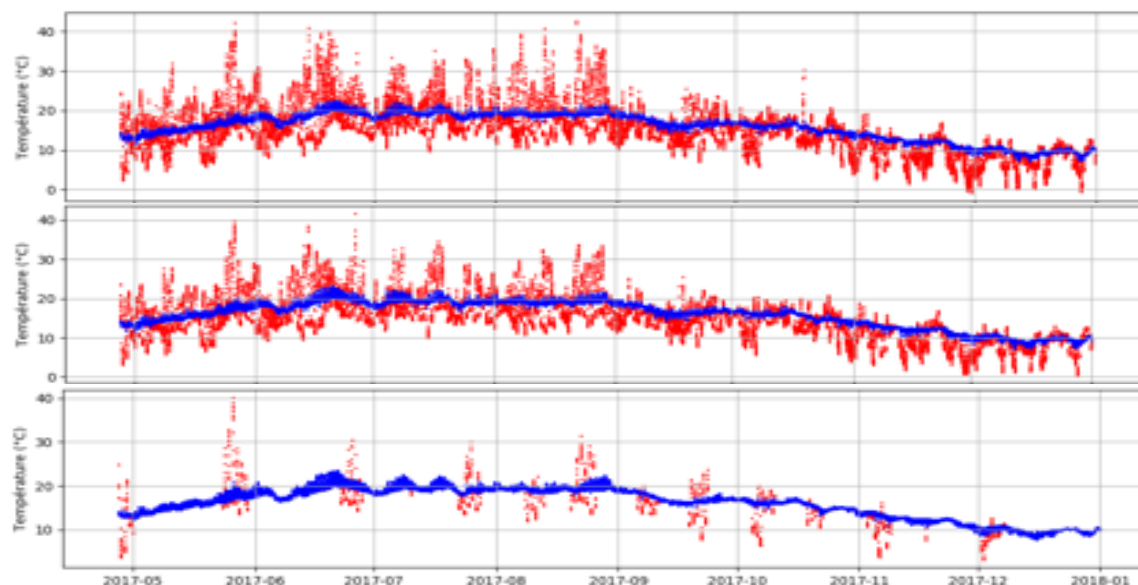


Figure 40 : Suivis des températures environnementales des huîtres en fonction de leur position sur estran (Haut, Milieu, Bas) en fonction du cycle des marées et du cycle saisonnier. Points rouges : température à l'air. Points bleus : température dans l'eau

De plus, grâce aux capteurs de température endogène (capteurs BODY IN), pour la première fois, nous avons pu mesurer la température endogène dans l'animal. D'un point de vue physiologique, la température ressentie par les organes est celle qui gouverne le fonctionnement des cellules et donc le fonctionnement de l'animal pour sa croissance ou sa défense contre les pathogènes. Lors des journées les plus chaudes de l'été, les huîtres de haut d'estran peuvent avoir une température interne proche de 40°C sur le site de la Rade de Brest.

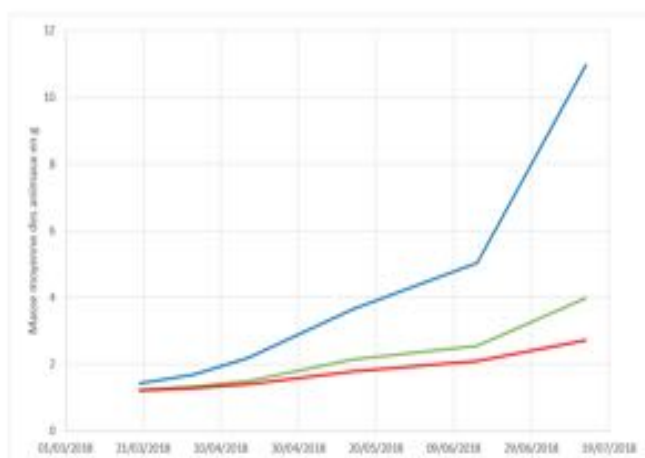
Tableau 4 : Exemples de valeurs min et max mesurées dans l'huître à différents moments en fonction de la position sur estran

	Tmin (°C)	Date (Tmin)	Heure (Tmin)	Tmax (°C)	Date (Tmax)	Heure (Tmax)
Haut	3,28	01/05/2018	01:10:16	39,91	27/06/2018	12:19:16
Milieu	4,03	01/05/2018	1:05:22 & 1:06:22	37,49	27/06/2018	12:13:39
Bas	6,48	30/04/2018	23:02:33	24,46	13/07/2018	10:31:42

La seconde série de mesures annuelles du microenvironnement de l'animal réalisée en 2019 a confirmé ces résultats avec même des valeurs maximales supérieures à 2018. L'été 2019 a été particulièrement chaud et les températures du microenvironnement autour du naissain ont atteint un maximum de 42°C pendant au moins 1 heure en juillet. De grandes amplitudes de températures sont reportées, avec une dynamique très rapides quand la mer se retire ou quand elle remonte : en interface avec la vague de remonté de l'eau, nous avons mesuré que l'huître peut passer en quelques minutes de 13°C à 42°C. Comme en 2018, les températures mesurées au milieu et en haut d'estran sont très semblables, alors qu'en bas l'environnement est beaucoup plus frais et les animaux subissent beaucoup moins de variations.

En ce qui concerne les données écophysiological, nous mettons en évidence en 2019, comme en 2018, que les naissains présentent un gradient de croissance et de survie en fonction de la position sur estran.

Année 2018



Année 2019

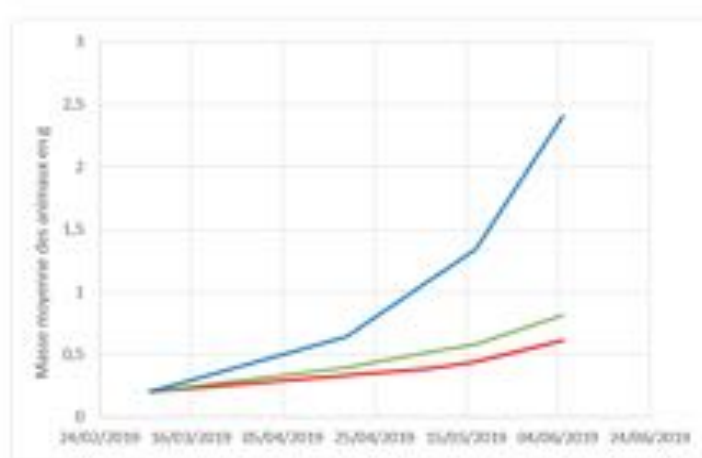


Figure 41 : Différence de croissance en fonction de la position sur estran : haut d'estran (rouge), milieu d'estran (vert) et bas d'estran (bleu). Pour mémoire, les temps d'exondation sur l'année aux différents niveaux sont les suivants : 80%, 56% et 20% du haut vers le bas d'estran.

En haut et au milieu d'estran, le taux de survie est nettement amélioré en 2019 par rapport à 2018 (Cf tableau). La position en haut d'estran ralentit la croissance et augmente la robustesse des naissains. Ces résultats confirment à petite échelle ce qui est observé à l'échelle d'un bassin ostréicole, où la position bathymétrique du naissain est corrélée au taux de survie finale en fin d'été (Pernet et al., 2019).

2018	Prise de poids	Survie finale
Bas	+ 9.53 g	45 %
Milieu	+ 2.76 g	58 %
Haut	+ 1.50 g	50 %
2019	Prise de poids	Survie en juillet
Bas	+ 2.20 g	49 %
Milieu	+ 0.61 g	73 %
Haut	+ 0.41 g	99,3 %

7.3 Discussion

Nos suivis du microenvironnement thermique des naissains permettront à long terme d'évaluer l'interaction entre la physiologie de l'huître, son environnement d'élevage à un niveau bathymétrique précis et ses performances conchylicoles (croissance, survie).

Nos résultats montrent que plus l'huître est située en haut d'estran, plus les variations de température ressenties sont importantes en amplitude et en rythme. Ces variations importantes des facteurs environnementaux ralentissent la croissance des naissains et en contrepartie, augmente leur robustesse face à aux pathogènes. Avec les capteurs BODY, nous voulons continuer de suivre sur le long terme comment évoluent les températures ressenties par le naissain, d'analyser leurs capacités d'acclimatation durant l'exondation, et de quantifier leurs capacités

de résistance face aux pathogènes dans le cadre des différents scénarios proposés du changement climatique.

Avec l'obtention des données de température 2018 et 2019, nous démarrons un suivi riche de données numériques. Nous avons créé un programme informatique sous R (analyses de données) afin de compiler, visualiser et comparer statistiquement nos données d'une année sur l'autre. Ces analyses sont en cours car elles demandent une expertise importante. Elles vont impliquer notamment les étapes suivantes :

- **1/ Traitement** des données environnementales (température, pression) obtenues sur le terrain (à 3 hauteurs d'estran) et des données endogènes suivies dans les animaux (température, pression) ; comparaison en fonction de l'âge des animaux (naissain de moins d'un an versus adulte) et en fonction de la condition d'élevage (3 positions sur estran). Visualisation des données et analyse simple entre les données environnementales et les données biologiques (courbes de suivi, taux de mortalité, croissance).
- **2/ Analyse et étude de corrélation** entre les données environnementales et endogènes afin de définir un modèle de prédiction de la température endogène par la température environnementale, pour définir des périodes statistiques dans l'histoire de vie de l'animal.
- **3/ Création d'un indice mathématique « histoire de vie »**, pour refléter l'histoire de vie de l'animal (en fonction des données environnementales et endogènes, en fonction des périodes), qui sera caractéristique de l'âge et du mode d'élevage de l'animal (3 hauteurs d'estran). Cet indice aidera à définir la période d'histoire de vie (semaine, mois, saison) la plus corrélée et explicative du meilleur taux de survie.

8 Conclusion

L'objectif général du projet ECOSCOPA est de mutualiser et d'inscrire dans la durée les dispositifs d'observation actuel basés sur une trame d'écosystèmes côtiers hérités des projets RESCO et VELYGER et d'y ajouter progressivement de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux d'intérêt pour l'huître creuse. Cet observatoire national fournit ainsi chaque année une analyse réactualisée de l'état général et des performances de l'huître creuse en lien avec les pressions environnementales pour chaque phase clés de son cycle de vie (croissance, reproduction, vie larvaire, recrutement, survie).

En termes pratiques, cet observatoire national propose les produits suivants :

- constitution de séries temporelles biologiques uniques permettant d'analyser l'effet de l'environnement hydro-climatique sur la biologie d'une espèce modèle en milieu marin (notion d'invertébrés marins « sentinelles ») ;
- acquisition de données de référence sur l'état physiologique de l'huître creuse et l'état de santé global des populations dans des écosystèmes conchylicoles contrastés ;
- aide à la décision dans le cadre d'anomalies biologiques, de calamités agricoles, d'études d'impacts, d'utilisation du DPM ;
- développement et validation de nouveaux marqueurs biologiques d'intérêt qui pourraient être mis en œuvre en routine dans l'observatoire ;
- socle national opérationnel et réactif de suivis standardisés sur lequel des études ponctuelles peuvent rapidement facilement être mises en œuvre.

En termes d'organisation, cet observatoire national est structuré en trois parties complémentaires : (1) le suivi des paramètres environnementaux côtiers (climatiques et hydrologiques) ; (2) le suivi standardisé des différentes étapes-clés du cycle de vie de l'huître (3) et le développement de nouveaux descripteurs environnementaux et/ou écophysiologiques pertinents pour le réseau.

Plus spécifiquement, pour l'année 2019, il ressort les faits marquants suivants. Sur le plan des facteurs environnementaux, **l'année 2019 est au troisième rang des années les plus chaudes sur notre territoire depuis 1900**. Elle se caractérise, à l'exception du printemps, par des températures toujours au-dessus des normales quasiment tout au long de l'année et par un très fort contraste au niveau pluviométrique, avec une première moitié de l'année particulièrement sèche et un dernier trimestre très pluvieux. Au plan biologique, ces conditions hydro-climatiques générales ont eu comme principales répercussions : (1) une croissance printanière et une maturation dans les normales corrélativement à la concentration en phytoplancton, (2) une ponte principale précoce compte tenu des fortes anomalies thermiques positives en début d'été puis (3) un développement larvaire globalement favorable. En conséquence, l'année 2019, à quelques exceptions près, se caractérise par **un captage modéré à excellent** s'échelonnant autour de 26 naissains/coupelle (Bassin d'Arcachon) à plus de 2000 naissains/coupelle pour certains secteurs de Rade de Brest. Sur ce secteur d'ailleurs, il s'agit des meilleurs scores enregistrés depuis le début des suivis.

Sur le plan de la survie moyenne des populations, les suivis de l'année 2019 n'ont pas pu aboutir, puisque l'ensemble des lots a été détruit à la mi-Juin, pour des raisons sanitaires. Néanmoins, les résultats préliminaires semblent montrer des tendances initiales comparables à celles observées les années précédentes, avec des débuts de mortalités assez forts sur les lots de naissain, tandis que les lots de 18 mois et de 30 mois étaient toujours épargnés au moment de l'arrêt du suivi. La cinétique d'apparition des mortalités observées pour les lots de naissain semblait montrer des hausses de

mortalité plus tardives que les années précédentes, qui peuvent être liés aux caractéristiques hydro-climatiques de l'année 2019 (printemps plus frais).

Sur le long terme, le réseau VELYGER, a permis de cerner depuis 10 ans les grandes causes de variations du recrutement de l'huître creuse en France. Elles sont rappelées brièvement ici :

- Pour la Rade de Brest (mais aussi la Baie de Vilaine), le facteur limitant du recrutement réside principalement dans la température estivale, une température de l'eau supérieure à 21°C en août assure un recrutement fort.
- Pour la Baie de Bourgneuf, ce constat est aussi valable, mais ce site présente en outre des temps de résidence des masses d'eau assez courts, ce qui augmente les risques de dispersion larvaire et de faible recrutement en cas de conditions hydroclimatiques défavorables.
- A l'inverse, les Pertuis Charentais, et surtout le secteur Charente, bénéficie d'une circulation hydrodynamique favorable à la rétention des larves et le recrutement y est généralement modéré. Les bancs sauvages situés en amont, plus au nord, sont à préserver.
- Pour le Bassin d'Arcachon, la fécondité plus restreinte, le décalage progressif de la date de ponte, une évolution dans la localisation des bancs de géniteurs, des pressions anthropiques accrues font partie des causes avancées pour expliquer l'augmentation de la variabilité du recrutement. Dans cette configuration actuelle, seuls les étés chauds garantissent un bon recrutement.
- Pour la Lagune de Thau, bien que la fécondité soit faible (en lien avec une faible concentration en phytoplancton), les températures estivales et les temps de résidence des masses d'eau très élevés garantissent de très fortes abondances larvaires. Le succès du recrutement reste lié, dans cet écosystème sans marée, à l'optimisation des pratiques zootechniques nécessairement spécifiques.

Enfin, concernant le développement de nouveaux descripteurs écophysiologiques, un effort particulier cette année a été poursuivi pour suivre la température dans l'huître et à sa proximité immédiate sur l'estran. Ce développement technologique sera poursuivi dans les années à venir afin de mieux étudier la tolérance thermique de cette espèce remarquable d'estran.

9 Références bibliographiques

- Anonyme (2011)** ICES status report on climate change in the North Atlantic. ICES cooperative Research Report, n°310, September 2011, 182 p.
- Auby I, Maurer D (2004)** Étude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Rapport Final de Contrat. Rapport Interne Ifremer DEL/AR 04-05.203 p + annexes.
- Auby I, Maurer D, Connes C, Barbier C, Rumebe M, Rigouin L, Tournaire MP, Simmonnet B, Navarro R (2012)** Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Année 2012.
- Auby I, Maurer D, Valvason ML, Guegen C, Guillard F (2002)** Mise au point d'une nouvelle méthode de suivi de la reproduction de l'huître creuse. Comparaison avec la méthode traditionnelle. Rapport Interne RST.DEL/02.01/ARCACHON, 22 p.
- Bagusche F, Long S, Trueman C, Pouvreau S, Le Souchu P, Hauton C (2012)** Impacts of ocean acidification and temperature on gene expression and biomineralisation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 (Ostreoidae). European Geoscience Union 2012, General Assembly 2012, Vienna, Austria, 22-27 April 2012. - Poster.
- Barranger A, Akcha F, Rouxel J, Brizard R, Maurouard E, Pallud M, Menard D, Tapie N, Budzinski H, Burgeot T, Benabdelmouna A (2014)** Study of genetic damage in the Japanese oyster induced by an environmentally-relevant exposure to diuron: evidence of vertical transmission of DNA damage. *Aquat. Toxicol.* : 146, 93–104.
- Bayne B (2017)** Biology of oysters. Edition, Vol. 41. Academy Press.
- Bec B (2005)** Dynamique du picophytoplancton dans les lagunes méditerranéennes du Languedoc-Roussillon et de Corse. Thèse de Doctorat. Université Toulouse 3, 208 p.
- Beck MW, Brumbaugh DR, Airoidi L, Carranza A, Coen LD, Crawford C, Zhang, G (2009)** Shellfish reefs at risk: a global analysis of problems and solutions. The Nature Conservancy, Arlington VA.
- Benabdelmouna A, Hemissi I (2011)** CARTAMO : CARTographie des Anomalies génomiques dans les gisements naturels d'huîtres creuses du bassin de Marennes Oléron.
- Benabdelmouna A, Ledu C (2016)** The mass mortality of blue mussels (*Mytilus spp*) from the Atlantic coast of France is associated with heavy genomic abnormalities as evidenced by flow cytometry. *J. Inverteb. Pathol.* : 138, 30-38.
- Benabdelmouna A, Maurouard E, D'Amico F, Seugnet JL, Grizon J (2014)** Niveau de ploïdie des naissains d'huître creuse captés dans les pertuis charentais, le bassin d'Arcachon et la baie de Bourgneuf. Réseau Biovigilance, campagne 2012.
- Benabdelmouna A, Saunier A, Ledu C, Travers MA, Morga B (2018)** Genomic abnormalities affecting mussels (*Mytilus edulis-galloprovincialis*) in France are related to ongoing neoplastic processes, evidenced by dual flow cytometry and cell monolayer analyses. *J. Inverteb. Pathol.* : 157, 45-52.
- Bernard I (2011)** Ecologie de la reproduction de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, sur les côtes françaises : vers une explication de la variabilité du captage. Th. Univ. La Rochelle 193 p.
- Bernard I, Allain G, Auby I, Plus M, Drean T, Gasmi S, David V, Pouvreau S, Maurer D (2014)** Étude de la fécondité de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon en 2013 en lien avec la qualité de l'eau. Compte-rendu final du programme FeLiBA.
- Bernard I, Le Moine O, Stanisière JY, Pouvreau S, Gouletquer P, Dumas F (2010)** Site selection for stock replenishment using a hydrodynamic model: Example of the pacific oyster *Crassostrea gigas* culture in the Pertuis Charentais. ICES CM2010/A:18, 12p.

Bernard I, Massabuau J-C, Ciret P, Sow M, Sottolichio A, Pouvreau S, Tran D (2016) In situ spawning in a marine broadcast spawner, the Pacific oyster *Crassostrea gigas* : Timing and environmental triggers. *Limnology and Oceanography*, 61, 635-647.

Chapman RW, Mancía A, Beal M, Veloso A, Rathburn C, Blair A, Holland AF, Warr GW, Didinato G, Sokolova IM & Wirth EF (2011) The transcriptomic responses of the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, to environmental conditions. *Molecular Ecology*, 20(7), 1431-1449.

Daniel A (2009) Document de méthode hydrologie : Consignes pour le prélèvement d'échantillons d'eau en vue de mesures hydrologiques. Rapport DYNECO/PELAGOS/09.01, 19 p

Delisle L, Petton B, Burguin JF, Morga B, Corporeau C, Pernet F (2018) Temperature modulate disease susceptibility of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and virulence of the Ostreid herpesvirus type 1. *Fish Shellfish Immunol.* 2018 Sep;80:71-79. doi: 10.1016/j.fsi.2018.05.056. Epub 2018 May 3

Delisle, L (2018) Rôle de la température dans l'interaction huître creuse - Ostreid herpesvirus de type 1 : réponse transcriptomiques et métaboliques. Thèse UBO ; IFREMER soutenue le 18 décembre 2018

Dickson AG, Sabine CL, Christian, JR (2007) Guide to Best Practices for Ocean CO2 Measurements. PICES Special Publication 3, 191 pp.

Dupuy C, Vaquer A, Lam-Höai T, Rougier C, Mazouni N, Lautier J, Collos Y et Le Gall S (2000) Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, 205: 171–184.

Fleury E, Normand J, Lamoureux A, Bouget JF, Lupo C, Cochennec-Laureau N, Petton S, Petton B, Pouvreau S (2018) RESCO REMORA Database : National monitoring network of mortality and growth rates of the sentinel oyster *Crassostrea gigas*. SEANOE.

Geay A, Bouquet AL (2009) Suivi du recrutement de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Charente-maritime en 2009 : Rapport de synthèse. Rapport de contrat Creaa-SRC Poitou Charentes, 32 p + annexes.

Grant J (1996) The relationship of bioenergetics and the environment to the field growth of cultured bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200: 239–256.

Grossel H (2006) Manuel d'observation et de dénombrement du phytoplancton marin. Département Environnement, Microbiologie et Phycotoxines. Document de méthode REPHY. 40 p

Helmuth B (1998) Intertidal mussel microclimates: predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs*. 68 (1), 51-74

His E (1976) Contribution à l'étude biologique de l'Huître dans le Bassin d'Arcachon, activité valvaire de *Crassostrea angulata* et de *Crassostrea gigas* ; application à l'étude de la reproduction de l'Huître japonaise. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I.

His E (1991) Biologie et écotoxicologie des véligères de *Crassostrea Gigas* (Thunberg) dans le Bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Université Bordeaux I.

Kuhihara H, Kato S, Ishimatsu A (2007) Effects of increased seawater pCO₂ on early development of the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquat. Biol.* 1: 91-98.

Lagarde F, Fiandrino A, Ubertini M, Roque E, Mortreux S, Chiantella C, Bec B, Bonnet D, Roques C, Bernard I, Richard M, Guyondet T, Pouvreau S, Lett C (2019) Duality of trophic supply and hydrodynamic connectivity drives spatial patterns of Pacific oyster recruitment. *632:81–100.*

Lagarde F, Richard M, Bec B, Roques C, Mortreux S, Bernard I, Chiantella C, Messiaen G, Nadalini J-B, Hori M, Hamaguchi M, Pouvreau S, Roque d'Orbecastel E, Tremblay R (2018b) Trophic environments influence size at metamorphosis and recruitment performance of the Pacific oyster. *Mar Ecol Prog Ser* 602:135–153.

Lagarde F (2018a) Écologie de la reproduction de l'huître *Crassostrea gigas* en lagune méditerranéenne. Th. Sorbonne Univ. 201 p.

Lagarde F, Roque d'orbcastel E, Ubertini M, Mortreux S, Bernard I, Fiandrino A, Chiantella C, Bec B, Roques C, Bonnet D, Miron G, Richard M, Pouvreau S, Lett C (2017) Recruitment of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a shellfish-exploited Mediterranean lagoon: discovery, driving factors and a favorable environmental window. Marine Ecology Progress Series, 578, 1-17.

Lefèbvre S, Marin Leal JC, Dubois S, Orvain F, Blin JL, Bataillé MP, Ourry A, Galois R, (2009) Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 82: 415–425.

Lepennec, M (1978) Genèse de la coquille larvaire et postlarvaire chez divers Bivalves Marins. Th. Univ. Bretagne Occidentale, Tome II, 130 p.

Le Rou, F, Wegner KM, Polz MF (2016) Oysters and vibrios as a model for disease dynamics in wild animals. Trends in microbiology, 24(7), 568-580.

Martz TK, McLaughlin SB, Weisberg (2015) Best Practices for autonomous measurement of seawater pH with the Honeywell Durafet pH sensor. California Current Acidification Network (C-CAN).

Maurer D, Auby I, Barbier C, Schirr Bonnans I, Tournaire MP, Rumèbe M, Cantin C, Debort H, Cariou T, Navarro R, Simonnet B, Mayer M (2009a) Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon : Année 2009. RST/LER/AR/09-009, 47 p.

Maurer D, Auby I, Moran A, Barbier C, Rumèbe M, Tournaire MP, Navarro R, Simonnet B, Navarro R (2011) Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon : Année 2011. RST/LER/AR/11-009, 61 p.

Maurer D, Defenouillère P, Auby I (2009b) Estimation du captage de naissains dans le Bassin d'Arcachon en 2008 : première approche d'une méthodologie nationale dans le cadre du projet Velyger. Rapport Interne Ifremer RST/LER/AR09-004, 25 p.

Pernet F, Barret J, Le Gall P, Corporeau C, Degremont L, Lagarde F, Pepin JF, Keck N (2012) Mass mortalities of Pacific oysters *Crassostrea gigas* reflect infectious diseases and vary with farming practices in the Mediterranean Thau lagoon, France. Aquaculture Environment Interactions, 2, 215-237.

Pernet F, Gachelin S, Stanisière JY, Petton B, Fleury E, Mazurié J (2019) Farmer monitoring reveals the effect of tidal height on mortality risk of oysters during a herpesvirus outbreak . Ices Journal Of Marine Science , 76, 1816-1824.

Pernet F, Malet N, Pastoureaud A, Vaquer A, Quéré C, Dubroca L (2012) Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. Journal of Sea Research, 68: 20-32.

Petton B, Boudry P, Alunno-Bruscia M, Pernet F (2015) Factors influencing disease-induced mortality of Pacific oysters *Crassostrea gigas*. Aquaculture Environment Interactions, 6, 205-222

Petton, B., Pernet, F., Robert, R., & Boudry, P. (2013) Temperature influence on pathogen transmission and subsequent mortalities in juvenile Pacific oysters *Crassostrea gigas*. Aquaculture environment interactions, 3, 257-273.

Pouvreau S, Bernard I, Le Souchu P, Huvet A, Talarmain E, Auby I, Maurer D, Barbier C, Tournaire MP, D'Amico F, Rumebe M, Neaud-Masson N, Bedier E, Martin AG, Claude S, Langlade A, Bouget JF, Hitier B, Stanisière JY, Breerette S, Robert S, Guilpain P, Seugnet JL, Guesdon S, Soletchnik P, Le Moine O, Dumas F, Quemener L, Barbot S, Repecaud M, Mille D, Geay A, Bouquet AL (2011) Projet Velyger (2008-2010) : Observer, Analyser et Gérer la variabilité du recrutement de l'huître creuse en France.

Pouvreau S, Maurer D, Auby I, Lagarde F, Le Gall P, Cochet H, Bouquet AL, Geay A, Mille D (2016) VELYGER Database: The Oyster Larvae Monitoring French Project. SEANOE.

Pouvreau S, Petton S, Queau I, Haurie A, Le Souchu P, Alunno-Bruscia M, Palvadeau H, Auby I, Maurer D, D'Amico F, Passoni S, Barbier C, Tournaire MP, Rigouin L, Rumebe M, Fleury E, Foullaron P, Bouget JF, Robert S, Pepin JF, Grizon J, Seugnet JL, Chabirand JM, Le Moine O, Guesdon S, Lagarde F, Mortreux S, Le Gall P, Messiaen G, Roque D'Orbcastel E, Quemener L, Repecaud M, Mille D, Geay A, Bouquet AL (2015) Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2014.

Renault T, Bouquet AL, Maurice JT, Lupo C, Blachier P (2014). Ostreid herpesvirus 1 infection among Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) spat: relevance of water temperature to virus replication and circulation prior to the onset of mortality. *Applied and environmental microbiology*, 80(17), 5419-5426.

Rico-Villa B, Bernard I, Robert R, Pouvreau S (2010) A Dynamic Energy Budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 305, 84-94.

Thomas Y, Pouvreau S, Alunno-Bruscia M, Barillé L, Gohin F, Bryère P, Gernez P (2016) Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *Journal of Biogeography*, 43, 568-579.

Ubertini M, Lagarde F, Mortreux S, Le Gall P, Chiantella C, Fiandrino A, Bernard I, Pouvreau S, Roque d'Orbcastel E (2017) Gametogenesis, spawning behavior and larval abundance of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Thau lagoon: Evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture*, 473, 51-61.