



UNIVERSITÉ DE LA ROCHELLE

ÉCOLE DOCTORALE GAY-LUSSAC

LABORATOIRES : LER/PC ET PFOM/PI - IFREMER

THÈSE présentée par :

Ismaël BERNARD

soutenue le : **8 juin 2011**

pour obtenir le grade de : **Docteur de l'Université de La Rochelle**

Discipline : **Océanologie biologique et environnement marin**

**Écologie de la reproduction de l'huître creuse,
Crassostrea gigas, sur les côtes atlantiques françaises**

Vers une explication de la variabilité du captage

JURY :

Christian HILY

Sébastien LEFEBVRE

Paco BUSTAMANTE

Eric THIÉBAULT

Danièle MAURER

Philippe GOULLETQUER

Stéphane POUVREAU

Chargé de recherche CNRS HDR, U.B.O., Rapporteur

Professeur, Université de Lille I, Rapporteur

Professeur, Université de La Rochelle, Examineur

Maître de conférences, Université P. et M. Curie, Examineur

Chargée de recherche, IFREMER, Examinatrice

Directeur de recherche, IFREMER, Directeur de thèse

Chargé de recherche, IFREMER, Co-directeur de thèse

Remerciements

La thèse, comme tout projet scientifique, est avant tout une aventure humaine. J'aimerais donc essayer ici de remercier toutes les personnes qui m'ont accompagné, encouragé et soutenu pendant cette aventure.

Cette thèse est l'œuvre patiente de Stéphane Pouvreau qui a à la fois construit ce beau projet et réussi à merveille à m'alimenter en idées et données sans jamais être directif. Il a toujours parfaitement su m'aider à trouver le vent et régler la voilure à son optimum. Merci aussi à Philippe Gouletquer d'avoir gardé le cap et toujours répondu dans les plus brefs délais à mes questions. Et bien sûr ce travail n'aurait pas été possible sans les financements de la région Poitou-Charentes et de l'Ifremer.

Durant cette aventure, j'ai navigué d'un laboratoire à l'autre, entre le plus beau des terrains de jeu dans le bassin de Marennes-Oléron et la plus agréable des retraites hivernales à Argenton. Je tiens à remercier les chefs de ces havres, Pierre Boudry pour le Laboratoire de Physiologie des Invertébrés à Brest et Jean-Louis Gaignon pour le Laboratoire Environnement Ressources des Pertuis Charentais.

A Argenton comme à La Tremblade, j'ai trouvé des équipes pleines d'entrain qui m'ont accueilli, malgré mon penchant pour la modélisation et mon côté ostréiculteur mal dégauchi. L'incubateur hivernal d'idées d'Argenton a fonctionné à merveille et je garde un souvenir ému de tous les moments passés à la station, ceci grâce aux grands personnages d'Isabelle, Christian, Marc, Pierrick, René, Luc, Bruno et Marianne. A La Tremblade, les expériences de terrain ont été de véritables parenthèses enchantées et je remercie toute l'équipe terrain du LERPC, et en particulier le capitaine Jean-Luc.

J'ai bénéficié des conseils d'experts aguerris en différents domaines lors de mes deux comités de thèse et de nombreux échanges plus informels. Je remercie ici David Nerini, Danièle Maurer, Isabelle Auby, Dominique Mille, Franck Dumas, Jean-Yves Stanisière, Olivier Le Moine, Stéphane Robert et Patrick Soletchnik pour leurs conseils et idées. Merci aussi à toi Goulwen, pour l'aide que tu m'as apporté au cours de ton stage, avec ta détermination et ta bonne humeur. L'aventure valvométrique initiée avec Jean-Charles Massabuau, Pierre Ciret, Damien Tran et Gilles Durieux fût une grande source de plaisir intellectuel, merci à vous pour cette coopération.

Chose primordiale s'il en est, les navigations inter laboratoires m'ont permis de

rencontrer un grand nombre de personnes très peu typiques. J'aimerais vous parler plus longuement de tous ces esprits affûtés, ces vecteurs de bonne humeur, ces semeurs de chaos joyeux et ces filous de la pipette qui abondent dans les couloirs de la recherche. J'ai ainsi eu le plaisir de connaître, entre autres, Antoine, Nico, Marine, Sophie, Yann, Yohan, Jonhatan, Lucile, Amélie, Cécile, Tanguy, Adrien, Kathya, Yves, Lisandre, Anaïs, Arnaud, Marie, Flo, Jean-Côme, Gwenaël, Ronan et Virgile.

Je tiens aussi à remercier en particulier Julien Normand pour l'anticonformisme, la rigueur et le regard critique dont il a toujours fait preuve lors de nos nombreuses discussions. Sa passion pour le monde ostréicole, un cas probablement unique pour un vosgien, m'a donné un regard neuf sur l'ostréiculture. Cela s'est ajouté à toute "l'attention à l'environnement", le fond de commerce des ostréiculteurs, que m'ont inculqué patiemment mes parents depuis les jours où, petit, je pleurais lorsque les crabes me pinçaient les doigts à la cabane. Il y a de cela dans ce manuscrit. Cette thèse est aussi une histoire de famille puisque c'est ma petite sœur Sarah qui m'a initié aux bizarreries de l'orthographe et je la remercie grandement pour ses pointilleuses corrections.

Enfin, une personne entre toutes a joué un rôle de premier plan dans la construction de cette thèse, il s'agit de ma compagne Laure Robigo. Elle s'est tour à tour improvisée critique scientifique, illustratrice et correctrice du manuscrit. Et plus que toute autre personne, elle a subit mon obsession pour le sujet de cette thèse. Je la remercie pour tout cela.

Merci à tous, je vais maintenant pouvoir voler de ma propre aile.

Table des matières

Prologue : le système ostréicole	9
i La structure du système : la spécialisation des bassins	10
ii L'environnement du système : l'estran comme habitat	12
iii L'activité du système : la crise des prix	13
iv Les finalités du système : entre production et tradition	13
v L'évolution du système : une nouvelle crise ostréicole	15
Introduction	19
I De la variabilité du captage	19
II Le cycle de reproduction de l'huître creuse	21
III Les facteurs de variabilité du recrutement	23
1 La fécondité	33
1 Introduction	33
2 Le modèle et les données	36
2.1 Le modèle DEB général	36
2.2 La gamétogenèse dans le modèle	39
2.3 Valeurs des paramètres décrivant la gamétogenèse	39
2.4 Les jeux de données et les variables forçantes	43
2.5 Simulations appliquées et théoriques	44
3 Résultats du modèle	45
3.1 Simulations appliquées	45
3.2 Simulations théoriques	47
4 Discussion	48
5 Conclusion	53

2	L'émission des gamètes	55
1	Introduction	55
2	Matériel et méthodes	58
2.1	Acquisitions valvométriques et identification des pontes	58
2.2	Autres types de données utilisées	59
3	Résultats	60
3.1	Description du signal de ponte	60
3.2	Représentativité du signal de ponte détecté	61
3.3	Pontes et déclencheurs de pontes	63
3.4	Déclencheurs du frai	67
4	Discussion	69
4.1	Quel facteur déclencheur de ponte retenir ?	69
4.2	Est-il possible de prédire le frai ?	72
4.3	Quelle importance du synchronisme de la ponte pour le recrutement ?	72
5	Conclusion	74
3	La vie larvaire	75
1	Introduction	75
2	Modèle et données	76
2.1	Un modèle DEB pour la larve de <i>C. gigas</i>	76
2.2	Pêches de larves et calcul des indices larvaires	77
2.3	Les autres données utilisées	81
2.4	Analyses statistiques	82
3	Résultats	85
3.1	Relations entre les indices larvaires et le recrutement	85
3.2	Effet des principaux facteurs hydrologiques sur les performances larvaires	87
3.3	Effets climatiques sur le développement larvaire	90
4	Discussion	92
4.1	Un "effet climat" multivarié	92
4.2	Que représente vraiment la concentration en larves ?	94
4.3	Ce qui n'a pas pu être testé	96
5	Conclusion	96
4	La dispersion larvaire	97
1	Introduction	97
2	Modèle et données	101
2.1	Présentation du site et du modèle hydrodynamique	101
2.2	Choix des facteurs testés dans les simulations	103
2.3	Calibration et validation du modèle hydrodynamique	108
3	Résultats	111
3.1	Facteurs impactant la dispersion larvaire	111
3.2	Origine des larves captées	114
3.3	Validation spatiale avec les données de captage	115

4	Discussion	118
4.1	Un potentiel d'amélioration du captage	118
4.2	Des améliorations nécessaires pour le modèle	120
5	Conclusion	122
5	Synthèse	123
1	Evolution de l'approvisionnement en larves	124
2	Importance du synchronisme du frai	124
3	Importance des facteurs météorologiques	128
3.1	La température	128
3.2	La salinité	128
3.3	Le vent	129
4	En résumé	131
	Conclusions et perspectives	133
	Epilogue : quelques réflexions épistémologiques	137
1	A quelles questions l'écologie peut-elle répondre ?	137
2	Science et ostréiculture	139
	Bibliographie	157
A	Publication scientifique correspondante au chapitre 1	159
B	Recalibration des pêches de larves	183
1	Définition des lois de régression	183
1.1	Normalité des données	183
1.2	Régressions	184
1.3	Qualité des régressions	186
2	Recalibrage des anciennes données	189
3	Conclusion	189
C	Procédure de sélection des vents	193
1	Données disponibles	193
2	Création des groupes	193
3	Choix des séquences et représentation	195

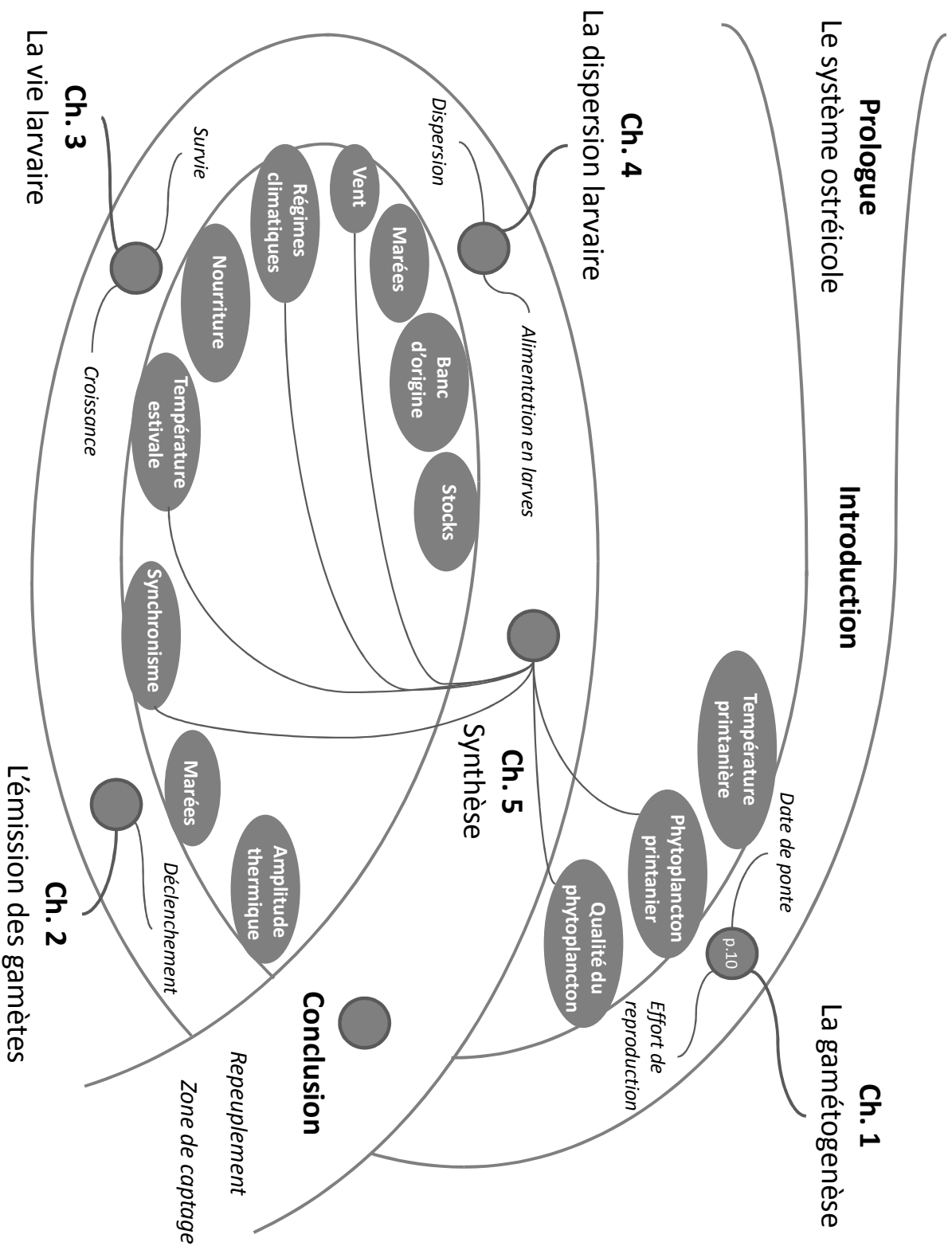


FIGURE 1 – Présentation heuristique du plan de la thèse.

Prologue : le système ostréicole

“Mon arrière grand-père cultivait la plate, mon grand-père cultivait la portugaise, moi j’ai cultivé la japonaise, qu’est-ce que va cultiver mon fils ?”

Un ostréiculteur du bassin de Marennes-Oléron

Qu’est ce que le système ostréicole ?

L’OSTRÉICULTURE PRÉSENTE le double défi d’être un monde à la fois fermé et complexe. C’est pour cela qu’il m’a semblé nécessaire de présenter en premier lieu le système dans lequel s’insèrent ces travaux de recherche dans toute sa diversité et sous les différents angles de vue que fournissent plusieurs champs disciplinaires. En faisant cela, j’emprunte une voie déjà explorée d’un point de vue théorique par la théorie des systèmes de [Le Moigne \(1994\)](#) et le précédent créé par la publication de “Système halieutique” ([Rey et al., 1997](#)) pour le monde de la pêche.

La systémique ou théorie des systèmes ([Le Gallou et Bouchon-Meunier, 1992](#); [Le Moigne, 1994](#)) est une approche permettant de synthétiser l’ensemble des forces en action dans un système. Le système est défini comme un objet ayant (1) une forme stable (sa **structure**) (2) auquel est associé une **activité** qui (3) s’insère dans un **environnement** (4) pour une **finalité** et (5) soumis à une **évolution**. Par cette division en cinq compartiments, cette description vise à l’exhaustivité de l’étude de l’objet dans un cadre multidisciplinaire. Cette démarche est donc appliquée ici à l’ostréiculture en France pour broser un portrait pertinent du monde ostréicole pour lequel est réalisée cette thèse. Cette démarche semble d’autant plus souhaitable que la profession traverse une période de crise qui rend l’avenir de l’ostréiculture incertain et les choix difficiles à faire, de l’aveu-même d’un grand nombre de professionnels.

Dans le cas présent, le système étudié est donc l’ostréiculture française (Fig. 2). Il s’agit d’une profession qui utilise des méthodes variées, avec une spécialisation forte des différents bassins ostréicoles. L’ostréiculture, peut-être encore plus que les activités d’élevage plus traditionnelles, est fortement dépendante de son environnement, de la qualité

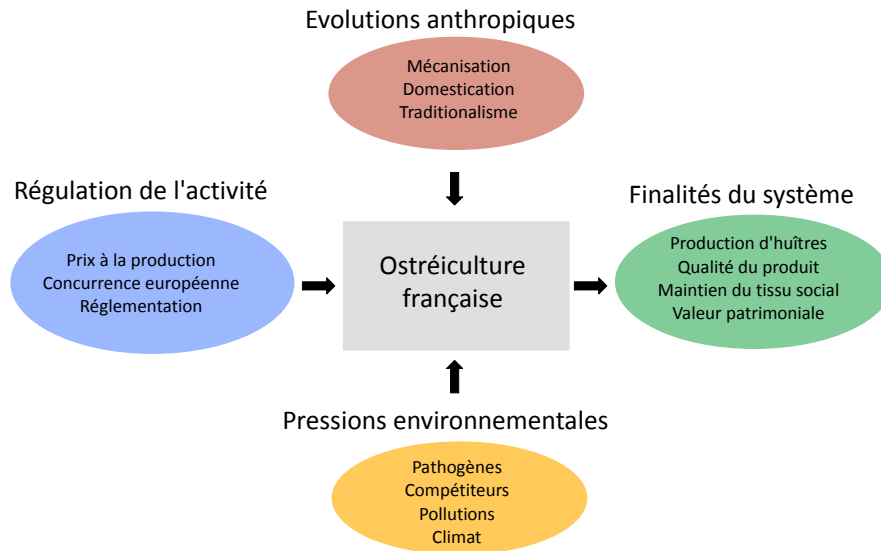


FIGURE 2 – Application conceptuelle de la théorie systémique au système ostréicole.

des eaux côtières, des autres espèces qui s’y développent ainsi que des pathogènes qui y apparaissent et des pressions climatiques croissantes. L’activité économique associée à l’ostréiculture est soumise, quant à elle, aux lois du marché et à une réglementation qui peut être perçue comme contraignante. La diversité de l’ostréiculture se retrouve dans les finalités qui caractérisent ce métier, entre des objectifs de production et des objectifs de maintien d’un produit de qualité, associées à une forte valeur patrimoniale. Enfin, l’histoire de l’ostréiculture montre l’image d’une profession qui, malgré de multiples crises et évolutions, reste particulièrement innovante et dynamique.

i La structure du système : la spécialisation des bassins ostréicoles

En France, la culture des huîtres creuses prend de nos jours de multiples formes (Fig. 3). La méthode dominante est la culture en poches sur des tables en fer (Fig. 3, B). Ce type de culture a progressivement remplacé l’ancienne culture à plat, figure 3 A, où les huîtres étaient déposées à même le sol. Elle est maintenant majoritaire dans tous les bassins de production, à l’exception de la Méditerranée. La culture en eau profonde s’effectue principalement dans la baie de Quiberon, dans des zones qui ne découvrent jamais (Fig. 3, D). Les huîtres sont alors ramassées à la drague. En Méditerranée, les huîtres sont cultivées en suspendu sous forme de cordées, c’est-à-dire collées sur des filins qui descendent jusqu’à l’eau à partir de structures fixes, les tables (Fig. 3, C).

Depuis quelques années, de nouvelles méthodes de cultures sont apparues en suspendu, avec l’emploi des filières. Des structures variées sont alors suspendues à des filières maintenues en surface par des bouées. Mille et Blachier (2009) ont dressé un pa-



FIGURE 3 – Illustration des différents modes de culture utilisés en France : élevage à plat sur estran (A), en surélevé sur estran (B), en suspendu sous table (C) et à plat en eau profonde (D).

norama complet de l'émergence de cette méthode sur la façade atlantique qui permet des rendements importants avec de faibles mortalités mais nécessite d'importants investissements. Cette méthode est particulièrement utilisée pour effectuer du prégrossissement de naissain.

L'ostréiculture présente donc des spécificités locales importantes en rapport avec les particularités de l'environnement. C'est ainsi que les bassins de productions ostréicoles se sont peu à peu spécialisés. De manière schématique, à Arcachon et Marennes-Oléron revient le captage, en Bretagne et en Normandie s'effectue le demi-élevage, tandis que la Méditerranée est tournée vers une production écoulee sur les marchés locaux. Au fil du temps, le bassin de Marennes-Oléron a réussi à conserver son statut de premier bassin affineur et expéditeur d'huîtres. Cette spécialisation des bassins de production a abouti à une augmentation importante des transferts d'huîtres en France, voire même avec les pays proches comme l'Irlande, l'Espagne, le Portugal, le Maroc ou la Tunisie (Girard *et al.*, 2005).

ii L'environnement du système : l'estran comme habitat

Comme le montre la variété des modes de cultures, l'environnement constitue une contrainte forte pour l'ostréiculture. Cette contrainte est si forte que Legué Dupont (2004, p. 251), avec une vision anthropologique, remarque que c'est à la fois le rythme de travail et l'occupation de l'espace de l'ostréiculteur qui est contraint par l'environnement. Cette auteure note ainsi que "Au fil des huîtres – plates, portugaises, japonaises – il m'est apparu que le système économique global et la situation environnementale affectaient en profondeur le comportement des exploitants, tant au début qu'à la fin de la chaîne."

L'ostréiculteur doit en effet composer avec un grand nombre de facteurs qui menacent ou gênent la culture des huîtres tout au long de l'élevage. Que ce soit avec des prédateurs, comme les bigorneaux perceurs ou les étoiles de mer, ou que ce soit avec des compétiteurs, comme le naissain de moule dans le bassin de Marennes-Oléron, l'ostréiculteur doit sans cesse adapter son activité aux contraintes du milieu. Pour cela, il dispose de moyens de lutte limités qui passent souvent par un changement des méthodes de travail : tables surélevées pour contrer les bigorneaux perceurs, déplacement des huîtres pour la nuisance du naissain de moule. A cela s'ajoutent des problèmes qui concernent l'écosystème tout entier comme les efflorescences de phytoplancton toxique, les malaïgues¹ en Méditerranée, l'envahissement des parcs par la vase ou les pollutions diverses. Là encore, les moyens techniques restent limités, mise en place de laveurs pour empêcher la vase de sédimenter, voire inexistantes ou très coûteuses, comme dans le cas du phytoplancton toxique ou des malaïgues.

1. Les malaïgues sont le nom donné aux anoxies des eaux en période chaude et calme en Méditerranée.

iii L'activité du système : la crise des prix

Malgré tout cela, l'ostréiculture est une activité qui perdure depuis plus d'un siècle sur les côtes françaises et constitue un secteur d'activité important en France : comparée à la pêche fraîche, la production atteint 35% en tonnage et 25% en valeur en 2007 selon FranceAgriMer² (Fig. 4). L'ostréiculture représente environ la moitié de l'aquaculture française, en tonnage comme en valeur. Cette activité occupait en 2006 un peu plus de 19 000 personnes en France, selon la DPMA³, réparties dans de nombreux sites ostréicoles sur les côtes françaises.

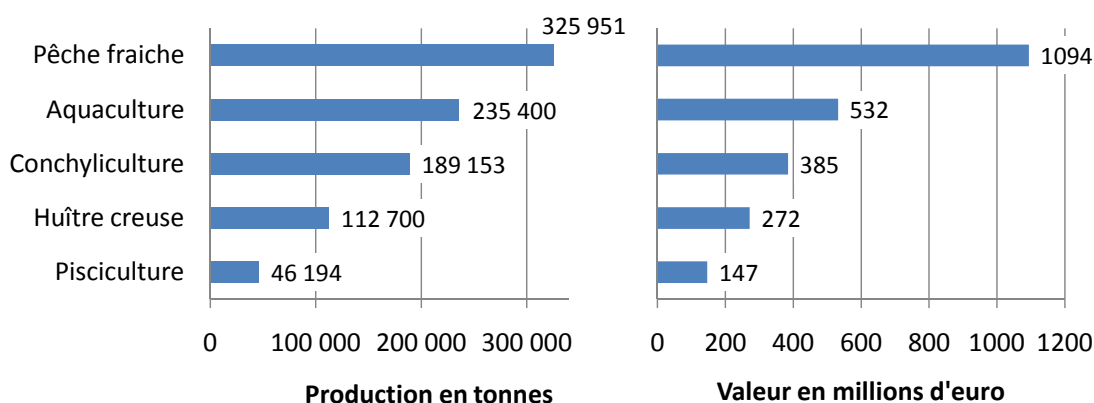


FIGURE 4 – Poids de l'ostréiculture en tonnage et valeur en 2007 au sein de l'aquaculture et de la conchyliculture et comparaison avec d'autres secteurs (Source FranceAgriMer).

Avant que ne survienne, à partir de 2007, la nouvelle épizootie sur l'huître creuse, les problèmes de l'ostréiculture tournaient plutôt autour du prix de vente à la production de l'huître (Fig. 5). En effet, si, selon l'INSEE, le prix de vente au détail a augmenté plus vite que l'Indice des Prix à la Consommation, le prix de vente à la production reste lui plutôt stable avec de larges fluctuations. Avant 2009, les huîtres s'écoulaient alors plutôt mal sur le marché (Le Gall, 2008) et l'heure était plutôt à parler de surproduction (Mille et Blachier, 2009, p. 82).

iv Les finalités du système : entre production et tradition

Ces hommes et femmes installés sur tout le littoral français produisent donc, chaque année, près de 130 000 tonnes⁴, ce qui permet d'alimenter la consommation française. La création de valeur qui résulte de cette production leur assure un revenu à l'année dans des bassins d'emplois souvent saisonniers. Pourtant, l'ostréiculture ne peut pas

2. Etablissement national des produits de l'agriculture et de la mer : <http://www.ofimer.fr>

3. Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture du ministère de l'agriculture et de la pêche : <http://agreste.agriculture.gouv.fr/>

4. La différence entre ce chiffre de production qui provient du Comité National de la Conchyliculture et le chiffre du paragraphe précédent provient de différences de méthode d'évaluation.

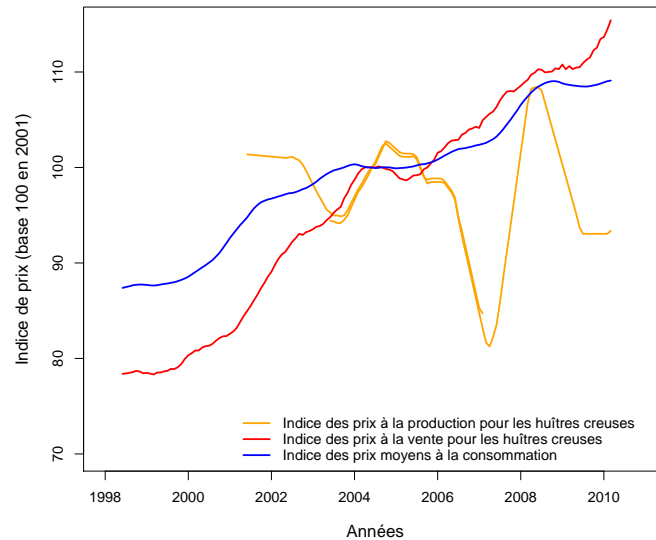


FIGURE 5 – Evolution du prix de l’huître à la production et à la vente comparée avec l’évolution de l’indice des prix à la consommation de l’INSEE.

se résumer à une simple production comptable. Dans les bassins où elle est implantée depuis de nombreuses années, elle est le véhicule d’un savoir-faire et d’un art de vivre particuliers qui lui donnent une valeur patrimoniale importante, comme l’illustre la mise en valeur touristique des cabanes ostréicoles dans certains bassins, la création de la “Cité de l’huître” à Marennes ou la route de l’huître en baie de Bourgneuf. C’est le territoire lui-même qui a été façonné par cette activité au travers, par exemple, de la préservation des marais ou de l’utilisation du DPM⁵. Pour beaucoup d’ostréiculteurs, leur métier est bien plus qu’un gagne-pain, leurs discours rejoignent alors ceux des vigneron : ils élèvent leurs huîtres dans le respect d’une tradition afin d’obtenir la meilleure qualité possible.

De nombreux auteurs, parfois anciens, ont remarqué cette dichotomie entre une ostréiculture traditionnelle attachée aux modèles de production ancestraux et une ostréiculture moderne, plus innovante. Mais cet axe de représentation de l’ostréiculture ne peut pas se résumer à une vulgaire bataille des Modernes et des Anciens. Dès 1989, dans le bassin de Thau, Garrabe *et al.* (1988) remarquent que les entreprises se différencient principalement par leur taille et par leur envie d’investir, variables elles-mêmes liées à l’âge de l’exploitant ou à son degré d’information. Une autre étude (Morin, 2000) souligne que cette modernité est vue par certains ostréiculteurs comme une nécessité, pour ne pas disparaître.

Ces différences se traduisent aussi au niveau des stratégies des entreprises pour certaines activités comme le captage. Ainsi, Toulhoat (2008) décrit une approche traditionnelle du captage naturel associé au détroquage⁶ face à une approche plus productiviste,

5. Domaine Public Maritime

6. Le détroquage ou démanchage consiste à séparer les huîtres les unes des autres.

où le captage naturel est vu comme un simple complément à l'utilisation du naissain d'écloseries, sans détournement et avec un cycle de production le plus court possible. Besse (2008) montre, quant à lui, que deux grandes stratégies émergent à travers les stratégies de diversification des entreprises ostréicoles bretonnes : une logique de production qui amène à une diversification du secteur, chaque entreprise se spécialisant dans une partie du cycle de production ou une logique de promotion de la qualité et du terroir. Cette démarche s'illustre par exemple par le développement de labels commerciaux (label rouge, Indication Géographique Protégée, ...). La diversification concerne alors les activités de l'entreprise ostréicole elle-même. Les entreprises dites "traditionnelles" seraient donc moins enclines à investir pour augmenter leur productivité mais préféreraient mieux valoriser leur production.

A cette fracture entre deux visions de l'ostréiculture se superpose une fracture entre la base de la profession et ses représentants (Lavallée, 1998). D'après Besse (2008), cette seconde rupture empêche l'émergence d'un projet commun à l'ensemble de la profession, cet auteur appelle cela "l'incertitude sociétale".

v L'évolution du système : une nouvelle crise ostréicole

Ces dernières années, le paysage conchylicole français s'est fortement complexifié avec l'apparition de nombreuses pratiques et techniques. En ce sens, l'essor des écloseries est un phénomène marquant de ces dernières années. Le savoir-faire des écloseries ne date pas d'hier puisque dès 1972, la SATMAR⁷ produisait du naissain en milieu contrôlé. Pourtant la part d'alimentation des écloseries au sein de la production nationale est longtemps restée marginale. C'est véritablement avec le développement de la culture des huîtres triploïdes que la part de naissain en provenance d'écloseries a augmenté (Buestel *et al.*, 2009).

En parallèle, à partir des années 2000, les machines se sont progressivement généralisées dans les cabanes ostréicoles. Si les grues en tout genre étaient déjà présentes dans les établissements, les chaînes de triages et plus récemment les calibreuses automatiques, couplées à l'émergence de techniques permettant la production d'huîtres "une à une" (coupelles, naissain d'écloserie), ont progressivement permis de supprimer dans certains établissements la phase du détournement. Il s'agit là d'une très forte augmentation de la productivité, c'est-à-dire de la quantité d'huîtres produites par ostréiculteur. Pour élever ce surplus d'huîtres, de nouvelles zones de production ont aussi été exploitées comme les filières (Mille et Blachier, 2009) ou de nouvelles concessions en Bretagne. D'une manière générale nous avons assisté à une diversification verticale du secteur, les entreprises se spécialisant dans une phase particulière du cycle de production, naisseur, nurseur ou éleveur (Besse, 2008).

Sur le plus long terme, on retrouve également dans l'évolution de la production, les grandes crises qui ont marqué l'ostréiculture. En 1920, c'est la première crise, avec l'apparition de fortes mortalités sur l'huître plate (Dollfus, 1921). En 1966, des lésions sont

7. Société Atlantique de Mariculture

constatées sur les branchies des huîtres portugaises (Alderman et Gras, 1969; Marteil, 1969; Comps, 1970a), c'est le début de la maladie des branchies. Une seconde pathologie va apparaître pendant l'été de 1970 (Comps et Gras, 1973; Comps *et al.*, 1976), qui, en quelques années, va complètement décimer les élevages d'huîtres portugaises. A partir de 1971, des huîtres japonaises, *Crassostrea gigas*, en provenance du Japon et de Colombie Britannique sont importées, c'est le début de l'opération "RESUR"⁸ (Maurin et Le Dantec, 1979; Grizel et Héral, 1991). En parallèle, à partir de l'été 1968, la plate est aussi touchée par une épizootie, la marteillose (Comps, 1970b; Grizel et Tige, 1973; Grizel *et al.*, 1974). La bonamiose suivra quelques années plus tard, réduisant fortement la production de cette espèce.

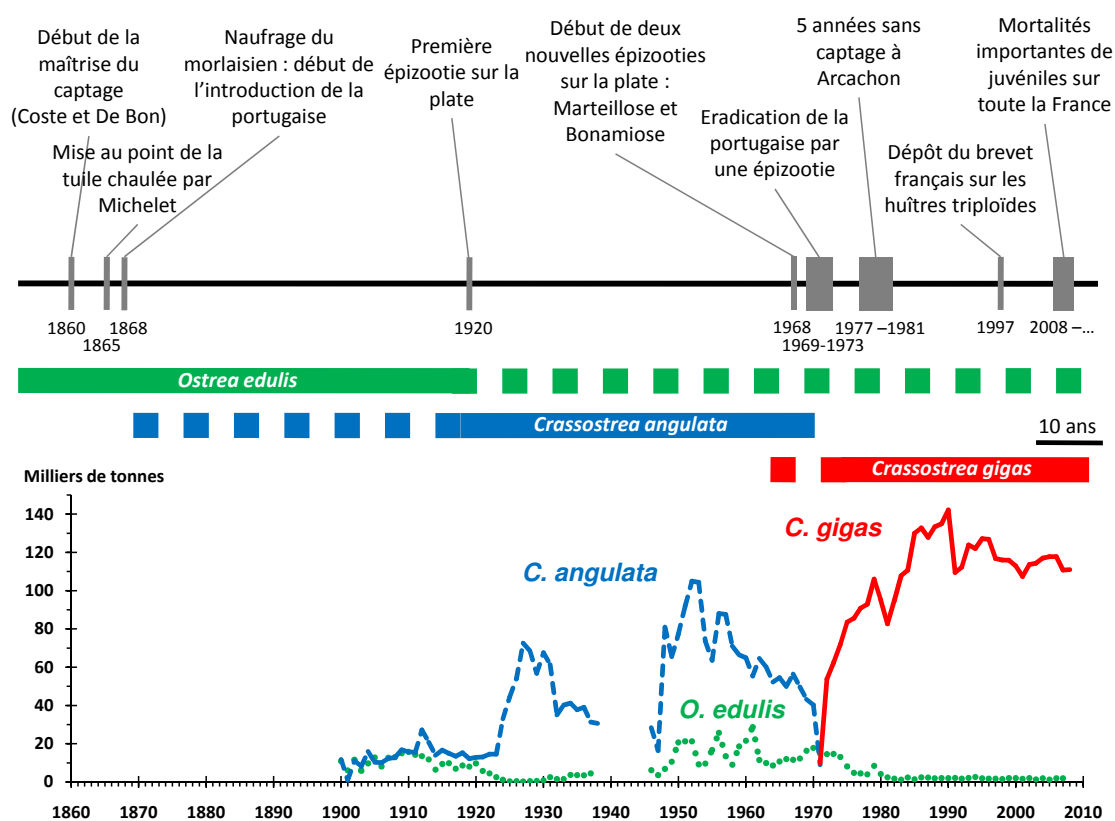


FIGURE 6 – Principaux événements marquants de l'ostréiculture française et évolution de la production ostréicole française depuis 1900 pour les trois espèces d'huîtres cultivées en France. Ces chiffres sont repris de Buestel *et al.* (2009); Gouletquer et Héral (1997).

En regardant sur le long terme l'évolution de la production conchylicole française, on s'aperçoit donc que celle-ci semble régulée par l'émergence de nouveaux pathogènes. C'est le cas pour l'effondrement de la production de l'huître plate, la fin de la culture de l'huître portugaise en France au cours des années 70 et la première baisse de production

8. Pour une description de cette opération, voir le site : <http://perso.orange.fr/forum17/index.htm>

de l'huître plate au début des années 20. Ces émergences de pathogènes sont favorisées par les fortes densités, les transferts et les introductions d'espèces qui caractérisent les systèmes aquacoles (Murray et Peeler, 2005) et le risque d'émergence de telles maladies est particulièrement élevé dans les filières avec de nombreux déplacements de cheptels et avec restriction de transfert uniquement lors d'épisodes infectieux avérés (Mortensen *et al.*, 2006), comme c'est le cas de la filière ostréicole française.

En ce sens, des mortalités apparues à partir de 2007 constituent un nouvel épisode dans cette histoire épidémique déjà mouvementée. C'est en effet, en 2007, que des mortalités massives de juvéniles ont été constatées dans les étangs de Thau, d'Ingril et de Leucate (Anonyme, 2007) ainsi que sur les filières du pertuis Breton (Couzinou, 2008). Mais c'est véritablement en 2008 que le phénomène apparaît dans toute son ampleur. Les ostréiculteurs sont particulièrement frappés par l'importance des taux de mortalité, la rapidité et la quasi-simultanéité du phénomène sur les côtes françaises, au point que la presse fasse écho au phénomène en titrant : "Mortalités, l'ostréiculture sous le choc"⁹. Le même phénomène, quoique de manière moins simultanée, eut lieu les deux années qui suivirent, en 2009 et 2010. Les mortalités furent alors bien supérieures à la normale, touchant fortement tous les juvéniles dans tous les bassins de production.

Très vite, une cause uniquement environnementale est écartée au vu des caractéristiques d'émergence du phénomène (Anonyme, 2008) et des différences climatiques marquées sur la période 2008 à 2010. La piste infectieuse est alors privilégiée, avec l'hypothèse de l'émergence, à nouveau, d'un pathogène (Cochennec-Laureau *et al.*, 2010). En 2010, la piste infectieuse s'oriente vers un variant de l'herpès virus de l'huître, le variant microvar, avec une action encore mal comprise de certaines souches de bactéries du genre *vibrio*.

Conclusion

Le panorama de l'ostréiculture française dressé ici a de quoi laisser pessimiste : la filière apparaît comme fortement sectorisée par bassin, sous la dépendance d'un environnement qui impose de nombreuses contraintes, avec un marché économique difficilement lisible sur le long terme, de fortes fractures au sein des professionnels et surtout un problème majeur de surmortalité sur les juvéniles. Pourtant les ostréiculteurs ne baissent pas les bras, et la profession a toujours fait preuve lors des crises précédentes, d'une grande vitalité pour les nouveaux départs. Une chose est sûre cependant, l'ostréiculture se trouve à la croisée des chemins pour un futur qui doit être pensé collectivement, avec le soutien de l'État.

Lorsque le sujet de cette thèse a été élaboré, le problème des mortalités exceptionnelles n'était pas encore survenu. Le temps de la recherche n'est bien souvent pas le même que le temps des professionnels mais nous verrons que le sujet qui est abordé dans cette thèse, l'origine de la variabilité du captage, résonne tout de même avec la problématique d'approvisionnement en juvéniles qui est au cœur des préoccupations actuelles de chaque professionnel.

9. Cultures Marines n°219, septembre 2008

I De la variabilité du captage

LA MAÎTRISE DU CAPTAGE et donc de l’approvisionnement en juvéniles est un des éléments fondateurs de l’ostréiculture. C’est en effet avec les voyages de [Coste \(1855\)](#) que la technique du captage fut répandue en France, ce qui, avec l’octroi des premières concessions conchyliques sur le domaine public maritime ([Levasseur, 2008](#)), lança l’ostréiculture moderne, grâce à la maîtrise de l’ensemble du cycle de production.

Depuis cette époque, les techniques de captage ont évolué mais le principe est resté le même : il s’agit de proposer en été une surface de fixation aux larves d’huîtres qui apparaissent et se développent à cette période. Beaucoup de supports différents ont été utilisés au cours du temps. Cela va des collecteurs en bois, piqués dans la vase, utilisés jusqu’en 1961 ([Dupain, 1932](#); [Toulhoat, 2008](#), p.40) aux pieux d’ardoises, aux cordées de coquilles d’huîtres, aux barres de fer ou à la tuile chaulée en passant par les collecteurs plus récents en plastique comme les tubes, les coupelles ou les plénos¹⁰. On assiste maintenant à la mécanisation du détachement de ces supports modernes.

Malgré cette variété de supports, le captage reste une activité difficile qui demande de concilier des contraintes techniques variées avec des contraintes environnementales et bioclimatiques inhérentes à la reproduction de l’huître creuse ([Toulhoat, 2008](#), p. 101). Pour le professionnel, les contraintes techniques consistent à utiliser le collecteur adapté aux parcs qu’il détient, aux techniques d’élevage qu’il utilise pour son naissain, voire à la demande du marché, s’il s’agit d’un naisseur.

Le second type de contraintes qui pèsent sur l’activité de captage provient de la variabilité de la reproduction de l’huître elle-même. Cette variabilité a pour effet principal d’impacter le nombre de naissains récoltés par support. La gêne pour les professionnels peut être causée soit par une trop faible abondance de naissain, soit par une surdensité, qui augmente le travail à fournir pour obtenir des huîtres une à une. Les observations d’absence de captage sont parfois anciennes et s’égrènent sur de multiples années. Ainsi,

10. Les plénos sont des collecteurs plastiques carrés avec des lamelles verticales disposées en diagonale.

en 1934 et 1935, [Ranson \(1936\)](#) fait état de l'absence de naissain dans le bassin de Marennes-Oléron. Il y eut aussi une absence de captage de 1977 à 1981 dans le bassin d'Arcachon à cause d'une pollution au TBT¹¹ ([His et Robert, 1985](#)) et les années 1981 et 1988 à Marennes-Oléron ([Berthomé *et al.*, 1982](#); [Héral *et al.*, 1989](#)).

Plus récemment, le bassin d'Arcachon a subi de nombreuses années à captage très faible, avec moins de 100 naissains par tuile. Sur ce type de collecteur, les professionnels estiment que le captage est insuffisant si moins de 100 naissains sont fixés par tuile. A contrario, avec plus de 10 000 naissains par tuile, le captage est considéré comme pléthorique et pose aussi problème. La figure 7 montre la forte variabilité du captage observée à Arcachon depuis une dizaine d'années. Des années à très faible captage comme 1998, 2002, 2005 et 2007 alternent en effet avec des années de captage pléthorique comme 2003 ou 2006. Par comparaison, le captage observé en Charente présente une variabilité beaucoup plus faible, avec aucune année de captage insuffisant et seulement une année, 2008, de captage excessivement abondant.

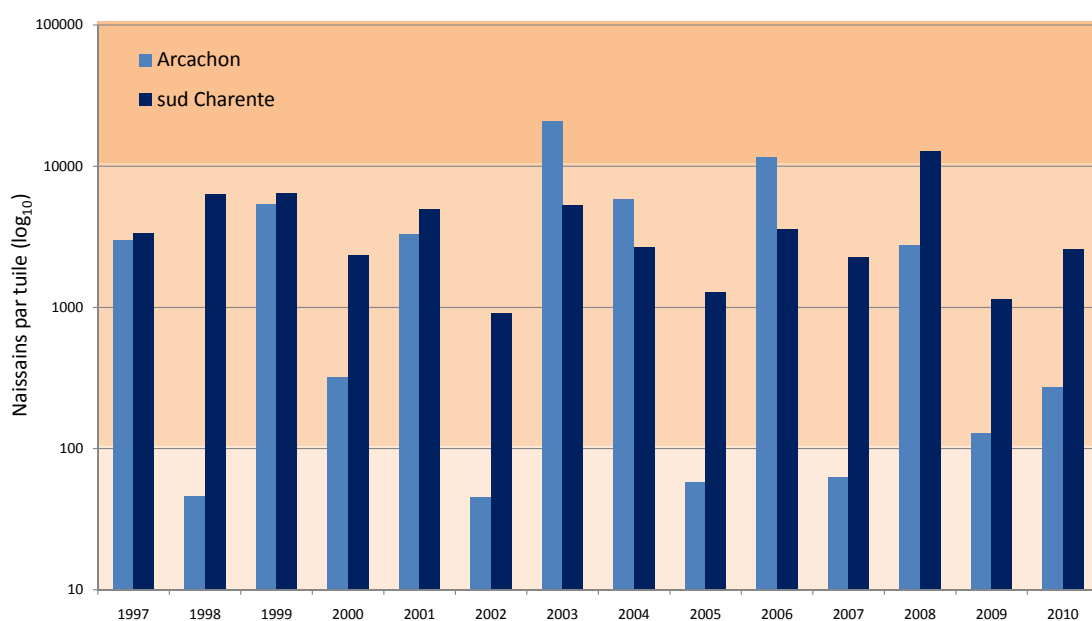


FIGURE 7 – Variabilité comparée du captage aux Longées (sud de La Charente) et à Arcachon sur équivalent tuile. Les données des Longées correspondent à des quantités initialement comptées sur tubes par le Centre Régional d'Expérimentation et d'Application Aquacole (CREAA) et transformées en utilisant les données de [Maurer et Borel \(1990, Tab. 5\)](#).

Cette figure constitue le cœur de la problématique qui sera abordée dans cette thèse : **comment peut-on expliquer cette forte variabilité récente du captage à Arcachon ?** Nous chercherons donc à comprendre pourquoi le captage a été si faible en 2005

11. Tributylétain

et 2007 à Arcachon et si important en 2006 tout en vérifiant les hypothèses qui ont déjà été apportées pour les années 1998, 2000 et 2002 (Tab. 1) par Auby et Maurer (2004). Pour répondre à cette question, il convient tout d'abord d'établir les caractéristiques du cycle de reproduction de l'huître creuse puis de lister l'ensemble des facteurs qui y interviennent. La comparaison de l'effet de ces facteurs dans le bassin d'Arcachon avec l'effet dans d'autres bassins conchylicoles, particulièrement Marennes-Oléron, permettra de donner un éclairage plus complet sur les particularités d'Arcachon.

II Le cycle de reproduction de l'huître creuse

La reproduction de l'huître creuse est la résultante du succès de deux phases bien distinctes : une phase de maturation saisonnière des produits sexuels, la gamétogenèse, et une phase de vie larvaire (Fig. 8). Au cours de la première phase, les géniteurs adultes sessiles mûrent un grand nombre de gamètes. Cette maturation commence à la fin de l'hiver ce qui, sur les côtes françaises, correspond généralement à des températures de l'eau de 8 à 11°C (Le Dantec, 1968; Pouvreau et Le Pennec, 2006). Elle se poursuit ensuite jusque vers le mois de juillet. A cette période, l'huître entre dans une période d'instabilité où des conditions favorables pourront déclencher l'émission des gamètes. L'émission des gamètes s'effectue donc au cours des mois de juillet ou d'août. La fécondation est externe : l'éjection des globules polaires, dernière étape avant l'obtention de l'ovule, a lieu au sein de la colonne d'eau.

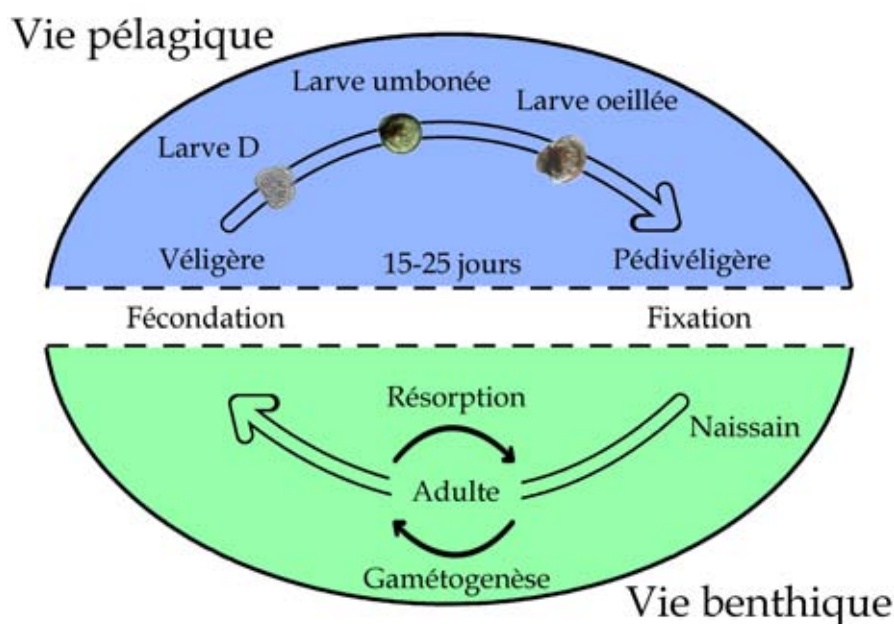


FIGURE 8 – Le cycle de reproduction biologique de l'huître creuse, *C. gigas*

A partir de ce moment débute la vie larvaire de l'huître creuse. La larve commence

sa vie au stade de larve trochophore avant de rapidement devenir une larve véligère, au bout de 24h environ. A ce stade, elle mesure seulement 60 μm et vit encore de ses réserves énergétiques. Elle devient strictement planctotrophe¹² au bout de 5 jours environ (Rico-Villa *et al.*, 2010, p. 87). La larve véligère (Fig. 9) dispose d'un velum, une sorte de voile cilié, qui lui sert à se déplacer et à capturer ses proies. La coquille formée de deux valves, ou prodissoconque, est déjà présente. La durée de la phase larvaire varie entre 15 et 25 jours sur la côte atlantique, en fonction de la température et de la nourriture disponible. A la fin de la vie larvaire, lorsqu'elle atteint les 300 μm , la larve se munit d'un pied, elle devient pédivéligère. Cet organe va lui permettre de ramper pour choisir le substrat sur lequel elle va se fixer. C'est aussi cet organe qui secrètera le ciment pour la fixation. Une fois fixée, la larve commence sa métamorphose et le développement des organes de l'adulte (Marteil, 1976).



FIGURE 9 – Photographie d'une larve véligère de *C. gigas* au 14^{ème} jour de son développement. On y voit très bien le velum, une couronne de cils qui sert à la locomotion et l'alimentation.

Un tel cycle de reproduction en deux phases avec une phase larvaire planctotrophe et une phase adulte sessile se retrouve chez un grand nombre d'espèces benthiques, comme les bivalves (par exemple les coques), les crustacés (par exemple les balanes) ou les échinodermes (par exemple les étoiles de mer). Cette interrogation sur l'irrégularité du captage à Arcachon peut donc être mise en parallèle avec les nombreuses études scientifiques du recrutement (voir l'encart 1 pour une définition) d'espèces à fécondation externe qui possèdent une phase larvaire planctotrophe.

12. Larves qui se nourrissent de plancton contrairement aux larves lécithotrophes qui se développent grâce à leurs réserves énergétiques.

Captage : nombre d'individus présents sur les collecteurs à une période fixée arbitrairement, en général au mois d'octobre.

Recrutement : processus qui aboutit à l'arrivée de nouveaux individus au sein du stock reproducteur de la population. Le concept de recrutement n'est bien souvent pas opérationnel, tant il est difficile de connaître quels sont les individus qui se reproduisent au sein d'une population. Ce terme sera donc utilisé pour définir l'ensemble des processus qui aboutissent au captage.

Stock reproducteurs : Ensemble de la population qui se reproduit effectivement. Pour l'huître, on considérera que la reproduction est effective s'il y a émission des gamètes.

Effort de reproduction : Quantité d'énergie allouée à la reproduction au sein d'une population.

Fécondité : Nombre moyen de gamètes produits par individu. Pour l'huître, à stock reproducteur constant, on peut considérer que l'effort de reproduction est proportionnel à la fécondité.

Dispersion larvaire : Distance parcourue entre le point d'émission des gamètes et le point de fixation.

Encart 1: Quelques définitions de termes clefs employés dans la thèse.

III Les facteurs de variabilité du recrutement de l'huître creuse

La question de l'origine des variations de recrutement est tout d'abord apparue pour les poissons Hjort (1926) avant d'être étendue à toutes les espèces possédant une phase larvaire planctotrophe (Thorson, 1950). Au cours du siècle précédent, aucun facteur n'a réellement pu être mis en avant comme prépondérant pour l'explication des variations de recrutement pour des espèces ayant un tel cycle de reproduction, que ce soit chez les espèces sessiles (Marshall *et al.*, 2009) ou chez les poissons (Houde, 2008). L'idée d'une hypothèse générale qui expliquerait ces variations de recrutement a peu à peu laissé la place à l'idée qu'un ensemble de facteurs intervenaient, souvent conjointement, pour favoriser ou défavoriser le recrutement (Houde, 2008).

Lors de la gamétogenèse

La première source possible de variabilité réside au niveau de la gamétogenèse, et dépend plus particulièrement de l'effort de reproduction de la population (Fig. 10). D'une manière globale, le nombre de gamètes produit par une population dépend du stock de géniteurs et de la fécondité des individus, c'est-à-dire du nombre moyen de gamètes qu'ils produiront. L'effet du stock est difficile à montrer et n'a été que rarement mis en avant pour expliquer les variations de recrutement chez des bivalves (voir par exemple Kraeuter *et al.*, 2005).

L'analyse des séries historiques de recrutement de la baie de Chesapeake montre toutefois pour *C. virginica* une bonne relation entre les quantités de géniteurs pêchés l'année précédente et le recrutement, mais cette relation semble vraie uniquement pour

certaines niveaux de stock (Kimmel et Newell, 2007). Pour l’huître creuse, Auby et Maurer (2004) ont montré l’importance de l’approvisionnement en larves sur le recrutement, qu’elles ont reliée à la fécondité et à la quantité de chlorophylle *a* moyenne présente entre les mois d’avril et de juin. D’autre part, les défauts de maturation ont été évoqués à plusieurs reprises pour expliquer les absences de captage observées dans le passé (Tab. 1) qui peuvent conduire à l’absence d’émission de gamètes (Deslous-Paoli *et al.*, 1982).

Année	Lieu	Explications avancées	Référence
1934	BMO	Sous-alimentation	Ranson, 1936
1935		Sous-alimentation	Ranson, 1936
1972	BMO	Déficit thermique en début de gamétogenèse	Héral <i>et al.</i> , 1989
1977 à 1981	ARC	Effet du TBT (Tributylétain) sur les larves et le nanoplankton	His et Robert, 1985 His <i>et al.</i> , 1986
1981	BMO	Maturation tardive due à une température et une nourriture trop faible	Berthomé <i>et al.</i> , 1982 Deslous-Paoli <i>et al.</i> 1982
1988	BMO	Température estivale trop faible	Héral <i>et al.</i> , 1989
1998	ARC	Faible température et faible nourriture	Auby et Maurer, 2004
2000	ARC	Manque de nanoplankton pour les larves	Auby et Maurer, 2004
2002	ARC	Faible température et faible nourriture	Auby et Maurer, 2004

TABLE 1 – Synthèse des années de mauvais captage dans les bassins de Marennes-Oléron (BMO) et d’Arcachon (ARC) et des explications avancées pour les expliquer.

Lors de l’émission des gamètes

Au niveau de l’émission des gamètes, l’effet d’une limitation en spermatozoïdes sur le taux de fécondation reste controversé (Leviton et Petersen, 1995; Yund, 2000), tant il est difficile de mesurer le taux de fécondation des populations naturelles sans y interférer. Les premières mesures expérimentales du taux de fécondation dans le milieu ont en effet été réalisées sur des pontes provoquées artificiellement (Pennington, 1985). Toutefois, Coma et Lasker (1997) ont, entre autres, mis en évidence l’importance du synchronisme entre un grand nombre d’individus sur le taux de fertilisation en travaillant sur des émissions de gamètes naturelles, hautement prédictibles, de gorgones. Un autre argument de l’importance du taux de fécondation est le grand nombre de stratégies développées pour le maximiser, en réponse supposée à une forte pression de sélection (Yund, 2000). Pourtant, comme le note cet auteur, nos connaissances actuelles du taux de fécondation dans le milieu restent limitées à certaines espèces, ce qui rend difficile de statuer sur la réalité de son impact sur le recrutement.

Dans le cas des huîtres du genre *Crassostrea*, plusieurs comportements sont susceptibles d’assurer un bon taux de fécondation. Tout d’abord, leur comportement grégaire pour la fixation (Hidu, 1969) aboutit à la formation de bancs très denses, ce qui influe sur le taux de fécondation (Pavlos, 2004). Ensuite, la synchronisation des émissions est

assurée par des substances chimiques (Galtsoff, 1961). Le synchronisme des émissions est d'ailleurs un facteur qui semble relié au succès des émissions (His, 1975) et est donc un bon candidat pour essayer d'expliquer des variations de recrutement chez l'huître creuse (Fig. 10).

Lors de la phase larvaire

L'intuition de l'importance de la phase larvaire en tant que phase critique pour le recrutement, provient au moins en partie du travail de Hjort (1926) sur les variations du recrutement dans différentes pêcheries. Thorson (1950) remarqua ensuite que les espèces ayant une longue phase larvaire planctotrophe présentaient des variations de populations plus importantes que les espèces du même site géographique ayant une phase pélagique courte ou inexistante. Même si cette idée fut remise en question plus tard (Eckert, 2003), Thorson (1950) établit une liste des sources de variation de l'abondance larvaire au cours de leur développement :

- conditions de nourriture
- conditions de température
- dispersion vers le large
- prédation et compétition pendant la phase larvaire
- présence du bon support pour la fixation.

Quelle que soit l'espèce considérée, l'importance de la nutrition pour le développement larvaire est peut-être la plus mal connue des sources de variabilité (Olson et Olson, 1989; Kennedy, 1996). L'impact du manque de nourriture sur les larves peut être soit direct si le manque est tel que la larve meurt de faim ou indirect en augmentant la durée de la vie larvaire et donc le risque de prédation ou de dispersion. Quoi qu'il en soit, c'est à travers l'hypothèse du "match / mismatch"¹³ entre le pic de phytoplancton et le développement des larves que le succès ou non du recrutement est expliqué pour les espèces d'Europe du nord (Philippart *et al.* 2003 mais voir aussi Bos *et al.* 2006).

Cependant, la larve de l'huître creuse semble particulièrement robuste à l'absence de nourriture en milieu contrôlé (Moran et Manahan, 2004), et ceci d'autant plus qu'elle semble capable d'augmenter la taille de son velum en réponse à une faible abondance de sa nourriture (Strathmann *et al.*, 1993). Pourtant, c'est bien la perturbation de son alimentation par le TBT qui fut avancée pour expliquer l'absence de captage à Arcachon entre 1977 et 1981 (Tab. 1). Dans une étude des sources de nourriture potentielles des larves par cytométrie en flux, Auby et Maurer (2004) notent que parmi l'ensemble des sources de nourriture différenciables avec cette technique, seule l'abondance des grands eucaryotes¹⁴ peut être mise en relation avec les survies larvaires. L'effet de la nourriture sur les larves sera évalué ici aux moyens d'indicateurs indirects.

L'effet de la température sur l'abondance larvaire semble plutôt indirect, vu que ce paramètre régule fortement la vitesse de croissance des larves et donc le temps pendant lequel la larve sera soumise à prédation (Thorson, 1950), ou dispersée (O'Connor *et al.*,

13. Littéralement de coïncidence ou non coïncidence.

14. Cellules pourvues d'un noyau distinct du reste du contenu de la cellule, contrairement aux procaryotes.

2007). Pour l'huître creuse *C. gigas*, il a été montré expérimentalement que la température expliquait une part importante de la variabilité de la croissance (His *et al.*, 1989). Rico-Villa *et al.* (2009) donne 27°C comme valeur optimale de développement en milieu contrôlé bien que des croissances similaires soient observées à 32°C. Auby et Maurer (2004) accordent une place prépondérante à ce paramètre pour expliquer les différences de captage entre les années dans le bassin d'Arcachon et Soletchnik (2008) y voit un facteur explicatif des faibles recrutements dans le bassin de Marennes-Oléron, particulièrement pour les températures inférieures à 19°C. Toutefois ces auteurs notent que les modalités d'action de la température sont complexes puisqu'elle intervient aussi sur la gamétogenèse et sur la quantité de nourriture présente pour les larves. L'effet indirect de la température, en tant que paramètre clef potentiel, sera donc détaillé dans ce travail.

Outre la température, de nombreux autres facteurs ont été évoqués comme pouvant limiter la survie larvaire, c'est par exemple le cas de la salinité (Kimmel et Newell, 2007; Gouletquer *et al.*, 1994). Ces auteurs incluent la salinité comme l'un des principaux paramètres explicatifs du recrutement de *C. virginica* en baie de Chesapeake. Pourtant, seules les très faibles salinités, inférieures à 10‰ réduisent le développement des larves (His *et al.*, 1989). Ainsi en cultures contrôlées, les larves de *C. gigas* présentent une forte tolérance aux différentes salinités (Amemiya, 1926; His *et al.*, 1989). Ceci implique que l'impact de la salinité sur le recrutement est aussi probablement indirect. L'effet de la salinité sur la survie larvaire, sera donc vérifié.

La dispersion larvaire est une autre source de variabilité du recrutement qui a reçu une attention croissante en raison de ses liens avec les questions de connectivité des populations (Levin, 2006). Ainsi, Roughgarden *et al.* (1988) notent l'importance des phénomènes de transport qui agissent sur la phase larvaire pour bien comprendre le recrutement des espèces avec un cycle de reproduction complexe. Des indices de l'importance de la dispersion peuvent être recherchés au travers des liens entre recrutement et vent, temps de renouvellement ou coefficient de marée. Des relations entre recrutement et vent existent pour de nombreuses espèces (Young *et al.*, 1996; Queiroga *et al.*, 2006; Myers, 1998), ce qui suggère un rôle clef de la dispersion dans la régulation du recrutement dans certains écosystèmes.

Pour *C. gigas*, Arakawa (1990) explique les successions de bon et mauvais recrutement dans la baie d'Hiroshima au Japon par le changement de secteur des vents dominants ces années-là. Dans l'écosystème fortement stratifié en salinité de la baie de Chesapeake, la persistance de vents importants peut aussi augmenter l'expulsion des larves de *C. virginica* d'après Seliger *et al.* (1982). Toutefois, dans le cas du bassin d'Arcachon, pour Auby et Maurer (2004) le coefficient de marée au début de la vie larvaire n'explique pas les variations de captage malgré une exportation des larves très variable selon les bancs considérés. Nous chercherons donc à vérifier comment ces trois facteurs, vent, banc d'origine et marée influent la variabilité du recrutement à travers la dispersion des larves.

La prédation est l'un des facteurs dont l'impact sur les variations du recrutement est un des moins bien connus même si Thorson (1950) le considère comme probablement l'un des facteurs les plus importants. Pourtant, pour le bassin d'Arcachon, Auby et Maurer

(2004) n'ont pas mis en évidence d'impact de la variation de l'abondance des prédateurs ou des compétiteurs sur la survie des larves de *C. gigas* pour les quatre années de leur étude. Ce facteur ne sera donc pas considéré dans cette étude.

Le dernier facteur, la présence d'un support pour la fixation des larves, ne sera pas détaillé ici. Ce facteur est considéré comme un vrai facteur limitant du recrutement en milieu naturel (Abbe, 1986) mais n'intervient pas dans le cadre de l'activité de captage puisque le succès de cette technique repose sur la multiplication des supports potentiels, donc sur la suppression de ce facteur limitant.

Dans une approche plus globale, la phase larvaire est impactée par le climat au travers des modifications conjuguées des grandes variables climatiques. Ainsi la température, la salinité, l'ensoleillement et le régime de vent covarient autour de différents états plus ou moins stables appelés climats. L'effet du climat sur les régimes de larves peut être abordé au travers d'indices synthétiques, les régimes de temps. Un des plus connus pour l'Atlantique Nord est le régime NAO¹⁵ dont le lien avec les processus biologiques a été démontré dans de nombreuses études (Ottersen *et al.*, 2001). Les variations d'occurrence de ces régimes de temps paraissent être de bons indicateurs des changements climatiques à l'œuvre (Cassou, 2004), ce qui renforce l'intérêt de ces indicateurs pour analyser l'effet du climat sur les processus biologiques.

L'ensemble des facteurs de variabilité du recrutement évoqués ici est synthétisé dans la figure 10 en distinguant les facteurs qui ont une action directe de ceux dont l'action est indirecte. Cette figure montre également la grande hétérogénéité des échelles de temps impliquées dans chacune des étapes du cycle de reproduction de l'huître creuse. On peut aussi remarquer qu'un grand nombre de facteurs indirects sont potentiellement liés entre eux comme la température, la salinité et le vent.

D'autre part, la relation entre le captage observé à Arcachon et le nombre de larves au stade "grosses"¹⁶ observé la même année dans les eaux du bassin (Fig. 11) permet de simplifier le problème. Ainsi, les processus de mortalité qui interviennent après la fixation, prédation ou maladie, ne seront pas considérés ici puisque, d'après la figure 11, l'ampleur du captage est déjà fixée à la fin de la vie larvaire. Nous nous attarderons donc uniquement sur les facteurs qui impactent l'abondance des larves au stade "grosses" à travers la gamétogenèse, l'émission des gamètes et la phase larvaire.

Pour répondre à cette question de variabilité du captage, quatre sites d'étude ont été choisis dans le cadre du programme VeLyGer¹⁷ dans lequel s'insère cette thèse. Ces sites sont : (1) soit des sites traditionnels de captage pour lesquels la reproduction de l'huître creuse a eu lieu dès son implantation, comme les bassins d'Arcachon ou de Marennes-Oléron ; (2) soit des sites plus récents en termes d'activité de captage de l'huître creuse, comme la Rade de Brest ou la baie de Bourgneuf. La carte présentée sur la figure 12 permet de localiser les différentes zones d'étude et, pour chacune d'elles, les différents points de suivi. L'acquisition de données au sein de ces sites ateliers repose sur

15. North Atlantic Oscillation, oscillation nord atlantique, qui se mesure par la différence de pression entre un point proche des Açores et un point proche de l'Islande.

16. Voir la figure 3.2 page 79 pour une description détaillée des différents stades comptés de larves.

17. VeLyGer : ObserVer, AnaLyser et Gérer la variabilité du recrutement de l'huître creuse en France.

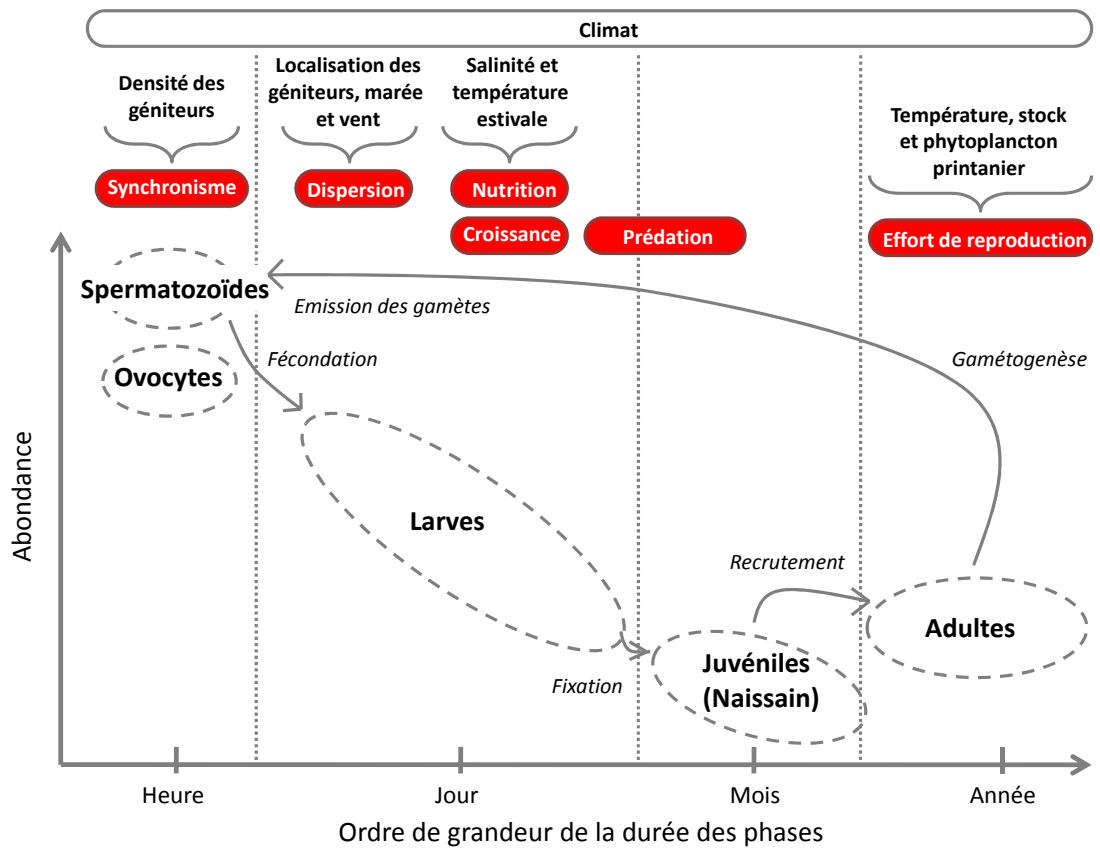


FIGURE 10 – Cycle de reproduction de l’huître placée dans le plan de l’abondance et de la durée des phases de la reproduction. Les facteurs qui influencent directement l’abondance à chacune des phases sont représentés en rouge vif et les facteurs indirects sont précisés dans les accolades. Figure inspirée de celle de [Kennedy \(1996, p. 372\)](#).

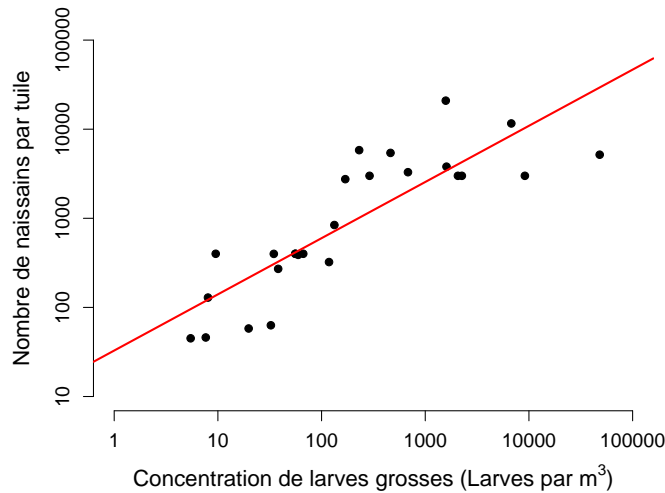


FIGURE 11 – Relation entre la concentration moyenne de larves au stade “grosses” observée par cohorte et un indicateur de captage, le nombre de naissain par tuile, pour le bassin d’Arcachon de 1985 à 2010. Les deux variables sont transformées avec un logarithme en base 10, centrées et réduites.

l’Observatoire National Conchylicole pour les suivis de reproduction chez l’adulte, les sondes hautes fréquences Smatch pour les températures, les pêches de larves des points de suivi VeLyGer ainsi que les comptages phytoplanctoniques du réseau REPHY¹⁸.

La progression de la thèse suit le plan tracé par le cycle de reproduction de l’huître creuse avec, à chaque étape, la recherche des facteurs qui créent de la variabilité lors de cette étape. Ainsi, **le chapitre 1** vise à mieux comprendre les effets de l’environnement sur les géniteurs, en particulier comment la température et l’abondance de phytoplancton régulent l’effort de reproduction de l’huître creuse grâce à un modèle énergétique décrivant les grandes fonctions physiologiques de l’huître creuse. Ces apports théoriques, qui permettent de décomposer les facteurs de variabilité de l’effort de reproduction, ont pour but d’éclairer le rôle éventuel de la phase de gamétogenèse dans la variabilité du recrutement des huîtres.

Le chapitre 2 considère les effets de l’environnement dans le déclenchement de l’émission des gamètes. L’analyse de la séquence des événements qui mènent à l’émission des gamètes, grâce aux enregistrements précis des pontes et aux informations des pêches de larves, a pour but de mieux comprendre quels sont les facteurs qui déclenchent l’émission des gamètes. L’idée sous-jacente est alors de vérifier si l’ampleur du stimulus de déclenchement conduit à un synchronisme, plus ou moins fort d’une année à l’autre, de l’émission des gamètes.

Dans **le chapitre 3** nous considérons l’effet de l’environnement sur la vie larvaire. Dans ce chapitre, nous essayons de comprendre comment les caractéristiques biophysiques du milieu comme la température, la salinité, le vent ou les conditions de nour-

18. Réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines.

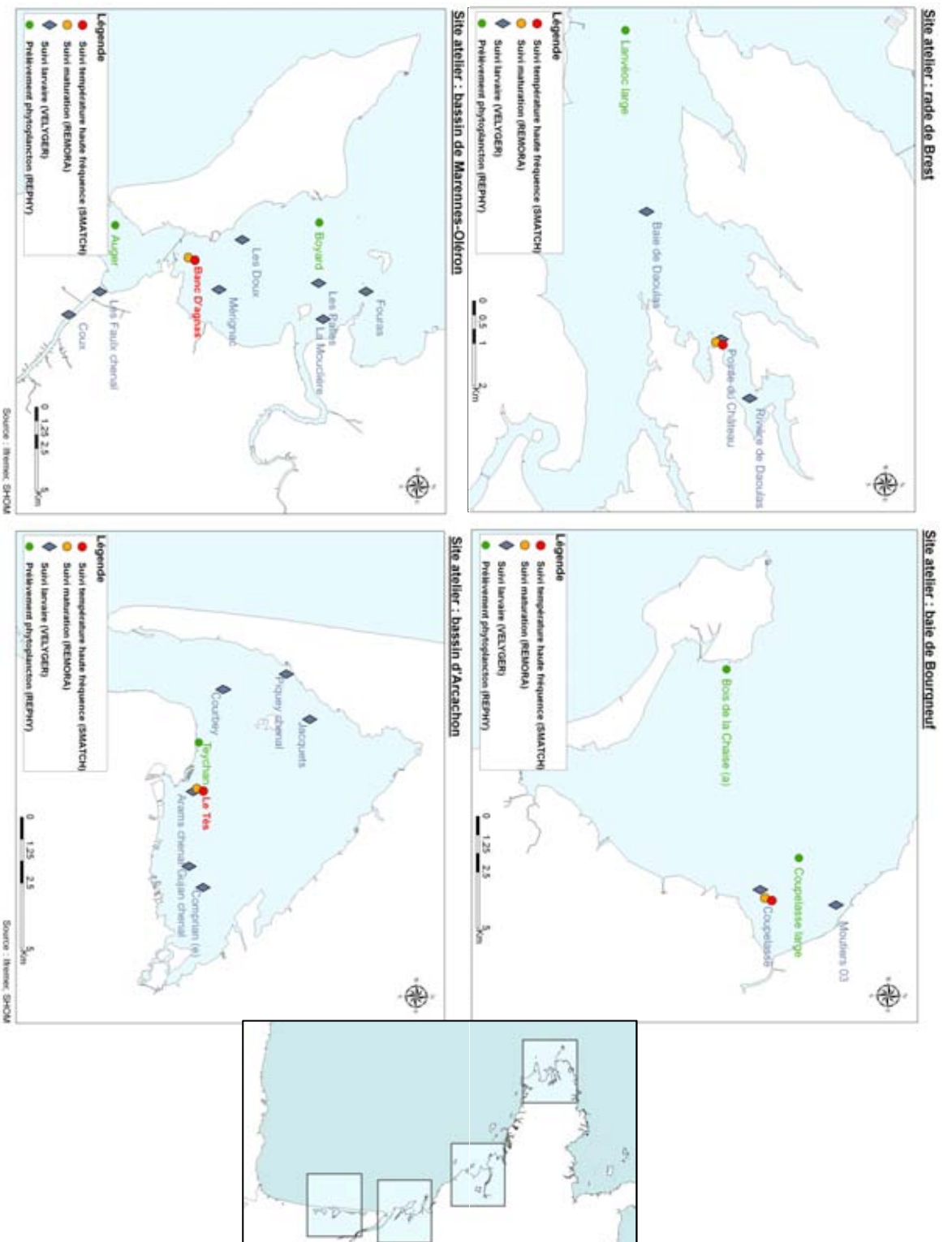


FIGURE 12 – Nom et emplacement des points d'échantillonnage pour la température, les pêches de larves, les suivis de croissance et les suivis de phytoplancton pour les 4 sites ateliers du programme VelyGer.

riture des cohortes larvaires influent sur leur développement, à la fois sur leur survie et leur croissance. Dans ce chapitre, les données issues de longues séries temporelles de cohortes larvaires sont analysées et comparées aux données de croissance obtenues en milieu contrôlé, au cours de l'étalonnage d'un modèle de croissance énergétique pour la larve de l'huître creuse. Une analyse de l'effet du climat sur le développement des larves au travers des régimes de temps est également effectuée.

Le chapitre 4 poursuit l'analyse des aléas de la vie larvaire en se focalisant sur la dispersion des larves par les courants dans les pertuis charentais. Ce chapitre aborde aussi des questions plus pratiques en essayant de montrer quels sont les facteurs les plus importants dans la régulation du transport des larves des bancs géniteurs vers les zones de captage ostréicoles. Dans un second temps, les zones qui alimentent préférentiellement les zones de captage en larves sont recherchées.

Enfin, dans **le chapitre 5**, les résultats des 4 chapitres précédents seront confrontés afin de déterminer quels sont les facteurs explicatifs de la variabilité du captage observée récemment dans le bassin d'Arcachon par comparaison au bassin de Marennes-Oléron.

Quels sont les effets de la nourriture et de la température sur la variabilité de la fécondité ?

“Dans les sciences, le chemin est plus important que le but. Les sciences n’ont pas de fin.”

Erwin Chargaff

1 Introduction

LE LIEN ENTRE LA PHASE LARVAIRE et la dynamique de population qui s’ensuit a été intensément étudié pour expliquer le recrutement des invertébrés marins (Underwood et Fairweather, 1989; Grosberg et Levitan, 1992). Mais le lien entre le nombre d’ovocytes produits par les adultes, l’abondance larvaire et le recrutement reste peu clair, particulièrement pour les bivalves (MacKenzie, 1996; Marshall *et al.*, 2009). Ceci peut être expliqué par la difficulté à obtenir, de manière simultanée, des données de taille de stock, de fécondité – définie ici comme le nombre d’ovocytes produits par individu – et de recrutement sur de longues périodes de temps ou de vastes espaces géographiques.

Cependant certaines études, même non concluantes, soulignent le fait que l’effort reproducteur peut, dans certaines conditions, influencer le recrutement suivant. Par exemple, en dehors du champ des bivalves, Hughes *et al.* (2000) montrent pour les coraux un lien spatial entre la fécondité, définie dans cette étude comme le pourcentage de colonies présentant des ovocytes matures, et le recrutement. Pour le crabe bleu, *Callinectes sapidus*, un lien entre le stock reproducteur et l’abondance larvaire ainsi qu’entre le stock reproducteur et le recrutement a été montré par Lipcius et Stockhausen (2002). Parmi les études sur les bivalves, Honkoop *et al.* (1998) pour *Macoma balthica* n’a pas trouvé de relation entre la fécondité et le recrutement, mais met en évidence que la température hivernale et le recrutement suivant sont liés. En utilisant la taille des stocks, Krauter

et al. (2005) montrent une relation stock-recrutement à faible densité pour *Mya arenaria*. Il devrait donc y avoir un lien entre le nombre d'ovocytes produits et le recrutement, mais les études disponibles ne permettent pas d'élaborer un schéma général.

Pour l'huître creuse, la variabilité de l'effort reproducteur est un argument qui a déjà été mis en avant pour expliquer la variabilité du recrutement (Deslous-Paoli *et al.*, 1982). Dans cette étude, les auteurs font l'hypothèse que des conditions non favorables de température et de nourriture ont pu provoquer une gamétogenèse anormale et un frai tardif. Le passage par une température hivernale (8-11 °C) est effectivement un facteur initiateur important de la gamétogenèse au sein des populations d'huîtres creuses puisqu'une température minimale semble nécessaire pour initier la gamétogenèse (Chavez-Villalba *et al.*, 2002a; Fabioux *et al.*, 2005). La température influence aussi la vitesse du développement gamétique, ce qui permet l'utilisation de la technique des degrés-jour en éclosérie pour indiquer le moment auquel les gonades atteignent leur maturité (Mann, 1979). Après la fin de la gamétogenèse, une température minimale est nécessaire pour permettre l'émission des gamètes. Castaños *et al.* (2009) évalue cette température à 17°C minimum sur la base des nombreuses études publiées de suivi de la gamétogenèse chez *C. gigas*.

La disponibilité en nourriture est supposée réguler la quantité de gamètes produits (Chavez-Villalba *et al.*, 2002b). Auby et Maurer (2004) ont montré l'existence d'une corrélation positive entre l'indice de condition de *C. gigas* avant la ponte, représentatif de la fécondité, et la moyenne de la chlorophylle *a* au printemps. Elles ont aussi mis en évidence que cet indice de condition présentait un faible lien avec le nombre de larves au début de leur développement, ce qui suggère que la fécondité joue un rôle dans l'approvisionnement en jeunes larves. Cependant en fonction des réserves énergétiques, l'alimentation n'est pas toujours nécessaire pour achever la gamétogenèse (Muranaka et Lannan, 1984; Cannuel et Beninger, 2005). En éclosérie, la qualité de l'alimentation influence de manière importante la croissance de *C. gigas* (Brown *et al.*, 1998) et a aussi un impact sur la fécondité des huîtres (Utting et Millican, 1997) mais cet effet reste incertain dans le milieu naturel.

Ainsi, il apparaît que la quantification à la fois des effets de la température et de la nourriture disponible est nécessaire pour décrire l'allocation énergétique qui conduit à la gamétogenèse chez l'huître creuse. Ceci a déjà été décrit par des études biochimiques comme dans le travail de Deslous-Paoli et Héral (1988). Ces auteurs ont observé que *C. gigas* peut perdre jusqu'à 70% de son contenu énergétique lors de l'émission des gamètes. L'allocation énergétique est donc au cœur de la stratégie de reproduction de l'huître creuse. La théorie DEB, ou théorie des bilans dynamiques d'énergie, avec une approche multidisciplinaire et axiomatique (Sousa *et al.*, 2008; Kooijman, 2010), donne une description générale de l'allocation énergétique sur la base de ces deux variables forçantes et apparaît donc comme une approche de choix pour étudier l'effet de l'environnement sur la gamétogenèse. *C. gigas* bénéficie par ailleurs de plusieurs études avec ce modèle qui ont permis de construire le jeu de paramètres pour cette espèce (Ren et Ross, 2001; van der Veer *et al.*, 2006) et de le tester dans différents écosystèmes (Pouvreau *et al.*, 2006; Bacher et Gangnery, 2006; Bourlès *et al.*, 2009, 2011).

En poursuivant le travail déjà réalisé sur le modèle DEB de l’huître creuse (Pouvreau *et al.*, 2006; Bacher et Gangnery, 2006; Bourlès *et al.*, 2009), l’objectif de ce chapitre est de mettre l’accent sur l’influence conjointe de la température et de la nourriture sur la fécondité et sur la date de ponte. Plus précisément, nous voulons quantifier comment la fécondité – mesurée par la quantité de gamètes produits – et la date d’émission des gamètes peuvent être modifiées par les variables forçantes. Dans le but de vérifier la généralité du modèle, il a été testé dans les quatre sites ateliers du programme VeLyGer¹ de la côte atlantique pour deux années, 2008 et 2009. La nourriture est décrite ici par l’abondance phytoplanctonique car Bourlès *et al.* (2009) ont montré que ce proxy de la nourriture disponible dans le milieu était préférable à la chlorophylle *a* pour décrire la croissance des huîtres.

Comme point de départ pour comprendre l’impact des variables forçantes bioclimatiques, la figure 1.1 présente la relation entre la date d’émission des gamètes et la température du printemps ainsi que la relation entre la masse sèche perdue pendant cette émission et le nombre moyen de cellules phytoplanctoniques présentes au printemps. D’après cette figure, l’existence d’une relation entre la date d’émission des gamètes et la température printanière semble probable, tandis qu’aucune relation ne semble se dessiner entre la nourriture printanière et la masse sèche perdue lors du frai. Nous essaierons d’expliquer dans ce chapitre à la fois ces relations mais aussi la variabilité qui les entoure.

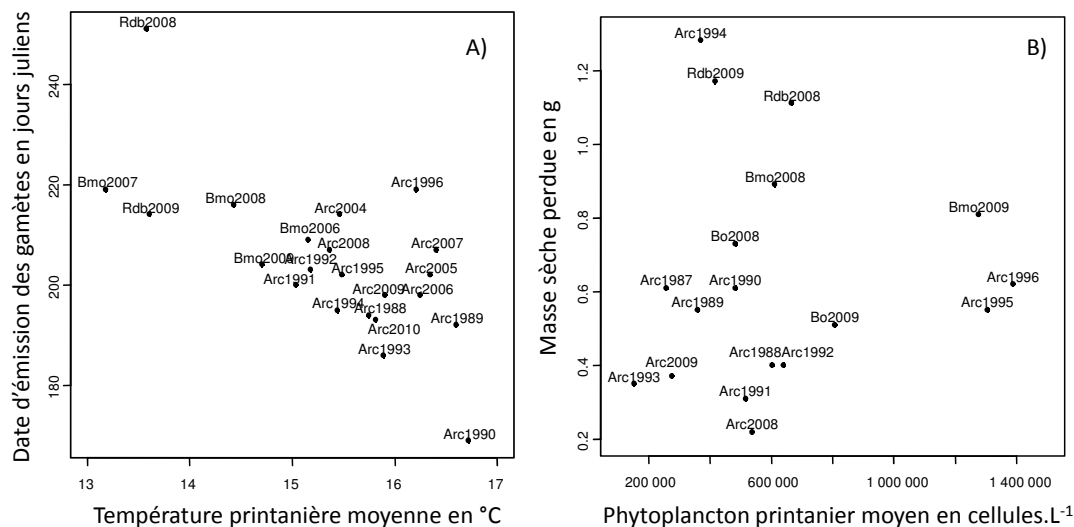


FIGURE 1.1 – Date d’émission des gamètes en fonction de la température du printemps (A) et masse de chair sèche perdue lors du frai en fonction du nombre moyen de cellules phytoplanctoniques observées au printemps (B). Arc indique les données acquises dans le bassin d’Arcachon, Bmq, dans le bassin de Marennes-oléron, Bo, dans la baie de Bourgneuf et Rdb dans la rade de Brest.

1. VeLyGer : ObserVer, AnaLyser et Gérer la variabilité du recrutement de l’huître creuse en France.

Pour cela, le modèle DEB pour l’huître creuse utilisé par [Bourelès *et al.* \(2009\)](#) a tout d’abord été amélioré de manière à mieux reproduire les variations de fécondité observées en masse sèche pour chacun des sites ateliers et des années. Cela a conduit à changer la valeur de plusieurs paramètres du modèle et une nouvelle variable d’état a été ajoutée afin de décrire spécifiquement la quantité d’énergie allouée à la gonade. L’application du modèle dans l’ensemble des sites montre qu’il y représente correctement la fécondité. Basé sur ce modèle amélioré pour la gamétogenèse, des simulations avec des forçages de nourriture et de température théoriques permettent ensuite de proposer un schéma de variation général de la date d’émission des gamètes et de la fécondité en fonction de la température et du phytoplancton.

2 Le modèle et les données

2.1 Le modèle DEB général

Le modèle utilisé (voir l’encart 2 pour une définition de la modélisation) dans ce chapitre est dérivé du modèle DEB standard présenté par [Kooijman \(2010\)](#). Une description détaillée de l’application du modèle pour l’huître creuse a été effectuée par [Pouvreau *et al.* \(2006\)](#) et par [Bacher et Gangnery \(2006\)](#) et l’application d’une version modifiée est détaillée par [Bourelès *et al.* \(2009\)](#). Seule une brève description des caractéristiques du modèle et des améliorations apportées est faite ici. Le modèle standard utilise trois variables d’état pour décrire les grandes fonctions physiologiques d’un organisme : l’énergie stockée dans les réserves, E , l’énergie utilisée pour la construction de la structure, E_V , et l’énergie utilisée pour la reproduction, E_r . Ces trois variables d’état sont complétées dans la version utilisée ici par une variable qui quantifie la quantité d’énergie dépensée pour la construction des gamètes, E_{Go} , tandis que l’ancienne variable de reproduction, E_r , désigne maintenant la quantité d’énergie de réserve allouée à la reproduction. Les énergies allouées à la construction de la structure et de la gonade, E_V et E_{Go} , peuvent être reliées à des volumes par l’intermédiaire des paramètres $[E_G]$ et $[E_{Go}]$ respectivement (Tab. 1.2).

Le travail sur les flux énergétiques entre ces différentes variables est le point clef de la théorie DEB (Fig. 1.3). Chacune des définitions de flux est faite pour respecter les bilans de masse et d’énergie. De plus, les flux sont aussi définis de manière à respecter plusieurs hypothèses sur la dynamique : les hypothèses de forte homéostasie, de faible homéostasie et de partitionnabilité des réserves. L’hypothèse de forte homéostasie spécifie que la composition des réserves et de la structure ne change pas dans le temps. L’hypothèse de faible homéostasie suppose qu’à nourriture constante, la composition totale de l’organisme ne change plus. La partitionnabilité des réserves est la capacité du flux catabolique, \dot{p}_{C1} , à être décomposé en différentes fractions des réserves.

C’est donc grâce à ces hypothèses que les expressions des flux entre les variables forçantes sont élaborées (voir le tableau 1.1), la construction du modèle est expliquée en détails par [Kooijman \(2010\)](#). Les flux utilisés ici sont, pour la plupart d’entre eux, identiques à ceux du modèle présenté par [Pouvreau *et al.* \(2006\)](#) et par [Bourelès *et al.*](#)

Qu'est ce qu'un modèle ?

Un **modèle** est la description mathématique (ou informatique) d'un ou plusieurs processus ayant lieu au sein d'un système. Pour effectuer cela, le système est décrit par plusieurs grandeurs, appelées **variables d'état**. En modélisation, toute l'attention est portée sur la formulation mathématique d'hypothèses *a priori* sur la cause des relations entre les variables. Les relations entre les variables d'état reposent sur des formulations mathématiques, parfois appelées lois, qui contiennent les hypothèses *a priori* du modèle. C'est par exemple le cas de la loi d'Arrhénius utilisée dans la théorie DEB qui décrit l'effet de la température sur l'ensemble des taux physiologiques d'un organisme. Lorsqu'une variable extérieure au système, comme ici la température, intervient dans les calculs, on parle alors de **variables forçantes**.

Une fois les relations entre les variables d'état établies, il convient de les **calibrer**. La calibration consiste à calculer les **paramètres** des relations qui décrivent les liens entre les variables d'état étudiées. Ceci s'effectue à partir d'expérimentations spécifiques ou d'observations de terrain. Lorsque l'ensemble des paramètres sont calibrés, le modèle est confronté à des données, expérimentales ou non, qui décrivent le phénomène à expliquer. Si le modèle réussit à reproduire les variations observées, on pourra conclure que les hypothèses émises pour la construction du modèle étaient les bonnes, sinon il faudra reconstruire un nouveau modèle à partir de nouvelles hypothèses.

Un des problèmes fondamentaux de l'approche de modélisation est que plus un modèle sera complexe et impliquera un grand nombre de paramètres, plus il sera facile de trouver un ensemble de valeurs de paramètres qui permettra de bien reproduire les observations dans un écosystème donné sans pour autant que les relations choisies soient les bonnes. Contre cela, on applique le **principe de parcimonie** qui consiste à considérer comme meilleur le modèle qui décrit les observations avec le moins d'hypothèses possible. La modélisation est donc l'art de trouver le compromis entre une description de la réalité très fidèle, mais aussi complexe que la réalité elle-même, et une trop grande simplification, qui ampute le système de ses caractéristiques fondamentales (Mikkelsen, 2001). Le but est véritablement de mettre à jour l'architecture du système, c'est-à-dire les grands mécanismes qui donnent au système ses propriétés fondamentales en supprimant tous les détails qui le rendent incompréhensible lors d'une première approche.

Pour mettre en évidence les processus les plus généraux possibles, il est nécessaire de se baser sur le plus grand nombre d'observations possible avec les conditions les plus contrastées possibles. C'est la démarche que poursuit la théorie DEB. Son objectif est d'expliquer les grandes fonctions physiologiques que sont la croissance, la reproduction, le vieillissement, etc. Pour cela, on décrit la répartition dynamique de l'énergie et de la masse au sein de l'organisme, ce qui correspond aux processus sous-jacents qui permettent d'expliquer les grandes fonctions physiologiques. D'autre part, pour mieux saisir les phénomènes clefs du monde vivant, cette théorie se veut générique, c'est-à-dire que son cadre d'application englobe toutes les espèces et toutes les phases de développement, de l'embryon à l'adulte.

Encart 2: Principe et définition de l'approche de modélisation.

Nom du flux		Formule
Assimilation	\dot{p}_A	$= t_{im} \{ \dot{p}_{Am} \} f V^{2/3}$
Utilisation catabolique	\dot{p}_{C1}	$= \frac{E}{[E_G] + \kappa E/V} \left(\frac{[E_G] \{ \dot{p}_{Am} \}}{[E_m] V^{1/3}} + [\dot{p}_M] \right)$
Croissance	\dot{p}_G	$= \kappa \dot{p}_{C1} - \dot{p}_{M1}$
Reproduction	\dot{p}_R	$= (1 - \kappa) \dot{p}_C - \dot{p}_J$
Maintenance somatique	\dot{p}_{M1}	$= [\dot{p}_M] V$
Maintenance de maturité	\dot{p}_J	$= \frac{1-\kappa}{\kappa} \min(V, V_p) [\dot{p}_M]$
Mobilisation gamétique*	\dot{p}_{C2}	$= E_R \left(\frac{\{ \dot{p}_{Am} \}}{[E_m] V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_M]}{[E_G]} \right) \left(1 - \kappa \frac{E}{[E_G] V + \kappa E} \right)$
Maintenance secondaire	\dot{p}_{M2}	$= \min(\dot{p}_{M1} - \kappa \dot{p}_C, \dot{p}_{C2})$
Allocation gonadique*	\dot{p}_{Go}	$= \dot{p}_{C2} - \dot{p}_{M2}$
Lyse de structure*	\dot{p}_{L1}	$= \max(\dot{p}_{M1} - (\kappa \dot{p}_C + \dot{p}_{M2} + \dot{p}_{L2}), 0)$
Résorption des gonades*	\dot{p}_{L2}	$= \max((\dot{p}_{M1} - (\kappa \dot{p}_C + \dot{p}_{M2}))/\kappa_{Go}, 0)$

TABLE 1.1 – Formulation de l’ensemble des flux d’énergie utilisés dans le modèle complet. Les flux ajoutés pour mieux décrire la gamétogenèse sont annotés avec *.

(2009), sauf pour les flux suivis d’une astérisque, qui sont spécifiques à cette étude. Tous les flux sont formulés en $J \cdot \text{Jour}^{-1}$. Les valeurs des paramètres correspondants utilisés proviennent principalement de [van der Veer et al. \(2006\)](#), [Pouvreau et al. \(2006\)](#), [Bourlès et al. \(2009\)](#) et de synthèses de la littérature, voir le tableau 1.2. Leur signification suit la définition donnée par [Kooijman \(2010\)](#) et les pages de références dans ce livre sont indiquées dans le tableau 1.2. Certaines valeurs de paramètres ont été changées sur la base d’expérimentations ou de données de la littérature ; des explications plus détaillées sont données dans le matériel et méthode de l’annexe A (en anglais).

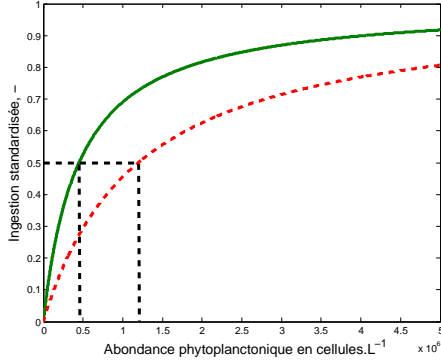


FIGURE 1.2 – Effet du paramètre X_k sur la réponse fonctionnelle, avec en trait continu vert un faible X_k , $0,45 \cdot 10^6$, et en tirets rouges un fort X_k , $1,2 \cdot 10^6$.

Un seul des paramètres du modèle n’a pas de valeur fixe pour l’ensemble des simulations, c’est le coefficient de demi-saturation, X_k . Ce paramètre intervient dans la réponse fonctionnelle, la fonction qui décrit la quantité d’énergie ingérée en fonction de la concentration en phytoplancton. Plus le X_k est faible, plus la quantité d’énergie ingérée pour une même concentration algale sera forte (comparer la courbe en trait continu et la courbe en pointillés sur la figure 1.2). Dans les expériences en milieu contrôlé, ce paramètre apparaît comme hautement variable en fonction de l’espèce d’algue utilisée (Y. Bourlès, com. pers.). C’est pour cette raison qu’il est librement ajusté lors de chaque simulation.

La taille, représentée ici par E_V , est une variable d’état clef du modèle et des hypothèses spécifiques sont faites à ce sujet. Pour l’huitre creuse,

la croissance est supposée isomorphe, c'est-à-dire que les surfaces croissent de manière proportionnelle au volume, conservant ainsi une forme identique au cours du développement. Cette hypothèse est importante parce que la taille est utilisée pour déterminer à la fois l'acquisition d'énergie par l'organisme et la consommation énergétique de l'organisme, au travers respectivement du flux d'assimilation, \dot{p}_A , et du flux de maintenance, ici \dot{p}_{M1} . L'assimilation est proportionnelle à la surface structurelle, $V^{2/3}$ et la maintenance est directement proportionnelle au volume (Tab. 1.1).

2.2 La gamétogenèse dans le modèle

Afin de pouvoir utiliser le modèle DEB de l'huître creuse comme un outil efficace pour comprendre et quantifier l'allocation énergétique à la reproduction, l'accent a été mis sur l'amélioration de la description de la reproduction dans le modèle. Dans les versions précédentes du modèle, il était en effet impossible de différencier la phase de construction de la gonade au printemps de l'accumulation de réserves à l'automne. Une quatrième variable d'état a donc été ajoutée (Fig. 1.3) pour représenter l'énergie utilisée dans la construction de la gonade, E_{Go} , tandis que E_R décrit l'énergie stockée pour la reproduction. Au printemps et en été, un flux catabolique auxiliaire, \dot{p}_{C2} , qui utilise l'énergie stockée dans E_R pour construire la gonade, est activé. La formulation de ce flux repose sur les mêmes règles qui ont permis la construction du flux catabolique général, \dot{p}_{C1} , voir l'annexe de la publication (Annexe A).

La construction de la gonade est modélisée d'une manière semblable à la construction de la structure. Un flux optionnel de maintenance, \dot{p}_{M2} a la priorité sur le flux d'allocation à la gonade \dot{p}_{Go} . Cette maintenance optionnelle est activée uniquement si les coûts de maintenance ne peuvent pas être payés par le flux de maintenance normal \dot{p}_{M1} , c'est-à-dire si $\dot{p}_{C1} < \dot{p}_{M1}$. Cette situation intervient en cas de jeûne prolongé. Le dernier flux ajouté, \dot{p}_{L2} prend en charge la résorption des gonades en cas de jeûne extrême – c'est à dire quand ni \dot{p}_{M1} ni l'adjonction de \dot{p}_{M2} ne suffisent à payer les coûts de maintenance. En cas de jeûne extrême sans gonade à résorber, la lyse de structure est faite en prélevant le flux \dot{p}_{L1} sur la structure.

Chavez-Villalba *et al.* (2002a) ont montré que l'huître creuse commence la construction de sa gonade avec la remontée des températures au printemps et qu'elle l'arrête avec le refroidissement automnal. Sur la base de ces observations, une manière simple de simuler le début et la fin de la gamétogenèse consiste à ajuster une sinusoïde de la forme $a_T \sin(c_T t + d_T) + b_T$ sur la température, où a_T est la moitié de l'amplitude thermique annuelle, c_T est la fréquence du signal, $2\pi/365$, d_T est le décalage de la période la plus froide de l'année et b_T la moyenne annuelle de la température. La date, t , est alors exprimée en jour julien. La construction de la gonade commence lorsque la dérivée, soit $a_T c_T \cos(c_T t + d_T)$, est supérieure à 0 et s'arrête lorsqu'elle devient négative.

2.3 Valeurs des paramètres décrivant la gamétogenèse

L'évaluation des nouveaux paramètres a été effectuée de manière à être en accord avec les données d'énergie et de masse sèche publiées sur *C. gigas* et les espèces proches.

Symb.	Signification	Valeur	Unité	Page	Référence
<i>Paramètres principaux</i>					
δ_M	Paramètre de forme	0.175	-	11	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
$[p_M]$	Coûts de maintenance volumique	44	J.cm ⁻³ .Jour ⁻¹	44	Annexe A
$[E_G]$	Coûts de construction volumique	3900	J.cm ⁻³	37	Annexe A
$[E_m]$	Densité maximum de stockage	4200	J.cm ⁻³	39	Annexe A
\dot{v}	Conductance énergétique	0.183	cm.Jour ⁻¹	85	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
κ	Part du catabolisme allouée à la croissance	0.45	-	25	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
κ_X	Efficacité d'assimilation	0.75	-	36	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
L_∞	Longueur infinie	45	cm	51	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
<i>Paramètres additionnels</i>					
μ_E	Contenu énergétique des réserves	19600	J.g ⁻¹	170	Kooijman 2010
dv	Taux de matière sèche de la structure	0.15	g.g ⁻¹	-	Whyte <i>et al.</i> 1990
$d_{G_0}^*$	Taux de matière sèche de la gonade	0.31	g.g ⁻¹	-	Deslous-Paoli et Héral 1988
$[E_{G_0}]^*$	Coûts de construction volumique pour la gonade	7500	J.cm ⁻³	-	Cette étude
$\kappa_{G_0}^*$	Rendement des tissus gonadiques pour la maintenance	0.25	-	-	Li <i>et al.</i> 2009
V_p	Volume structural à la puberté	0.4	cm ³	66	Pouvrean <i>et al.</i> 2006
t_{im}	Pourcentage d'immersion	0.8	-	-	Donnée sur le site
RGS	Ratio gonado-somatique de déclenchement de la ponte	46	-	-	Cette étude
T_s	Température de déclenchement de la ponte	292	K	-	Pouvrean <i>et al.</i> 2006
<i>Effet de la température</i>					
T_l	Température de référence	293	K	17	Définie
T_A	Température d'Arrhenius	5800	K	17	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
T_L	Limite inférieure de tolérance	281	K	22	Bourlès <i>et al.</i> 2009
$T_{Hing.}$	Limite supérieure de tolérance pour l'ingestion	298	K	-	Bourlès <i>et al.</i> 2009
$T_{Hmain.}$	Limite supérieure de tolérance pour la maintenance	305	K	-	Bourlès <i>et al.</i> 2009
T_{AL}	Température d'Arrhenius pour la limite inférieure	75000	K	22	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
T_{AH}	Température d'Arrhenius pour la limite supérieure	30000	K	22	Van der Veer <i>et al.</i> 2006
<i>Effet de la nutrition</i>					
X_K	Coefficient de demi-saturation	$0.5 \cdot 10^6 - 2 \cdot 10^6$	cellules.L ⁻¹	26	Calibration
$\{p_{Am}\}$	Taux d'assimilation surfacique maximum	770	J.cm ⁻²	36	Cette étude

TABLE 1.2 – Détail des différents paramètres utilisés dans le modèle DEB pour l'huître creuse. Les numéros de pages correspondent aux définitions de ces paramètres par Kooijman (2010). Les nouveaux paramètres sont annotés avec *.

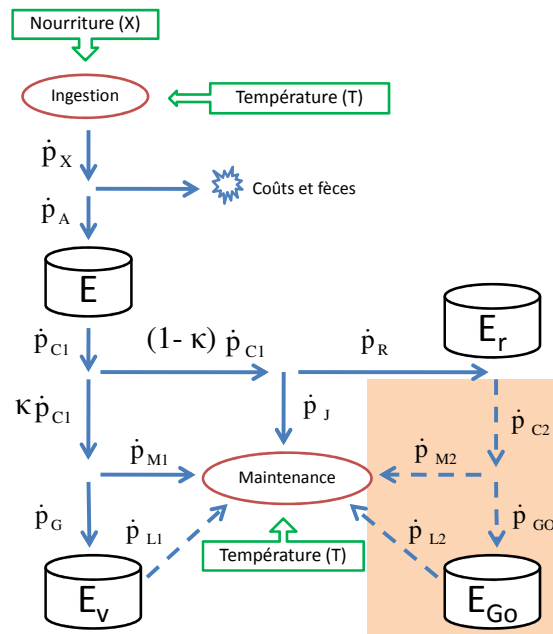


FIGURE 1.3 – Représentation schématisée des processus physiologiques (ellipses), des variables d'état (cylindres), des variables forçantes (rectangles fléchés), et des flux d'énergie (flèches). Les flux permanents sont représentés par un trait continu et les flux temporaires par des lignes pointillées. La partie grisée correspond à la description de la gamétogenèse ajoutée dans ce chapitre.

Dans le modèle DEB standard, seul le rapport entre la chair sèche et la chair humide pour la structure est utilisé pour calculer la masse de chair sèche totale de l'huître. Ici, un second rapport masse sèche sur masse humide est ajouté pour décrire la contribution de la gonade à la masse sèche totale.

Le taux de matière sèche pour la gonade, appelé d_{Go} , représente le rapport entre la masse de chair sèche et la masse de chair humide de la gonade. Si nous faisons l'hypothèse d'un rapport constant pour chaque compartiment, le rapport de masse pour la gonade peut être quantifié par la différence de rapport de masse observé entre la mesure effectuée avant l'émission des gamètes et celle effectuée immédiatement après. Le rapport vaut donc $\left(RM_{e-} - \frac{MS_{e+}}{MS_{e-}} RM_{e+}\right) \left(\frac{MS_{e-}}{MS_{e-} - MS_{e+}}\right)$, où RM désigne le rapport de masse sèche et humide pour tout l'animal, MS , les masses sèches mesurées tandis que l'indice $e-$ indique les mesures avant l'émission des gamètes et l'indice $e+$ les mesures après. En prenant $MS_{e-} = 1,88$, $MS_{e+} = 1,07$, $RM_{e-} = 0,243$ et $RM_{e+} = 0,196$ comme valeurs (Deslous-Paoli et Héral, 1988, tableau 1), cela conduit à $d_{Go} = 0,31$.

L'énergie allouée à la construction de la gonade, E_{Go} , est transformée en masse de gonade en utilisant la même équation que pour la structure : $MS_{Go} = E_{Go}d_{Go}/[E_{Go}]$, où d_{Go} est le rapport calculé précédemment et $[E_{Go}]$ le coût spécifique de construction de la gonade. La valeur de $[E_{Go}]$ est évaluée en utilisant les données de la littérature. Une compilation d'études sur la valeur énergétique de la gonade de *C. gigas* et d'espèces proches donne en effet une estimation du potentiel chimique de la gonade de 21 630 J.gMS⁻¹, voir le tableau 1.3. Si nous faisons l'hypothèse que 10% de l'énergie investie dans la gonade est dissipée dans la construction et que la densité de la chair humide (d) est de 1 g.cm⁻³, nous obtenons une valeur de $[E_{Go}] = \frac{E_{go}d_{Go}d}{0,9} = 7500 \text{ J.cm}^{-3}$.

Espèce	μ_{Go} en J.gMS ⁻¹	Méthode	Source
<i>C. gigas</i>	25660	non précisée	Hyun <i>et al.</i> (2001, tab. 1)
<i>C. gigas</i>	18605	PLG	Deslous-Paoli et Héral (1988, tab. 1)
<i>C. gigas</i>	17050	PLG	Ren <i>et al.</i> (2003, fig. 7)
<i>C. gigas</i>	21525	PLG	Berthelin <i>et al.</i> (2000, fig. 2)
<i>C. gigas</i>	27762	Calorimétrie	Héral et Deslous-Paoli (1983, tab. 2)
<i>C. plicatula</i>	19448	PLG	Li <i>et al.</i> (2006, tab. 1)
<i>Ostrea edulis</i>	19061	Calorimétrie	Rodhouse (1978, texte)
<i>Patella vulgata</i>	23950	Calorimétrie	Workman (1983, tab. 2)
<i>Chlamys varia</i>	22157	Calorimétrie	Shafee et Lucas (1980, texte)
Moyenne	21630		

TABLE 1.3 – Approximations du potentiel chimique des gonades, μ_{Go} en Joules par gramme de masse sèche, données pour différentes espèces de bivalves. PLG désigne les études de dosage des protéines, lipides et glucides.

L'ajout d'une nouvelle variable d'état permet une meilleure description de l'expérience de Li *et al.* (2009). Dans cette expérience, une même population d'huîtres est divisée en deux sous-populations : une pour laquelle l'émission des gamètes est provoquée

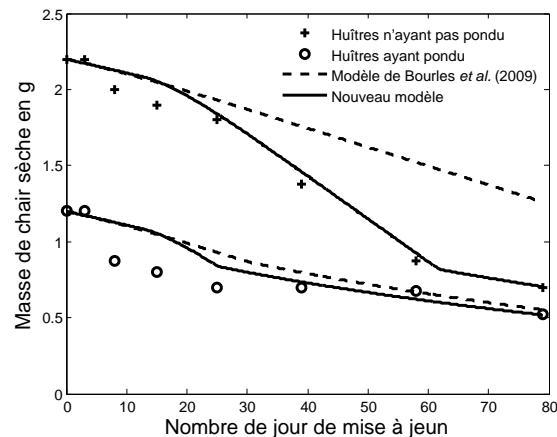


FIGURE 1.4 – Simulation de l’expérience de jeûne de [Li et al. \(2009\)](#) par le modèle de [Bourlès et al. \(2009\)](#) et le modèle qui inclut une description de la gonade utilisée dans ce chapitre.

et l’autre non. Ces deux sous-populations sont ensuite exposées à un jeûne prolongé. Le résultat principal de cette expérience est la différence dans la vitesse de perte de masse pour ces deux sous-populations (Fig. 1.4). Cette particularité, qui ne peut pas être décrite en utilisant le modèle de [Bourlès et al. \(2009\)](#), est bien représentée dans la nouvelle version du modèle grâce aux hypothèses spécifiques faites pour la description de la gonade et de sa résorption en cas de jeûne extrême. L’ajustement du modèle à ces données permet d’obtenir la valeur du rendement de la résorption des gonades, κ_{Go} , qui est égale à 0,25.

2.4 Les jeux de données et les variables forçantes

Les jeux de données utilisés dans ce chapitre proviennent des campagnes 2008 et 2009 du programme VeLyGer. Ce programme a été conçu pour suivre la reproduction de l’huître creuse au sein de quatre écosystèmes différents (Fig. 1.5). Les populations d’huîtres étudiées dans ce travail ont été transplantées à partir d’un même site dans les quatre sites VeLyGer en 2008 et 2009. Chaque année, la transplantation a eu lieu avant le début de la gamétogenèse, au début du mois de mars. Dans chaque site, un échantillon de trente individus a été prélevé tous les 15 jours. Les huîtres ont ensuite été ouvertes et leur chair égouttée jusqu’à ce que l’eau ne s’échappe plus des tissus avant d’être pesées pour obtenir la masse de chair humide. La chair a ensuite été complètement lyophilisée de manière à obtenir la masse de chair sèche.

Dans chaque site, la température de l’eau a été mesurée toutes les 30 minutes par une sonde haute fréquence. La moyenne journalière a été calculée pour servir de variable forçante. Pour les corrections de taux métaboliques grâce à la température d’Arrhénius, une moyenne mobile sur 5 jours est utilisée. La nourriture a été quantifiée en utilisant le dénombrement de phytoplancton qui provient du réseau REPHY de l’IFREMER ([Bour-](#)

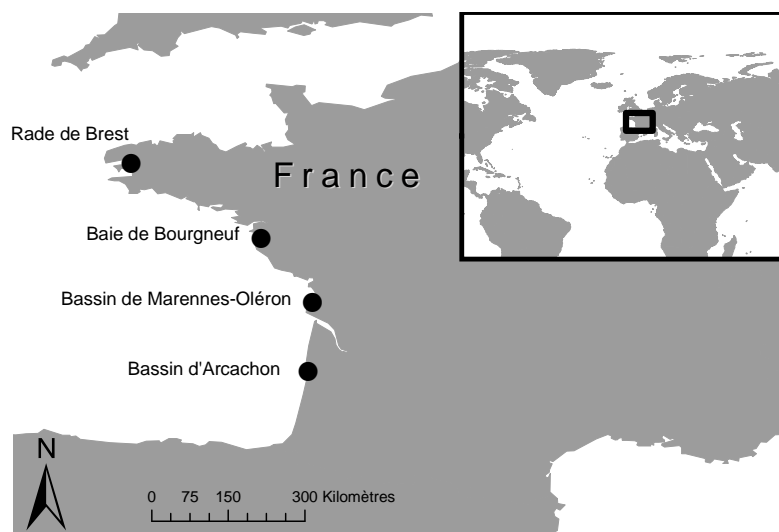


FIGURE 1.5 – Situation des quatre sites VeLyGer sur la côte atlantique française.

lès *et al.*, 2009). La méthode est la suivante : tous les 15 jours, des duplicats d'1 L d'eau de mer sont prélevés à 1 m de profondeur sous la surface et fixés par une solution de Lugol (1 mL par litre d'eau de mer). Au laboratoire, les espèces phytoplanctoniques sont identifiées et énumérées sous un microscope par des techniciens spécialistes. Les données sont interpolées quotidiennement par une fonction pchip² sous Matlab (The MathWorks Inc.).

2.5 Simulations appliquées et théoriques

Les simulations présentées dans ce chapitre ont été réalisées avec à la fois le logiciel Matlab R14 (The MathWorks Inc.) et le logiciel Stella 8.1 (High Performance Systems Inc.). Les résultats obtenus n'étaient que légèrement différents de par les procédures d'intégration.

Pour les simulations appliquées, les variables d'état du modèle ont été initialisées en faisant des hypothèses sur l'allocation énergétique de manière à reproduire la masse sèche observée lors de la première mesure. La masse sèche est obtenue au travers des quatre variables d'état en utilisant l'équation suivante (Eq. 1.1) :

$$DFM = \frac{E + E_R}{\mu_E} + \frac{E_V d_V}{[E_G]} + \frac{E_{Go} d_{Go}}{[E_{Go}]} \quad (1.1)$$

La calibration du paramètre X_k a été effectuée par ajustements successifs, de manière à atteindre la masse de chair sèche observée avant l'émission des gamètes. La qualité de l'ajustement du modèle aux données est évaluée par le coefficient de détermination, R^2 ,

2. Piecewise cubic hermitian interpolation : fonctions d'interpolation cubique assurant une fonction dérivable en tous points.

par la pente de la régression $\hat{X} = aX$, où \hat{X} représente les valeurs simulées et X les valeurs observées. Pour évaluer la qualité de l'ajustement de l'amplitude du frai, F , du modèle, nous avons calculé la proportion d'erreur faite ainsi : $S = \frac{|F_{obs} - F_{sim}|}{F_{obs}}$. Enfin dans ces simulations, la date d'émission des gamètes est fixée en fonction des observations.

A l'inverse, pour les simulations théoriques, la date d'émission des gamètes dépend du dépassement d'une température seuil de 19°C et d'un seuil de ratio gonado-somatique, rapport entre la masse de chair sèche représentée par les gonades et la masse de chair sèche totale, fixé à 46 %. L'efflorescence printanière a été simulée en utilisant une gaussienne : $X = a_X \exp\left(-\frac{(t-b_X)^2}{2c_X}\right) + d_X$, où a_X est la valeur du pic de l'efflorescence, b_X le jour julien d'occurrence de l'efflorescence, c_X la durée de l'efflorescence en jour et d_X la concentration en phytoplancton en dehors de la période d'efflorescence. Seuls les paramètres b_X et c_X varient dans les simulations théoriques, pour des valeurs a_X et d_X fixées aux valeurs observées de $1.8 \cdot 10^6$ et $2 \cdot 10^5$ respectivement. La température est décrite par la fonction sinusoïdale utilisée pour le début et la fin de la construction des gonades, avec des variations des paramètres a_T et b_T et des valeurs fixes pour c_T et b_T , $2\pi/365$ et -2.07 respectivement. Pour chacun des quatre paramètres qui varient dans les simulations théoriques, onze valeurs ont été choisies, de manière à couvrir la gamme de variation observée dans les quatre sites d'étude. Pour améliorer la lisibilité des figures produites, le maximum des dates de ponte et la moyenne globale du nombre d'ovocytes produits ont été attribués aux simulations pour lesquelles les conditions d'émission des gamètes n'étaient jamais remplies.

3 Résultats du modèle

3.1 Simulations appliquées

Les simulations obtenues présentent globalement une bonne correspondance avec les observations (Fig. 1.6). Au printemps, la croissance simulée suit parfaitement les observations à l'exception de la simulation de 2009 pour la rade de Brest. En été, l'amplitude du frai est décrite avec moins de 20% d'erreur par le modèle en baie de Bourgneuf et dans les bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron en 2009. Les autres simulations de l'amplitude du frai sont moins bonnes. Il y a sous-estimation pour la rade de Brest en 2008 et 2009 et pour le bassin de Marennes-Oléron en 2008. Le bassin d'Arcachon en 2008 est le seul site où le modèle surestime fortement l'amplitude du frai. En automne, de nombreuses surestimations du modèle par rapport aux données sont observables. Les plus importantes ont lieu pour le bassin d'Arcachon en 2009 et pour la baie de Bourgneuf en 2008 et 2009. Les autres simulations sont plus satisfaisantes, même si de plus petites déviations peuvent être repérées, comme pour l'année 2008 du bassin d'Arcachon.

Deux simulations se distinguent des autres par leurs valeurs calibrées de X_k : celle du bassin d'Arcachon en 2008 et celle de la rade de Brest en 2009 (Tab. 1.4). Pour la rade de Brest, en avril et mai 2009, certains prélèvements de flore n'ont pas pu être analysés, ce qui a conduit probablement à une sous-estimation de la flore présente pendant cette période. Le X_k est donc sous-estimé dans ces simulations à cause de cette sous-estimation

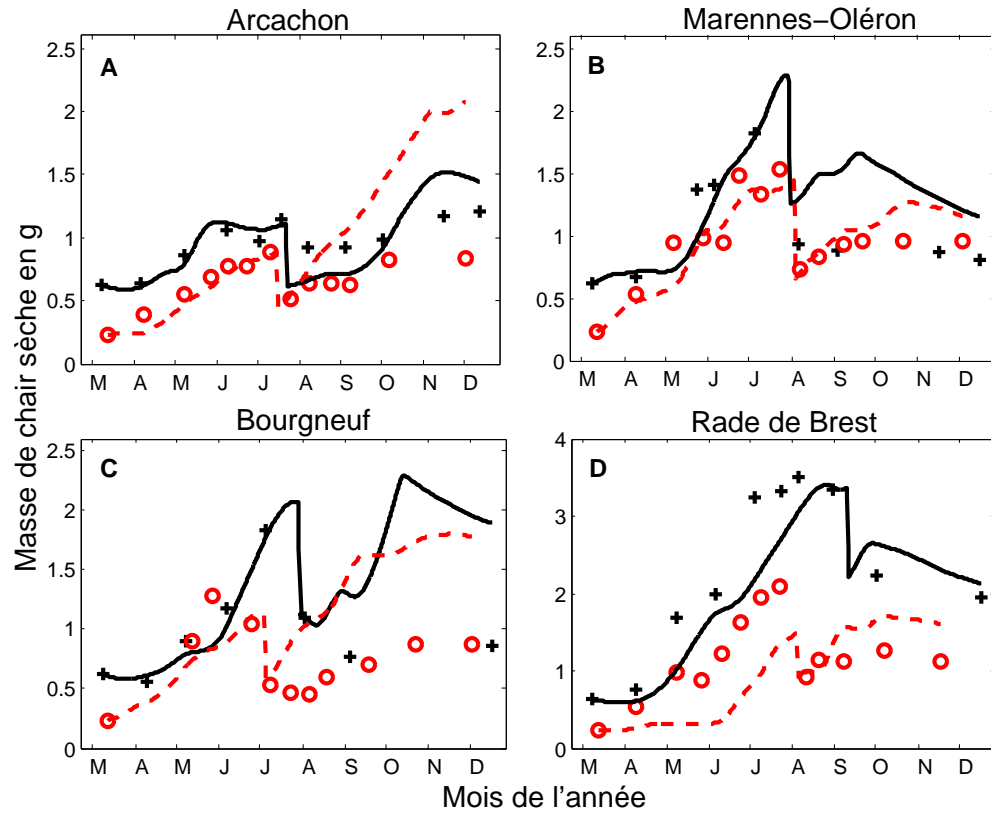


FIGURE 1.6 – Simulations (ligne continue pour 2008 et pointillés pour 2009) de la masse de chair sèche observée (croix pour 2008 et cercles pour 2009) avec le modèle DEB pour le bassin d’Arcachon (A), le bassin de Marennes-Oléron (B), la baie de Bourgneuf (C) et la rade de Brest (D).

de la flore au printemps. Ceci explique de plus la mauvaise qualité de la simulation au printemps. Pour la simulation du bassin d’Arcachon, la valeur très élevée du paramètre X_k s’explique par la très faible croissance observée cette année-là sur le lot d’huîtres suivi dans ce bassin, malgré des concentrations de phytoplancton assez importantes au printemps. Au contraire, de faibles valeurs sont calibrées pour la rade de Brest en 2008 et le bassin d’Arcachon en 2009.

TABLE 1.4 – Valeurs du paramètre X_k calibré dans les simulations en 10^6cells.L^{-1} .

Arcachon		Marennes-Oléron		Bourgneuf		Brest	
2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
1,2	0,45	0,85	0,63	0,73	0,72	0,48	0,27

Les indicateurs de qualité de l’ajustement du modèle souffrent fortement du manque d’ajustement du modèle en automne (Tab. 1.5). Ainsi le coefficient de détermination n’est que de 0.27 en 2008 et 0.01 en 2009 pour la baie de Bourgneuf, et la pente montre que ces mauvais résultats sont dus à la surestimation automnale par le modèle. L’erreur faite sur la ponte est inférieure à 20% pour quatre simulations, ce qui est acceptable au regard de l’incertitude inhérente à l’évaluation de l’amplitude du frai par biométrie. Ainsi, la baie de Bourgneuf est le site où l’erreur faite sur l’amplitude du frai est la plus faible, avec 9% et 3% pour respectivement 2008 et 2009. Les autres amplitudes du frai sont bien estimées pour l’année 2009 du bassin d’Arcachon et de Marennes-Oléron. On retrouve l’anomalie de l’année 2008 pour le bassin d’Arcachon, puisque le modèle décrit une émission deux fois plus importante que celle observée. Nous verrons dans la discussion comment expliquer les résultats peu satisfaisants du modèle pour cette année. Le site de la rade de Brest présente de fortes erreurs, 33% pour 2008 et 69% pour 2009, sur l’amplitude de l’émission des gamètes, même si celle de 2009 s’explique par le problème d’estimation du phytoplancton printanier.

Indice	Arcachon		Marennes-Oléron		Bourgneuf		Brest	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
R^2	0,76	0,44	0,33	0,66	0,27	0,01	0,77	0,14
a	1,02	1,34	1,07	1,00	1,11	1,36	0,88	0,71
S	1,03	0,12	0,43	0,18	0,09	0,03	0,33	0,69

TABLE 1.5 – Valeurs de trois indicateurs de bon ajustement du modèle aux données. R^2 est le coefficient de détermination, a est la pente de la régression des valeurs prédites contre les valeurs observées et S est l’erreur faite sur la ponte simulée par rapport à l’observation.

3.2 Simulations théoriques

Suite à cette confrontation entre le modèle et les données, il apparaît que, hormis les cas litigieux de Brest 2009 et Arcachon 2008, le modèle est suffisamment robuste au

printemps pour pouvoir être utilisé de manière théorique pour le calcul de la fécondité et l'estimation de la période de ponte. Dans cette partie, nous utilisons donc le modèle avec des forçages théoriques de température et de phytoplancton afin de mieux comprendre comment ces deux variables forçantes influencent la date d'émission des gamètes et la fécondité. Plus précisément, les simulations théoriques ont été faites selon les variations de quatre paramètres et avec une faible valeur (Fig. 1.7) ou une valeur élevée (Fig. 1.8) du paramètre X_k . Pour chaque simulation, la date d'émission des gamètes et le nombre d'ovocytes produits ont été calculés dans le cas où les conditions de déclenchement de la ponte étaient remplies. Les valeurs obtenues ont ensuite été projetées dans un plan en faisant des moyennes sur les deux autres dimensions.

Pour une faible valeur de X_k , liée notamment à une qualité de nourriture élevée, le facteur principal qui influence la date d'émission des gamètes est la température et plus précisément la température annuelle moyenne (Fig. 1.7, A). Le seuil de 19°C est alors la dernière condition d'émission devant être remplie. Si cette température n'est pas atteinte, aucune émission n'a lieu, comme dans le coin en bas à gauche du graphique 1.7 A. La variable forçante de nourriture a un faible effet si l'efflorescence de phytoplancton apparaît tardivement, après le mois d'avril (Fig. 1.7, B). Ceci fait varier la date d'émission des gamètes entre la fin juin et la mi-juillet. Le nombre d'ovocytes produits dépend quant à lui à la fois de la température et de la nourriture. Pour la température (Fig. 1.7, C), l'amplitude annuelle est le facteur principal qui impacte le nombre d'ovocytes tandis qu'il s'agit de la durée de l'efflorescence pour la nourriture (Fig. 1.7, D). Si l'efflorescence printanière arrive tardivement dans la saison, cela retarde la ponte mais augmente aussi le nombre d'ovocytes produits. Ceci s'explique par le fait que la gamétogenèse dure plus longtemps dans des eaux plus chaudes.

Pour une valeur élevée de X_k , liée notamment à une faible qualité de nourriture, les mêmes tendances se retrouvent pour la date d'émission des gamètes (Fig. 1.8 A et B). Cependant, les efflorescences printanières tardives, c'est-à-dire après la mi-mars, ont un effet amplifié sur la date d'émission : celle-ci varie de la fin juin à la fin juillet (Fig. 1.8 B). Si nous comparons ces résultats avec ceux de la figure précédente, nous pouvons voir que la date d'émission est retardée pour les mêmes combinaisons de paramètres. Avec une forte valeur de X_k , la température et la nourriture n'influencent que très peu le nombre d'ovocytes produits (Fig. 1.8 C et D). La comparaison avec la figure précédente montre que les effets de la température et de la nourriture sont négligeables par rapport à l'effet du paramètre X_k sur la fécondité.

4 Discussion

Pour de faibles valeurs de X_k , liées généralement à une qualité de nourriture élevée, nos résultats montrent que la date d'émission des gamètes dépend principalement de la température moyenne annuelle. Ceci concorde avec l'utilisation de la méthode des degrés-jour pour déterminer le moment où les huîtres deviennent matures (Mann, 1979). Pourtant, l'application de cette méthode dans le milieu naturel s'est révélée inexacte (Steele et Mulcahy, 1999), peut-être parce que la quantité et la qualité de la nourriture

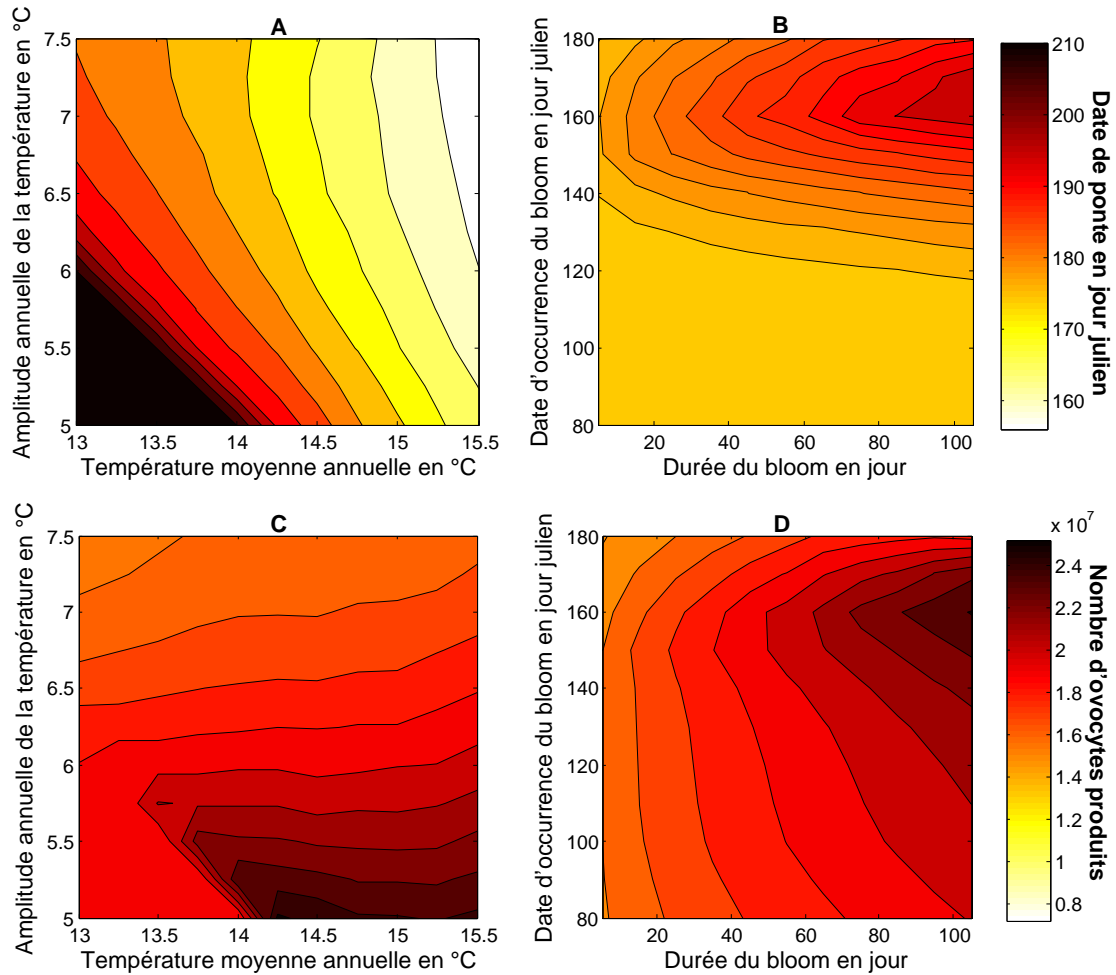


FIGURE 1.7 – Simulations théoriques de la date d’émission des gamètes (A et B) et du nombre d’ovocytes produits (C et D) avec une faible valeur pour X_k ($X_k = 0,45 \cdot 10^6 \text{cells.L}^{-1}$) en fonction de la variation de quatre paramètres : l’amplitude et la moyenne annuelles de la température ; la date d’occurrence et la durée de l’efflorescence printanière. Les résultats obtenus sont projetés dans les plans à deux dimensions de la température (A et C) et de la nourriture (B et D).

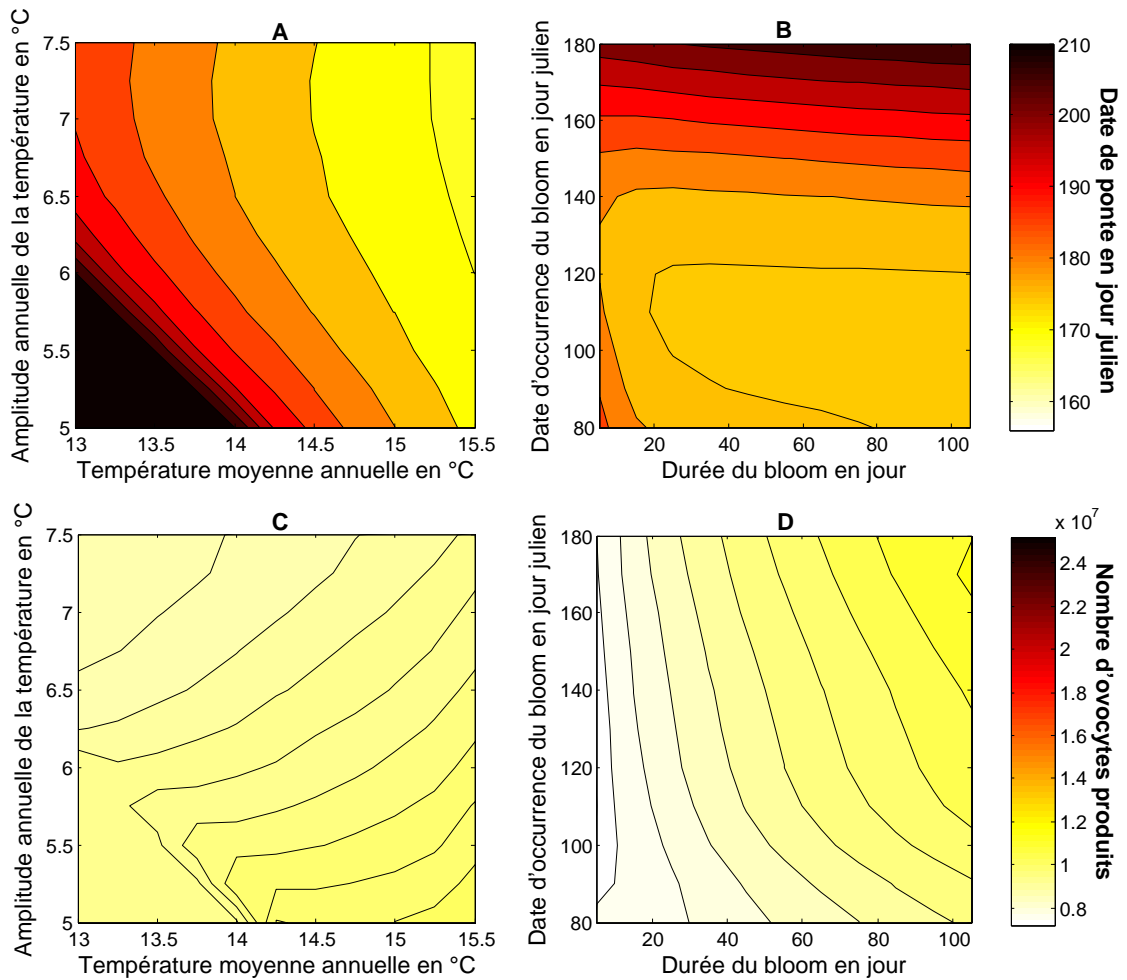


FIGURE 1.8 – Simulations théoriques de la date d’émission des gamètes (A et B) et du nombre d’ovocytes produits (C et D) avec une valeur de X_k élevée ($X_k = 1,210^6 \text{cells.L}^{-1}$) en fonction des variations de quatre paramètres : l’amplitude et la moyenne annuelles de la température ; la date d’occurrence et la durée de l’efflorescence printanière. Les résultats obtenus sont projetés dans les plans à deux dimensions de la température (A et C) et de la nourriture (B et D).

disponible n'étaient pas prises en compte. Ceci est confirmé par cette étude : la méthode des degrés-jour ne peut pas être efficace pour prédire la date de maturité dans l'environnement puisque la nourriture n'y est pas constante interannuellement, en quantité comme en qualité. Dans le milieu, [Grangeré *et al.* \(2009\)](#) associent les efflorescences printanières précoces aux années sèches et les efflorescences tardives aux années humides, ce qui indique que la nourriture et la température pourraient être couplées d'un point de vue hydroclimatique. Ici, nous avons simulé, de manière théorique, toutes les combinaisons de nourriture et de température possibles mais certaines combinaisons pourraient être plus fréquentes que d'autres en fonction du climat.

La température est souvent vue comme une limite nord à l'émission des gamètes et donc comme un facteur qui limite l'extension géographique vers le nord ([Diederich *et al.*, 2005](#); [Wrange *et al.*, 2009](#)). Cette limitation de l'émission des gamètes par la température estivale conduit à des pontes occasionnelles les années chaudes et à la résorption automnale les autres années. Nous avons estimé le rendement d'énergie en cas de résorption des gamètes à 25%. Et si nous faisons l'hypothèse que le rendement de la résorption totale des gamètes après l'absence de ponte est le même, l'énergie gagnée par la résorption peut représenter une quantité importante d'énergie mobilisable pour la reproduction l'année suivante. Ce mécanisme a déjà été proposé pour expliquer la capacité des huîtres de certains écosystèmes productifs à mener la gamétogenèse à son terme sans être nourries ([Cannuel et Beninger, 2005](#)). Dans les écosystèmes où l'émission des gamètes n'est pas déclenchée chaque année, ce processus peut donc contribuer à augmenter le nombre de gamètes produits et faciliter la colonisation de zones plus au nord lorsque les conditions sont favorables.

La différence la plus importante de croissance printanière apparaît en 2008 entre les huîtres placées dans le bassin d'Arcachon et celles placées dans la rade de Brest. Cette différence de croissance ne semble pas liée à la concentration en phytoplancton puisque les concentrations des efflorescences printanières sont comparables entre les deux sites (données non présentées). Dans nos simulations, cette différence de croissance avec les mêmes concentrations de phytoplancton est portée par la valeur du paramètre X_k : $0,45 \cdot 10^6$ pour les huîtres de la rade de Brest contre $1,2 \cdot 10^6$ pour les huîtres du bassin d'Arcachon. Nos simulations théoriques montrent que ce paramètre a un effet important sur la fécondité. Une autre illustration de l'impact du paramètre X_k sur la reproduction est donnée par la simulation de la croissance des huîtres du bassin d'Arcachon en 2008. Il est en effet possible d'obtenir une meilleure simulation en ne contraignant pas les huîtres à l'émission des gamètes comme précédemment et en augmentant légèrement le paramètre X_k (Fig. 1.9). La ponte n'a alors plus lieu car la résorption des gonades apparaît avant que le ratio gonado-somatique déclencheur de la ponte ne soit atteint. Cette simulation sans ponte est plus proche des observations jusqu'en automne et reproduit la faible décroissance de masse de chair sèche observée en juin avec seulement un faible changement de la valeur de X_k . De très fortes valeurs de X_k semblent donc pouvoir empêcher l'émission des gamètes dans certains cas. Cependant, cette simulation ne représente pas l'ensemble des populations du bassin d'Arcachon puisqu'en 2008, les concentrations de larves observées étaient dans la norme des années précédentes.

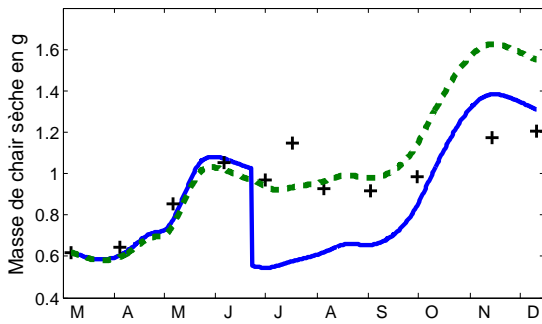


FIGURE 1.9 – Simulations dans le bassin d’Arcachon en 2008 en utilisant les déclencheurs de ponte avec $X_k = 1,2 \cdot 10^6$ (ligne continue) et $X_k = 1,4 \cdot 10^6$ (ligne pointillée).

d’un meilleur proxi de la nourriture disponible dans le milieu pour l’huître (Bourlès *et al.*, 2009). Avec l’utilisation des comptages de cellules phytoplanctoniques, cela a conduit à douter de la qualité nutritive de certaines espèces de phytoplancton pour les huîtres comme *Leptocylindrus minimus* (Pouvreau *et al.*, 2009) ou *Tetraselmis sp.* (Bourlès *et al.*, 2009). Une hypothèse importante cachée derrière la réponse fonctionnelle du modèle DEB est que le comportement de *C. gigas* est le même pour toutes les espèces de phytoplancton. Pourtant, Tran *et al.* (2010) ont montré par valvométrie que cela n’était pas le cas en comparant une espèce non toxique *Isochrysis galbana*, et une espèce toxique, *Alexandrium minutum*. De plus, Comeau *et al.* (2010) ont observé, en étudiant le taux d’ingestion d’une population d’huîtres, que certaines efflorescences automnales ne sont pas utilisées par les huîtres.

D’un point de vue plus fondamental, même le choix de l’équation utilisée comme réponse fonctionnelle impacte fortement la dynamique du modèle (Fussmann et Blasius, 2005). Poggiale *et al.* (2010) ont mis en évidence que cet effet est aussi présent pour des modèles plus complexes comme des modèles DEB de chaîne trophique nutriment-phytoplancton-zooplancton. Ils aboutissent à la même conclusion que Gentleman et Neuhheimer (2008), à savoir que les détails physiologiques et écologiques de la prise de nourriture sont primordiaux dans la dynamique du modèle.

Finalement, à la fois d’un point de vue expérimental et fondamental, la simulation de la croissance des huîtres nécessite des études *in situ* plus détaillées sur le bol alimentaire de l’huître. Pour le futur, ce type de progrès pourrait être réalisé par des études de terrain grâce à une technique similaire à ce que décrivent Comeau *et al.* (2010). Il nous semble inutile d’accroître la complexité du modèle DEB tant que l’effet de la qualité du phytoplancton n’est pas mieux prise en compte par le modèle.

Comme Pouvreau *et al.* (2009) l’ont déjà expliqué, la variabilité du paramètre X_k entre les simulations est une boîte noire qui rassemble différents effets comme la qualité de la nourriture, la qualité du proxi utilisé comme variable forçante, la variabilité phénotypique, les conditions zootechniques ou l’effet de la pollution. La variabilité du paramètre X_k pour les coquillages dans le modèle DEB est un problème qui touche presque toutes les espèces (Pouvreau *et al.*, 2006; Ren et Schiel, 2008; Pouvreau *et al.*, 2009; Rosland *et al.*, 2009; Troost *et al.*, 2010). Tout d’abord, l’accent a été mis sur le choix

5 Conclusion

En conclusion, nous montrons dans ce chapitre que l'effet des variables forçantes, température et nourriture, sur la date d'émission des gamètes et sur la fécondité peut être synthétisé en reprenant la figure présentée en introduction (Fig. 1.10). Le modèle démontre qu'il existe une relation forte entre la température moyenne du printemps et la date d'émission des gamètes. Les dates d'émission les plus précoces pour une température printanière donnée correspondent alors aux années où la qualité de la nourriture est particulièrement élevée (faible X_k) et lorsque l'efflorescence printanière n'est pas trop tardive. Ceci correspond à la droite tracée sur la figure 1.10, A. Pour la relation entre l'amplitude du frai et la concentration en phytoplancton disponible dans le milieu, le modèle montre qu'une telle relation est fortement impactée par le paramètre de qualité de la nourriture et dans une moindre mesure par l'amplitude annuelle de la température. Seuls des années et des sites à qualité de nourriture similaire peuvent donc être comparés entre eux.

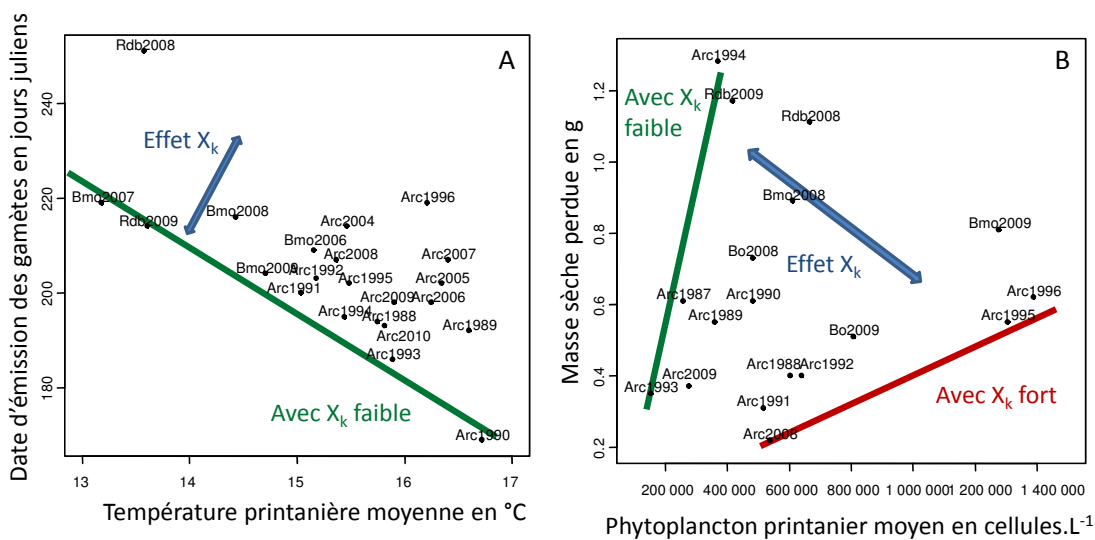


FIGURE 1.10 – Figure 1.1 interprétée avec les résultats des simulations théoriques pour la date d'émission des gamètes (A) et l'amplitude de cette émission (B).

Au vu de ces résultats, il nous semble qu'une meilleure compréhension de l'impact de la nutrition sur la fécondité nécessite la recherche d'un indicateur de la nutrition des huîtres qui soit à la fois quantitatif et qualitatif.

CHAPITRE 2

Quels sont les facteurs déclencheurs de l'émission des gamètes ?

“[...] Les résultats de l'ostréographie peuvent permettre de mieux comprendre les causes qui président au déclenchement du frai [...]. Il suffirait pour cela de pouvoir disposer de stations d'enregistrement des principaux paramètres du milieu.”

Edouard His (1975)

1 Introduction

DANS LE CHAPITRE PRÉCÉDENT, nous avons implicitement considéré qu'une fois la gamétogenèse achevée, les gamètes étaient immédiatement émis dans le milieu. Pourtant les observations de terrain montrent que les huîtres peuvent rester sur le point d'émettre leurs gamètes pendant un certain temps sans qu'il ne se passe rien (Toulhoat, 2008, p.62). A l'image du schéma général de reproduction proposé par Olive (1995) qui comprend une phase de maturation des gamètes, suivi d'une phase de latence jusqu'à ce qu'un évènement déclencheur de la reproduction intervienne, il semble y avoir pour l'huître creuse un facteur supplémentaire qui déclenche le frai pendant cette période de latence.

Ce facteur déclencheur est un mécanisme important pour synchroniser l'émission des gamètes chez les espèces pour lesquelles la fécondation est externe (Levitan et Petersen, 1995; Yund, 2000). Et la question de savoir dans quelle mesure le synchronisme est important pour éviter la limitation en spermatozoïdes lors de la fécondation est encore débattue au sein de la communauté scientifique (Serrão et Havenhand, 2009). En effet, chez les espèces à fécondation externe, de nombreuses adaptations visent à augmenter le taux de fécondation comme les comportements grégaires, les fortes densités, les stimulations chimiques et bien sûr le synchronisme de l'émission des gamètes dans

le temps et l'espace. A ce titre, l'huître creuse semble concentrer un grand nombre de caractéristiques susceptibles d'assurer un fort taux de fécondation (Tab. 2.1) comme la longévité relativement accrue des spermatozoïdes ou le déclenchement chimique du frai par l'intermédiaire de peptides membranaires portés par le spermatozoïde. Pour His (1975), l'importance de l'émission et son synchronisme sont des facteurs de succès de la cohorte larvaire qui en résulte. Cet auteur remarque aussi que des conditions du milieu favorables, température supérieure à 20°C et nourriture abondante, donnent lieu à des émissions de gamètes importantes et bien synchronisées tandis qu'un milieu défavorable provoquera des émissions diffuses dans le temps (His, 1991).

Niveau	Adaptations	Référence
Sperme	Longévité de 24h	Suquet <i>et al.</i> (2010)
	Vélocité de 30-70 $\mu\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$	Faure (1996)
Ovule	Longévité > 4h à 19°C	Song <i>et al.</i> (2009)
	Individu	Déclenchement du frai par les mâles
Expulsion des ovocytes		Galtsoff (1938a)
Fixation grégaire pour <i>C. virginica</i>		Hidu (1969)
Population	Synchronisme du frai	His (1991)
	Déclenchement de la ponte par des peptides membranaires du spermatozoïde	Rice <i>et al.</i> (2002)
	Effet hydrodynamique de la structure en récif	Pavlos (2004)

TABLE 2.1 – Exemples de différentes adaptations visant à assurer un bon taux de fécondation pour le genre *Crassostrea*

Globalement, chez la plupart des espèces à fécondation externe, le facteur déclencheur de l'émission des gamètes dans le milieu naturel reste inconnu (Yund, 2000). Parmi les travaux effectués, une grande hétérogénéité de facteurs déclencheurs émerge (voir Le Penec 1981 pour les mollusques). Ainsi, pour les espèces de *Fucus*, l'émission des gamètes s'effectue dans des périodes de faible turbulence et toujours le jour (Pearson et Serrao, 2006). La détection des faibles turbulences semble se faire par la mesure de la quantité de carbone dissous à proximité, ces composés disparaissant localement lors de faibles renouvellements. Certaines espèces de moule, semblent quant-à elles capables de synchroniser l'émission des gamètes avec le pic de phytoplancton (Ram *et al.*, 1996). Himmelman (1975) a ainsi démontré plus formellement que pour l'oursin *Strongylocentrotus droebachiensis* et deux espèces de chitons, l'émission des gamètes est provoquée par l'efflorescence phytoplanctonique. Ceci semble aussi vrai pour la moule bleue (Starr *et al.*, 1990). L'acquisition de ce mécanisme est un avantage évolutif certain pour la survie des larves. La stimulation de l'émission des gamètes par des chocs thermiques est une pratique efficace en laboratoire chez un grand nombre de mollusques (Le Penec, 1981; Helm et Bourne, 2004), même si la généralité de ce déclencheur dans le milieu n'est pas démontrée.

Les rythmes lunaires ont souvent été évoqués comme élément de synchronisme de l'émission des gamètes chez un grand nombre d'espèces (voir Korringa 1947 ou plus récemment Bentley *et al.* 2001 pour des exemples chez les vers marins). L'exemple le

plus emblématique est le ver polychaete du Pacifique *Palola viridis* dont le jour de reproduction peut être prédit de manière précise lors du 3^{ème} quartier de la lune au mois d'octobre ou de novembre (Caspers, 1984). Pourtant le mécanisme de ce rythme étonnant n'est toujours pas compris pour cette espèce. Et souvent lorsqu'un synchronisme lunaire est observé, comme pour ce polychaete, la vraie nature du "zeitgeber", littéralement du "donneur de rythme", reste spéculative tant il est difficile de différencier les effets directs de la lune des effets indirects à travers les marées sans perturber un grand nombre d'autres éléments.

Pour l'huître creuse, les stimulus précis qui provoquent le frai en milieu naturel restent mal connus. Dans le bassin d'Arcachon, His (1976) a montré avec les premières études valvométriques que les frais ont lieu préférentiellement lors des forts coefficients de marée et des fortes variations thermiques. Ainsi le déclenchement du frai par des variations thermiques rapides est suspecté dans le milieu naturel (His, 1976).

D'autre part, le synchronisme du frai chez les huîtres pourrait être provoqué dans le milieu par les stimulations chimiques des émissions de gamètes des premières huîtres jusqu'à provoquer la ponte massive et synchrone de tout un banc (Galtsoff, 1938b). Bernay *et al.* (2006) ont démontré que des peptides sont impliqués dans la régulation chimique de l'ovulation tandis que la sérotonine peut être utilisée pour déclencher l'émission des gamètes chez beaucoup d'espèces de mollusques dont l'huître creuse (Gibbons et Castagna, 1984). D'une manière plus précise, des peptides membranaires du spermatozoïde semblent être les déclencheurs chimiques pour les individus n'ayant pas émis leurs gamètes, lorsqu'ils ingèrent les spermatozoïdes de leurs conspécifiques (Rice *et al.*, 2002).

Ce chapitre vise donc à améliorer les connaissances sur les conditions d'émission des gamètes pour l'huître creuse en répondant à deux questions : quel est le facteur déclencheur de l'émission des gamètes chez l'huître creuse ? Et est-ce que ce facteur rend cette émission prédictible ?

Pour répondre à ces questions, nous avons effectué dans les bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon des suivis valvométriques¹ à haute fréquence et non invasifs (HFNI) poursuivant ainsi ce qu'Edouard His, il y a plus de 40 ans, avait initié dans le bassin d'Arcachon (His, 1970). La détection du frai par valvométrie repose sur les observations du comportement d'émission des gamètes par les huîtres, synthétisées par Galtsoff (1938a,b, 1940). L'émission des ovocytes chez *C. gigas* se traduit par des mouvements valvaires amples et répétitifs. Ce comportement particulier rend la ponte de la femelle détectable au moyen d'un enregistrement de l'activité valvaire (Galtsoff, 1938a; His, 1970, 1975). Chez le mâle, au contraire, c'est une importante action des cils qui propulse les spermatozoïdes à l'extérieur, ce qui ne se traduit donc pas par des mouvements valvaires caractéristiques mais plutôt par une réduction de l'activité valvaire.

Dans un deuxième temps, nous nous sommes attachés à rechercher dans les données de pêches de larves réalisées depuis l'introduction de *C. gigas* en France, les conditions qui président au frai. Ces données couvrent la période 1973-2010 pour le bassin de

1. Contrairement à Edouard His qui parlait d'ostréographes, nous utiliserons ici le terme de valvomètres puisque cet appareil peut être utilisé chez tous les bivalves.

Marennes-Oléron et 1982-2010 pour le bassin d'Arcachon et permettent donc, malgré la faible résolution temporelle, de rechercher les conditions de pontes sur de plus vastes échelles de temps.

2 Matériel et méthodes

2.1 Acquisitions valvométriques et identification des pontes

Le suivi des huîtres dans le milieu par valvométrie HFNI (Haute Fréquence - Non Invasive) a été développé par l'UMR CNRS EPOC² de manière à minimiser les effets de l'appareil sur le comportement des huîtres. Les huîtres sont retirées de l'eau le jour qui précède leur équipement avec les électrodes (Fig. 2.1). Elles sont séchées avant de coller les électrodes avec une colle cyanoacrylate sur chacune des valves le matin. Un petit trou a été creusé au niveau de la charnière sans blesser les huîtres pour les attacher à leur support tout en leur laissant une certaine liberté de mouvement. Les huîtres ont ensuite été ramenées sur le terrain l'après-midi. Ceci a été fait pour chacune des campagnes au moins un mois avant la période d'émission des gamètes.

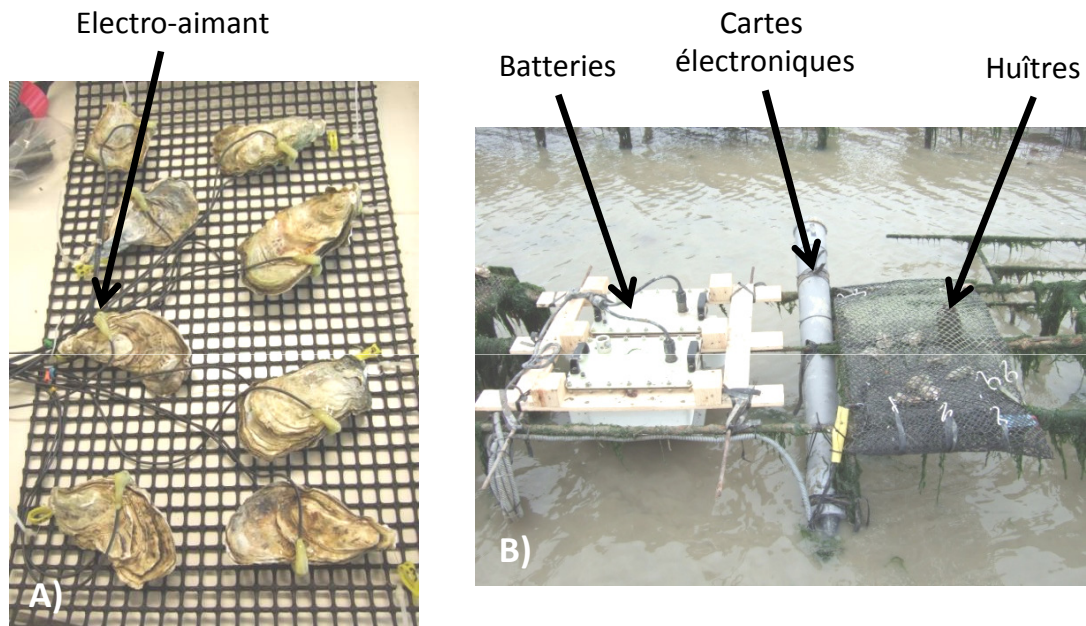


FIGURE 2.1 – A) Huîtres équipées d'électrodes. B) Dispositif terrain du valvomètre pour l'alimentation, l'acquisition, l'enregistrement et l'émission du signal.

2. Environnements et Paléoenvironnements OCéaniques. Voir le site l'œil du mollusque : http://www.domino.u-bordeaux.fr/molluscan_eye/

Le valvomètre utilisé permet de suivre l'activité valvaire de 16 huîtres simultanément. L'appareil fonctionne en mesurant les variations de tension produites aux bornes d'une bobine électrique en la présence d'un champ électromagnétique provoqué par une seconde bobine électrique selon la loi de Faraday : $e = -\frac{Nd\phi}{dt}$ où ϕ représente le champ électromagnétique, N le nombre de spires et e la force électromotrice. Ces variations sont proportionnelles à la distance du champ électromagnétique et sont traduites en tensions par la loi d'Ohm $U = RI - e$, où R est la résistance, I l'intensité du courant et U la tension.

L'acquisition du signal est faite par l'intermédiaire d'une carte d'acquisition électronique toutes les 0,1 secondes. Comme l'appareil suit en permanence 16 huîtres, le signal est enregistré toutes les 1,6 seconde pour chaque huître. Le signal est stocké sur l'appareil mais aussi envoyé par le réseau GSM sur un serveur d'EPOC qui rend ensuite les données disponibles via Internet. Tout ce système d'acquisition et de transmission du signal est protégé dans un tube en PVC étanche. A Marennes-Oléron, l'alimentation électrique du système était assurée par deux batteries de voiture en caisson étanche qui étaient changées tous les 20 jours en moyenne. A Arcachon, du fait de la configuration du site, une simple alimentation électrique filaire a pu être utilisée.

Les brusques mouvements valvaires de la ponte peuvent facilement être repérés au sein du signal en calculant, par exemple, la somme mobile des différences deux à deux de mesure d'ouverture sur une fenêtre de 15 minutes (Eq. 2.1). Les événements de ponte se situent alors dans les périodes où cette quantité est à son maximum. Cette méthode n'est pas robuste en cas de dérive du signal et les événements de ponte ont alors été recherchés visuellement pour ces exceptions.

$$DT = \frac{\sqrt{\sum_{i=2}^N (X_i - X_{i-1})^2}}{N - 1} \quad (2.1)$$

2.2 Autres types de données utilisées

Pour les deux bassins, cinq types de données ont été utilisées dans ce chapitre en plus de l'acquisition des signaux valvométriques. Les données d'abondance larvaire permettent d'étendre l'investigation des déclencheurs de l'émission des gamètes sur une plus longue période et les masses sèches d'huîtres constituent un autre indicateur de l'émission. Les données de coefficients de marée, de température de l'eau et de l'air, de distance Terre-Lune et d'illumination de la Lune sont les différents facteurs déclencheurs qui seront reliés aux observations d'émissions de gamètes.

1. Les données d'abondance larvaire proviennent des campagnes estivales de pêche de larves réalisées deux fois par semaine en été dans les bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon. Seules les données concernant le premier stade de développement sont utilisées (voir le matériel et méthode du chapitre 3 pour une description plus complète de la méthode, p. 77). Les données disponibles pour *C. gigas*, utilisées ici, commencent en 1973 pour Marennes-Oléron et en 1982 pour le bassin d'Arcachon.
2. Les masses sèches d'huîtres présentées ici proviennent du suivi de la reproduction

réalisé chaque année par le LER/PC. Pour chaque valeur de masse sèche, 30 huîtres sont prélevées dans une même population cultivée située à une dizaine de mètres du valvomètre. Tous les 15 jours, elles sont ouvertes, la chair est retirée de la coquille puis congelée. Elle est ensuite séchée par lyophilisation jusqu'à complète déshydratation.

3. Les données de coefficient de marée ont été fournies par le SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine). Le coefficient de marée est calculé comme le ratio de la hauteur d'eau prédite à Brest par rapport à un point fixe de référence. Un coefficient de 20 représente la plus petite marée possible par l'unique action des astres et un coefficient de 120 la plus forte marée possible.
4. Les données de température de l'eau proviennent de sondes haute fréquence (sonde Marel@estran pour Marennes-Oléron et sonde Micrel@pour Arcachon). Les données de température de l'air proviennent des stations météorologiques de Météo France du Cap Ferret pour Arcachon et du Château d'Oléron pour Marennes-Oléron sur les périodes respectives de 1987 à 2010 et de 1990 à 2010 (données Météo-France).
5. Les données du cycle anomalistique de la lune représente la variation de la distance entre la Terre et la Lune. Ce cycle, lorsqu'il est ajouté aux phases de la lune, vient moduler l'amplitude des vives-eaux et des mortes-eaux. Les données ont été obtenues sur le site du IMCCE³ (Institut de Mécanique Céleste et de Calcul des Éphémérides). Les données de pourcentage d'illumination de la Lune proviennent quant-à-elle du site Internet d'océanographie de la marine américaine⁴.

Toutes les données ont été analysées en utilisant le logiciel R⁵ distribué sous licence publique générale GNU, avec les paquets signal et gplot.

3 Résultats

3.1 Description du signal de ponte

Depuis 2006, 35 évènements de ponte ont été enregistrés par les valvomètres placés dans les bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron. Sur la totalité, 13 ont été enregistrés dans le bassin de Marennes-Oléron (6 en 2008 et 7 en 2009) et 22 dans le bassin d'Arcachon (5 en 2006, 8 en 2007, 2 en 2008 et 7 en 2010). Le faible nombre de pontes détectées s'explique par le fait que seuls 16 individus sont suivis en même temps et que la valvométrie ne permet de détecter l'émission des gamètes que chez les femelles.

La figure 2.2 montre le signal de ponte enregistré sur plusieurs huîtres. Ce signal peut être facilement différencié du reste du signal sur une durée de 24 heures. Le signal de ponte en lui-même est composé d'un grand nombre de fermetures rapides entrecoupées par une phase de réouverture plus lente. Pour les 40 exemples enregistrés, la ponte dure en moyenne 31 minutes (± 8) durant lesquelles ont lieu en moyenne 51 fermetures rapides

3. Site : <http://www.imcce.fr/>, rubrique Éphémérides.

4. U.S.N.O., United States Naval Observatory : <http://www.usno.navy.mil/>

5. R Development Core Team, voir <http://www.R-project.org>

(± 9) des valves. Le temps moyen entre deux fermetures est de 19 secondes (± 7). Les signaux de ponte enregistrés sont caractéristiques des pontes observées sur les huîtres femelles de plusieurs espèces d’huître.

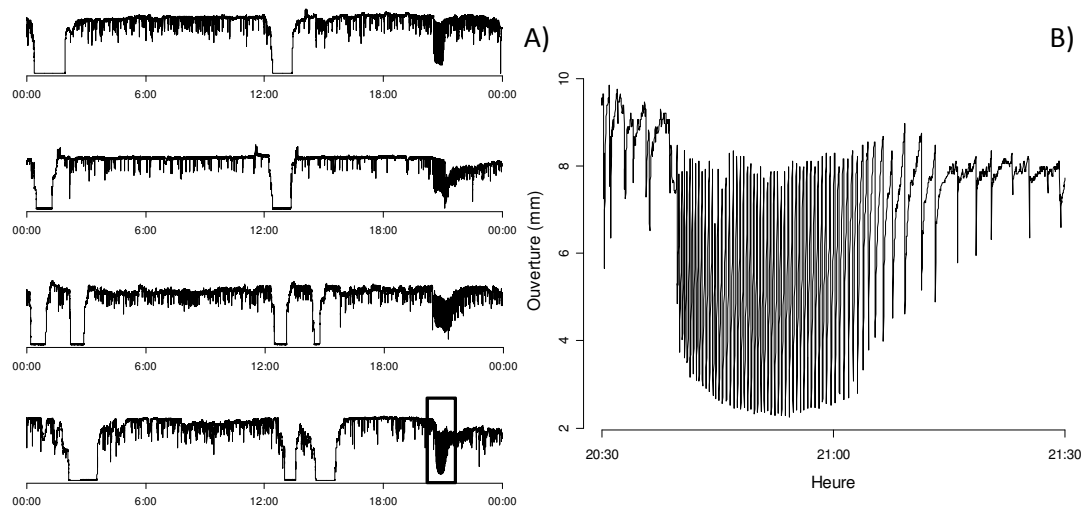


FIGURE 2.2 – A) Exemples de signaux de ponte de quatre femelles enregistrés le 15 juillet 2007 à Eyrac dans le bassin d’Arcachon et B) agrandissement du signal de la quatrième huître.

3.2 Représentativité du signal de ponte détecté

Au vu du peu d’individus suivis, la représentativité des pontes enregistrées par les valvomètres par rapport aux pontes qui ont lieu à l’échelle des bancs ou même du bassin ostréicole peut être mise en doute. Les occurrences des pontes observées par valvométrie ont donc été comparées aux autres indicateurs traditionnels de la reproduction, l’évolution de la masse de chair sèche d’une population sentinelle et l’abondance de larves au premier stade de leur développement, le stade “petites” (Fig. 2.3).

Pour les années étudiées à Arcachon, les pontes enregistrées par valvométrie concordent généralement avec les autres indicateurs du frai. A ce titre, 2006 et 2010 sont des années où la concordance est parfaite entre l’ensemble des indicateurs. Les pontes détectées précèdent alors légèrement le maximum de larves “petites” observé ces années là. A l’inverse, en 2007 et 2008, les pontes observées par valvométrie correspondent à des pics de larves secondaires, voire même à la limite de la détection comme pour 2007.

A Marennes-oléron en 2008 et 2009, les pontes enregistrées par valvométrie interviennent au moment où la masse de chair sèche des populations sentinelles décroît brutalement, ce qui indique également une ponte chez cette population. Pour les deux années, un pic d’abondance de larves d’huître creuse au stade “petites” est observé les jours

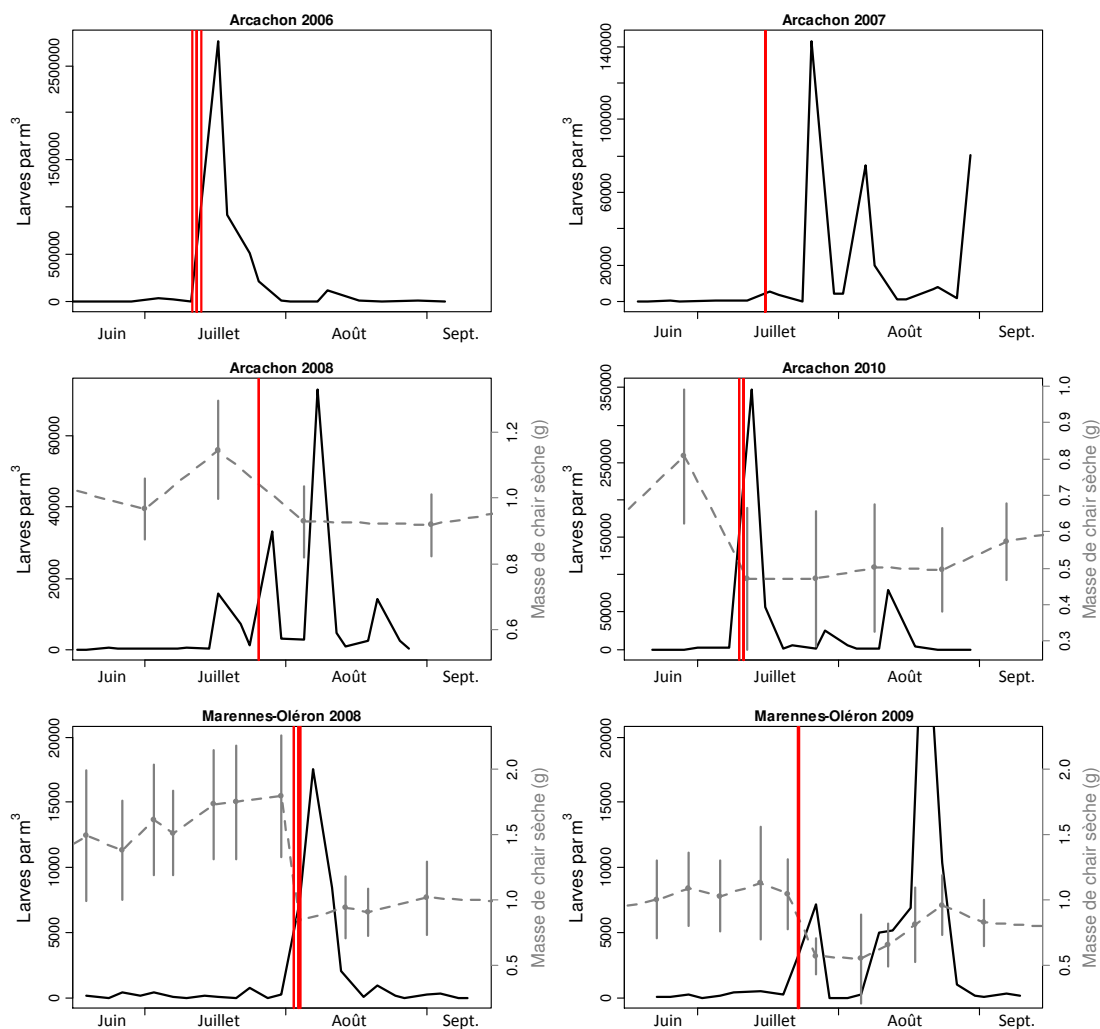


FIGURE 2.3 – Concordance des différents indicateurs de ponte : détection par valvométrie indiquée par la barre verticale, chute brutale de la masse de chair sèche sur un lot témoin voisin (ligne pointillée grise) et abondance larvaire au stade “petites”, âgées de 3 à 6 jours, (ligne noire continue) pour les années 2006, 2007, 2008 et 2010 dans le bassin d’Arcachon et les années 2008 et 2009 dans le bassin de Marenes-Oléron.

suivants. Cependant, en 2008, les pontes détectées par valvométrie sont suivies par le pic de larves le plus important cette année là alors que c'est un pic mineur qui suit les pontes observées en 2009.

Ces résultats pour les deux bassins conchylicoles montrent que certaines années la majorité des huîtres n'a pas émis leurs gamètes au même moment que les deux populations suivies dans ces bassins. Ces différents pics larvaires semblent donc représenter l'émission des gamètes de populations d'huîtres différentes, des "bancs" différents.

Ces trois indicateurs d'émission des gamètes peuvent donc être considérés comme des mesures de la reproduction intégrées sur différentes échelles. La valvométrie est un suivi individuel qui opère à l'échelle de quelques individus. Les données biométriques, et plus particulièrement le suivi de la masse sèche de chair, suivent une population (un banc). Tandis que les pêches de larves permettent de suivre la reproduction de plusieurs populations. Par exemple, la différence entre l'année 2008 et l'année 2009 à Marennes-Oléron montre donc que l'emprise spatiale d'un phénomène d'émission de gamètes varie d'une année sur l'autre.

3.3 Pontes et déclencheurs de pontes

La synthèse du nombre de pontes observées par heure pour chaque événement de frai sur les huîtres suivies (Fig. 2.4) apporte des éléments nouveaux sur le synchronisme des individus à fine échelle temporelle et spatiale. En effet, contrairement à ce qui pourrait être attendu pour une espèce dont le frai d'un individu provoque le frai chez les autres, les pontes ne sont pas toujours synchrones à quelques jours près entre des individus très proches les uns des autres (quelques dizaines de centimètres). C'est notamment le cas pour l'année 2008 à Marennes-Oléron et pour l'année 2006 dans le bassin d'Arcachon pour lesquelles les observations de pontes sont étalées sur 3 jours. Au contraire, certains événements sont constitués par un seul pic de pontes très synchrones comme pour les observations faites en 2007 à Arcachon.

Une première recherche des déclencheurs de pontes peut être réalisée en plaçant les événements de pontes observés sur le même graphique que les déclencheurs potentiels comme l'amplitude de la marée, l'amplitude thermique quotidienne de l'eau de mer, la phase lunaire et le cycle anomalistique de la Lune (Fig. 2.5). L'amplitude de marée est représentée par le coefficient de marée et l'amplitude thermique par la différence entre le maximum et le minimum de la température de l'eau au cours d'une journée. Cette figure montre que les événements de pontes interviennent presque chaque fois près d'une pleine ou d'une nouvelle lune, souvent associée au périgée de la Lune, ce qui provoque de fortes amplitudes de marée. Certains événements ne suivent toutefois pas cette règle comme pour les pontes observées en 2008 dans le bassin d'Arcachon. Dans tous les cas, ces événements de pontes coïncident avec des périodes d'importantes amplitudes thermiques.

Une recherche plus approfondie des déclencheurs de pontes peut être faite en comparant le nombre d'événements de pontes enregistrés avec la fréquence des conditions dans lesquelles les pontes ont eu lieu au sein de l'été. Si on effectue cet exercice avec les deux principaux cycles de la marée, à savoir la succession des vives eaux et des mortes-eaux bi-hebdomadaire et l'alternance quotidienne des basses et hautes mers, il apparaît que

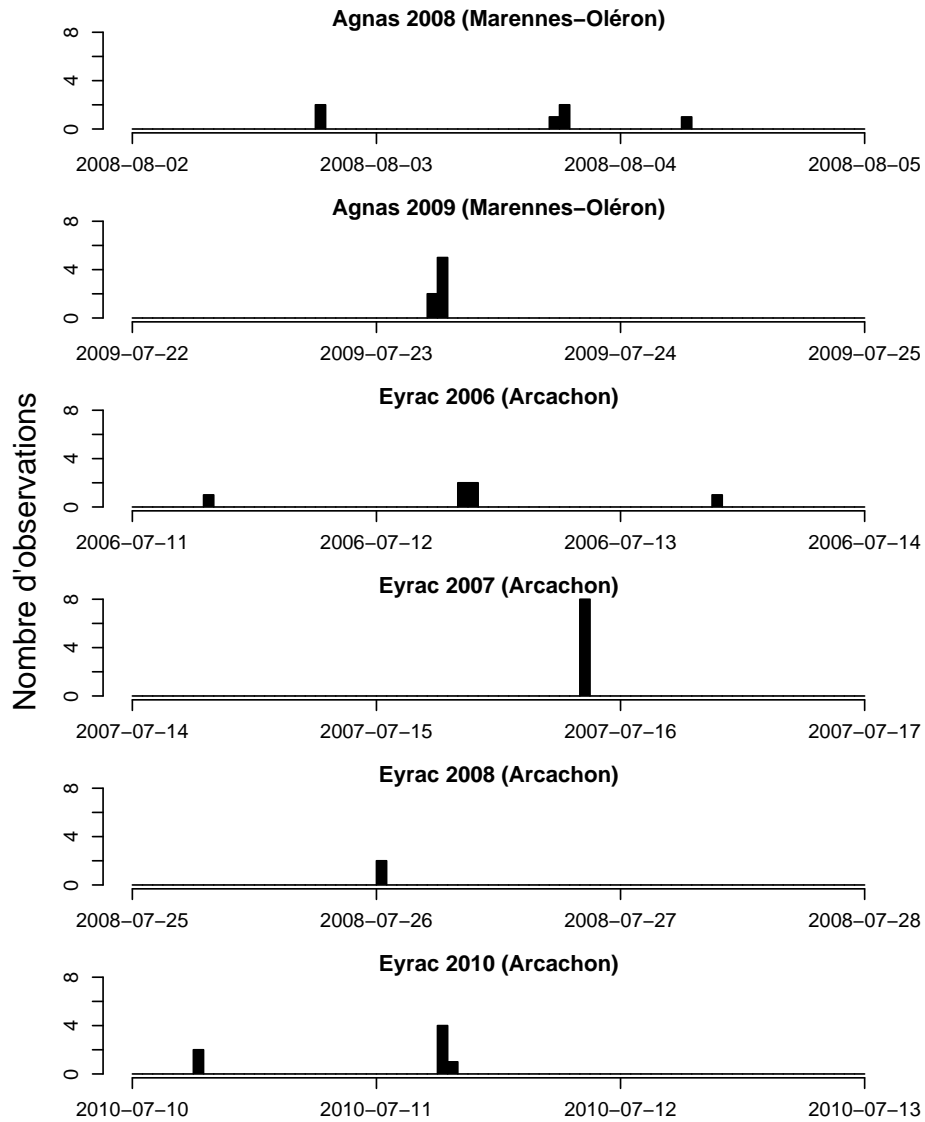


FIGURE 2.4 – Variabilité temporelle de l'occurrence des pontes pour les 6 évènements étudiés, en nombre de pontes observées par heure.

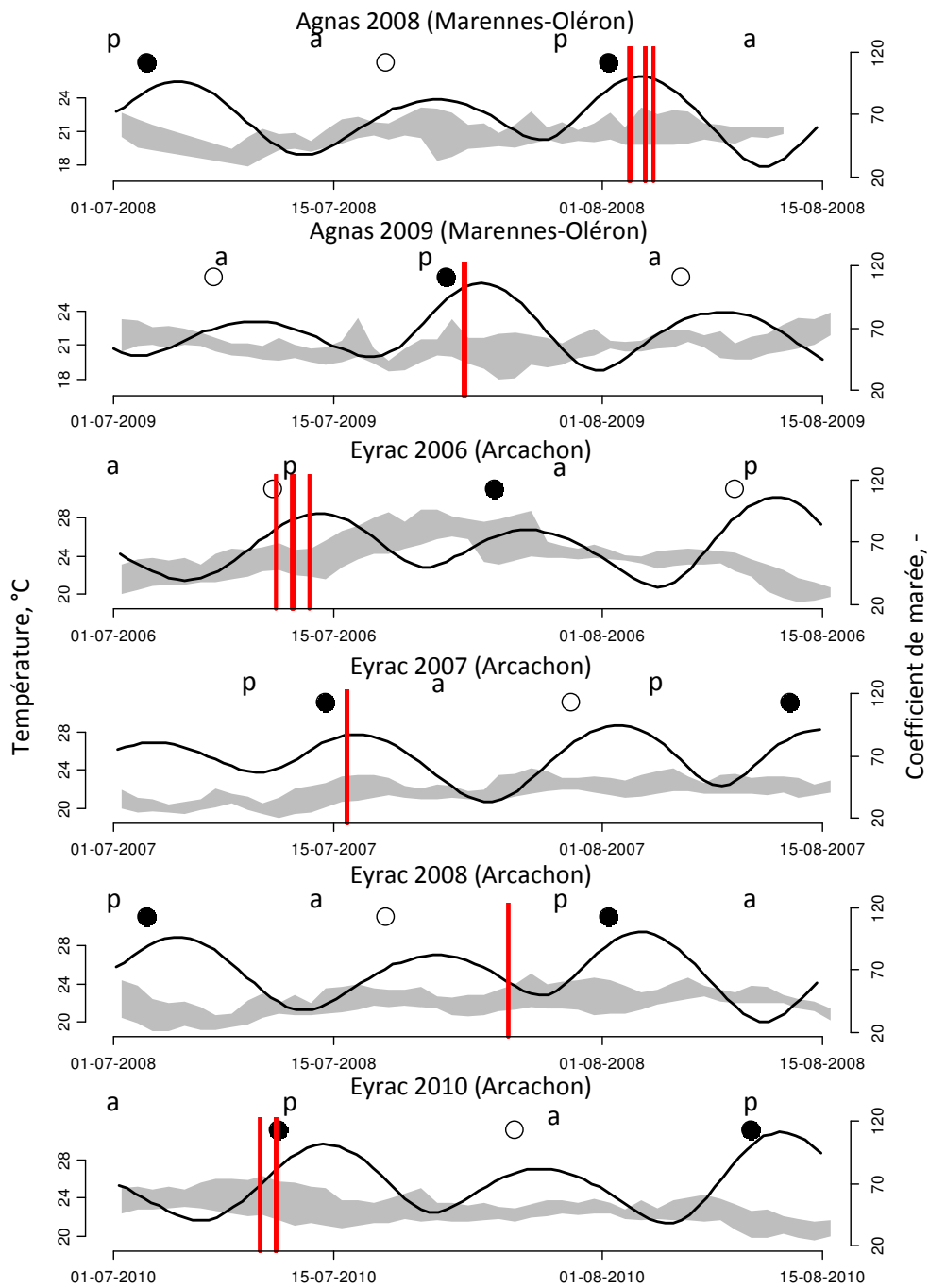


FIGURE 2.5 – Observations de pontes par valvométrie (barres verticales) replacées dans le contexte de la température minimum et maximum de l'eau (en gris), des coefficients de marée (en trait continu noir), des lunaisons et du cycle anomalistique de la Lune (p : périgée et a : apogée) de chaque été et pour chaque site.

les pontes ne s'effectuent que sur une partie des conditions possibles (Fig. 2.6, A). Les pontes ont lieu préférentiellement au début du jusant (1 heure et demie après la marée haute) et pendant les vives-eaux (coefficients supérieurs à 75). Les pontes observées à la fois à Marennes-Oléron et Arcachon se placent donc dans un cadre bien particulier par rapport à la marée, que ce soit pour des huîtres toujours immergées comme à Arcachon où sur l'estran comme à Marennes-Oléron.

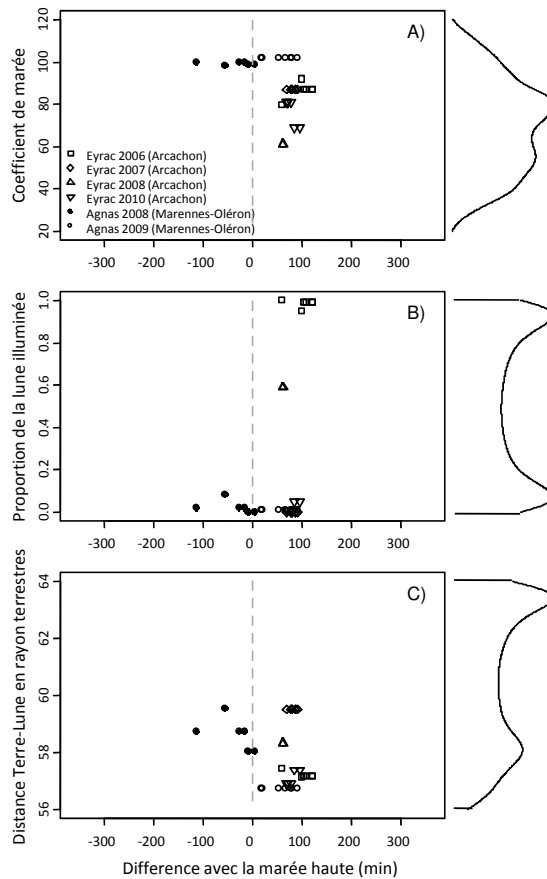


FIGURE 2.6 – Coefficient de marée le jour de la ponte (A), proportion de la lune éclairée (B) et distance Terre-Lune (C) en fonction du temps écoulé entre la ponte et la marée haute la plus proche pour chacun des événements de pontes observés. La distribution des valeurs estivales (juillet-août) pour les variables placées en ordonnée est tracée dans la marge droite.

Les pontes ont ainsi lieu lors de la nouvelle lune (4 années-site) ou de la pleine lune (1 année-site) même si l'année 2008 à Arcachon se place en dehors de cette règle (Fig. 2.6, B). Toutes les pontes ont également lieu lorsque la Lune se trouve proche de la Terre, ce qui se traduit par des marées de vives-eaux de fortes amplitudes (Fig. 2.6, C). Comme le montre la comparaison entre la distribution en marge de la figure de la fréquence des occurrences des distances Terre-Lune et les observations lors des pontes, aucune ponte n'intervient lorsque la Lune se situe à plus de 60 rayons terrestres de la Terre alors que cet événement est très fréquent pendant l'été.

En outre, le déclencheur de ponte habituellement évoqué pour l'huître creuse est la température. Les chocs thermiques sont, par exemple, utilisés en éclosion pour provoquer l'émission des gamètes. Chacune des pontes enregistrées a donc été placée dans un plan formé par la température de l'eau et l'amplitude thermique (max-min), toutes les deux calculées sur les 24 heures qui ont précédé la ponte (Fig. 2.7). Dans le but d'indiquer la fréquence de ces températures et de ces amplitudes thermiques en été pour les deux sites, les distributions en juillet-août pour ces variables ont été tracées dans les marges du graphique.

Cette figure montre que l'émission des gamètes intervient pour des températures estivales habituelles dans ces deux écosystèmes mais surtout pour des amplitudes

thermiques importantes, en général supérieures à $2,5^{\circ}\text{C}$, qui se placent dans la moitié la plus élevée des amplitudes thermiques observées en juillet-août. Il apparaît donc que les émissions de gamètes peuvent être reliées à d'importantes amplitudes thermiques de l'eau de mer et ceci reste vrai sur plusieurs années et dans deux sites différents. Seuls deux événements de ponte se placent en dehors de ce schéma général en 2008 à Marennes-Oléron avec une amplitude thermique de seulement $1,5^{\circ}\text{C}$ avant la ponte.

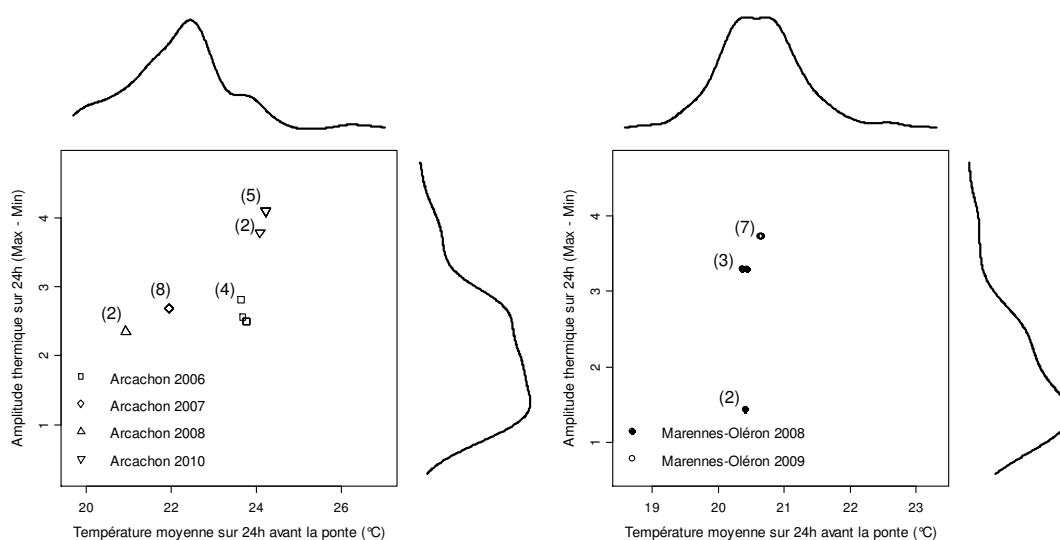


FIGURE 2.7 – Température moyenne de l'eau et amplitude maximale (max - min) pendant les 24 heures avant la ponte pour chacune des pontes enregistrées pour Marennes-Oléron, site d'Agnas (à gauche) et Arcachon, site d'Eyrac (à droite). Les distributions estivales de ces deux paramètres pour les années étudiées sont projetées dans les marges. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre de pontes différentes représentées par un même point si supérieur à un.

3.4 Déclencheurs du frai : analyse rétrospective sur 30 ans

Les données historiques de pêches de larves des bassins de Marennes-Oléron et d'Arcachon permettent de donner des indications sur le jour de ponte avec une moins bonne précision temporelle mais sur une période beaucoup plus longue. Ces données sont, en effet, disponibles depuis 1973 pour Marennes-Oléron et 1982 pour Arcachon. Comme les pêches sont réalisées deux fois par semaine et que la détection des larves n'est possible qu'au minimum 2 jours après la ponte, le jour de ponte se situe en général entre 2 et 5 jours avant la détection du pic de larves au stade "petites" (premier stade de leur développement).

En ce qui concerne le bassin d'Arcachon, la figure 2.8 présente les distributions des déclencheurs potentiels de pontes vus auparavant : l'amplitude thermique quotidienne

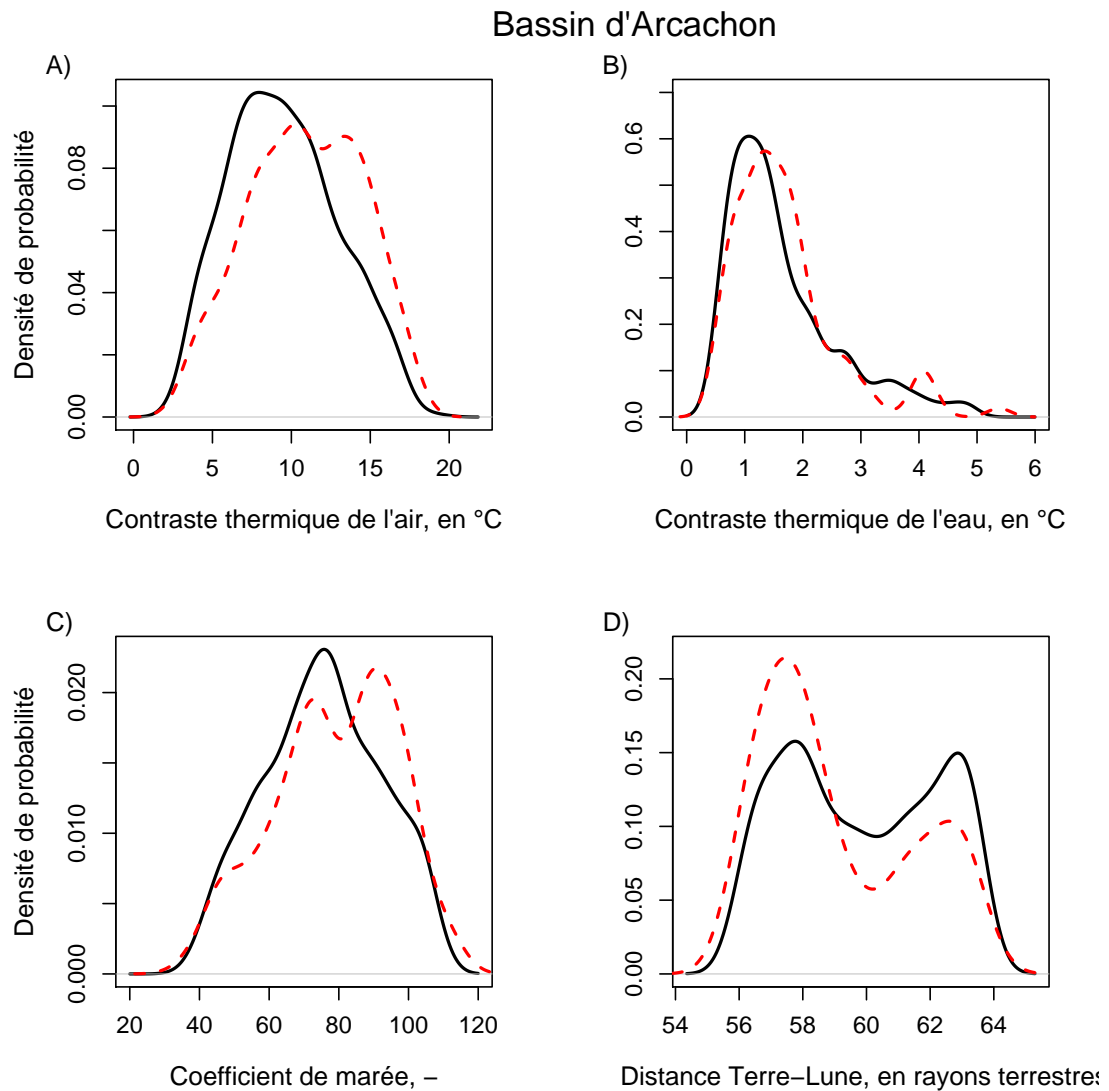


FIGURE 2.8 – Densité de probabilité pour l’amplitude thermique de l’air (A), l’amplitude thermique de l’eau (B), le coefficient de marée (C) et la distance Terre-Lune (D) lors du frai dans le bassin d’Arcachon (courbe en pointillés rouges) comparée aux densités de probabilité de ces paramètres si le frai s’effectuait aléatoirement en juillet-août (courbe noire en trait plein). Le frai est défini comme la période de 2 à 5 jours avant le pic de larve au stade “petites” et le maximum pendant ces trois jours est retenu.

de l'air ou de l'eau, le coefficient de marée et la distance Terre-Lune. Pour chacune de ces variables, deux distributions sont représentées, la ligne pointillée rouge représente la distribution des valeurs maximales dans l'intervalle de 2 à 5 jours avant le pic de larves (exceptée pour la distance Terre-Lune, où il s'agit de la distribution des valeurs minimales) et la ligne noire continue, la distribution obtenue en cas de tirage aléatoire des dates de ponte sur la période estivale.

Pour le premier déclencheur potentiel de ponte, l'amplitude thermique quotidienne de l'air, les deux distributions sont clairement différentes (Fig. 2.8), ce qui montre que la ponte a lieu de manière préférentielle lors des fortes amplitudes thermiques, supérieures à 12°C sur les 236 pics de larves pour lesquels ces données étaient disponibles. Pour le second déclencheur potentiel, l'amplitude thermique quotidienne de l'eau, seule une faible différence apparaît entre les deux distributions pour les 214 pics de larves considérés. Cette différence est néanmoins significative d'après le test de Kolmogorov-Smirnov ($p = 0,006$).

Dans le cas du coefficient de marée, la ponte semble intervenir préférentiellement pour les forts coefficient de marée pour les 254 pics de larves considérés. La différence la plus importante entre les deux distributions apparaît en effet pour des coefficients de marée autour de 95. Pour le dernier indicateur de ponte, la distance Terre-Lune, les 254 pics de larves ont lieu plus fréquemment qu'attendu en période de périgée. Ceci est effectivement nécessaire pour obtenir des coefficients de marée importants.

Les mêmes analyses ont été effectuées pour le bassin de Marennes-Oléron dans le secteur de la Seudre à l'exception du contraste thermique de l'eau, les températures hautes fréquence de l'eau n'étant pas disponibles sur une assez longue période (Fig. 2.9). Les trois facteurs restant présentent tous des distributions significativement différentes de celles attendues. La plus forte déformation de la distribution attendue intervient pour le coefficient de marée puisque le mode de la distribution passe d'un coefficient de 75 à un coefficient de 100. Dans le même temps, la distribution du cycle anomalistique présente plus de faibles valeurs qu'attendu, ce qui suggère que les coefficients de marées ont un effet d'autant plus fort qu'il sont élevés. Par comparaison avec le bassin d'Arcachon, la distribution de la température de l'air n'est que légèrement déplacée vers les fortes valeurs ($p = 0,012$ d'après le test de Kolmogorov-Smirnov).

4 Discussion

4.1 Quel facteur déclencheur de ponte retenir ?

Que ce soit à Marennes-Oléron ou à Arcachon et que ce soit en utilisant les valvomètres ou les pêches de larves, l'occurrence des pontes est corrélée à de fortes amplitudes thermiques et tidales. La comparaison entre les deux sites sur une longue période au travers des pêches de larves révèle un impact plus marqué de la température de l'air à Arcachon comparée à la Seudre. A l'inverse, le frai en Seudre est plus fortement corrélé aux forts coefficients qu'à Arcachon.

Il est tentant de voir dans ces deux situations contrastées un même mécanisme de

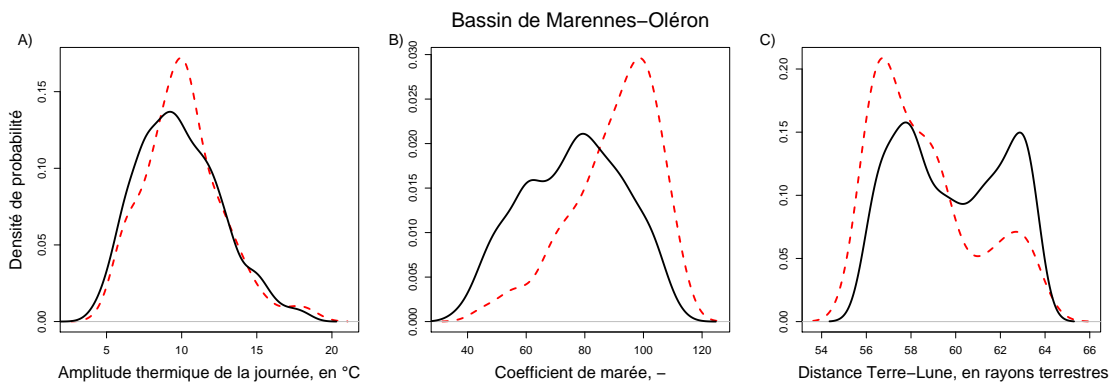


FIGURE 2.9 – Comparaison des densités de probabilités attendues en cas d'émission aléatoire (ligne continue noire) et observées (en pointillés rouges) pour l'amplitude thermique de l'air (A), le coefficient de marée (B) et la distance Terre-Lune (C), lors du frai dans le bassin de Marennes-Oléron

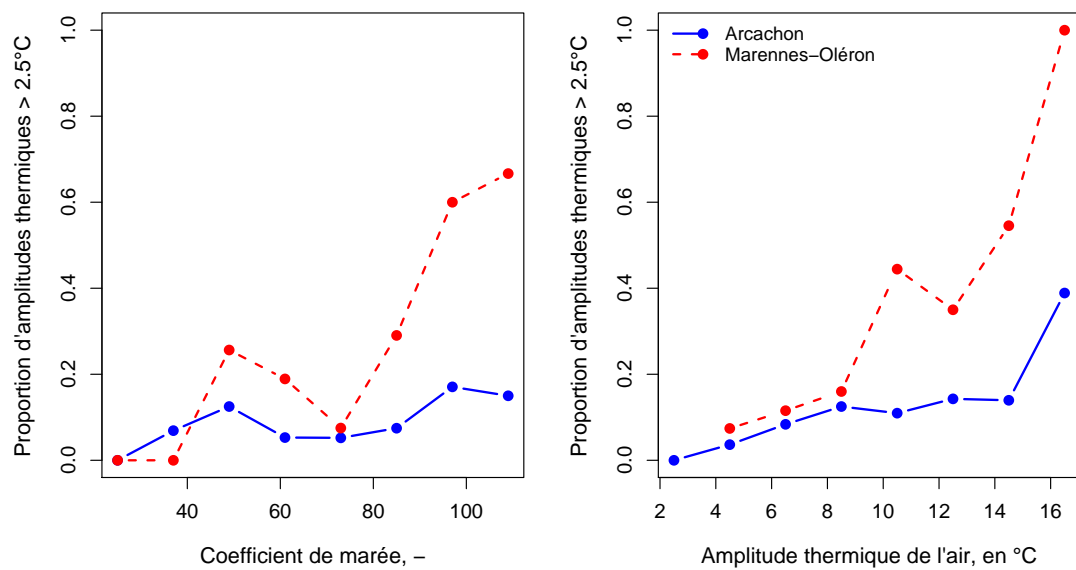


FIGURE 2.10 – Relation entre la proportion d'amplitudes thermiques de l'eau supérieures à 2,5°C et le coefficient de marée (à gauche) ou le contraste thermique de l'air (à droite).

déclenchement du frai. Pour comprendre cela, il faut se rappeler que la température de l'eau et ses variations dépendent de deux forçages principaux dans les zones à marnage important : le forçage solaire et la marée (Guarini *et al.*, 1997). C'est ce que montre la figure 2.10 : dans les deux sites où étaient installés les valvomètres, la proportion de jours avec des amplitudes thermiques de l'eau supérieures à 2,5°C, donc favorables à la ponte d'après les observations valvométriques, augmente à la fois avec le coefficient de marée et l'amplitude thermique de l'air de la journée. Ceci est plus visible pour Marennes-Oléron, où la sonde de température découvrait à chaque marée, contrairement à celle d'Arcachon.

Le site de la jetée d'Eyrac pour les suivis valvométriques dans le bassin d'Arcachon n'est sûrement pas optimal pour détecter les facteurs déclencheurs du frai tant cette zone ne rend pas compte des variations thermiques plus importantes de la partie plus continentale du bassin d'Arcachon (Robert *et al.*, 1987).

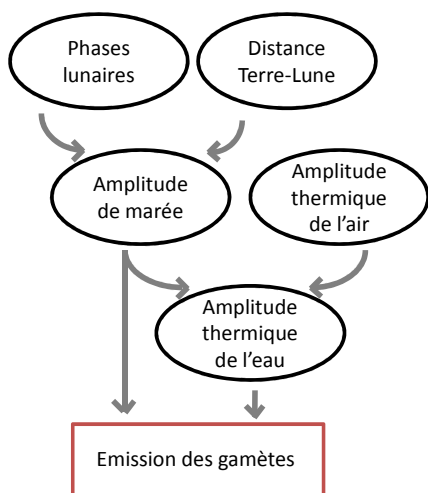


FIGURE 2.11 – Liens supposés entre les facteurs déclencheurs de l'émission des gamètes testés dans ce chapitre et le déclenchement du frai.

de la physiologique. Sous cette hypothèse, il est possible que les facteurs déclencheurs soient différents en fonction de la localisation des bancs sur le gradient d'émersion, les bancs les plus profonds plutôt sous l'influence de la marée et les hauts d'estran plutôt soumis au déclenchement thermique.

Au vu des observations, nous pouvons proposer un schéma explicatif des liens entre les différents facteurs déclencheurs vus dans ce chapitre (Fig. 2.11). Le déclenchement final reviendrait à un choc thermique dans l'eau de mer, que ce choc soit sous l'influence de la température de l'air ou du coefficient de marée. L'effet des marées se retrouverait au travers de deux facteurs indirects qui modulent le coefficient de marée subit par les

Les différences d'importance des facteurs déclencheurs entre les deux sites pourraient donc provenir d'une différence dans l'intensité entre les deux forçages de la température de l'eau. A Arcachon, le forçage solaire l'emporterait du fait du plus faible marnage et des faibles échanges avec l'océan tandis qu'à Marennes-Oléron, ce serait le forçage de la marée qui régulerait de manière plus importante les variations de la température de l'eau. Pour confirmer cette hypothèse de manière définitive, il suffirait de déployer spatialement plusieurs valvomètres de manière à valider ces hypothèses dans des conditions contrastées.

Cependant, il est aussi envisageable que différents facteurs déclencheurs soient à l'œuvre. En plus de l'effet de la température, un effet direct de la marée, par exemple par l'intermédiaire des variations de la pression hydrostatique, ne peut pas être écarté. Cet effet potentiel de la marée demande un passage par l'expérimentation pour être mieux compris à l'échelle du comportement individuel et

huîtres, l'alternance des phases lunaires, le cycle synodique, et la distance Terre-Lune, le cycle anomalistique mais qui pourrait aussi éventuellement déclencher le frai de manière directe.

4.2 Est-il possible de prédire le frai ?

Même si l'identification des facteurs déclencheurs reste difficile, les liens entre l'émission des gamètes et la marée ainsi que l'amplitude thermique de l'air ou de l'eau permettent d'ores et déjà de mieux définir les périodes critiques pour le frai. Ainsi il apparaît que, si d'autres études sont nécessaires pour préciser le facteur déclencheur, les conditions d'émission des gamètes sont très particulières pour l'huître creuse. Comme [Watson et al. \(2000\)](#) pour le ver arénicole *Arenicola marina*, il est alors possible de définir une séquence d'évènements qui permettent de prédire la fenêtre d'émission des gamètes de l'huître creuse.

Tout d'abord, l'huître doit avoir achevé sa gamétogenèse et le seuil thermique, pour l'eau, de 19°C être bien dépassé. Ces deux conditions laissent, à Marennes-Oléron, une fenêtre d'environ 2 mois en juillet-août pour l'émission des gamètes. Dans le cas où le déclencheur est lié à la marée, il ne reste alors que 4 périodes favorables à l'émission des gamètes et même moins si on élimine les marées de vives-eaux de trop faible coefficient, inférieures à 80 comme le laisse supposer l'effet de la distance Terre-Lune. Dans le cas où le déclencheur est météorologique, il convient simplement de préciser les conditions climatiques qui provoquent de fortes amplitudes thermiques et d'ajouter ces périodes aux précédentes.

A ce sujet, il est possible d'améliorer les indicateurs d'amplitude thermique utilisés dans ce travail en cherchant sur quelle période établir ces indicateurs et avec quelle délai la ponte est provoquée. Cela nécessite d'acquérir des séries haute fréquence de température au plus près des bancs étudiés.

Ces relations entre frai et marée ou météorologie, même si elles restent statistiques et ne dévoilent pas encore complètement le mécanisme à l'œuvre, sont tout de même des indicateurs potentiels pour les professionnels de l'imminence du frai.

4.3 Quelle importance du synchronisme de la ponte pour le recrutement ?

Nos résultats indiquent qu'à Arcachon comme à Marennes-Oléron, les huîtres émettent leurs gamètes au moment de la pleine mer. C'est à ce moment là qu'intervient l'arrêt puis le renversement du courant. Le choix de ce moment particulier en fonction des marées peut être vu comme une stratégie particulière visant à maximiser le taux de fécondation en fonction des conditions de courant et de turbulence au moment de l'émission. En effet, [Riffell et Zimmer \(2007\)](#) mettent en évidence l'importance du ratio entre la force de propulsion du spermatozoïde et la force de cisaillement produite par le déplacement de la masse d'eau pour le taux de fécondation. En d'autres termes, les caractéristiques de nage du spermatozoïde le rendent adapté uniquement à une certaine gamme de courant et de turbulence. Ce type d'adaptation a aussi été montré chez les espèces d'algue de

type *Fucus* (Pearson et Serrao, 2006) ou chez une espèce d'étoile de mer (Soong *et al.*, 2009). De ce point de vue, il conviendrait de vérifier que les taux de fécondation des populations cultivées, placées généralement en zones fortement renouvelées, sont équivalents à ceux des populations sauvages dont les récifs s'établissent, de préférence, dans des eaux plus abritées.

Les pontes ont également lieu de manière préférentielle pendant les vives-eaux, ce qui implique que les larves se développent ensuite pendant les mortes-eaux. Ce comportement tend à diminuer le nombre de jours avec de forts coefficients de marée que subit la larve pendant la vingtaine de jours de vie larvaire qui suivent. Nos résultats montrent également que le type de facteur qui provoque les variations thermiques de l'eau amenant à la ponte n'est pas toujours le même en fonction de la situation géographique des huîtres, ce qui correspond aux observations de Arakawa (1990). En extrapolant les différences entre Marennes-Oléron et Arcachon, on peut faire l'hypothèse que les huîtres situées en haut d'estran soient plus sensibles aux importantes variations de la température de l'air tandis que les huîtres situées en bas d'estran réagissent plus à l'effet de la marée. La dispersion qui s'en suit serait donc aléatoire pour les hauts d'estran (pas de relation avec la marée) et minimale dans les bas d'estran. De nouvelles mesures de date de ponte le long d'un gradient d'émersion pourrait apporter des éléments sur la réalité de cette différenciation.

Le synchronisme des pontes apparaît comme très irrégulier à fine échelle temporelle pour l'huître creuse puisque des individus placés côte à côte (moins de 30 cm) peuvent présenter des écarts de un ou deux jours dans le moment précis de ponte. Les huîtres n'émettent donc pas leurs gamètes toutes en même temps mais les émettent à différents moments dans une fenêtre de conditions favorables, généralement les pleines mer de vives-eaux. Cette fenêtre dure au maximum 3 jours selon nos observations, ce qui est équivalent à ce qui a été observé pour d'autres espèces, 3 jours chez le ver *Palolo viridis* (Caspers, 1984) ou 3 marées basses successives pour l'ascidie *Pyura stolonifera* (Marshall, 2002). Marshall (2002) remarque ainsi que le synchronisme à l'échelle individuelle est loin d'être parfait, ce qui n'empêche pas de bon taux de fécondation mais réduit considérablement le nombre effectif d'individus qui prennent part à chaque événement de fécondation dans le milieu.

Pour l'huître creuse, ce comportement de pontes étalée sur plusieurs jours pour des individus proches ne semble pas avoir d'effet sur le succès reproducteur puisque les deux années où ce phénomène a été observé, en 2008 à Marennes-Oléron et en 2006 à Arcachon, sont des années de captage particulièrement important dans ces bassins. Et c'est même le contraire qui semble s'opérer puisque le captage fut alors pléthorique. Ces années sont en outre celles qui montrent les plus fortes concordances entre les différents indicateurs du frai. Ainsi, la durée de la fenêtre de ponte et son ampleur spatiale pourraient être de bons indicateurs du caractère optimal des conditions de frai comme suggéré par His (1991). Dans cette optique, le lien entre synchronisme spatial et recrutement est testé au chapitre 5.

5 Conclusion

En conclusion, nous avons montré dans ce chapitre que la ponte des huîtres creuses intervenait préférentiellement pendant les pleines mers de vives-eaux, et ceci dans des conditions contrastées, à Marennes-Oléron comme à Arcachon. Cette double concordance du frai avec le cycle de marée laisse supposer que celui-ci puisse jouer un rôle dans le déclenchement du frai. Des expériences supplémentaires sont toutefois nécessaires pour préciser l'effet de ce facteur et des variables qui lui sont liées comme le cycle anomalistique.

Cependant, le stress thermique subi par les huîtres semble aussi être un bon candidat comme déclencheur de ponte, qu'il soit provoqué par les marées ou la température de l'air. A plus petite échelle temporelle, le moment d'émission des gamètes coïncide peut-être avec des conditions hydrodynamiques calmes qui faciliteraient la fécondation. Ces observations, validées sur les longues séries de pêches de larves, restreignent fortement les conditions du frai et le rendent ainsi fortement prédictible.

D'autre part, ces premières observations de synchronisme entre individus indiquent que les mécanismes de synchronisation semblent plus complexes qu'imaginé au préalable puisque les émissions d'individus proches ne s'effectuent pas en même temps. Dans le cadre d'un effet potentiel du synchronisme sur le recrutement, un indicateur intéressant pourrait être l'ampleur spatiale et temporelle à moyenne échelle du frai (km et jour) plutôt que le synchronisme à fine échelle (m et heure).

Quel est l'impact des facteurs climatiques et trophiques sur les cohortes larvaires ?

1 Introduction

LA VIE LARVAIRE EST CONSIDÉRÉE comme une phase à risque chez de nombreuses espèces (Underwood et Fairweather, 1989). L'hypothèse de l'impact de la phase larvaire sur les variations des populations a été popularisée sous le nom de “supply-side ecology”, écologie de l'offre (Grosberg et Levitan, 1992). Chez les populations de poissons, plusieurs théories mettent l'accent sur l'importance de la phase larvaire (*e. g.* Houde, 2008). Ainsi, le concept de période critique fait l'hypothèse d'une surmortalité des larves au moment où celles-ci développent leur capacité à se nourrir seules (Hjort, 1926). La théorie du “match-mismatch” met en avant, quant à elle, l'importance de la coïncidence entre la présence de la ressource trophique et la période de développement des larves (Cushing, 1990). C'est aussi le cas de la théorie dite de la fenêtre optimale, qui conditionne le bon développement des larves de poissons à un optimum de l'upwelling (Cury et Roy, 1989).

En parallèle de cette importance du stade larvaire pour le recrutement, des relations entre des variables sous influence climatique comme la température, la salinité ou la force du vent, et les variations de populations ont souvent été mises en évidence (Myers, 1998), et plus particulièrement pour les pêcheries (Lehodey *et al.*, 2006). Les variations du climat, climat défini comme l'état moyen et la variabilité associée des paramètres climatiques sur de longues périodes, peuvent être intégrées au travers d'indices climatiques synthétiques qui résument les covariations des facteurs climatiques sur de vastes espaces géographiques (Stenseth *et al.*, 2003). Les régimes de temps constituent un exemple de tels indices (sur l'Atlantique Nord, voir Cassou 2004). L'un de ces régimes le plus connu, l'Oscillation Nord Atlantique (NAO), a souvent été mis en relation avec des phénomènes biologiques (Ottersen *et al.*, 2001; Stenseth *et al.*, 2002), comme le recrutement.

Ces constatations conjointes de la sensibilité du stade larvaire et de l'impact du climat sur le recrutement amènent naturellement à considérer les impacts du climat sur le stade larvaire (Stenseth *et al.*, 2002; Gaymer *et al.*, 2010). Pour les poissons, le stade larvaire est ainsi particulièrement sensible à la température (Pörtner et Farrell, 2008) et il semble important de considérer l'effet du climat sur les stades les plus précoces (Gaymer *et al.*, 2010). L'effet du climat sur le recrutement au travers de la phase larvaire peut prendre de multiples formes, que ce soit, par exemple, par la modulation du lien trophique (Menge *et al.*, 2009) ou par l'influence de la température sur la durée de la vie larvaire et la dispersion consécutive (O'Connor *et al.*, 2007).

Pour l'huître creuse, l'effet de la température sur le stade larvaire est avéré ainsi que l'importance de ce stade pour le recrutement (Auby et Maurer, 2004). L'objectif de ce chapitre est donc de mieux comprendre comment la température, et d'une manière plus générale le climat, influence le recrutement de l'huître creuse au travers de son impact sur la phase larvaire. Pour mieux comprendre ces relations, les situations des bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron, les deux bassins ostréicoles naisseurs les plus importants, seront comparées grâce aux données historiques des pêches de larves.

L'originalité de ce travail repose en effet sur la confrontation sur un peu plus de 25 ans des caractéristiques des cohortes larvaires observées dans les deux bassins avec les différents indices climatiques et hydrologiques disponibles. Les données des pêches de larves ont, en effet, été analysées sur la période 1982-2010 pour Arcachon et 1986-2010 pour Marennes-Oléron en calculant pour chaque cohorte plusieurs indicateurs, dont la croissance et la survie. Parmi les indices climatiques, ce chapitre utilise des indices de régimes de temps estivaux issus des travaux de Cassou *et al.* (2005). Ces régimes permettent de classer, au jour le jour, les nombreuses covariations des facteurs climatiques en 4 types de temps différents sur la base des champs de pression caractéristiques de conditions climatiques bien contrastées sur les écosystèmes qui nous intéressent.

Pour cette analyse, les relations entre le nombre de larves au dernier stade de leur développement et les performances de croissance et de survie des cohortes larvaires sont présentées. L'effet du climat et de l'hydrologie est ensuite étudié, d'abord au travers des relations bivariées les plus fortes puis d'une analyse multivariée. Un effet climat important sur les cohortes larvaires est ainsi mis en évidence au travers de multiples effets sous la dépendance plus ou moins directe du climat estival.

2 Modèle et données

2.1 Un modèle DEB pour la larve de *C. gigas*

Afin de comparer les observations de croissance du terrain avec un standard, un modèle bioénergétique de croissance de type DEB¹ pour la phase larvaire de *C. gigas* a fait l'objet d'un travail spécifique en début de thèse (voir Rico-Villa *et al.*, 2010). Seul le paramétrage de la température, qui est utilisé dans ce chapitre, sera rappelé ici. Pour calibrer l'effet de la température sur la croissance des larves dans le modèle DEB, des

1. Dynamic Energy Budget, bilan dynamique d'énergie, voir le chapitre 1.

élevages larvaires à différentes températures ont été réalisés à la station expérimentale d'IFREMER basée à Argenton². Il s'agissait d'élevages en conditions standard, c'est-à-dire en flux continu, avec une nutrition optimale pour la croissance des larves en utilisant un mélange de *Isochrysis galbana* (T-iso) et *Chaetoceros calcitrans*. Pour chaque température, le taux de croissance moyen est calculé, ce qui permet d'ajuster une fonction d'Arrhénius qui décrit les variations des taux physiologiques – ici la croissance – dans la théorie DEB (Kooijman, 2010, p. 17 à 23). La fonction ainsi ajustée (Fig. 3.1) décrit donc les variations de croissance attendues en l'absence d'autres facteurs.

L'équation de la fonction d'Arrhénius ajustée aux données est la suivante :

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_1 \frac{e^{\frac{T_A}{T_1} - \frac{T_A}{T}}}{1 + e^{\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}} + e^{\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}}} \quad (3.1)$$

avec $\dot{k}(T)$, la fonction physiologique d'intérêt (ici, la croissance), \dot{k}_1 la valeur de ce taux à la température de référence T_1 , T_A la température d'Arrhénius spécifique, T_L la limite inférieure, T_H la limite supérieure, T_{AL} et T_{AH} les pentes aux extrêmes inférieurs et supérieurs. Afin d'augmenter la précision de détermination des paramètres, le jeu de données de ces expériences a été combiné aux expériences de His *et al.* (1989). Les expériences conduites ici ne permettent de calculer avec précision que le paramètre T_A à cause du manque d'observations aux limites physiologiques dans les températures extrêmes. Les autres paramètres, qui servent à décrire ce qui se passe pour ces températures, n'ont toutefois que très peu d'influence dans les conditions observées en milieu naturel. Ces paramètres accessoires sont soit issus de la littérature comme $T_L = 12^\circ\text{C}$ (Mona *et al.*, 1993), $T_{AL} = 75000\text{K}$ ou $T_{AH} = 75000\text{K}$ (van der Veer *et al.*, 2006) ou soit fixés à une valeur réaliste comme $T_H = 33^\circ\text{C}$. Le T_A est estimé à 11000K , ce qui est plus élevé chez la larve par rapport à l'adulte ($T_A = 5800\text{K}$). Cela traduit une zone de préférendum thermique différente et plus restreinte pour la larve.

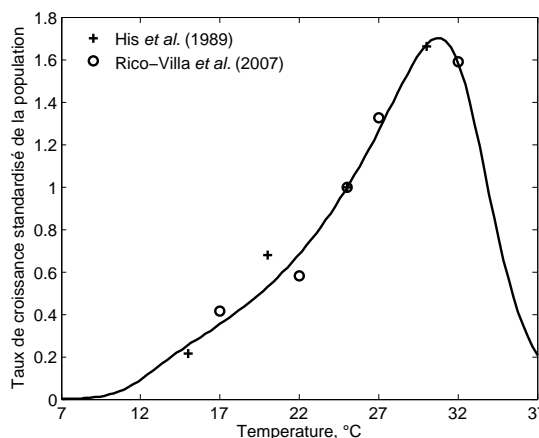


FIGURE 3.1 – Calibration de l'effet théorique de la température selon la loi d'Arrhénius pour la larve de *C. gigas*.

2.2 Pêches de larves et calcul des indices larvaires

Un moyen d'acquérir des connaissances sur l'évolution des larves dans le milieu consiste à observer l'évolution de leur concentration et de leur stade de développement par des prélèvements réguliers. Ainsi, l'évaluation des abondances larvaires se fait par l'intermédiaire de prélèvements de plancton, les "pêches de larves". Elles sont effectuées

2. <http://www.ifremer.fr/argenton/>

depuis de très nombreuses années dans les bassins de captage traditionnels, puisque la technique de “pêche” au filet, longtemps utilisée, fût mise au point par Boury (1928) en 1921. Cette technique consistait à tirer deux filets à plancton, un en subsurface et un à une profondeur de 1 m, à vitesse constante.

La technique fût améliorée avec, en 2002 à Arcachon puis en 2005 à Marennes-Oléron, l’adoption du prélèvement par pompage (voir His *et al.* 1987 ou Auby *et al.* 2002 pour une comparaison des deux techniques à Arcachon et Geay 2004 à Marennes-Oléron). Cette technique utilise une motopompe et un débitmètre pour prélever un volume connu d’eau de mer, en général $1,5\text{m}^3$ (Fig. 3.3). Les pêches de larves sont réalisées 2 fois par semaine tout au long de l’été en différents points des sites ateliers, 7 sites de pêche sont suivis dans le bassin de Marennes-Oléron, 6 dans le bassin d’Arcachon, 2 en baie de Bourgneuf et 3 en rade de Brest (voir la carte de la figure 12, page 30).

Les quatre étapes de la préparation et de l’analyse des échantillons de plancton ainsi prélevés sont présentées de la manière suivante par Pouvreau *et al.* (2010) :

1. Au laboratoire, pré-tamassage sur $500\ \mu\text{m}$ puis double tamassage sur mailles de $132\ \mu\text{m}$ puis sur $40\ \mu\text{m}$ (excepté pour le site d’Arcachon pour lequel le double tamassage est réalisé sur $125\ \mu\text{m}$ et $60\ \mu\text{m}$). Le refus du tamis de $500\ \mu\text{m}$, 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 $> 125/132\ \mu\text{m}$, contenant plutôt les stades âgés et (2) une fraction $> 40/60\ \mu\text{m}$, contenant plutôt les stades jeunes.
2. 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 qu’environ 4 fois le volume du culot. Pour les échantillons trop concentrés, des dilutions sont réalisées à l’eau distillée. Dans tous les cas, le volume total de l’échantillon (v) est mesuré.
3. 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 3.2.
4. Ainsi, pour une fraction donnée, le nombre N de larves d’un stade donné pour un volume de $1,5\ \text{m}^3$, est calculé en utilisant l’équation $N = 1,5(n_1 + n_2)v/V$, avec n_1 et n_2 , le nombre de larves d’un stade donné, respectivement compté dans les aliquotes 1 et 2, v , le volume de l’échantillon dilué en mL et V , le volume pompé, généralement proche de $1,5\ \text{m}^3$. Pour chaque stade larvaire, le résultat retenu est la somme des valeurs dénombrées dans les deux fractions. Les concentrations sont exprimées pour $1,5\ \text{m}^3$, à l’exception de Marennes-Oléron où elles sont exprimées pour $15\ \text{m}^3$, et le seuil de détection est de 20 à 100 larves. $1,5\ \text{m}^{-3}$ selon la dilution utilisée pour la lecture.








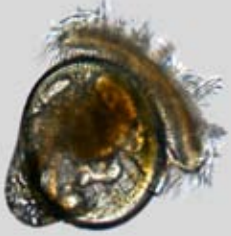
<i>Crassostrea gigas</i>	FIXE	EN MOUVEMENT
STADE I Larves petites Vélières larves D H= 57-105 μm Age : 1-6 jours	 80 x 90 μm	 73 x 83 μm
STADE II Larves évoluées Vélières umbonées H= 105-150 μm Age : 6-10 jours	 156 x 143 μm	 130 x 124 μm
STADE III Larves moyennes Vélières umbonées H= 150-235 μm Age : 10-15 jours	 182 x 179 μm	 181 x 168 μm
STADE IV Larves grosses et en fixation Vélières ocellées et Pédivélières H= 235-400 μm Age : 15-21 jours	 339 x 313 μm	 269 x 217 μm

FIGURE 3.2 – Planche d'identification des larves de *C. gigas* aux 4 stades de leur développement différenciés dans les comptages. Les appellations ostréicoles correspondantes sont rappelées en gras, suivi par les appellations scientifiques. H est la hauteur mesurée de l'extrémité de la charnière au bord opposé de la coquille. La hauteur et la longueur de chaque larve sont précisées en μm sur les photographies. Les âges sont donnés à titre indicatif, le taux de croissance variant avec la température. Photos : ©Ifremer/Argenton.

Le résultat du comptage fait donc état du nombre de larves de *C. gigas* pour chaque stade de développement : “petites”, “évoluées”, “moyennes” et “grosses” (Fig. 3.2). Ces pêches sont aussi le moyen de mieux caractériser l’hydrologie sur chaque site de pêche de larves par des mesures de la température et de la salinité. Les données disponibles pour ce chapitre commencent en 1973 pour le bassin de Marennes-Oléron, en 1982 pour le bassin d’Arcachon et en 2008 pour la rade de Brest et la baie de Bourgneuf, sites mis en place dans le cadre du programme VeLyGer³. Les données acquises par l’ancienne méthode de prélèvement au filet, avant 2002 à Arcachon et 2005 à Marennes-oléron, ont été recalibrées, lorsque c’était possible, par rapport à la nouvelle méthode, puis les données ont été exprimées en nombre de larves par m³ (voir l’annexe B). Pour des raisons d’homogénéité des données présentées dans l’annexe B, les données ne sont utilisées quantitativement qu’à partir de 1986 pour Marennes-Oléron. D’autre part, il n’a pas été possible de recalibrer les données de l’ancienne méthode pour les stades “moyennes” et “grosses” dans le bassin de Marennes-oléron. Cette limite de l’analyse est discutée par la suite.

Le repérage des cohortes a été fait visuellement au sein de l’ensemble des données de pêches de larves, site de pêche par site de pêche. Pour chaque cohorte et pour chaque stade de développement mesuré, les n points successifs qui correspondent au développement de la cohorte ont été marqués en repérant les concentrations successives mesurées, Q_i , et les jours d’occurrence de ces concentrations, J_i pour i de 1 à n (Fig. 3.4). La date d’occurrence du maximum de concentration est ensuite déterminée par la moyenne des dates de pêche de larves marquées précédemment, J_i , pondérée par les concentrations de larves pêchées Q_i . Cette pondération permet de minorer les biais dus au pas de temps d’échantillonnage qui interviennent lorsque la date d’occurrence d’un stade d’une cohorte ne se base que sur le maximum de la concentration.

La durée de la cohorte larvaire (D) est obtenue en faisant simplement la différence entre la date d’occurrence du stade “grosses” et celle du stade “petites” calculées précédemment. Le taux de croissance



FIGURE 3.3 – Photographie du dispositif de pêche de larves par pompage ©Ifremer 2008.

3. VeLyGer : ObserVer, AnaLyser et Gérer la variabilité du recrutement de l’huître creuse en France : <http://wwz.ifremer.fr/velyger>

(C) de la cohorte est alors calculé en divisant la différence de taille moyenne entre les stades “petites” et “grosses” par la durée de vie larvaire (D). Ainsi, $C = 180/D$, puisque la différence entre la moyenne du stade “petites” et la moyenne du stade “grosses” est de $180 \mu\text{m}$. L’indicateur de la survie provient des quantités moyennes de larves “petites”, N_P , et de larves “grosses”, N_G , comptées pendant le développement de la cohorte. Ces quantités sont estimées en calculant l’intégrale de la concentration au cours du temps, divisée par la durée de persistance du stade : cela correspond aux surfaces colorées sur la figure 3.4 divisée par leur largeur, $N_P = S_P/(T_{P2} - T_{P1})$. La survie (S) correspond alors au rapport entre le nombre moyen de larves au stade “grosses” et le nombre moyen de larves au stade “petites”, $S = N_G/N_P$. Cette “survie” intègre donc tous les facteurs de perte de larves, que ce soit la prédation ou la dispersion.

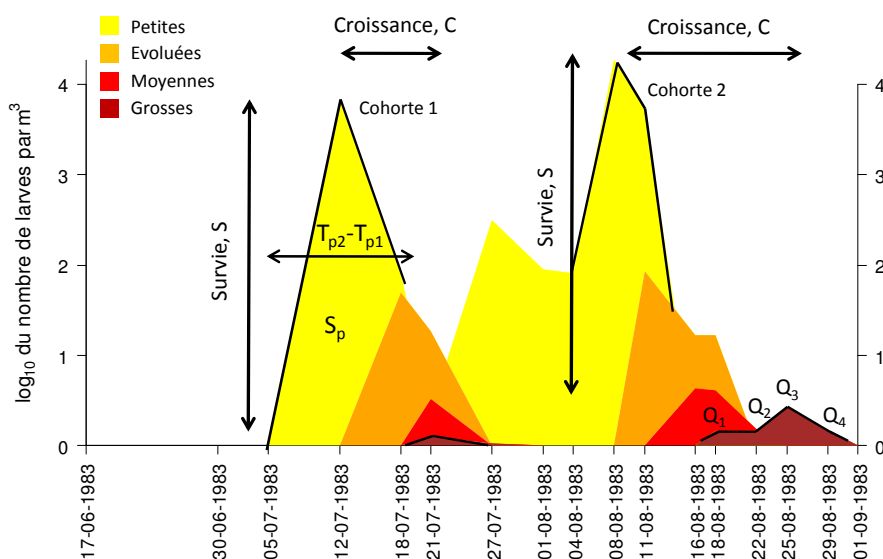


FIGURE 3.4 – Exemple de détermination de cohorte et des paramètres associés pour le point Coux en Seudre et l’année 1983.

2.3 Les autres données utilisées

L’analyse des cohortes larvaires fait intervenir un grand nombre d’autres variables qui ont été calculées à partir de plusieurs bases de données. A chaque fois, la valeur retenue pour les analyses des cohortes correspond à la valeur moyenne de cette variable parmi les données disponibles au début (15 jours avant le frai), à la fin ou pendant le développement de la cohorte (Tab. 3.1). Les données de température et de salinité associées aux pêches de larves proviennent directement des mesures réalisées pendant les pêches. Les autres mesures hydrobiologiques, telle que la chlorophylle a (en $\mu\text{g.L}^{-1}$) et les dosages en nitrate (en $\mu\text{mol.L}^{-1}$) proviennent des bases hydrologiques IFREMER RAZLEC et ARCHYD pour respectivement le bassin de Marennes-Oléron et le bassin d’Arcachon.

Ces données sont complétées par des données d’abondance phytoplanctonique issues du réseau REPHY aux stations Boyard pour Marennes-Oléron et Teychan pour Arcachon (voir les cartes de situation figure 12, page 30). Les concentrations phytoplanctoniques de petites cellules, inférieures à $1000 \mu\text{m}^3$, ont ainsi été déterminées (variable NbInf1000) à partir de 1995 pour Marennes-Oléron et 1987 pour Arcachon, sur la base des biovolumes de Guillocheau (1988) et données non publiées (Y. Bourlès, com. pers.).

Les données de climatologie de Météo-France fournissent le rayonnement global en J.m^{-2} (Rg), la température journalière moyenne de l’air en $^{\circ}\text{C}$, l’amplitude journalière moyenne en $^{\circ}\text{C}$ (Max-Min), le cumul journalier des précipitations en mm, la force moyenne du vent en m.s^{-1} ainsi que sa direction en degrés. Pour le bassin d’Arcachon, les données proviennent de la station d’Arcachon jusqu’en 2001 puis de celle du Cap Ferret ensuite tandis que pour Marennes-Oléron, elles sont issues des stations du Château d’Oléron de 1998 à 2010 et de La Rochelle auparavant. Les données de vent proviennent des enregistrements tri-horaires du sémaphore de Chassiron pour le bassin de Marennes-Oléron et de la station d’Arcachon jusqu’en 1996 puis de celle du Cap Ferret pour le bassin d’Arcachon.

A ces données météorologiques locales, s’ajoutent les données de régimes de temps estivaux tels que définis par Cassou *et al.* (2005). Ces quatre régimes, dépression atlantique, blocage, NAO- et dorsale atlantique, correspondent à différents schémas de circulation atmosphérique qui modifient les variables climatiques usuelles (Encart 3). La proportion d’occurrence de chacun des régimes a été calculée sur la durée de chaque cohorte. D’autre part, le débit moyen des fleuves les plus importants a aussi été intégré en prenant la Charente pour les points de pêches de larves à son embouchure et dans le centre du bassin, la Seudre pour les points à l’intérieur de celle-ci et l’Eyre pour Arcachon. Les moyennes sont alors calculées pour le début de la phase larvaire, sur la période comprise entre 15 jours avant le frai et le pic de “petites”.

2.4 Analyses statistiques

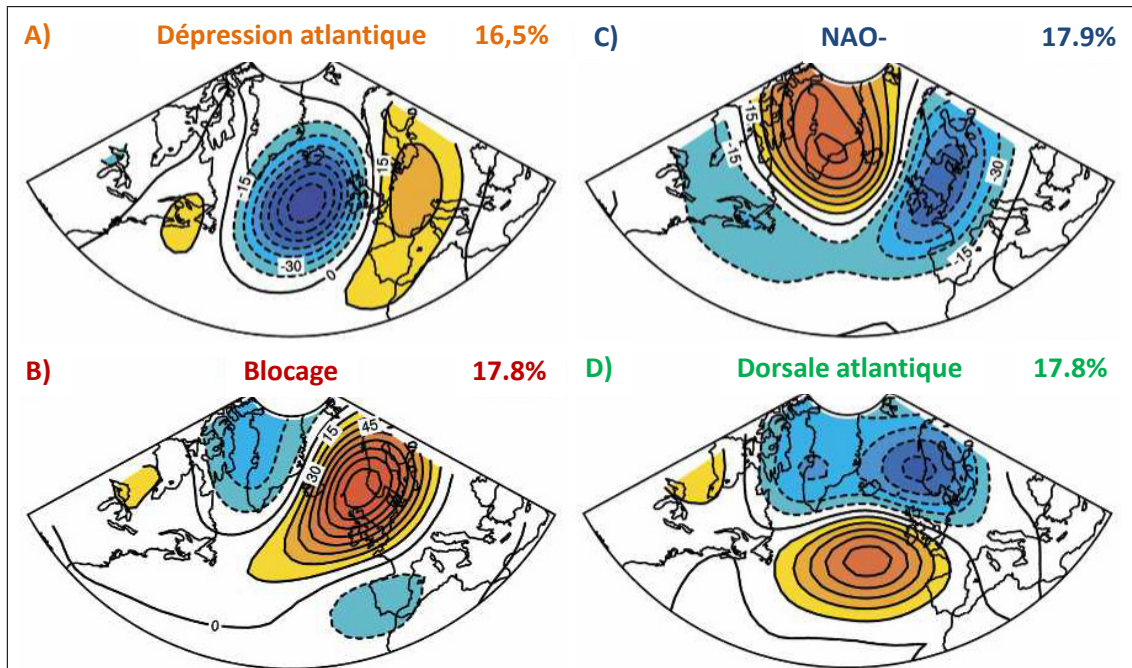
Les analyses présentées dans ce chapitre ont été effectuées en utilisant le logiciel R⁴ distribué sous licence publique générale GNU, avec le paquet `plotrix` et la fonction `acpxqd` de R. Sabatier. L’Analyse en Composantes Principales (ACP), utilisée dans la troisième partie, est une méthode d’analyse visant à projeter les données sur de nouveaux axes, axes calculés de manière à maximiser la variance du jeu de données. Avant d’effectuer l’ACP, les variables non-normales ont été transformées par la fonction logarithme en base 10 et la concentration moyenne en nitrate a été centrée et réduite par bassin pour interpréter les anomalies de nitrate et non les différences inter-bassins de valeur absolue

Les régressions effectuées dans la seconde partie des résultats de ce chapitre sont des régressions non paramétriques basées sur des régressions polynomiales locales en suivant l’algorithme présenté par Cleveland (1979), fonction `lowess` sous R. Elles permettent de donner l’allure générale des variations entre deux variables sans faire d’hypothèses sur la fonction qui les lie.

4. R Development Core Team, voir <http://www.R-project.org>

Abréviation	Description	Calcul	Unité initiale	Transformation
Chla	Concentration moyenne de chlorophylle a	T	$\mu\text{g.L}^{-1}$	$\log_{10}(X + 1)$
Coef	Coefficient de marée au début du développement de la cohorte	D	-	-
Croissance	Taux de croissance moyen	T	$\mu\text{m.Jour}^{-1}$	-
Débit	Débit moyen du fleuve le plus proche	D	$\text{m}^3.\text{s}^{-1}$	$\log_{10}(X + 1)$
NbInf1000	Concentration de phytoplancton inférieur à 1000 μm^3	T	Cell.L^{-1}	-
Nitrate	Concentration moyenne en nitrate	T	mol.L^{-1}	$\log_{10}(X + 1)$
Precip	Précipitation moyenne	T	mm	-
QGrossePP (N_G)	Quantité de larves "grosses"	F	Larves.m^{-3}	$\log_{10}(X + 1)$
QPetitePP (N_P)	Quantité de larves "petites"	D	Larves.m^{-3}	$\log_{10}(X + 1)$
Reg1	Occurrence du régime de dépression atlantique	T	-	-
Reg2	Occurrence du régime de blocage	T	-	-
Reg3	Occurrence du régime de NAO-	T	-	-
Reg4	Occurrence du régime de dorsale atlantique	T	-	-
Rg	Rayonnement global	T	J.cm^{-2}	-
SalNorm	Salinité	T	psu	$-\log_{10}(36.5 - X)$
Survie	Survie de la cohorte	T	$\log_{10}(\text{Larves})$	-
SurvieJ	Survie journalière de la cohorte	T	$\log_{10}(\text{Larves}).\text{Jour}^{-1}$	-
TempL	Température moyenne de l'eau	T	$^{\circ}\text{C}$	-
VentMoy	Vent moyen	T	m.s^{-1}	-

TABLE 3.1 – Variables, unités et transformations utilisées dans les analyses des cohortes larvaires. T indique les variables calculées sur toute la durée du développement de la cohorte larvaire, D les variables calculées sur le début de la vie larvaire et F celles calculées sur la fin.



Les régimes de temps estivaux présentés ci-dessus sont calculés par analyse en cluster sur la base des anomalies de l'altitude du géopotiel à 500hPa sur l'Atlantique Nord (Cassou *et al.*, 2005). Quatre régimes, qui présentent des pourcentages de persistance sur plus de 5 jours similaires, sont ainsi identifiés. Les caractéristiques des régimes de temps qui suivent sont détaillées par Guemas *et al.* (2010).

Le premier régime, **la dépression atlantique** (A), est dominé par une forte anomalie négative de pression sur le nord de l'océan Atlantique, associée à une plus faible anomalie positive sur le nord-est de l'Europe. L'occurrence de ce régime coïncide avec des températures plus élevées qu'habituellement sur la France, associées à un flux de sud à sud-ouest.

Le second régime, **le blocage** (B), correspond à des pressions maximales sur la mer du Nord et la Scandinavie, associées à de légères anomalies négatives sur l'Amérique du nord. Ce régime favorise l'occurrence de températures extrêmes en France, en conjonction avec des vents d'est et une couverture nuageuse plus faible qu'habituellement.

Le troisième régime, **le NAO-** (C), est caractérisé par l'opposition entre une anomalie positive centrée sur le Groenland et une anomalie négative sur le nord de l'Europe. Ce régime se traduit par une plus faible température sur la France, de la surface de l'eau comme de l'air, associée à des vents de nord-ouest.

Le quatrième régime, **la dorsale atlantique** (D), se compose d'une forte anomalie positive sur les Açores accompagnée par des anomalies négatives sur le Groenland et la Scandinavie. Ce dernier régime limite l'occurrence de températures très élevées en France et est associé à un flux de nord important.

Encart 3: Présentation des régimes de temps estivaux issus de Cassou *et al.* (2005).

3 Résultats

3.1 Relations entre les indices larvaires et le recrutement

Dans un premier temps, nous nous intéressons aux liens entre le nombre de larves au stade “grosses”, comme variable représentative de la variabilité du captage et les autres variables extraites des cohortes larvaires. Ainsi, le taux de croissance C , la concentration de larves au stade “petites” N_P et le taux de survie des cohortes larvaires S ont été confrontés à la concentration de larves “grosses” N_G (Fig. 3.5).

Tout d’abord, on s’aperçoit qu’il n’existe pas de lien entre la croissance moyenne des cohortes et le nombre de larves au stade “grosses” pour le bassin de Marennes-Oléron (Fig. 3.5 A, $R^2 = 0,07$ et $p = 0,21$) comme pour celui d’Arcachon (Fig. 3.5 B, $R^2 = 0,02$ et $p = 0,43$). Certaines années sortent cependant du lot, de par les croissances exceptionnelles observées, comme 2008 pour Marennes-Oléron ou 2006 et 1995 pour le bassin d’Arcachon. Dans ce dernier bassin, il convient de noter que beaucoup d’années récentes se positionnent dans le bas du nuage de points : 2005, 2007, 2009 et 2010 avec de faibles quantités de larves “grosses” pour des taux de croissance moyens.

La seconde relation testée concerne la concentration en larves “petites” et la concentration en larves “grosses”. Seule une légère relation se dessine entre ces deux variables pour le bassin d’Arcachon (Fig. 3.5 D, $R^2 = 0,23$ et $p = 0,009$). Cette relation est portée par l’opposition entre les années favorables 1989, 1995 et 2006 et les années défavorables récentes 2002, 2005 et 2009. Pour le bassin de Marennes-Oléron, Fig. 3.5 C, outre le fait qu’aucune relation ne se dégage ($R^2 = 0,06$ et $p = 0,24$), l’année 2002 apparaît comme particulière, avec de très faibles concentrations de larves au stade “petites” comme au stade “grosses”.

Ces graphiques mettent par ailleurs en évidence les différences de concentrations larvaires entre les deux bassins. Ainsi, pour la période où les pêches de larves ont été faites par la même méthode de pompage, les médianes montrent bien que l’on trouve des quantités plus importantes de larves au stade “petites” dans le bassin d’Arcachon (Tab. 3.2). Dans le bassin de Marennes-Oléron, les quantités sont plus importantes en Seudre par rapport au centre du bassin et à la Charente. Ces tendances s’inversent complètement lorsqu’on considère les concentrations de larves au stade “grosses”, la Charente devient le secteur où l’abondance est maximale, devant le bassin d’Arcachon puis la Seudre.

Enfin, il existe une relation significative entre la quantité de larves au stade “grosses” et le taux moyen de survie des cohortes larvaires (Fig. 3.5 E et F). Cette relation est particulièrement bonne pour le bassin d’Arcachon (Fig. 3.5 F, $R^2 = 0,71$ et $p < 0,001$) mais là encore, les années récentes de 2008 à 2010 se positionnent dans la partie inférieure de la relation. Cette relation est moins claire pour Marennes-Oléron (Fig. 3.5 E, $R^2 = 0,25$ et $p = 0,013$), avec des années pour lesquelles la survie n’explique pas la concentration de larves “grosses” observée comme en 2002 ou 2007.

Au vu de ces différentes relations, il semble que la variabilité du captage, évaluée ici au travers du nombre de larves au stade “grosses”, dépende plutôt de la variabilité du taux de survie des cohortes larvaires et pour Arcachon, dans une moindre mesure, de la quantité de larves au stade “petites”. Il faut enfin noter que les relations sont toutes plus

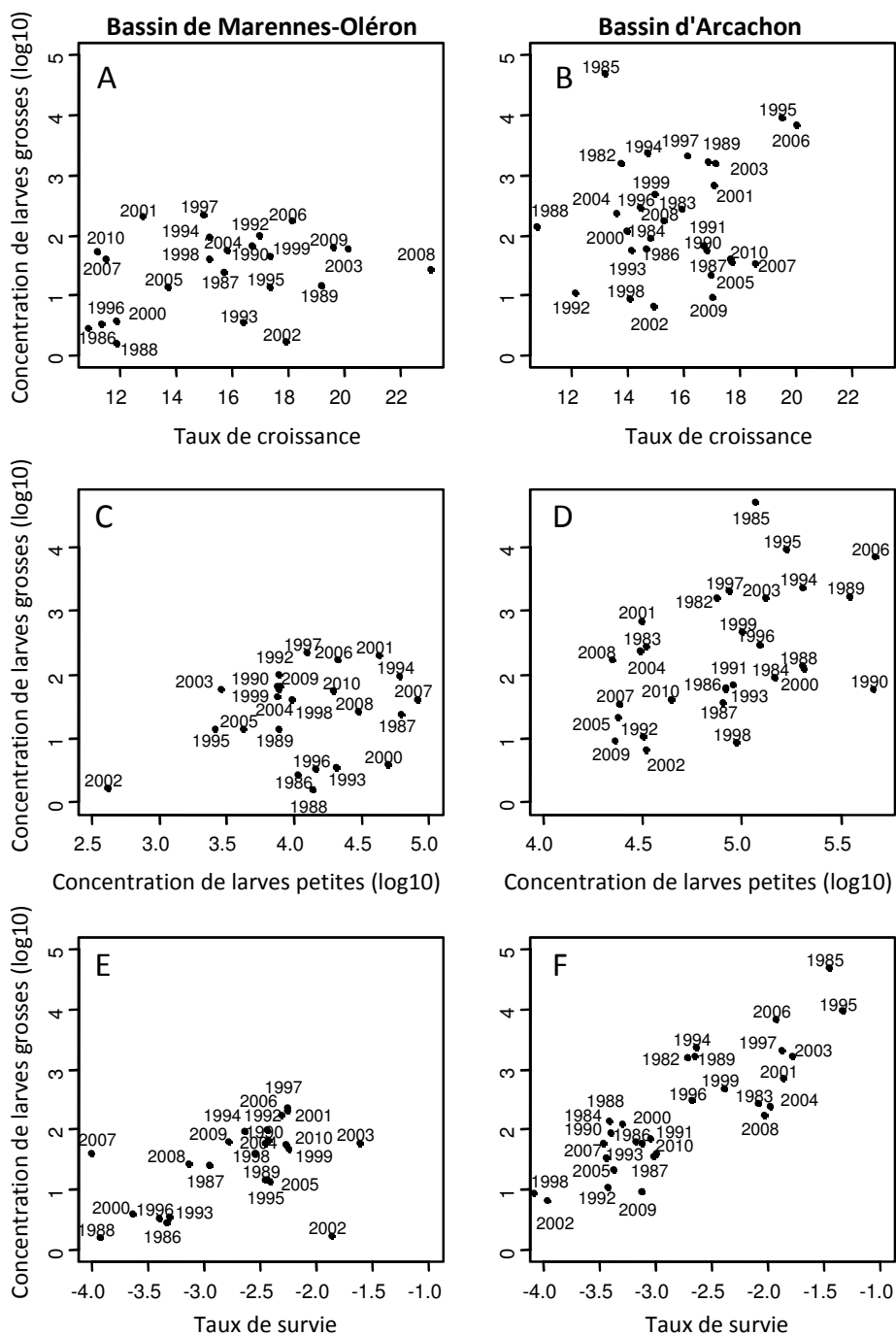


FIGURE 3.5 – Moyennes annuelles des concentrations de larves par m^3 au stade “grosses” en fonction du taux de croissance (A et B), des concentration de larves au stade “petites” (C et D) et du taux de survie de l’ensemble des cohortes identifiées (E et F) pour les bassins de Marennes-Oléron et d’Arcachon.

	Marennes-Oléron			Arcachon	
	Seudre	Bassin	Charente	Est	Ouest
“Petites” (Larves.m ³)	26400	13250	19010	31920	79380
“Grosses” (Larves.m ³)	23	106	180	58	35
DVL (Jours)	13,8	14,5	12,1	11,8	12,7
Croissance ($\mu\text{m}.\text{Jour}^{-1}$)	17,2	14,8	18,1	17,4	16,4
Survie (sans unité)	-3,208	-2,5	-2,245	-2,621	-3,019
N (Cohortes)	20	5	13	43	47

TABLE 3.2 – Médiannes des concentrations de larves par m³ aux stades “petites” et “grosses”, durée de vie larvaire (DVL), croissance (C) et survie (S) des N cohortes prélevées avec la technique par pompage, à partir de 2002 à Arcachon et de 2005 à Marennes-Oléron.

significatives pour le bassin d’Arcachon.

3.2 Effet des principaux facteurs hydrologiques sur les performances larvaires

Cette seconde partie présente les liaisons entre les indicateurs précédents et des variables environnementales classiques, de manière à mettre en évidence les variables environnementales capables d’expliquer les différences de croissance et de survie des cohortes larvaires selon les années. L’analyse s’effectue maintenant au niveau de la cohorte.

La température est la variable environnementale qui influence le plus le déroulement de la phase larvaire, et ceci au travers de la croissance (Fig. 3.6) comme de la survie (Fig. 3.7). La croissance est en effet liée à la température en accord avec la loi théorique d’Arrhénius paramétrée sur des élevages larvaires expérimentaux. Les régressions non paramétriques dessinent, à Marennes-Oléron comme à Arcachon, une relation similaire à la loi d’Arrhénius obtenue sur des élevages larvaires. Seul un léger décalage est observé, qui provient sans doute des difficultés à calculer une croissance larvaire d’une même population à partir des données de pêches de larves.

La survie des cohortes larvaires dépend de la température quelque soit le site étudié (Fig. 3.7). A Marennes-Oléron, en Seudre et à 19°C, seule une larve sur 4000 parvient jusqu’au stade “grosses” tandis qu’à 22°C, une sur 900 est retrouvée. En Charente, les survies observées sont toujours plus fortes qu’en Seudre : à 19°C, une larve sur 200 est retrouvée contre une sur 40 à 22°C. La différence entre les deux sites peut aussi s’expliquer par l’apport de larves extérieures en Charente qui ne sont pas comptabilisées dans les comptages des premiers stades. L’effet de la température sur la survie est encore plus marqué à Arcachon : à 21°C, seule une larve sur 2000 est retrouvée tandis qu’il en reste une sur 140 à 24°C.

La salinité est mesurée en routine lors des pêches de larves mais son effet sur les larves de *C. gigas* n’a que rarement été montré. La figure 3.8 présente les survies des cohortes larvaires en fonction de la salinité observée pendant leur développement. Les tendances qui se dessinent montrent une légère baisse de la survie avec les dessalures pour le bassin

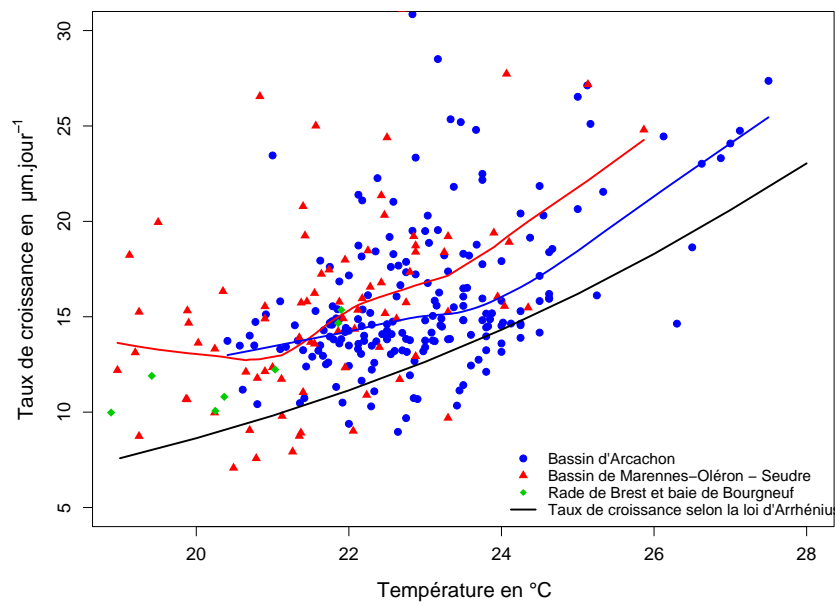


FIGURE 3.6 – Effet de la température sur le taux de croissance selon la loi d'Arrhénius (trait continu noir) et effet constaté dans les différents sites d'étude. Les courbes correspondent à des régressions non-paramétriques. Chaque point représente une cohorte suivie en un point de pêche de larves et pour une année donnée.

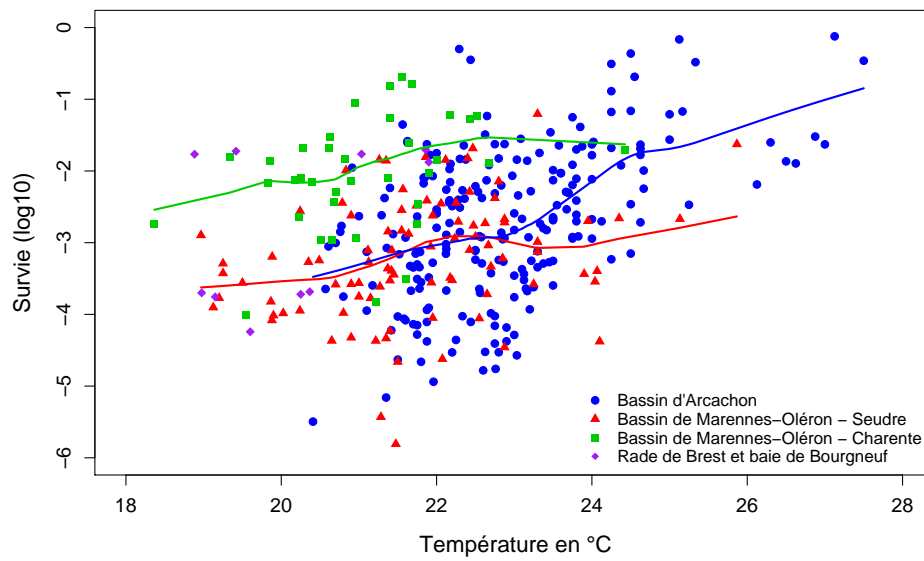


FIGURE 3.7 – Effet de la température sur la survie des cohortes dans les différents sites d'étude. Les courbes correspondent à des régressions non-paramétriques. Chaque point représente une cohorte suivie en un point de pêche de larve.

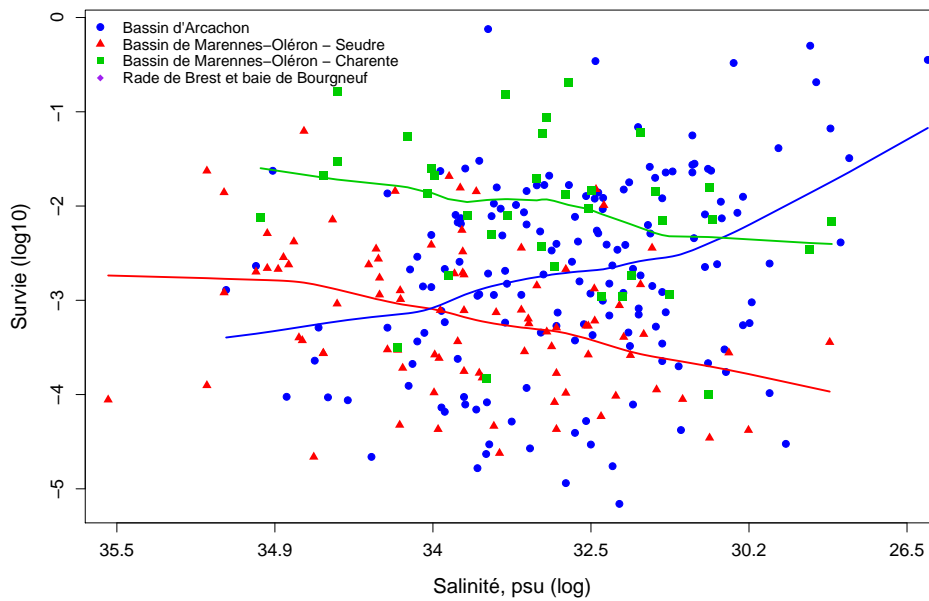


FIGURE 3.8 – Survie des différentes cohortes larvaires en fonction de la salinité. Les courbes donnent les tendances au travers de régressions non-paramétriques.

de Marennes-oléron, en Charente comme en Seudre. A Arcachon, à l’opposé, la survie aurait plutôt tendance à s’accroître avec les dessalures. Ces relations différentes entre salinité et survie pour les deux bassins évoquent plutôt un effet indirect de la salinité.

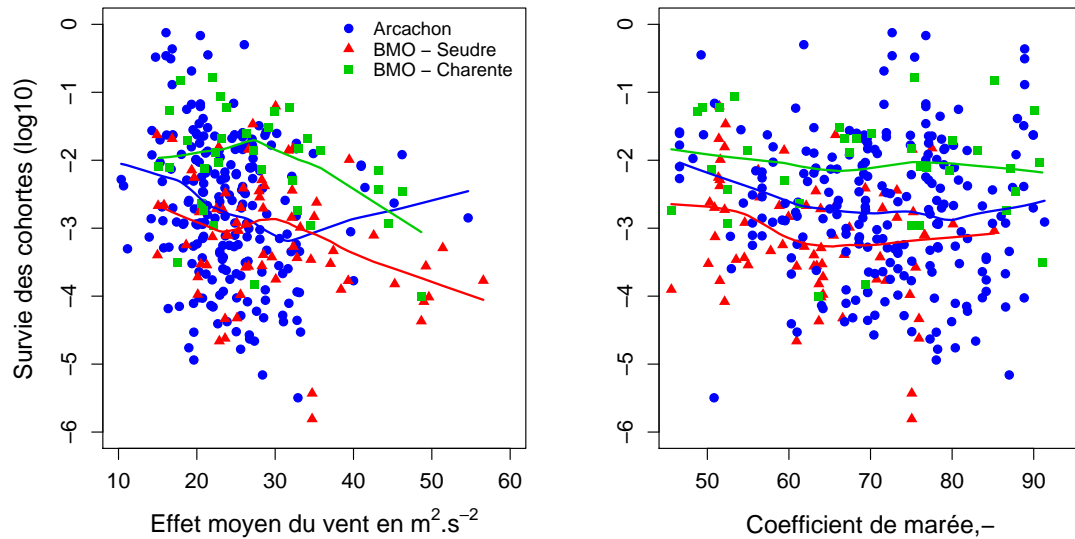


FIGURE 3.9 – Survie des différentes cohortes larvaires en fonction de l’effet moyen du vent sur le déplacement pendant la vie larvaire de la cohorte (à gauche) et du coefficient de marée au début du développement (à droite).

La survie calculée pour les cohortes larvaires comprend à la fois la mortalité réelle et la dispersion. L’effet de la dispersion est dû aux courants qui sont sous la dominance de la marée et du vent. L’effet de ces deux variables sur la survie a donc aussi été étudié (Fig. 3.9). Le vent moyen pendant le développement des cohortes semble expliquer une partie de la survie observée dans les deux bassins. La relation est plus claire pour le bassin de Marennes-Oléron ($R^2 = 0.08$ et $p = 0.002$), avec des taux de survie qui passent d’une larve sur 100 avec un vent moyen de 4 m.s^{-1} à une sur 10000 avec un vent moyen de 6.5 m.s^{-1} . A Arcachon, la relation est aussi significative ($R^2 = 0.04$ et $p = 0.003$) avec une baisse de survie qui semble encore plus rapide qu’à Marennes-Oléron.

A contrario, aucun effet des coefficients de marée n’est visible pour le bassin de Marennes-Oléron. Mais pour le bassin d’Arcachon, lorsque le frai s’effectue dans une période de mortes-eaux (Coefficient de 50-60), les survies sont systématiquement bonnes. Celles-ci deviennent plus variables lorsque le frai a lieu en vives-eaux.

3.3 Effets climatiques sur le développement larvaire

Jusqu’ici les variables ont été considérées indépendamment les unes des autres. Pourtant, les variables climatologiques et hydrologiques covarient de manière importante, ce qui rend les analyses multivariées plus appropriées pour appréhender les phénomènes

dans toute leur complexité.

Dans cette optique, les figures 3.10 et 3.11 présentent les résultats d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) pour 261 cohortes identifiées de Marennes-Oléron et Arcachon et pour 18 variables biologiques et hydroclimatiques (voir le tableau 3.1 pour leur signification). Les deux premières composantes principales sont utilisées pour projeter les cohortes, bien que l'information soit portée principalement par la première (Fig. 3.10).

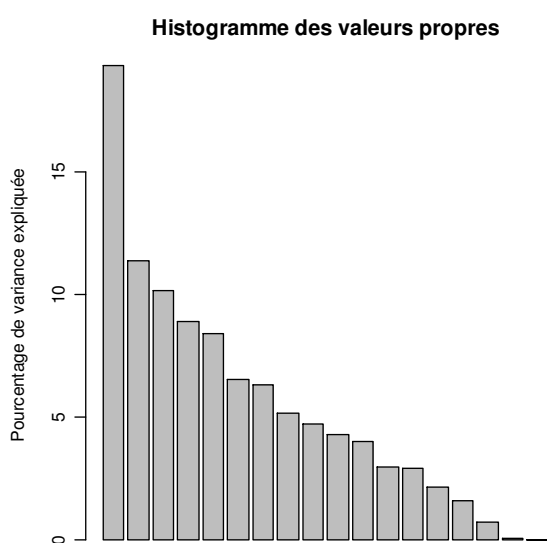


FIGURE 3.10 – Histogramme des 18 valeurs propres de l'analyse en composantes principales.

effet formée à partir d'une corrélation entre la croissance, le taux de nitrate, la chlorophylle *a* et le régime de temps de NAO-, noté Reg3. Ces variables sont toutes en opposition avec la survie journalière.

La première composante principale décrit ce que que l'on pourrait appeler un effet du climat sur le déroulement de la phase larvaire. Elle représente 19,4% de la variance. D'après cette composante, les cohortes qui présentent de fortes survies et qui aboutissent donc à des quantités importantes de larves au stade "grosses" se déroulent dans des eaux à températures plus élevées et avec un faible vent (Fig. 3.11, A). *A contrario*, les cohortes qui se développent lors de vents importants, dans des eaux plus fraîches et de fortes précipitations n'ont pas une bonne survie et aboutissent à de faibles quantités de larves grosses. Ces conditions météorologiques particulières sont caractéristiques du régime de temps de dorsale atlantique en été, noté Reg4. La seconde composante principale semble plutôt être un axe trophique (11,3% de la variance). Elle est en

Si on étudie la projection des cohortes dans l'espace formé par les deux premières composantes principales (Fig. 3.11, B), on s'aperçoit que ce premier axe est construit sur l'opposition entre les cohortes des années 1995, 2003, 2006 du bassin d'Arcachon et celles des années 1987, 1988, 2000 à Marennes-Oléron et 1993, 1998, 2002 et 2007 à Arcachon. Ces années correspondent pour la plupart à de très bonnes années de captage lorsqu'elles prennent des valeurs négatives sur la première composante, comme pour 2003 et 2006 dans le bassin d'Arcachon et à de très mauvaises dans le cas contraire, comme 1998, 2002 et 2007 pour Arcachon ou 1988 pour Marennes-Oléron.

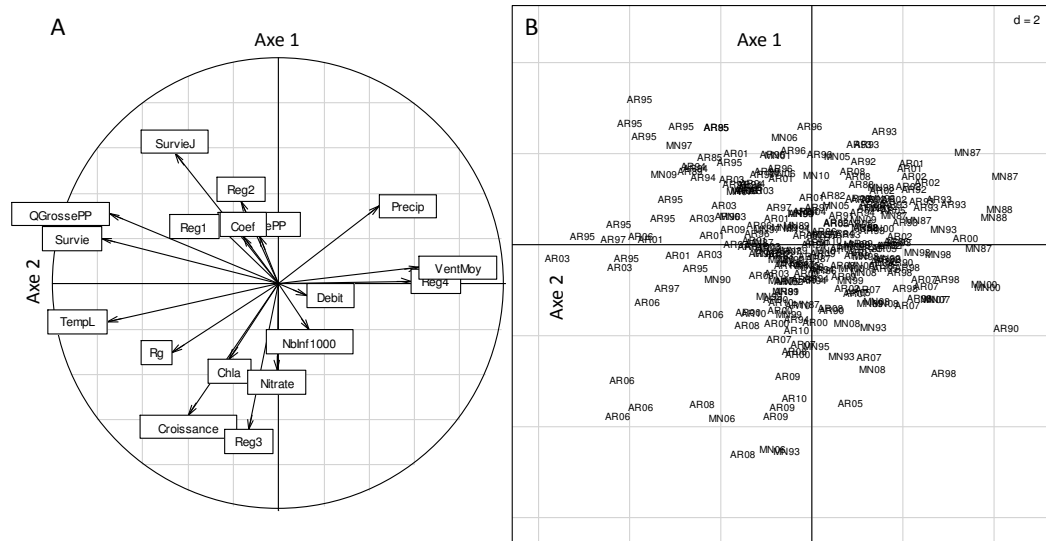


FIGURE 3.11 – Analyse en Composantes Principales (ACP) des cohortes de Marennes-Oléron et d’Arcachon pour un ensemble de 18 variables, avec la projection des variables pour les deux premières composantes (A) et la projection des cohortes dans l’espace formé par ces deux composantes (B). AR : Arcachon et MN : Marennes-Oléron. Les libellés des variables sont définies dans le tableau 3.1.

4 Discussion

4.1 Un “effet climat” multivarié

L’effet de la température, à la fois sur le taux de croissance et sur la survie des cohortes larvaires, est l’effet le plus visible pour l’ensemble des variables considérées. Pourtant, si la relation entre croissance et température suit bien la liaison théorique prévue par la loi d’Arrhénius, les mécanismes qui lient la température à la survie des cohortes sont moins explicites. Nous pouvons tout de même supposer ici trois mécanismes différents qui contribuent probablement à créer cet effet climat porté par la relation entre survie et température (Fig. 3.12).

Tout d’abord, il est probable qu’une part de ce lien provienne de l’effet direct de la température sur les taux de croissance observés. En cas de températures plus élevées, la vie larvaire est raccourcie, ce qui limite la prédation et l’exportation des larves en dehors des bassins conchylicoles. De plus, si la prédation ou la dispersion est taille-dépendante, cette liaison entre taux de croissance et survie devrait être encore plus forte (Rice *et al.*, 1993).

D’autre part, le fait que la température se projette en opposition du vent moyen et du régime de dorsale atlantique sur la première composante principale de l’ACP montre bien que la température covarie avec d’autres variables climatiques, comme le vent au travers de régimes de temps particuliers. Ainsi, les très faibles succès des cohortes qui se

développent dans de faibles températures, s'expliquent par l'effet du taux de croissance décrit précédemment additionné de l'effet du vent, généralement de nord-ouest avec le régime de dorsale atlantique, qui accentue l'exportation des larves.

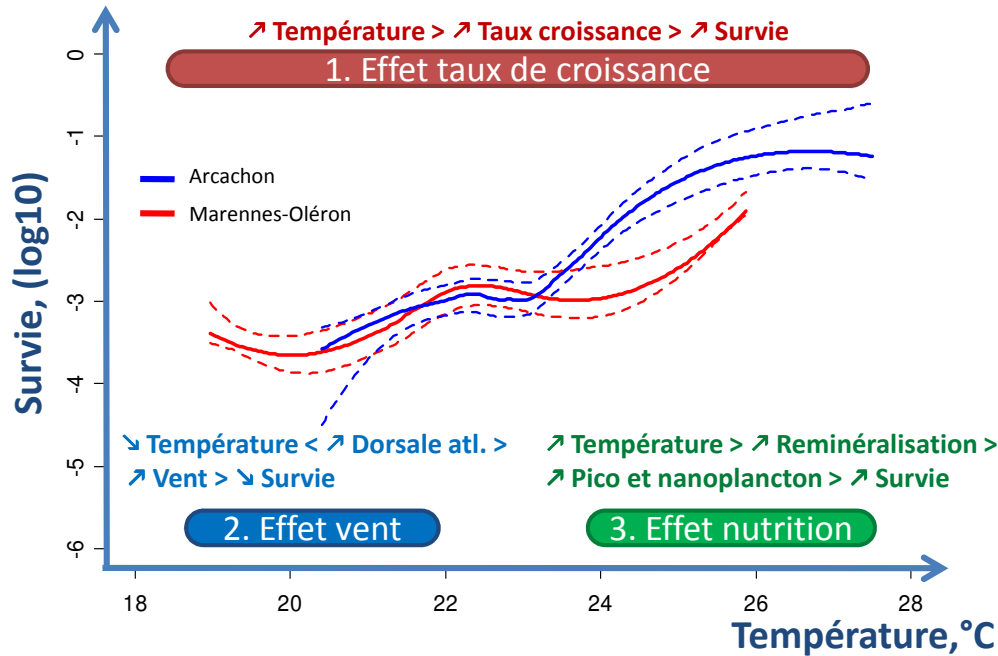


FIGURE 3.12 – Hypothèses des mécanismes qui modulent la survie et lien avec la température. La largeur des boîtes des trois effets indique approximativement leur gamme de température d'action. Les courbes pointillées correspondent aux enveloppes de confiance à 95%.

Enfin, un autre mode d'action indirecte de la température sur la survie larvaire pourrait s'effectuer par l'intermédiaire de son effet sur la nourriture des larves, le nanoplancton (2-20 μ m) et le picoplancton (0,2-2 μ m). En effet, [Auby et Maurer \(2004, ch. 6\)](#) ont montré que la concentration en cellules de différents groupes de nano et picoplancton augmente avec la température en été, sans déceler de lien entre ces concentrations et les concentrations en sels nutritifs. Leur hypothèse est donc que, dans le contexte d'un bassin d'Arcachon fortement limité en azote pendant l'été ([Glé et al., 2008](#)), la source d'azote principale dépendrait de la reminéralisation bactérienne, dont le rendement est lui-même sous la dépendance de la température.

Ceci dessine l'hypothèse, pour l'huître creuse, d'une stratégie visant à se reproduire dans les périodes les plus chaudes, au moment où la reminéralisation est la plus importante dans les baies et estuaires, de manière à ce que ses larves trouvent une nourriture abondante (voir [His et Maurer 1988](#) et [Guillocheau 1988](#) pour un exemple de coïncidence entre pico et nanoplancton et un développement larvaire exceptionnel). Il s'agit d'une version différente de la stratégie de reproduction pendant l'efflorescence printanière pour les espèces plus nordiques comme la moule *Mytilus edulis* ou la coque *Cerastoderma edule*,

dont le succès ou non de cette stratégie appelée “match-mismatch”, est supposé agir sur le recrutement (Philippart *et al.*, 2003).

Au final, ces trois mécanismes font de la température un puissant indicateur de la survie larvaire. L'étude de cet exemple pour la larve de l'huître creuse montre que, comme le rappellent Stenseth *et al.* (2002), l'effet climatique est probablement la combinaison de multiples mécanismes. L'importance relative de ces mécanismes est difficile à établir, ce qui rend la prédiction des effets du climat très incertaine. Néanmoins, il ressort de cette analyse que l'occurrence répétée du régime de dorsale atlantique (Encart 3) au cours de l'été apparaît comme plutôt défavorable à la vie larvaire de *C. gigas*. Cette constatation ouvre des perspectives car, actuellement, la prévision saisonnière de Météo-France est basée sur la prévision des occurrences de ces différents régimes climatiques.

L'étude des mécanismes de cet effet climatique est rendue d'autant plus difficile que l'expression ou non de l'effet climatique peut être soumise à d'autres facteurs tel que l'effectif des populations (Stenseth *et al.*, 2002). En outre, les relations entre les facteurs climatiques, comme la température, et leurs effets sur les populations, par exemple sur la survie, peuvent très bien s'avérer non-linéaires, ce qui est illustré par la seule loi connue ici, l'effet de la température sur le taux de croissance au travers de la loi d'Arrhénius. Enfin, ces effets climatiques peuvent aussi dépendre de la nature des liens trophiques à l'œuvre au sein des écosystèmes (Stenseth *et al.*, 2002; Beukema et Dekker, 2005).

A ce titre, il faut souligner ici que l'effet de la température sur la nourriture disponible est peut-être l'effet le plus hypothétique et le moins bien compris des trois mécanismes avancés ici. Il est par ailleurs possible que ce mécanisme ne soit effectif qu'en cas de limitation forte en nutriments et son intensité pourrait ainsi varier d'un écosystème à l'autre en fonction des particularités des réseaux trophiques (voir Ory *et al.*, 2010, pour une approche de ces différences). Ceci est peut-être une des causes de la moindre expression de “l'effet climat” dans le bassin de Marennes-Oléron, ce qui se traduit par une relation moins forte avec la température.

4.2 Que représente vraiment la concentration en larves ?

Les données issues des pêches de larves sont peu précises, comme le montre l'absence de corrélation entre les deux méthodes pour les stades “moyennes” et “grosses” à Marennes-Oléron (Annexe B). Il convient de rappeler certaines limites à leur interprétation. Voici quatre sources d'incertitude majeures :

Une première source d'incertitude provient de la rapide décroissance du nombre de larves dans le milieu. Ainsi, lors d'un échantillonnage bihebdomadaire, le nombre de jours de décalage entre le frai et la pêche de larves qui met en évidence le pic de “petites” produit une erreur d'autant plus importante que le taux de disparition des larves est fort. Dans le cas où une mortalité densité-dépendante est considérée, la décroissance du nombre de larves est exponentielle, ce qui accroît l'erreur faite. De plus, les larves plus grosses pourraient subir moins de mortalité car elles gagnent en mobilité au cours de leur développement et car, comme le suggère Allen (2008), la prédation semble décroître avec l'augmentation de la taille des larves. Le paramétrage de la mortalité densité-dépendante pourrait alors ne pas être constant au cours du développement des larves, en défaveur

des premiers stades.

Au delà de cette densité-dépendance de la mortalité, une seconde source d'erreur importante provient du transport des larves par les courants. Dans le cas de pêches de larves réalisées en un point fixe, ce n'est donc pas toujours la même population qui est suivie. Cet aspect est probablement une part de l'explication des différences de décroissance de l'abondance des larves au cours de leur développement constatées entre la Charente et la Seudre dans le bassin de Marennes-Oléron. Ainsi, la Charente bénéficierait d'apports extérieurs plus importants que les apports locaux tandis que ces apports seraient moins importants en Seudre. A contrario, le bassin d'Arcachon se comporterait comme une zone relativement homogène.

Une autre erreur est créée par la répartition spatio-temporelle en tâche des larves. L'importance de cet élément apparaît si on se rappelle que la grandeur importante pour le captage est la quantité totale de larves présentes dans l'eau, plus que leur concentration. Or cette quantité ne peut être approchée par des valeurs de concentrations larvaires qu'en faisant l'hypothèse d'une répartition homogène des larves dans le bassin ostréicole, ce qui n'est bien sûr pas le cas. L'importance de cette erreur est donc positivement corrélée à la variabilité spatio-temporelle des concentrations larvaires. Une manière de réduire cette erreur est d'effectuer le prélèvement sur un temps plus long, ce qui revient, si le prélèvement est effectué à un point fixe par rapport au courant, à mesurer la concentration larvaire en échantillonnant un espace plus important. Le bénéfice de cette mesure intégrée a été défendu par [Gaines et Bertness \(1993\)](#) qui ont, de cette manière, amélioré fortement la relation entre recrutement et concentration larvaire. Pour cela, ils ont mis au point des pièges à larves qui intègrent la mesure de la concentration larvaire sur de longues périodes ([Todd, 2003](#)) et donc de vastes espaces.

La distribution verticale des larves entre également en jeu. Ainsi [Trochon \(1955\)](#) a montré pour *C. angulata* que les stades les plus tardifs se situent plus profonds, ce qui est aussi le cas pour la larve de l'huître américaine *C. virginica* ([Deksheniaks et al., 1996](#)) ou pour la larve de la balane *Semibalanus balanoides* ([Miron et al., 1995](#)). D'autre part, les larves de *C. gigas* effectuent des migrations verticales au cours de la journée qui les placent préférentiellement autour de -1 m le jour et -3 m la nuit ([Arakawa, 1990](#)). Ce même auteur affirme qu'en cas de stratification haline, les larves présentent un comportement de migrations verticales, se positionnant plus en surface pendant le flot et plus profond pendant le jusant. Un comportement identique a été décrit pour la larve de *C. virginica* ([Carriker, 1951](#); [Deksheniaks et al., 1996](#)) en réponse à la stratification haline, tandis que [Raby et al. \(1994\)](#) remarquent que les larves de bivalves se situent préférentiellement en subsurface quelle que soit la stratification.

Toutefois, il faut relativiser l'impact de ces incertitudes en comparant ces erreurs à la variabilité du signal mesuré. Les concentrations des pics de larves au stade "petites" varient entre environ 10^3 et 10^6 Larves.m⁻³ et c'est cette variabilité logarithmique qui semble importante. L'ampleur de ces variations permet de repérer tout de même une partie significative du signal mais la mesure précise des quantités de larves à l'échelle d'un bassin reste soumise aux fluctuations spatio-temporelles qui y ont lieu. Dans ce contexte, des études spécifiques du comportement des larves en milieu naturel pourraient

aider à améliorer les techniques d'échantillonnage de l'abondance larvaire.

4.3 Ce qui n'a pas pu être testé

Pour compléter cette discussion, il est important d'évoquer ici les facteurs qui peuvent avoir un impact mais qui n'ont pas pu, faute de données, être testés. Les effets d'éventuels polluants en font partie. En effet, leur dosage en continu n'est pas envisageable à cause du coût de telles analyses et d'autre part leur présence en mer ouverte est probablement extrêmement épisodique, après les forts lessivages. Un autre exemple de facteur non analysé ici est l'abondance de pathogènes. Là encore, le coût des analyses et la forte variabilité temporelle de ces abondances de pathogènes rendent un suivi régulier impossible. D'autre part, la détection de même 80% de mortalité est difficile lorsque le taux de mortalité "normal" d'une cohorte larvaire varie autour de 99,9%.

5 Conclusion

Malgré les imprécisions inhérentes aux pêches de larves, l'analyse confirme que le nombre de larves au stade "grosses" à la fin du développement de la cohorte dépend principalement de la survie de cette cohorte, et dans une moindre mesure de l'abondance initiale en larves "petites". Cette survie dépend, à son tour, principalement de la température de l'eau au moment du développement, même si le vent semble aussi avoir un impact. Ces relations sont à chaque fois plus marquées pour le bassin d'Arcachon.

L'analyse multivariée précise que l'effet de la température est complexe et doit s'intégrer au sein de plusieurs mécanismes. Tout d'abord, il existe un effet direct via l'action du taux de croissance sur la survie. Ensuite, l'analyse pointe une covariation de la température avec le régime de temps de dorsale atlantique qui associe de faibles températures avec des vents de nord-ouest plus soutenus. Un dernier effet de la température peut-être supposé au travers de l'augmentation de la reminéralisation qui crée des conditions trophiques favorables au développement larvaire.

L'évaluation de l'impact de la nutrition sur le développement des cohortes larvaires reste incertaine et ce chapitre n'a pas pu fournir d'indicateur pertinent pour évaluer cela. Il est possible que les préférences alimentaires de la larve soient, à l'image de l'adulte, complexes, ce qui ouvre là-aussi un champ de recherche significatif.

Quel est l'impact des facteurs hydrodynamiques sur l'apport en larves dans les zones de captage? Étude de la dispersion larvaire dans le bassin de Marennes-Oléron.

Pluralitas non est ponenda sine necessitate. Une pluralité ne doit pas être posée sans nécessité.

Guillaume d'Ockham (1319)

1 Introduction

COMME DE NOMBREUSES ESPÈCES MARINES, l'huître creuse commence sa vie au stade larvaire par une phase pélagique d'environ 3 semaines. Durant cette période, nous avons vu au chapitre précédent qu'elle subissait l'influence du milieu, en particulier de la température et de la disponibilité de la nourriture. Elle est aussi soumise à la dispersion par les courants, dispersion définie comme “la propagation de la larve entre le lieu d'émission des gamètes et le lieu de fixation” (Pineda *et al.*, 2007). La dispersion larvaire est un phénomène complexe, intervenant à la fois dans le temps et l'espace entre un lieu d'émission et un lieu de fixation, pendant lequel le nombre de larves diminue (Fig. 4.1).

Ce phénomène est clef pour comprendre les liens en termes de recrutement entre les différentes populations : à la fois où vont les larves d'une population située à un endroit donné et d'où viennent celles qui se sont fixées à cet endroit (Levin, 2006). La confrontation de ces deux questions essentielles aboutit à la notion de connectivité entre populations, c'est-à-dire à la quantification des liens en termes de nombre d'individus échangés entre les différentes populations identifiées. Le travail sur la connectivité conduit à l'identification de **populations sources**, qui exportent un plus grand nombre d'individus qu'elles n'en reçoivent, et de **populations puits**, qui au contraire bénéficient

grandement d'apports extérieurs en individus (Cowen et Sponaugle, 2009). La distinction entre ces deux types de populations s'est révélée primordiale pour la gestion des zones côtières, au travers par exemple de l'établissement de réserves de pêches (Crowder *et al.*, 2000) ou de la protection des coraux (Bode *et al.*, 2006).

La dispersion larvaire qui crée ces différentes situations de connectivité dépend de plusieurs facteurs qui agissent à des échelles de temps et d'espace variables (Pineda *et al.*, 2009; Marshall *et al.*, 2009) :

- le vent, les marées et la topographie qui provoquent des courants plus ou moins forts,
- la durée de vie larvaire,
- le comportement des larves,
- la répartition spatiale des stocks de géniteurs en présence,
- le lieu d'émission des gamètes,
- le lieu de fixation.

Les études récentes mettent de plus en plus l'accent sur les phénomènes de rétention (Levin, 2006; Cowen et Sponaugle, 2009), ce qui pointe l'importance de la zone d'émission des gamètes et des phénomènes locaux au sein des populations. Dans une approche théorique de la dispersion, Edwards *et al.* (2007) montrent ainsi que, pour le plateau continental du sud-est des États-Unis, le lieu et la date d'émission sont les principaux facteurs qui impactent la dispersion. Huret *et al.* (2010) aboutissent à des résultats similaires pour le lieu d'émission mais montrent aussi que le comportement de la larve elle-même influence fortement la variabilité de la dispersion et sa répartition dans l'espace.

D'autres études plus côtières mettent l'accent sur la situation géographique des bancs (Ayata *et al.*, 2009) ou sur l'effet du vent sur la dispersion larvaire mais en utilisant des vents de secteur et de force constante (Ellien *et al.*, 2004) ou pour certaines localités seulement (Ayata *et al.*, 2009). North *et al.* (2008) mettent en avant l'effet du déplacement vertical des larves en fonction de l'halocline sur la variabilité de la dispersion dans l'environnement partiellement stratifié de la baie de Chesapeake, sur la côte est des États-Unis. Toutefois en zone peu stratifiée, Kim *et al.* (2010) penchent plutôt pour un faible effet du comportement sur la dispersion larvaire comparée à l'hydrodynamique. Malgré ces résultats, l'intégration des processus biologiques et la mesure de leur importance au sein des modèles physiques de dispersion reste un défi pour la recherche à cause de la difficulté à tracer les larves dans l'environnement (Cowen et Sponaugle, 2009; Metaxas et Saunders, 2009).

Le caractère invasif de *Crassostrea gigas* laisse supposer que cette espèce fait preuve d'une grande capacité de dispersion de ses larves. Ceci est expliqué par la durée de sa phase larvaire, autour de 20 jours d'après Arakawa (1990). Cependant les distances calculées s'avèrent plutôt modestes en moyenne. Ainsi, au cours de l'invasion de la mer de Wadden en Allemagne par l'huître creuse *C. gigas*, Brandt *et al.* (2008) ont calculé à l'aide d'un modèle hydrodynamique des distances de dispersion généralement inférieures à 25 km avec un mode à 10 km, même si cette distance semble variable d'une année à l'autre.

La raréfaction de l’huître américaine *C. virginica* dans la baie de Chesapeake a également conduit les chercheurs américains à s’interroger sur les liens entre les différentes populations, que ce soit pour mieux comprendre l’acquisition de la résistance dans certaines zones (Hofmann *et al.*, 2009) ou pour guider des programmes de repeuplement (Schulte *et al.*, 2009). Ainsi le projet de repeuplement fructueux décrit par Schulte *et al.* (2009) repose sur le travail de Lipcius *et al.* (2008) qui définissent 5 types de bancs en fonction de leur connectivité aux autres :

- les bancs sources qui s’auto-suffisent et contribuent de manière substantielle au recrutement dans l’ensemble des autres bancs, à l’exception des bancs exportateurs potentiels ;
- les bancs qui s’auto-suffisent, sans contribuer aux autres bancs ;
- les bancs puits dont le recrutement dépend uniquement d’autres bancs ;
- les bancs exportateurs potentiels qui ne reçoivent pas de larves mais qui fournissent potentiellement l’ensemble des autres bancs. Il n’y a pas de populations dans ces bancs ;
- les bancs sources supposés qui s’auto-suffisent en fonction des conditions hydrodynamiques et alimentent certains autres bancs.

Ce précédent montre l’importance à la fois de la connectivité des populations mais aussi de la qualité de l’habitat pour le repeuplement.

Au vu de ces résultats contrastés, le premier objectif de ce chapitre est tout d’abord de comparer l’importance des différents facteurs hydrodynamiques dans un cas de dispersion larvaire au sein des pertuis charentais, au plus proche des intérêts des ostréiculteurs. Cette première partie permettra de vérifier si la variabilité du système étudié permet d’agir efficacement sur celui-ci. Lorsque la date de pose des collecteurs est optimisée, l’ostréiculteur ne peut plus en effet agir que sur 2 facteurs : sur l’emplacement des collecteurs qu’il dispose et, dans une moindre mesure, sur l’emplacement des bancs de géniteurs qui participent à la reproduction. Le second objectif de ce chapitre est d’analyser comment ces leviers peuvent être activés en vue de maintenir ou d’améliorer le captage, au moyen par exemple d’opérations de repeuplement.

Pour répondre à ces questions, nous avons redéfini dans un cadre restrictif adapté à l’ostréiculture la problématique de la connectivité. Les zones d’émissions deviennent alors les bancs de géniteurs – sauvages ou cultivés – et les zones de fixation, les zones de captage utilisées dans les pertuis charentais (Fig. 4.1). Cela conduit à réduire la question générale de la connectivité, où vont les larves et d’où viennent les juvéniles, à une question plus restrictive adaptée aux préoccupations des professionnels : d’où vient le naissain capté dans les différentes zones de captage ? Ainsi, la variable d’intérêt pour l’activité de captage est le ratio entre ce qui arrive dans la zone de captage et ce qui est émis par le banc d’origine, appelé rendement du banc. Des cartes de ces rendements permettent de montrer où se situent les zones avec les meilleurs rendements larvaires. Il s’agit bien de simulations théoriques, puisque les stocks ne sont pas pris en compte dans un premier temps.

Pour apporter des éléments de discussion sur la pertinence de nos résultats, les simulations des performances des différentes zones de captage ont été confrontées avec

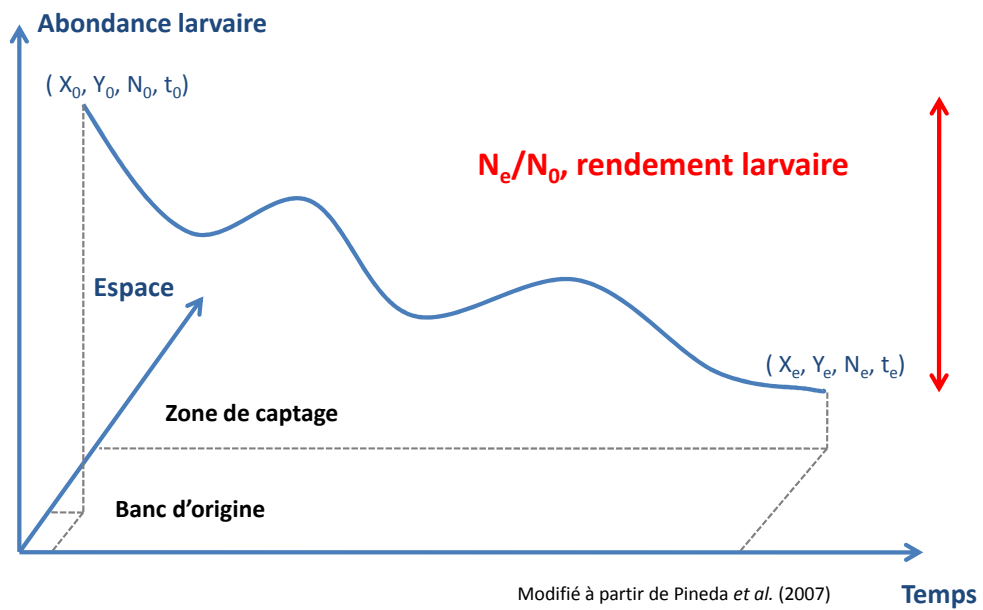


FIGURE 4.1 – La dispersion larvaire peut être approchée au travers du déplacement des larves d'un banc d'origine situé en (X_0, Y_0) vers une zone de captage située en (X_e, Y_e) entre le moment t_0 et le moment t_e , ce qui aboutit à la baisse de l'abondance larvaire d'une quantité N_0 à une quantité N_e . Le rendement larvaire, la variable d'intérêt pour l'étude de la connectivité dans un contexte de captage ostréicole, est alors le ratio N_e/N_0 .

les performances effectives de ces zones entre 2005 et 2009 en pondérant les rendements larvaires du modèle par les stocks évalués récemment. Cette confrontation soulève de nombreuses questions et permet d'évoquer les améliorations à apporter aux simulations.

2 Modèle et données

2.1 Présentation du site et du modèle hydrodynamique

Les pertuis charentais sont situés sur la côte atlantique française, au nord de l'estuaire de la Gironde, voir la figure 4.2. Il s'agit de baies peu profondes protégées de la houle par les îles d'Oléron et de Ré. Le pertuis le plus au nord est le pertuis Breton, il est alimenté en eau douce par le Lay et la Sèvre niortaise. Au centre, entre les deux îles, le plus important des pertuis est le pertuis d'Antioche. Il est alimenté en eau douce par la Charente. Au sud, le dernier pertuis est le pertuis de Maumusson qui fait face à l'embouchure de la Seudre. Schématiquement, les pertuis charentais sont donc un ensemble de trois pertuis alimentés par quatre petits fleuves. Les débits de ces rivières varient annuellement autour d'une moyenne de 15, 14, 63 et 2 m³.s⁻¹ pour respectivement le Lay, la Sèvre Niortaise, la Charente et la Seudre. En été, ces débits faiblissent significativement vers les valeurs de 1,3, 3,2, 20 et 0,5 m³.s⁻¹ respectivement.

La bathymétrie des pertuis charentais suit cette même description en trois entités, comme le montre la figure 4.2. Elle est marquée par les anciens lits de trois rivières qui ont été inondées lors de la remontée des eaux de l'Holocène (Allard *et al.*, 2008). Ces anciens lits de rivières constituent maintenant les zones les plus profondes des trois pertuis charentais avec 52, 44 et 12 m du nord au sud. De larges estrans sont présents à l'Est des pertuis charentais mais aussi sur les côtes Est abritées des îles d'Oléron et de Ré. L'ensemble de la zone est soumis à un important régime de marées semi-diurnes, avec entre 2 et 6 m de marnage pour respectivement les mortes-eaux et les vives-eaux. Cette caractéristique classe les pertuis charentais comme zone macrotidale. Le climat est dominé en été par les vents de nord-ouest associés aux faibles pressions sur les îles britanniques (Stanisière *et al.*, 2006). Seule une houle modérée pénètre les pertuis en hiver et elle est quasiment absente l'été (Kervella, 2009).

L'hydrodynamique des pertuis charentais a été simulée en utilisant le modèle MARS (Model for Applications at Regional Scales) dans sa version en bidimensionnelle horizontale (MARS 2D). Une description technique de ce modèle a été réalisée par Lazure *et Dumas* (2008) et un exemple d'application pour le bassin d'Arcachon par Plus *et al.* (2009). Le modèle est composé de 3 modèles emboîtés d'étendues décroissantes et de résolutions croissantes (Fig. 4.2), appelés rangs. Chacun de ces modèles permet de calculer les conditions aux frontières ouvertes du suivant pour la hauteur d'eau et le courant. Le modèle de détail utilisé ici s'étend de 0°58'43,24"W à 1°47'45,52"W en longitude et de 45°42'46,43"N à 46°31'8,69"N en latitude de manière à regrouper les trois pertuis charentais. Ceci correspond en outre à la délimitation régionale de la section régionale conchylicole Poitou-Charentes. Ce rang a une résolution spatiale de 300 m.

Dans chacune des mailles du modèle, une approximation pour le cas des eaux peu

profondes des équations de Navier et Stokes, le système d'équation de Saint-Venant (Eq. 4.1, 4.2 et 4.3) est résolu afin de calculer les 3 variables d'état que sont la composante zonale du courant \bar{u} , la composante méridienne du courant \bar{v} et la hauteur d'eau D . Les équations 4.1 et 4.2 décrivent la conservation de la quantité de mouvement et l'équation 4.3 la conservation de la masse.

$$\frac{\partial \bar{u}}{\partial t} + \bar{u} \frac{\partial \bar{u}}{\partial x} + \bar{v} \frac{\partial \bar{u}}{\partial y} - f\bar{v} = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p_{atm}}{\partial x} - g \frac{\partial \xi}{\partial x} - g \frac{D}{2\rho_0} \frac{\partial \rho}{\partial x} + \frac{\partial (\nu_{xx} \partial \bar{u} / \partial x)}{\partial x} + \frac{\partial (\nu_{xy} \partial \bar{u} / \partial y)}{\partial y} + \frac{1}{\rho_0 D} (\tau_{xz}(\xi) + \tau_{xz}(H_0)) \quad (4.1)$$

$$\frac{\partial \bar{v}}{\partial t} + \bar{u} \frac{\partial \bar{v}}{\partial x} + \bar{v} \frac{\partial \bar{v}}{\partial y} + f\bar{u} = -\frac{1}{\rho_0} \frac{\partial p_{atm}}{\partial y} - g \frac{\partial \xi}{\partial y} - g \frac{D}{2\rho_0} \frac{\partial \rho}{\partial y} + \frac{\partial (\nu_{yx} \partial \bar{v} / \partial x)}{\partial x} + \frac{\partial (\nu_{yy} \partial \bar{v} / \partial y)}{\partial y} + \frac{1}{\rho_0 D} (\tau_{yz}(\xi) + \tau_{yz}(H_0)) \quad (4.2)$$

$$\frac{\partial \xi}{\partial t} + \frac{\partial D \bar{u}}{\partial x} + \frac{\partial D \bar{v}}{\partial y} = 0 \quad (4.3)$$

Avec :

x la composante zonale de l'espace	y la composante méridienne de l'espace
u la composante zonale du courant	v la composante méridienne du courant
t le temps	D la hauteur d'eau, $D = \xi + H_0$
ξ la côte de la surface libre	H_0 la côte du fond
f le paramètre de Coriolis, $f = 2\Omega \sin \phi$	ν la tension de cisaillement horizontale
Ω la fréquence de rotation de la Terre	ϕ la latitude
ρ_0 la densité moyenne de l'eau	ρ la densité de l'eau
p_{atm} la pression atmosphérique	τ la tension de Reynolds en ξ ou en H_0
g la constante de gravitation	

La dispersion et la diffusion d'éléments dissouts est résolue en appliquant la conservation de la masse en chaque maille au travers de l'équation 4.4 :

$$\frac{\partial DT}{\partial t} + \frac{\partial D(uT - k_x \frac{\partial T}{\partial x})}{\partial x} + \frac{\partial D(vT - k_y \frac{\partial T}{\partial y})}{\partial y} = Sources - Puits \quad (4.4)$$

Avec T la quantité de traceur, k_x et k_y les composantes zonales et méridiennes du coefficient de diffusion horizontal, $Sources$ les quantités de traceur produites dans la maille et $Puits$ les quantités de traceur perdues dans la maille.

Le schéma numérique employé pour la résolution des équations est de type ADI pour "Alternate Direction Implicite". Selon ce schéma, les équations 4.1 et 4.2 sont résolues

alternativement tous les demi-pas de temps tandis que l'équation 4.3 est résolue à chaque demi-pas de temps (Lazure et Dumas, 2008). Le schéma numérique respecte le critère de stabilité de Courant-Friedrichs-Lewy (CFL) qui stipule que le pas de temps, Δt , est adapté de manière à ce que le nombre de Courant, $Co = u_{max} \frac{\Delta t}{\Delta x}$, soit inférieure ou égal à 0,7 (Lazure et Dumas, 2008).

L'utilisation du modèle dans sa version 2D horizontale est possible dans les pertuis charentais en faisant l'hypothèse d'uniformité des courants dans la colonne d'eau et de faiblesse des courants verticaux. Ceci est dû aux caractéristiques des pertuis charentais : faibles débits d'eau douce en été, faible profondeur et fort marnage, ces deux caractéristiques produisant des courants intenses. Les pertuis sont ainsi bien mélangés comme le démontre l'absence de stratification de la colonne d'eau en été en température, comme en salinité (Héral *et al.*, 1983).

La bathymétrie utilisée dans le modèle provient d'un grand nombre de sources différentes : 7 cartes SHOM¹ numérisées ont été utilisées, conjointement aux données de 10 campagnes locales d'acquisition haute résolution (DDE², Conseil Général de la Charente-Maritime et IFREMER) dans les zones à sédimentation. La bathymétrie finale a été obtenue en interpolant l'ensemble de ces données. Les rivières ont été implémentées dans le modèle de manière à obtenir une bonne représentation de leur prisme tidal. La marée a été calculée à partir des harmoniques CST France (Le Roy et Simon, 2003) en rajoutant l'effet de la météo, vent et pression, au rang supérieur du rang de travail. Les données de vent et de pression proviennent d'analyses météorologiques ARPEGE de Météo France. Cette base de données fournit des champs de vents et de pression toutes les 6 heures avec une résolution de 0,5° en latitude et longitude. Les effets des vents locaux, comme les brises thermiques, ne sont donc pas pris en compte et sont considérés comme négligeables de part l'absence de dénivelé et la faiblesse des vents estivaux.

2.2 Choix des facteurs testés dans les simulations

Le modèle MARS 2D a été utilisé pour quantifier l'importance des facteurs hydrobiologiques sur la dispersion larvaire. Au total, l'effet de 5 facteurs différents a été testé : (1) le banc d'origine des larves, (2) la zone de captage des larves, (3) le vent pendant la phase larvaire, (4) la marée au moment de la ponte et (5) la durée de vie larvaire. Les deux premiers facteurs sont liés à la répartition spatiale des huîtres, les deux suivants à l'hydrodynamique tandis que le dernier traduit une partie de la variabilité liée à la biologie au travers de la vitesse de croissance.

Les bancs d'origine des larves ont été définis de manière à recouvrir l'ensemble de l'habitat potentiel de l'huître creuse dans les pertuis charentais (Fig. 4.3). Cet habitat potentiel est la somme des zones cultivées, des concessions abandonnées, ainsi que des zones rocheuses. Les surfaces occupées par ces différents habitats ont été comptabilisées et ces surfaces ont ensuite été découpées en 25 bancs.

Les zones de captage des larves ont été construites sur la base des pratiques os-

1. Service Hydrographique et Océanographique de la Marine

2. Direction Départementale de l'Équipement

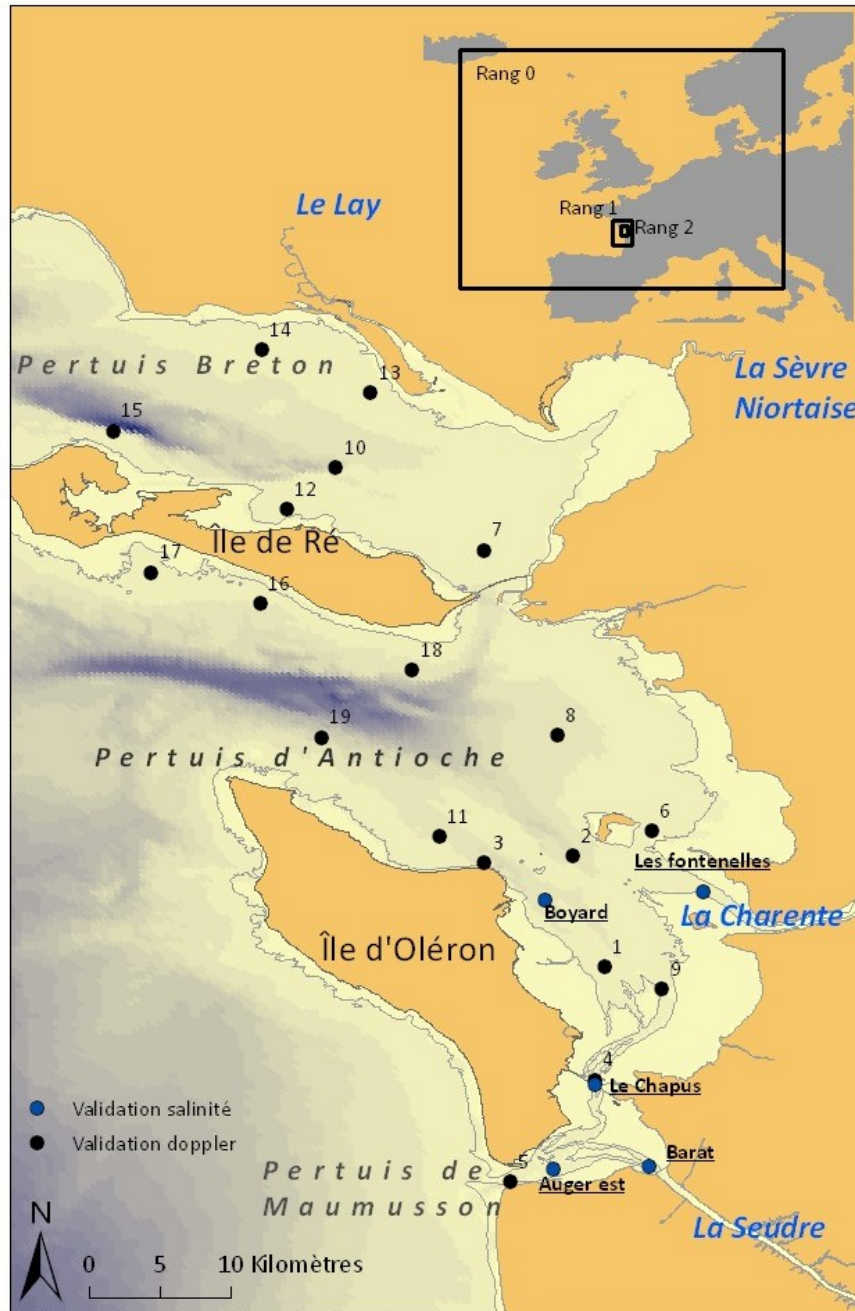


FIGURE 4.2 – Carte de la bathymétrie, de la topographie, des rivières prises en compte et des points de validation physique du modèle pour la zone d'étude. Les points noirs sont les points de validation doppler, les numéros des points renvoient alors au tableau 4.2, et les points bleus représentent les points de validation en salinité.

tréicoles observées dans le bassin de Marennes-Oléron (Fig. 4.3). Sept zones ont ainsi été définies par agrégation des mailles du modèle qui contiennent des parcs de captage. Elles correspondent aussi aux zones utilisées par le CREAA³ dans ses dénombrements de captage.

Pour quantifier l'effet du vent pendant la phase larvaire, un algorithme de classification des séquences de vent a été utilisé (Annexe C). Des séquences de vents similaires sur 20 jours, *i.e.* correspondant à la durée de vie larvaire moyenne, ont été regroupées sur la base de la distance et du secteur de la résultante des hodogrammes et de la variabilité du vent observé pendant cette période. Six séquences différentes de vents observés ont ainsi été choisies comme représentatives d'un grand nombre de séquences observées.

Le moment de ponte par rapport à la marée a été défini selon 4x2 modalités différentes, à savoir au moment de chacune des 4 phases du cycle de marée - les vives-eaux, le déchet, les mortes-eaux et le revif - et des 2 phases du courant de la marée - le jusant et le flot. Au total, c'est donc 8 moments de ponte différents qui sont testés.

Le dernier facteur testé, la durée de la vie larvaire, est un proxy de l'effet de la température et de la nourriture sur les larves. Ce facteur a été établi selon 3 modalités de vitesse de développement des larves (voir chapitre 3) :

- 17 jours, forte croissance, conditions optimales
- 20 jours, croissance modérée, conditions normales
- 23 jours, croissance ralentie, conditions défavorables.

De nombreux autres facteurs, tel le comportement larvaire, la mortalité ou les stocks de géniteurs, n'ont pas été inclus dans cette étude en raison du manque d'informations sur ces facteurs. Les hypothèses sont donc faites d'une répartition homogène des larves dans la colonne d'eau et d'une densité égale de géniteurs quel que soit le banc considéré. Cette seconde hypothèse non réaliste cantonne bien l'étude au potentiel des bancs au vu de l'hydrodynamique et non à une représentation de cas réalistes.

Dans un second temps, des stocks ont été intégrés à l'étude pour tenter de reproduire les variations spatiales observées du captage. Les stocks utilisés proviennent soit de la campagne de recensement des stocks de 2001 (Le Moine *et al.*, 2002b), soit de la campagne d'arpentage des zones de peuplements sauvages faite en 2010 (Tab. 4.1). Le tonnage des filières du pertuis Breton a été volontairement sous-estimé puisque ces filières ont pour stock principalement des juvéniles triploïdes en prégrossissement. Ces chiffres permettent de donner un ordre de grandeur des stocks présents dans chacune des zones mais ils demandent à être revus pour obtenir une plus grande précision.

Les données de captage sont issues des rapports de suivi du recrutement de 2006 à 2009 réalisés par le CREAA. Les chiffres utilisés correspondent aux moyennes pour les secteurs correspondant aux zones de captage des simulations sur la période 2006-2009 (Geay et Mille, 2006, 2007, 2008; Geay et Bouquet, 2009).

Les rendements larvaires sont calculés comme le nombre de larves se trouvant dans la zone de captage *i* en provenance du banc *j* au bout d'un temps *k* et ceci selon chacune des modalités des autres facteurs (Fig. 4.1). Afin d'éviter les variations de quantités dues aux marées, les rendements larvaires sont calculés en faisant la moyenne des quantités

3. Centre Régional d'Expérimentation et d'Application Aquacole.



FIGURE 4.3 – Emplacements des bancs d’émission des larves et des zones de captage dans les pertuis charentais. Les différentes couleurs ne sont utilisées que pour différencier les bancs entre eux.

Numéro	Description du banc	Tonnage
1	Estran rocheux vendéens	1
2	Estran du sud de la Vendée	110
3	Fillières du Pertuis Breton	1
4	Bancs de Marsilly à Esnande	18000
5	Fiers d'Ars	2300
6	Banc de Loix (Ré)	3700
7	Banc de Rivedoux (Ré)	840
8	Estran du sud-est de l'île de Ré	18000
9	Estran au centre sud de l'île de Ré	1
10	Banc du Martray (Ré)	250
11	Estran du nord-ouest de l'île de Ré	10
12	Estran des Minimés (La Rochelle)	200
13	Estran d'Aytré et d'Angoulin	54
14	Bancs et estrans d'Aix et de Fouras	2000
15	Bancs de Port-des-Barques et de l'île Madame	2800
16	Banc de Boyardville au Château d'Oléron	27000
17	Bancs de La Casse et de Lamouroux	23000
18	Bancs d'Ade à Trompe-Sot (Oléron sud)	3100
19	Bancs de Mérignac, d'Estrée et des Longées	4600
20	Bancs de Perquis (Ronce-Les-Bains)	12000
21	Banc de Bourgeois	5300
22	Estran rocheux autour de Vert-Bois (Oléron)	1
23	Estran du nord-ouest de l'île d'Oléron	77
24	Estran du nord ouest d'Oléron	1
25	Estran du nord-est de l'île d'Oléron	270

TABLE 4.1 – Tonnages d'huîtres sauvages et cultivées calculés pour chacun des bancs dans les simulations réalistes. Les données proviennent de l'estimation des stocks cultivés de [Le Moine *et al.* \(2002b\)](#) et de la campagne d'arpentage des bancs sauvages par le LER/PC faite en 2010.

présentes dans la zone de captage sur une journée, soit environ 2 cycles de marée.

Pour déterminer quel est le facteur le plus important dans la dispersion larvaire, une décomposition de la variance par somme des moindres carrés est effectuée sur les rendements larvaires, et ceci pour l'ensemble des combinaisons des différents facteurs testés dans les simulations.

2.3 Calibration et validation du modèle hydrodynamique

Pour calibrer la valeur du coefficient de diffusion du modèle, la salinité simulée à partir des débits réels des fleuves sur le banc d'Agnas a été comparée aux observations effectuées tous les 15 jours dans le cadre du réseau RAZLEC⁴ sur une période de 4 ans. Le coefficient de diffusion qui permet d'obtenir les meilleures simulations est de 30 m².s⁻¹.

Pour valider les courants simulés par le modèle hydrodynamique des pertuis charentais, le LERPC⁵ a effectué plusieurs campagnes d'acquisition de données avec des courantomètres Doppler. Au total, 19 campagnes de mesures réalisées en divers points du bassin (voir la carte de la figure 4.2) ont été utilisées pour vérifier la validité des courants simulés par le modèle. Ces courantomètres fournissent des mesures de la variation de la hauteur d'eau mais surtout des profils verticaux de la vitesse et de la direction du courant avec un pas de temps de 5 minutes. Ils effectuent les mesures de courant tous les 30 cm sur toute la colonne d'eau mais ces mesures ont été moyennées pour pouvoir être comparées aux résultats en 2D horizontale du modèle.

L'adéquation entre le modèle et les mesures pour l'ensemble de ces données est présentée dans la figure 4.4. Pour les variations de la hauteur d'eau (H), des sous-estimations de l'ordre de 50 cm apparaissent, tandis que les sous-estimations de 30 cm sont assez fréquentes. Pour le courant, le modèle sous-estime les fortes valeurs et sur-estime les faibles, il rend mal compte des événements extrêmes, particulièrement pour la composante zonale du courant pour laquelle les courants les plus forts sont mesurés. Les erreurs présentent une distribution normale qui montre la faible occurrence des erreurs importantes. Pour la salinité, le modèle sous-estime les faibles valeurs mais cette fois avec des erreurs assez fréquentes qui peuvent aller jusqu'à 20 psu. Les fortes valeurs de salinité sont globalement surestimées avec de plus faibles erreurs.

La figure 4.5 présente un exemple de validation du modèle en hauteur d'eau, courant et salinité au site Le Chapus, un des points du bassin de Marennes-Oléron où l'hydrodynamique est particulièrement complexe. La hauteur d'eau y est modélisée imparfaitement en période de vives-eaux, avec une surestimation de la hauteur à pleine mer et une sous-estimation à basse mer. En mortes-eaux la simulation est meilleure, même si l'aplatissement de la hauteur d'eau observée n'est pas représenté par le modèle. Les courants présentent parfois à cet endroit une double inversion de sens au cours du flot comme par exemple le 8 juillet 2004. Si ce cas extrême n'est pas totalement représenté par le modèle, celui-ci reproduit toutefois la diminution de la force du courant au cours

4. Réseau D. **Razet** du **Laboratoire d'Ecologie Conchylicole**

5. **Laboratoire Environnement Ressources des Pertuis Charentais**

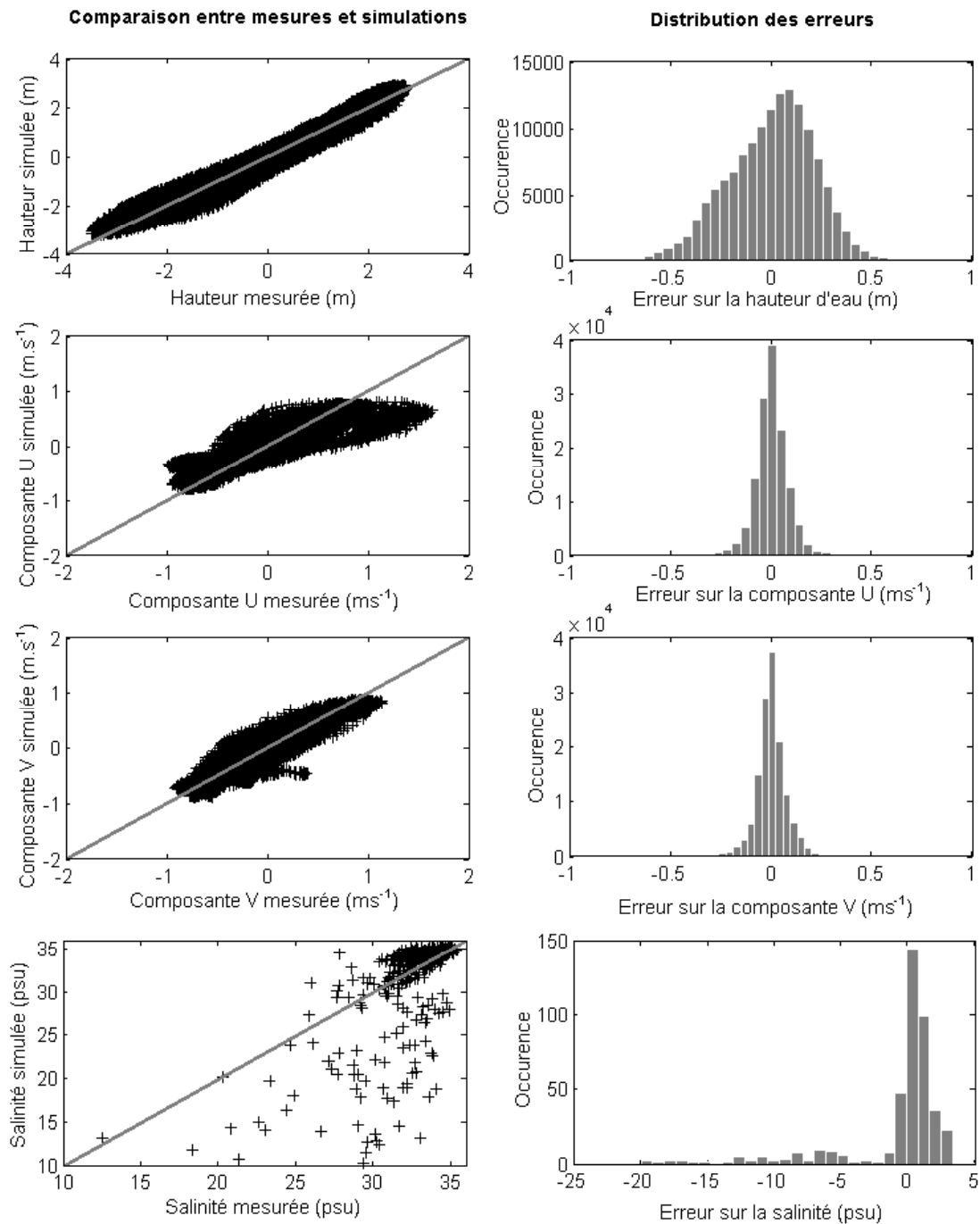


FIGURE 4.4 – Ecarts entre mesures et simulations pour la hauteur d'eau, la composante zonale du courant (U), la composante méridienne du courant (V) et la salinité pour l'ensemble des 19 campagnes de mesures doppler effectuées et des 5 points RAZLEC de mesure de la salinité.

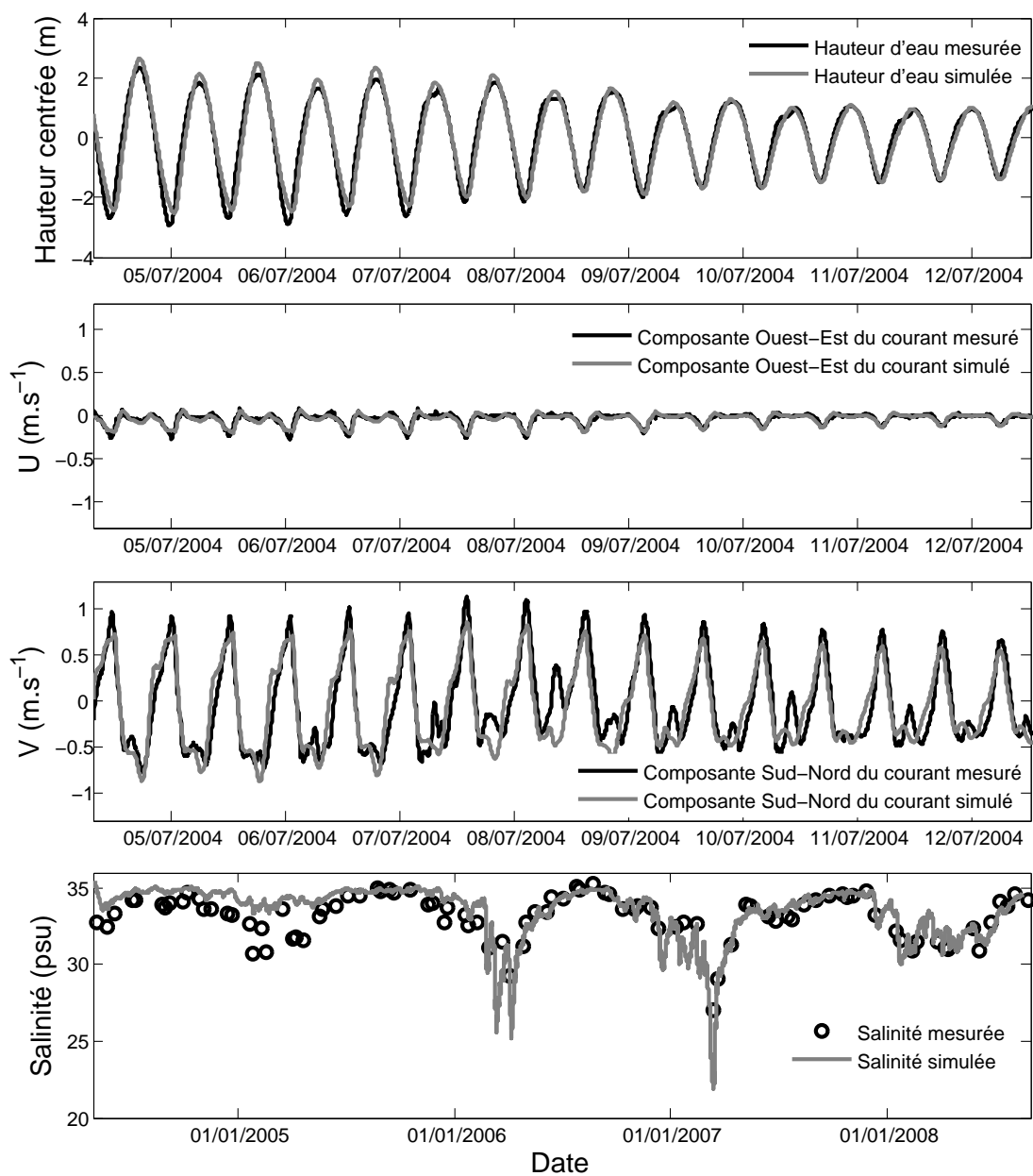


FIGURE 4.5 – Comparaison temporelle entre mesures et simulations pour la hauteur d'eau, la composante zonale du courant (U), la composante méridienne du courant (V) et la salinité au site Le Chapus.

du flot qui intervient dans cette zone. La variation des courants semble très sensible dans cette zone comme le montre l'irrégularité de la composante zonale du courant. La salinité est bien représentée sur la période de 4 ans simulée. L'ajustement de la simulation devient toutefois meilleur à partir du second semestre de 2005 avec une bonne représentation de deux dessalures majeures, une autour du début du mois d'avril 2006 et une autre au début du mois de mars 2007.

Si on regarde les résultats de la validation point par point, les performances du modèle apparaissent plus contrastées (Tab. 4.2). Pour la hauteur d'eau, l'écart-type des erreurs est supérieur à 28 cm, soit environ 10% du marnage, pour les points du Chapus, du passage de l'Est de la longe de Boyard et de l'Est du banc de Lamouroux et reste en moyenne élevé, autour de 22 cm. Ces points sont ceux où les courants sont particulièrement complexes comme pour Le Chapus ou intenses comme pour les bancs sableux de Boyard et Lamouroux. Pour cette variable, des biais additionnels peuvent en outre persister, masqués par l'imprécision de la bathymétrie qui oblige au centrage des données.

Pour les courants, d'une manière générale, le modèle sous-estime les forts courants et sur-estime les faibles (pente inférieure à 1 globalement), à l'exception notable des bancs Est et Ouest de Lamouroux et du banc des Grenettes près de l'île de Ré pour lesquels la composante zonale du courant est amplifiée tandis que la composante méridienne l'est pour la pointe de Gatseau. Cette sous-estimation des amplitudes de variation ne conduit qu'à un faible biais sur les courants, à l'exception de la pointe de Gatseau, point pour lequel le modèle sous-estime fortement la composante méridienne du courant (biais de -0.14 m.s^{-1}). A cet endroit, les erreurs peuvent être grandes comme en témoigne leur écart-type qui est maximal. Il est en effet difficile de bien représenter les courants pour une zone dont les bancs de sable se déplacent rapidement.

Pour la salinité, le point de Fontenelles se détache des autres pour sa moins bonne représentation, le modèle amplifiant les dessalures à ce point (Tab. 4.3). Ceci provient probablement de la mauvaise représentation de l'estuaire de la Charente et du mélange qui s'y réalise, à cause de l'absence de bathymétrie et de l'utilisation de la version en 2 dimensions horizontales du modèle. Les résultats pour les autres points de vérification montrent une légère sur-estimation de la salinité dans les autres sites, ce qui peut paraître normal vu que les apports de la Gironde ne sont pas pris en compte.

3 Résultats

3.1 Facteurs impactant la dispersion larvaire

La décomposition de la variance des rendements larvaires montre que c'est l'interaction entre le banc d'origine des larves et la zone de captage, avec 52% de la variance totale, qui porte le plus de variabilité dans les simulations (Tab. 4.4). Ceci signifie que certains bancs alimentent préférentiellement certaines zones de captage. Le second facteur est l'effet du banc seul, avec plus de 29%, ce qui confirme l'importance des bancs d'origine dans l'alimentation en larves des zones de captage. Le troisième facteur, avec

	a (pente)			R ²			d (Biais)			rsd			N	
	H	U	V	H	U	V	H *	U	V	H	U	V		
1	Ouest Lamouroux	0,98	1,20	0,94	0,97	0,91	0,94	0	-0,02	-0,02	0,23	0,05	0,09	3979
2	Passage de l'Est	0,97	0,87	0,91	0,96	0,94	0,95	0	-0,03	0,03	0,29	0,07	0,08	4321
3	Passage de l'Ouest	1,01	0,99	0,70	0,97	0,85	0,80	0	0,00	0,02	0,20	0,13	0,07	5418
4	Le Chapus	0,97	0,95	0,89	0,94	0,83	0,85	0	0,00	0,00	0,33	0,03	0,18	5711
5	Pointe de Gatsseau	1,01	0,42	1,11	0,97	0,73	0,77	0	0,02	-0,14	0,20	0,48	0,20	2298
6	Fosse d'Enet	0,99	-0,08	0,87	0,97	0,07	0,88	0	0,02	0,07	0,27	0,08	0,13	3744
7	Sablanceaux	1,01	0,72	0,81	0,97	0,80	0,73	0	0,01	-0,03	0,22	0,04	0,10	7993
8	Angoulin	1,02	0,93	0,77	0,98	0,95	0,93	0	-0,01	0,00	0,19	0,05	0,04	4286
9	Est Lamouroux	0,98	1,69	0,93	0,96	0,89	0,94	0	0,00	0,01	0,29	0,09	0,11	8337
10	Rochas	0,99	0,86	0,53	0,98	0,93	0,92	0	-0,01	0,00	0,21	0,08	0,07	8067
11	Malconche	0,98	0,94	0,82	0,96	0,83	0,88	0	0,01	0,00	0,27	0,09	0,08	3821
12	St Martin	1,01	0,59	0,99	0,98	0,61	0,85	0	0,03	-0,01	0,17	0,07	0,04	5747
13	Pointe de l'Aiguillon	0,99	0,85	0,60	0,96	0,85	0,86	0	-0,02	0,03	0,25	0,06	0,07	5753
14	Pointe du Grouin	0,98	0,84	0,55	0,97	0,91	0,51	0	-0,01	0,00	0,22	0,07	0,02	10992
15	Pointe du Lisay	1,00	0,99	0,52	0,98	0,89	0,89	0	0,00	0,00	0,18	0,08	0,07	11607
16	Les Grenettes	1,00	1,17	0,63	0,98	0,89	0,78	0	0,01	-0,01	0,17	0,07	0,03	8519
17	Le Martray	0,98	0,98	1,08	0,98	0,85	0,94	0	-0,01	-0,01	0,18	0,04	0,04	16831
18	Sainte-Marie	0,98	0,98	0,32	0,98	0,93	0,36	0	0,01	-0,01	0,19	0,10	0,04	11112
19	Chassiron	1,01	0,82	0,93	0,98	0,89	0,90	0	0,02	0,01	0,16	0,15	0,07	10703

TABLE 4.2 – Pente (a), coefficient de détermination (R²), biais (d) et écart type de l'erreur (rsd) des régressions entre les valeurs mesurées et les valeurs simulées pour la hauteur d'eau centrée (H) en m, la composante zonale du courant (U) en m.s⁻¹ et la composante méridienne du courant (V) en m.s⁻¹ pour chacun des 19 points de validations. La colonne N précise le nombre de mesures effectuées pour chaque point. * L'absence de biais pour la hauteur d'eau provient de la soustraction de la moyenne aux données afin d'éviter de cumuler les erreurs dues à l'imprécision bathymétrique avec celles du modèle.

		a	R^2	d	rsd	N
1	Auger	1,01	0,52	0,43	1,31	91
2	Boyard	1,03	0,44	1,08	1,52	90
3	Chapus	1,01	0,69	0,40	1,11	92
4	Fontenelles	0,64	0,54	-10,52	12,08	87
5	Saut-de-Barrat	1,02	0,65	0,74	1,52	92

TABLE 4.3 – Pente (a), coefficient de détermination (R^2), biais (d) et écart type de l'erreur (rsd) des régressions entre les valeurs mesurées et les valeurs simulées de salinité pour chacun des 5 points de validations (voir la carte de la figure 4.2).

un peu plus de 10%, est la zone de captage seule, certaines zones sont donc plus propices que d'autres au captage, indépendamment des autres facteurs. L'ensemble des autres interactions est cantonné dans les 10 % de variance restante.

Facteur	DDL	Pourcentage de la variance expliquée
Vent	5	0,01
Banc	24	29,58
DVL	2	0,72
Captage	6	10,46
Vent:Banc	120	0,38
Vent:DVL	10	0,01
Banc:DVL	48	1,31
Vent:Captage	30	0,13
Banc:Captage	144	52,06
DVL:Captage	12	0,28
Vent:Banc:DVL	240	0,05
Vent:Banc:Captage	720	1,19
Vent:DVL:Captage	60	0,02
Banc:DVL:Captage	288	3,63
Vent:Banc:DVL:Captage	1440	0,17

TABLE 4.4 – Pourcentages de la variance totale des rendements larvaires expliquée par l'ensemble des facteurs, ainsi que le nombre de degrés de liberté (DDL) associés. Vent représente l'effet de la séquence de vent choisie, Banc, l'effet du banc d'origine, DVL, la durée de vie larvaire, Captage, la zone de captage.

Si on analyse zone de captage par zone de captage, la prépondérance du banc d'origine des larves est encore mise en avant (Tab. 4.5). La part de variance expliquée par ce facteur est très importante, entre 78% pour la Seudre et 93% pour la zone de captage de Loix. Le second facteur en importance est l'interaction entre le Banc et la durée de vie larvaire qui pèse en moyenne pour 4,5% de la variance totale. Le moment d'émission des gamètes par rapport à la marée a un certain effet au travers de son interaction avec le facteur banc : pour certains bancs, le moment d'émission des gamètes influe sur leur capacité à

alimenter en larves des zones de captage. Ceci est particulièrement vrai pour la zone de captage de la Seudre.

Facteur	DDL	Zones de captage						
		1	2	3	4	5	6	7
Vent	5	0,01	0,18	0,14	0,1	0,27	0,41	0,25
Marée	7	0,66	0,14	0,18	0,15	0,12	0,04	0,06
Banc	24	77,59	89,76	89,17	89,58	81,71	92,64	91,85
DVL	2	2,62	0,57	0,58	0,71	1,04	0,6	0,38
Vent:Banc	120	0,59	1,16	1,23	2,02	5,95	2,48	2,81
Marée:Banc	168	7,04	2,83	3,52	2,53	1,76	1,21	1,06
Banc:DVL	48	9,74	4,44	4,15	3,81	4,59	2,24	2,19
Vent:Banc:DVL	240	0,06	0,23	0,2	0,37	2,65	0,12	0,18
Marée:Banc:DVL	336	1,28	0,33	0,48	0,28	0,7	0,08	0,23

TABLE 4.5 – Pourcentages de la variance totale des rendements larvaires expliquée par les différents facteurs pour chaque zone de captage. Les nombres de degré de liberté (DDL) associés sont aussi spécifiés. Les abréviations sont identiques au tableau précédent et le facteur “Marée” désigne le moment de l’émission des gamètes par rapport à la marée. Les numéros des zones de captage renvoient à la carte de la figure 4.3.

Une surprise tout de même provient du très faible effet du facteur vent, qu’il soit seul ou en interaction (Tab. 4.4 et 4.5). Seule l’interaction triple Vent:Banc:Captage porte plus de 1% de variabilité dans la première analyse. L’analyse zone de captage par zone de captage fait apparaître l’implication du vent pour moduler l’apport des différents bancs pour la zone de captage d’Aytré par exemple mais avec de faibles pourcentages de la variance.

D’une manière globale, il apparaît au travers de ces deux analyses, que les facteurs sur lesquels l’ostréiculture peut agir, le banc d’émission et la zone de captage, portent le plus de variabilité pour l’alimentation en larves. Ces deux analyses confortent donc l’idée que dans les pertuis charentais, un repeuplement sur un banc bien choisi peut influencer la quantité de naissains captés dans une zone de captage précise.

3.2 Origine des larves captées

Au vu des résultats précédents, il apparaît important de décortiquer l’effet banc, l’effet zone de captage et l’interaction entre les deux. Ceci peut être fait simplement en représentant les rendements larvaires pour chaque banc et chaque zone de captage avec la même échelle, voir la figure 4.6. La première information que révèle ces cartes est que toutes les zones de captage ne bénéficient pas d’alimentation aussi importante par banc. Ainsi, les zones de captage du sud des pertuis charentais, en Seudre et autour de la Charente, sont alimentées avec des rendements supérieurs à 16 pour 10000 par des bancs situés plus au nord, à l’embouchure de la Charente ou au nord de celle-ci. Au contraire, les zones de captage situées au sud de La Rochelle ou dans le pertuis Breton ne sont pas alimentées par des bancs avec des rendements aussi importants.

Si on reprend l'analyse zone de captage par zone de captage, on peut remarquer que la Seudre est alimentée par un grand nombre de bancs avec des rendements élevés : Perquis, Bourgeois, la côte est d'Oléron et de manière plus importante les bancs situés au sud de l'embouchure de la Charente. Les trois zones de captage situées autour de l'embouchure de la Charente, sont alimentées avec les plus forts rendements par les bancs situés entre l'embouchure de la Charente et La Rochelle. Dans une moindre mesure, elles bénéficient aussi des bancs du nord-est de l'île d'Oléron et du sud-est de l'île de Ré. La zone de captage près d'Aytré ne bénéficie que de l'apport de bancs avec des très faibles rendements larvaires tandis que la zone de captage de Loix est alimentée avec des rendements faibles par les bancs alentours. Enfin, pour la zone de captage de Marsilly, la plupart des bancs du pertuis Breton y contribuent avec des rendements assez élevés.

Pour choisir une zone de repeuplement, il est nécessaire que les rendements larvaires soient importants, mais aussi qu'ils ne soient pas trop variables. C'est pourquoi les cartes précédentes ont été reprises en spécifiant les coefficients de variation des rendements larvaires pour chaque banc et zones de captage, en fonction de l'ensemble des autres facteurs, vent, marée et durée de vie larvaire (Fig. 4.7). Nous observons ainsi que pour la zone de captage située en Seudre, les rendements larvaires des bancs présentent généralement une faible variabilité. Pour les zones de captage situées près de l'embouchure de la Charente, il convient de distinguer les bancs qui sont au sud des zones de captages, qui présentent une forte variabilité de leur rendement, des bancs plus au nord, qui présentent une faible variabilité. Ce schéma se retrouve également pour les trois dernières zones de captages. Il semblerait donc que tous les bancs situés au sud des zones de captage aient des rendements plus variables, ceci à cause du déplacement résiduel nord sud des masses d'eau dans les pertuis charentais.

3.3 Validation spatiale avec les données de captage

Ce chapitre ne saurait être complet sans l'inclusion des stocks réels dans les simulations. Comme les stocks ne sont pas connus avec précision, leur prise en compte est faite *a posteriori*, en pondérant les quantités émises par chacun des bancs, fonction des surfaces d'habitat potentiel, par les tonnages qui y ont été évalués (Tab. 4.1).

Une manière de vérifier les sorties du modèle est de comparer les "scores" de chacune des zones de captages incluses dans le modèle, c'est-à-dire la somme des contributions de chaque banc, contributions calculées par la multiplication du rendement du banc par son tonnage. Ceci fournit un indicateur de classement des zones de captages en faisant l'hypothèse que le nombre de larves produites par un banc est directement proportionnel à la biomasse d'huîtres présentes. En faisant cet exercice (Tab. 4.6), il apparaît que la zone de captage qui bénéficie de l'alimentation la plus importante est l'embouchure de la Seudre, suivie par les 3 zones de l'embouchure de la Charente. Les 3 zones les plus au nord ont des scores plus faibles. Le classement des zones de captage qui ressort de l'analyse hydrodynamique ne se retrouve pas dans les données de captage collectées par le CREEA entre 2006 et 2009, puisque selon ces données, les meilleures zones de captage sont situées à l'embouchure de la Charente.

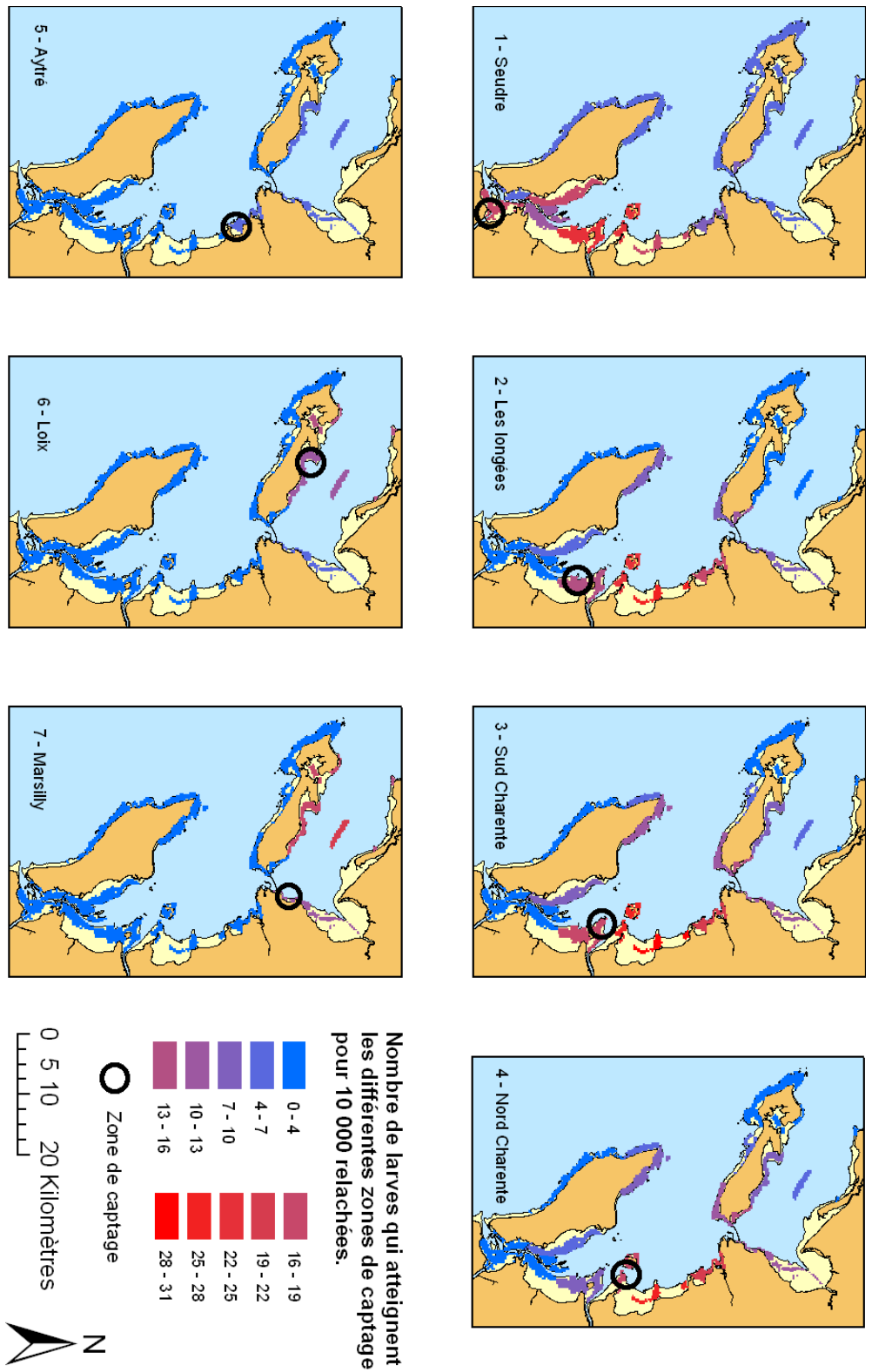


FIGURE 4.6 – Rendements larvaires moyen de l'ensemble des bancs d'émission considérés pour chacune des zones de captage. Ces rendements sont calculés au bout de 20 jours de vie larvaire. Les sept zones de captages sont rappelées par un cercle noir.

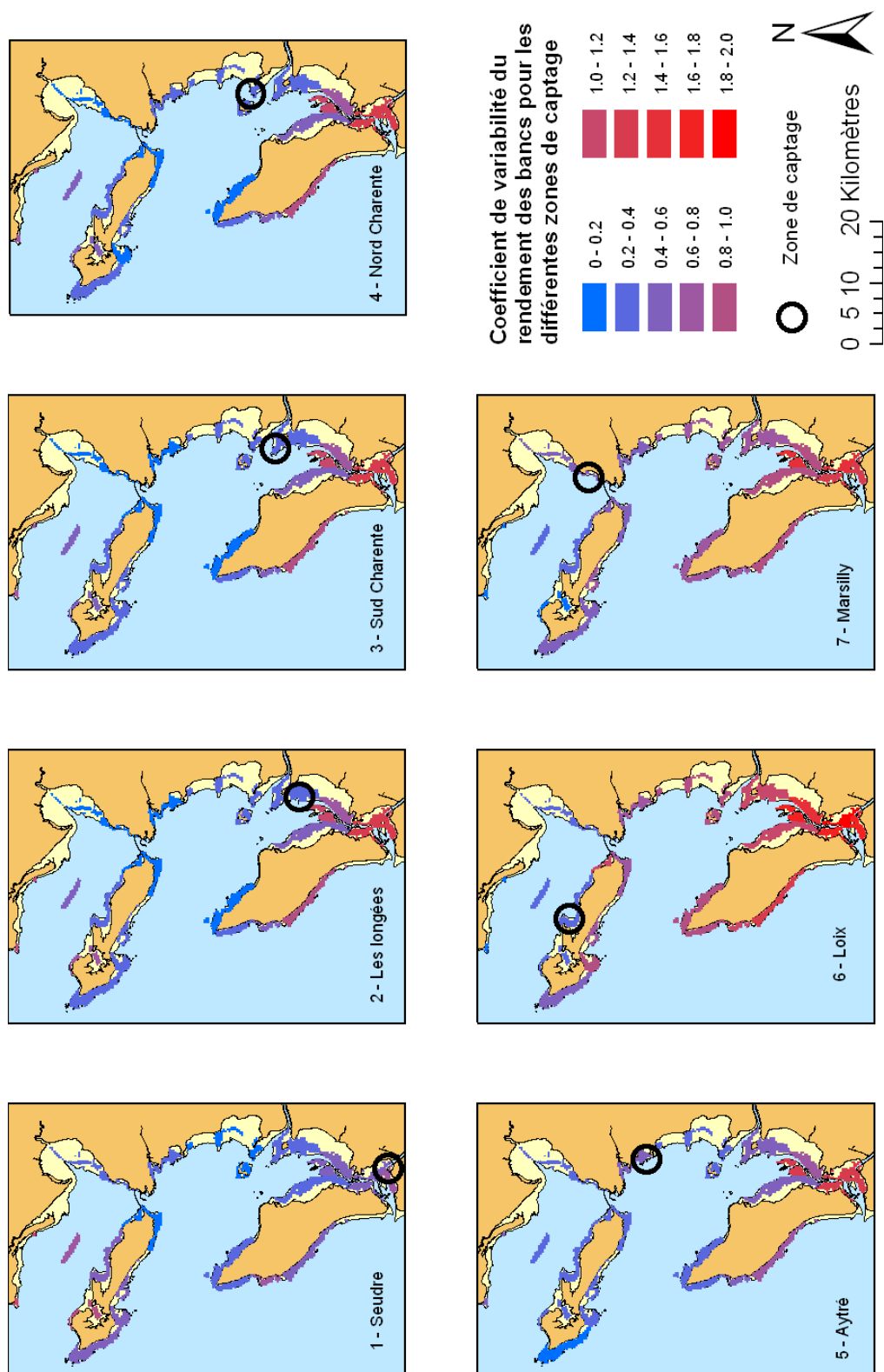


FIGURE 4.7 – Coefficient de variation des rendements larvaires des bancs d’émission considérés pour chacune des zones de captage. Les sept zones de captages sont rappelées par un cercle noir.

	Stocks entiers	Sans les triploïdes	Naissains par coupelle
Seudre	149	114	202
Les longées	88	77	256
Charente sud	85	75	418
Charente nord	70	62	338
Aytré	18	17	39
Loix	18	16	119
Marsilly	35	32	42

TABLE 4.6 – Scores des différentes zones de captage dans le modèle en incluant, soit les stocks entiers soit en enlevant 30% de triploïdes dans les zones d'élevage. La 3^{ème} colonne indique la moyenne 2006-2009 du nombre de naissains captés sur une coupelle dans ces zones (données du CREAA).

4 Discussion

4.1 Un potentiel d'amélioration du captage

Au travers de l'analyse de la variabilité des rendements larvaires, nous avons montré que la localisation des géniteurs ainsi que des zones de captage influençait grandement les rendements larvaires. A partir de l'ensemble des simulations réalisées, nous avons pu mettre en évidence l'importance de l'estran au nord de l'embouchure de la Charente comme zone d'alimentation des bancs de captage situés autour de cette embouchure (Fig. 4.8). Ces résultats sont valables sous les hypothèses de survie et de croissance spatialement uniformes des larves. Malgré ces limites de l'analyse, il semble important de protéger les bancs sources pour les larves, voire d'en créer de nouveaux, de manière à fiabiliser le captage dans le bassin de Marennes-Oléron pour que l'approvisionnement en juvéniles ne dépende pas de quelques bancs seulement.

D'un point de vue scientifique, de nombreuses visions différentes s'affrontent sur les bancs sauvages d'huîtres, et particulièrement pour *C. gigas*. Cette espèce est tout d'abord vue, dans de nombreux pays, comme une espèce invasive dont les conséquences de l'introduction sont incertaines pour l'écosystème (Ruesink *et al.*, 2005). Dans le même temps, la forte décroissance des bancs d'huîtres natives dans le monde est analysée comme pré-occupante (Beck *et al.*, 2011), notamment si on considère les nombreux "services"⁶ que rendent les bancs d'huîtres comme la fourniture d'un habitat pour d'autres espèces ou la baisse de la turbidité (Coen *et al.*, 2007). Dans un contexte plus ostréicole, les bancs sauvages d'huîtres sont généralement vus comme des compétiteurs trophiques des huîtres cultivées et leur destruction est alors recommandée (Cognie *et al.*, 2006). Dans le bassin de Marennes-Oléron, les problèmes de croissance des années 80, dus à la surabondance des stocks (Héral *et al.*, 1989), ont ainsi conduit à une politique de nettoyage des bancs sauvages installés sur les anciennes concessions dans le bassin, avec le nettoyage de près de 730 hectares entre 1988 et 2005 (Coïc, 2007, p.46), sans compter les bancs sauvages

6. La notion de services écosystémiques définit l'ensemble des conditions et processus par lesquels les écosystèmes soutiennent la vie humaine.

d'huîtres.



FIGURE 4.8 – Carte des liens privilégiés entre les bancs potentiels et les zones de captage, d’après cette étude.

banc. Il devient donc important de choisir une zone avec un bon captage, de manière à ce que le banc s’accroisse rapidement.

Enfin, dans le contexte des mortalités massives d’huîtres creuses en France, l’identification des zones sources pour le captage pourrait être utilisée pour accélérer et augmenter l’acquisition de la résistance du naissain capté en s’inspirant des travaux qui combinent génétique, dispersion larvaire et dynamique des populations pour l’huître américaine *C. virginica* (Hare *et al.*, 2006; Hofmann *et al.*, 2009). Ainsi, si la forte héritabilité de la résistance face à la nouvelle épizootie se confirme, le repeuplement d’huîtres résistantes dans des zones qui alimentent les zones de captage pourrait être envisagé pour augmenter le taux de survie du naissain capté. Ce type d’opération reste toutefois soumis au maintien d’une large diversité génétique au sein des huîtres sélectionnées (Gaffney, 2006; Lallias *et al.*, 2010).

Face à ces différentes visions des rôles des bancs sauvages d’huîtres creuses, il convient d’ajouter la fourniture en juvéniles comme rôle potentiel de ces bancs dans le cas où une activité de captage est pratiquée. La politique de gestion des bancs sauvages d’huîtres doit alors intégrer cet élément afin de ne pas altérer les connexions qui peuvent exister entre certains de ces bancs et certaines zones de captage.

Dans la même logique, il peut être intéressant d’effectuer un repeuplement de certaines zones ciblées pour lisser les variations de captage dues aux variations des sources d’approvisionnement. Le rôle de soutien aux pêcheries du repeuplement a été intensément débattu (Blankenship et Leber, 1995; Bell *et al.*, 2006) mais beaucoup moins d’études sont disponibles pour les mollusques marins, probablement parce que la pratique du captage permet déjà de lisser les variations de recrutement du milieu. Pour créer des récifs d’huîtres, Schulte *et al.* (2009) et Powers *et al.* (2009) pointent l’importance de mettre ces zones en sanctuaire et de créer des structures verticales solides sur lesquelles pourront se fixer les huîtres qui formeront le futur

4.2 Des améliorations nécessaires pour le modèle

La confrontation des scores des zones de captage du modèle aux données de captage effectives pour la période 2006-2009 permet de mesurer le chemin qu'il reste à parcourir dans la compréhension fine des mécanismes de dispersion larvaire qui mènent à la répartition spatiale du naissain capté. La Seudre semble recevoir des contributions de nombreux bancs, même lointains ce qui la place en tête dans les zones de captage du modèle. D'autre part, le score de la zone de captage de Loix, qui s'appuie sur un recrutement local reste quant à lui parmi les plus faibles, contrairement aux observations. Voici plusieurs hypothèses qui peuvent expliquer ce mauvais classement des zones de captage par le modèle.

Une première hypothèse est de mettre en doute la représentation du transport des larves dans le modèle. La calibration du paramètre de diffusion du modèle en 2 dimensions est délicate et la validation avec les données de salinité repose sur la précision des données de débits des fleuves des pertuis charentais et principalement de la Charente. Le fait que les apports de Gironde ne soient pas pris en compte peut, en outre, conduire à surestimer le coefficient de diffusion, ce qui permettrait de rétablir le classement des zones de captages en diminuant le score des zones qui bénéficient d'un grand nombre de bancs, parfois éloignés, comme la Seudre et en augmentant celui de Loix qui s'appuie sur le recrutement local. Il faut également signaler que la représentation de la Seudre dans le modèle est très imparfaite du fait de la complexité du réseau hydrologique des marais attenants qui n'est pas intégrée dans le modèle.

Une autre source d'erreur sur le transport peut provenir de la non-intégration du comportement larvaire dans le modèle. Ainsi, dans de nombreux cas de dispersion larvaire, la prise en compte des migrations verticales des larves modifie effectivement la dispersion (North *et al.*, 2008; Metaxas et Saunders, 2009). Cependant Kim *et al.* (2010) montrent que l'inclusion du comportement larvaire ne change pas les gradients de répartition spatiale des larves dans un environnement fréquemment déstratifié. D'autre part, dans un état de l'art récent, Pineda *et al.* (2010) proposent d'autres types de comportements comme la fixation grégaire (*e. g.* Hidu, 1969, pour *C. virginica*), l'intensification de la fixation en cas de substrats rares ou encore des prédatons larvaires locales pour expliquer la non linéarité entre les quantités de larves mesurées et le recrutement.

Enfin, Troost *et al.* (2009) a récemment émis l'hypothèse que la larviphagie, la filtration des larves par les adultes, pourrait avoir un impact non négligeable sur les abondances larvaires pour *C. gigas*. Ceci pourrait constituer une autre explication de la différence entre la Seudre et la Charente, si on remarque que les larves qui parviennent en Seudre ont parcouru des zones avec de nombreux bancs d'adultes, ce qui n'est pas le cas pour celles qui se fixent en Charente.

Le calcul des scores des différentes zones de captage a été fait en pondérant de manière brutale les rendements larvaires moyens précédemment calculés par les stocks en présence pour chaque banc. Cette méthode appelle plusieurs commentaires. Tout d'abord, la précision des résultats obtenus dépend directement de la précision des stocks. Or, en l'absence d'autres données plus complètes, nous avons utilisé pour les huîtres sauvages les résultats d'une pré-évaluation des quantités en présence qui doit être complétée par

une étude plus fine à l'aide de photographies aériennes (Le Moine, 2000; Le Moine *et al.*, 2002a).

D'autre part, en calculant les scores des zones de captage de cette façon nous avons également fait l'hypothèse que le nombre de larves produites était proportionnel à la biomasse en présence pour les huîtres sauvages comme pour les huîtres cultivées. On peut d'ores et déjà remarquer qu'une partie de ces tonnages en élevage ne contribue pas à la reproduction puisqu'il s'agit de triploïdes. Par ailleurs, l'élevage, en cherchant à maximiser la croissance, maximise aussi la dispersion larvaire, les zones qui présentent les plus fortes croissances étant également celles de plus fort renouvellement.

Pourtant malgré ces défauts, les modèles hydrodynamiques sont des outils sans équivalents pour la compréhension de la dispersion larvaire. Comme le note un grand nombre d'états de l'art récents (Levin, 2006; Metaxas et Saunders, 2009; Cowen et Sponaugle, 2009), l'effort est à porter sur la validation biologique de ces modèles et pour cela, plusieurs méthodes sont disponibles.

Tout d'abord, les modèles biophysiques n'en sont pas encore à produire des résultats que l'on peut valider quantitativement (le nombre de naissains captés) mais on peut déjà regarder s'ils reproduisent, à grands traits, les caractéristiques spatiales des phénomènes étudiés. C'est ce qui a été tenté ici et on voit que l'exercice conduit à de nombreuses interrogations bénéfiques sur le modèle. Il est aussi possible de travailler sur des événements de pontes bien caractérisés spatialement et temporellement, comme l'année 2008 pour le bassin de Marennes-Oléron qui a vu une ponte massive et synchrone, afin de vérifier si le modèle reproduit le schéma général de recrutement observé cette année (voir Ayata *et al.*, 2009 pour un exemple de cette approche).

Une seconde source de vérification des modèles provient de la génétique (Hedgecock *et al.*, 2007). Cette discipline fournit en effet de puissants outils pour tracer les parentés entre individus. A l'échelle des populations, elle permet d'établir les connexions entre populations (Rose *et al.*, 2006). Toutefois l'utilisation de cette technique comme validation se heurte à deux problèmes majeurs pour l'huître creuse. Premièrement, l'établissement des connexions entre populations au travers de liens de parenté intègre aussi des phénomènes difficiles à modéliser, tels que la prédation. Deuxièmement, les transferts d'huîtres cultivées ont probablement brouillé le signal génétique des connexions entre populations par la seule phase larvaire.

Quoi que demandant un important effort d'échantillonnage, les campagnes de validation par pêches de larves n'en sont pas moins réalisables après identification des échelles temporelles et spatiales adéquates (Metaxas et Saunders, 2009). Il faut espérer que les progrès en reconnaissance automatique d'image permettront de multiplier les comptages de larves dans un avenir proche et donc de fournir des éléments de validation plus abondants.

Enfin, d'autres manières de valider la dispersion des larves existent, comme les différences de composition des coquilles révélées par spectrométrie de masse lorsque les sources de larves ont des signatures distinctes (Carson, 2010) ou comme les sondes dérivantes à flottabilité nulle qui peuvent ajuster leur position verticale dans la colonne d'eau (Gawarkiewicz *et al.*, 2007). Mais toutes ces méthodes ont leurs limites et il n'existe pas

actuellement de méthode précise pour mesurer l'apport des différents bancs aux zones de captage.

5 Conclusion

D'après les résultats de ce chapitre, les connections entre les bancs de géniteurs et les zones de captage sont d'une grande importance dans le bassin de Marennes-Oléron pour expliquer la variabilité des apports en larves. La localisation des stocks semble constituer un facteur essentiel de variabilité spatiale et temporelle du captage. Ainsi, les zones de captage de la Seudre et de la Charente sont alimentées préférentiellement par des bancs situés plus au nord tandis que les zones de captage du nord de l'île de Ré dépendent plutôt des apports de bancs locaux.

Ces premiers résultats sont encourageants pour d'éventuelles opérations de repeuplement mais ces résultats de simulations hydrodynamiques demandent à être confrontés à des mesures de dispersion larvaire. La mesure effective de la contribution des différents bancs de géniteurs reste un défi technique quelque soit la méthode utilisée.

CHAPITRE 5

Synthèse

“Avant [...], j’ai vu naviguer au cœur du Bassin dans du lait ! Les huîtres perdaient toutes leur lait en même temps : vous étiez dans un bain de lait ! C’est fou ! On ne voit plus ça.”

Un ostréiculteur du bassin de Marennes-Oléron (d’après [Toulhoat 2008](#))

LES CHAPITRES PRÉCÉDENTS ONT PRÉSENTÉ LES MÉCANISMES les plus importants pour expliquer le succès de chacune des phases de la reproduction de l’huître creuse. Il s’agit maintenant de confronter l’ensemble de ces facteurs directement aux résultats de captage afin de montrer quelle est l’origine de la variabilité accrue du captage dans le bassin d’Arcachon. Cette dernière analyse s’effectue à la lumière de la comparaison avec le bassin de Marennes-Oléron.

Pour cela, différents indices, en relation avec les mécanismes abordés dans les chapitres précédents, sont reliés au captage. La confrontation de l’ensemble de ces relations vise à dessiner, à partir des données disponibles, un schéma général proposé pour expliquer les variations de captage, mais aussi les incertitudes qui demeurent.

Les deux indices de captage utilisés pour les bassins d’Arcachon et de Marennes-Oléron correspondent aux séries de données présentées en introduction pour illustrer la variabilité du captage. La série du bassin d’Arcachon, acquise par le laboratoire LER Ifremer d’Arcachon, s’étend de 1985 à 2010, avec des estimations de 1990 à 1997. La série du bassin de Marennes-Oléron acquise par le CREAA commence en 1992, les comptages ont été réalisés au sud de La Charente, sur le bancs de Saint-Froult en 1992 et de 1994 à 1996 et aux Longées de 1997 à 2010. Les comptages de l’année 1993 proviennent du site de Bonne-Anse, près de Royan. Cette année a été éliminée de l’analyse à cause du trop grand éloignement géographique de ce site des deux autres.

Ces séries de captage sont mises en perspective avec l’évolution de l’abondance en larves (chapitre 1), puis avec la notion de synchronisme des émissions de gamètes (cha-

pitre 2) et enfin avec diverses variables météorologiques usuelles (chapitre 3 et 4).

1 Evolution de l’approvisionnement en larves

Dans le chapitre 1, nous avons analysé les mécanismes de variation de la fécondité et de la précocité du frai au cours de la gamétogenèse. En analysant des indicateurs de ces deux facteurs au sein des pêches de larves, il est surprenant de trouver, pour le bassin d’Arcachon, une tendance décennale, à la fois des concentrations de larves au stade “petites”, mais aussi de la date de ponte (Fig. 5.1). Malgré des années exceptionnelles comme 2006, les quantités de larves “petites” observées baissent en effet graduellement depuis 1996 dans le bassin d’Arcachon alors qu’un net recul de la date du frai est observé en comparant la période 1982-1994 à la période 1995-2010. Ces deux évolutions ne se retrouvent pas pour le bassin de Marennes-Oléron, pour lequel la date de frai comme les concentrations de larves “petites”, ne présentent aucune tendance.

Le chapitre 1 montre qu’un recul de la date de ponte peut être attribué à un déficit thermique ou à une forte baisse de l’alimentation des géniteurs tandis qu’une baisse des concentrations larvaires peut provenir d’une baisse de fécondité due elle aussi à une sous-alimentation des huîtres. L’hypothèse d’un retard de la ponte dû à un déficit thermique peut d’ores et déjà être abandonnée par la comparaison avec le bassin de Marennes-Oléron et le fait que même pendant les années très chaudes comme 2003 et 2006, la ponte est moins précoce qu’au début des années 1990.

L’hypothèse trophique paraît plus solide, puisque d’après le chapitre 1, elle peut potentiellement expliquer les deux effets constatés. En outre, cette hypothèse, correspond aux observations du premier chapitre montrant que la croissance printanière des huîtres suivies était la plus faible dans le bassin d’Arcachon, particulièrement en 2008. Les mêmes observations ont été faites en 2010 (com. pers. I. Auby, 2011). Toutefois, cette hypothèse d’un changement au sein de la flore phytoplanctonique du bassin d’Arcachon n’est pas totalement soutenue par les analyses récentes (Maurer *et al.*, 2010).

Une autre hypothèse, non exclusive de l’hypothèse trophique, est la baisse des stocks d’huîtres sauvages dans le fond du bassin d’Arcachon. Comme ces bancs fraient de manière plus précoce que les autres endroits du bassin (Auby et Maurer, 2004), cette hypothèse pourrait expliquer à la fois la baisse des concentrations de larves “petites” et le décalage du frai observé.

2 Importance du synchronisme du frai

Nous avons vu au chapitre 2 que le frai de l’huître creuse intervient dans des conditions très précises, avec un éventuel effet du synchronisme entre les bancs sur le succès de la reproduction à l’échelle du bassin. En utilisant les données des pêches de larves qui sont effectuées en plusieurs points des bassins ostréicoles, il est possible de calculer un indice du synchronisme des frais à travers le décalage temporel entre les pics de larves observés. Si, pour une année donnée, les maximums de concentration larvaires au stade “petites” sont observés de manière concomitante en chacun des points de pêche, il est

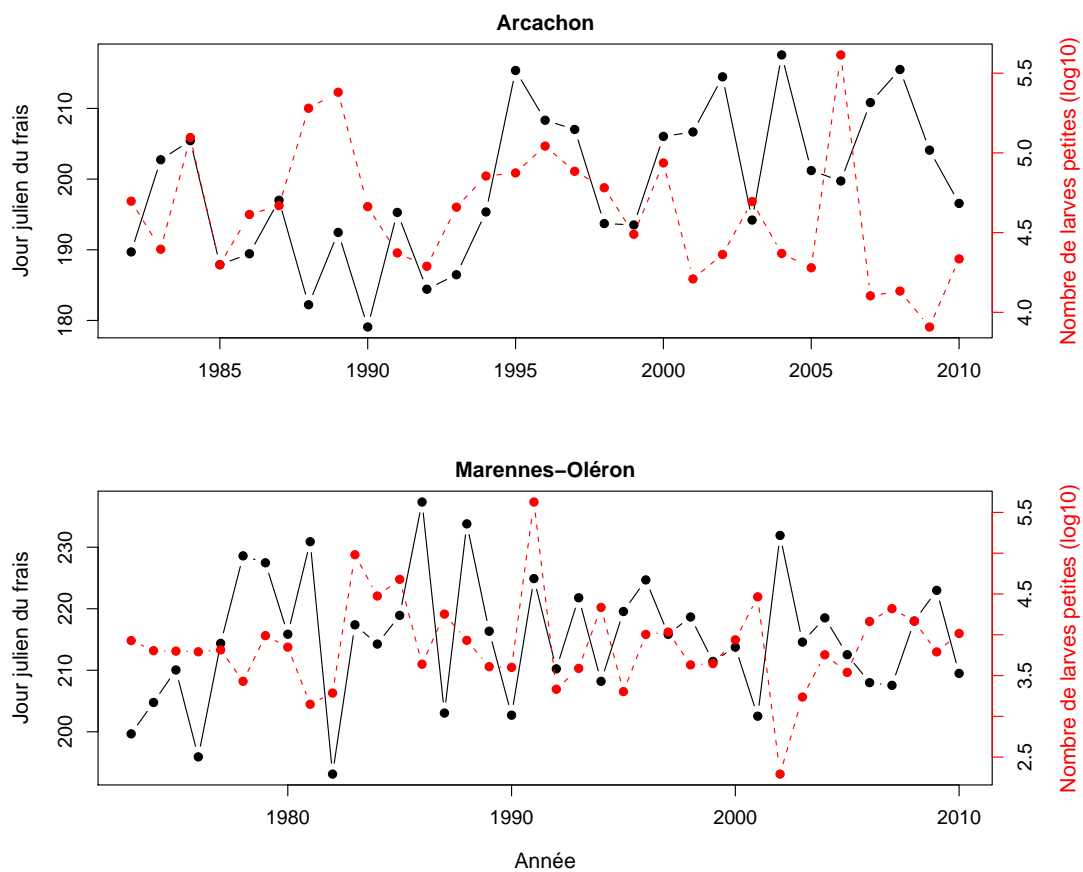


FIGURE 5.1 – Evolution des jours juliens moyens d’apparition des cohortes (en noir) et des quantités de larves “petites” de ces cohortes (en pointillés rouges) pour les bassins d’Arcachon et de Marennes-Oléron.

alors probable que le frai a eu lieu de manière synchrone pour un grand nombre d'individus. Au contraire, si les jours d'occurrence de ces maximums ne sont pas concordants pour tous les points, le frai n'a probablement pas été synchrone à l'échelle du bassin.

Un indice simple pour évaluer le synchronisme est l'écart-type des jours juliens d'occurrence des maximums annuels de concentration en larves "petites" de l'ensemble des points de pêche de larves (Eq. 5.1). Soit $J_{j,k}$ le jour julien d'occurrence du maximum de larves au stade "petites" pêchées au point j , l'année k , alors l'indice de synchronisme, dit "spatial" s'écrit :

$$Ss_k = -SD_k(J_{j,k}) \quad (5.1)$$

Avec SD le calcul de l'écart-type et Ss_k l'indice de synchronisme pour l'année k . Un indice faible rend alors compte d'un bon synchronisme du frai.

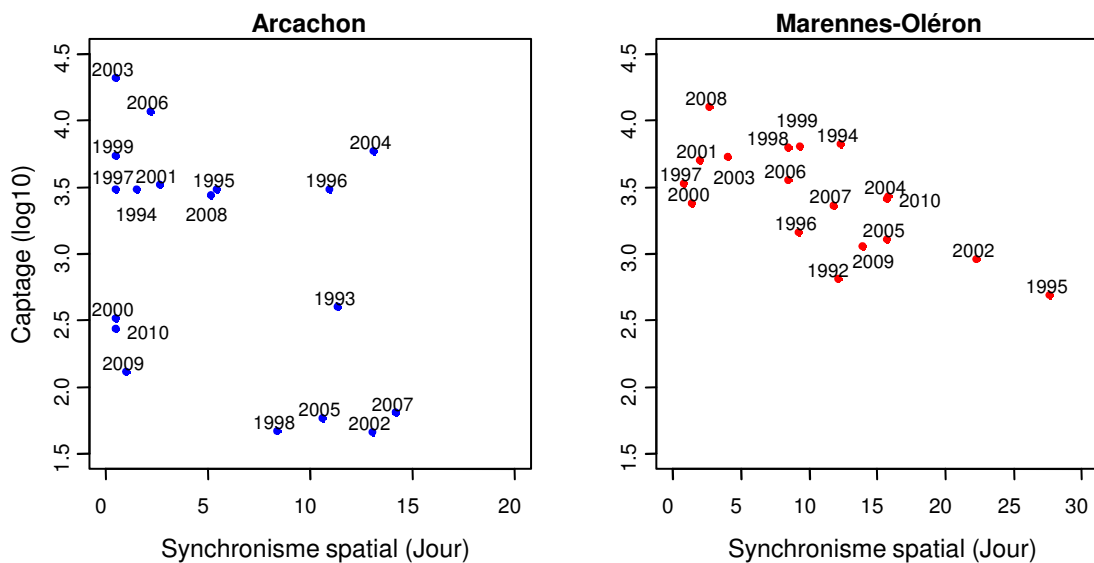


FIGURE 5.2 – Relation entre l'indice de synchronisme spatial et le captage (en log10) pour les bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron.

La confrontation de cet indice au captage, figure 5.2, met en évidence la liaison entre le synchronisme et le captage observé la même année pour le bassin d'Arcachon ($R^2 = 0,19$ et $p = 0,07$), comme de Marennes-Oléron ($R^2 = 0,46$ et $p = 0,002$). Dans le bassin d'Arcachon, trois années, 2000, 2009 et 2010, présentent un bon synchronisme mais aboutissent à un mauvais captage. A l'opposé, les années 1996 et 2004 présentent un bon captage sans synchronisme. Pour les autres années le synchronisme spatial discrimine bien les années de mauvais captage que sont 1998, 2002, 2005 et 2007 des autres années. Dans le bassin de Marennes-Oléron, même si la gamme de variation de l'indice de captage est plus faible, l'ensemble des années dresse une relation claire basée sur l'opposition des années 2002 et 1995, plutôt mauvaises, aux années 2003, 2004 et 2008, plutôt bonnes.

Les résultats du chapitre 2 suggèrent que, si le synchronisme a un effet fonctionnel, alors on doit retrouver un lien avec l'approvisionnement en larves, c'est-à-dire le

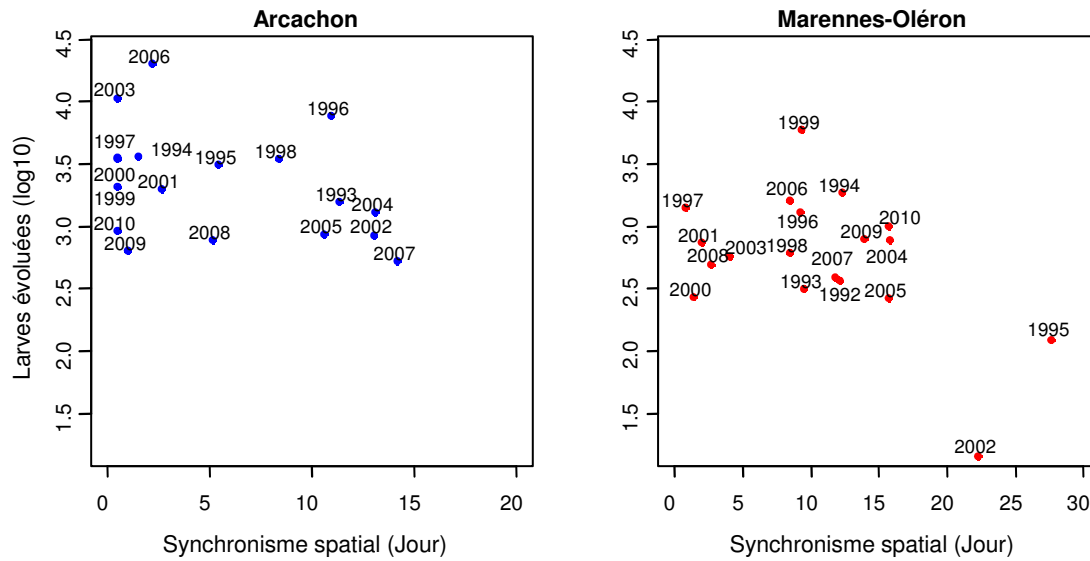


FIGURE 5.3 – Relation entre l’indice de synchronisme et les concentrations moyennes de larves “évoluées” au sein des cohortes pour les bassins d’Arcachon et de Marennes-Oléron.

nombre de larves comptées au début des cohortes. Pour contourner les effets d’échantillonnage en début de cohorte discutés dans le chapitre 3, nous avons choisi d’utiliser ici la concentration de larves au stade “évoluées” (Fig. 5.3).

Cette figure montre que, pour le bassin d’Arcachon, le lien entre les concentrations moyennes de larves “évoluées” au sein des cohortes et le synchronisme spatial des cohortes observées n’est pas significatif ($R^2 = 0,13$ et $p = 0,14$). Il est cependant remarquable que les trois dernières années, 2008, 2009 et 2010, s’écartent d’une possible relation en présentant de faibles concentrations de larves “évoluées” et de bons indices de synchronisme. Cette observation vient renforcer l’idée d’une baisse progressive de l’approvisionnement en larves dans ce bassin. La relation est néanmoins plus forte pour le bassin de Marennes-Oléron, créée par les très faibles concentrations de larves des années 1995 et 2002 associées à un faible synchronisme ($R^2 = 0,23$ et $p = 0,04$).

Deux visions alternatives peuvent être proposées sur le rôle du synchronisme. La première lui reconnaît un rôle fonctionnel, le synchronisme augmentant l’alimentation en larves au travers du taux de fécondation, tandis que la seconde ne voit dans le synchronisme qu’un corollaire des bonnes conditions de reproduction qui règnent certaines années. Les données disponibles pour cette thèse ne permettent pas de trancher cette question.

3 Importance des facteurs météorologiques

3.1 La température

Un des enseignements du chapitre 3 est la forte dépendance du captage envers la survie des larves à Arcachon, survie qui dépend elle-même principalement de la température. Cet effet de la température est bien illustré par la figure 5.4. Pour le bassin d’Arcachon, le lien entre température moyenne pendant le développement larvaire et captage est faible ($R^2 = 0,27$ et $p = 0,07$), car de nombreuses années récentes se placent en dehors de la relation qui se dessine. Il s’agit des mêmes années de très mauvais captage, à savoir 1998, 2002, 2005, 2007, 2009 et 2010. Le captage de ces années-là paraît inférieur à ce qui serait attendu en se basant sur les années précédentes. A l’inverse, 2003 et 2006 présentent un captage exceptionnel qui concorde bien avec les températures sans équivalent de ces deux années.

Pour le bassin de Marennes-Oléron en revanche, aucune relation n’émerge entre la température moyenne pendant le développement des cohortes larvaires et le captage annuel ($R^2 = 0,04$ et $p = 0,42$). Ceci est dû à l’année 1995 qui, bien qu’étant une année chaude, ne se traduit pas par un captage en conséquence en Charente. Si on retire cette année, alors une relation avec la température apparaît ($R^2 = 0,22$ et $p = 0,06$).

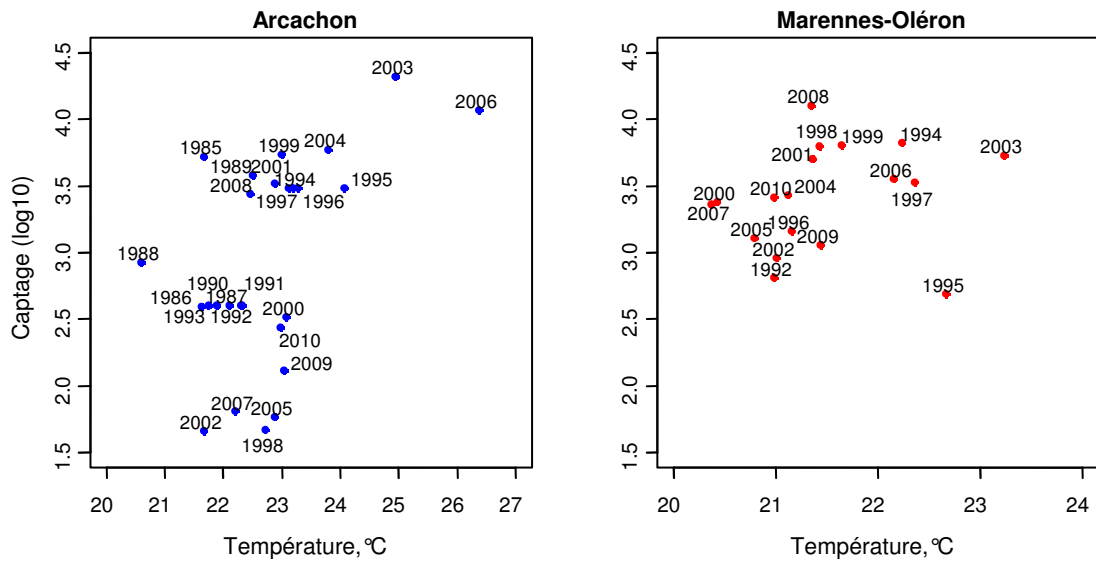


FIGURE 5.4 – Relation entre la température moyenne pendant le développement des cohortes et le captage (en log10) pour les bassins d’Arcachon et de Marennes-Oléron.

3.2 La salinité

Un second facteur météorologique souvent pointé du doigt est la salinité. A ce sujet, le chapitre 3 a mis en évidence des résultats contradictoires pour les deux bassins

conchylicoles, avec une relation positive avec les dessalures à Arcachon et une relation négative à Marennes-Oléron. Le résultat de la figure 5.5 vient encore accroître la confusion sur ce facteur puisqu'elle montre, cette fois, une relation positive entre le captage et les dessalures pour le bassin de Marennes-Oléron ($R^2 = 0,18$ et $p = 0,08$) tandis qu'aucune relation n'émerge pour Arcachon. Ce résultat surprenant sera analysé par la suite, conjointement avec l'effet du vent.

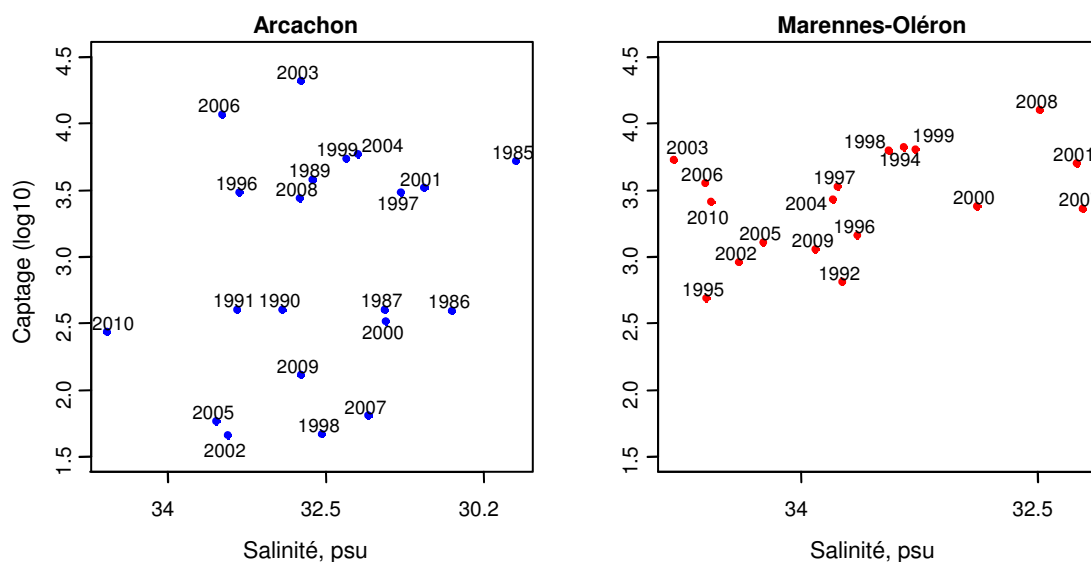


FIGURE 5.5 – Relation entre la salinité moyenne pendant le développement des cohortes et le captage (en log10) pour les bassins de Marennes-Oléron et Arcachon

3.3 Le vent

Dans le chapitre 3, il a été montré que le vent joue un rôle dans l'explication de la survie des cohortes. Nous avons alors supposé que ce facteur régule l'exportation plus ou moins forte des larves en dehors des bassins ostréicoles. Cependant au chapitre 4, lorsqu'il a été confronté à d'autres facteurs comme la localisation des bancs de géniteurs, ce facteur n'expliquait qu'une faible part de la variance des rendements larvaires des pertuis charentais.

Dans cette même idée, la figure 5.6 montre la liaison entre le déplacement moyen provoqué par le vent de Nord-Ouest pendant le développement des cohortes, exprimé par le carré de la force du vent, et le captage. Aucune relation n'émerge pour le bassin d'Arcachon, que se soit pour le vent de Nord-Ouest présenté ici ($R^2 = 0,01$ et $p = 0,58$) ou pour les autres secteurs testés. Seule une légère relation non significative au seuil de 5% apparaît pour Marennes-Oléron ($R^2 = 0,16$ et $p = 0,1$). Cette relation est portée par le captage exceptionnel de 2008 qui correspond à de forts vents de nord-ouest tandis que l'année 2003, particulièrement chaude, sort de la relation.

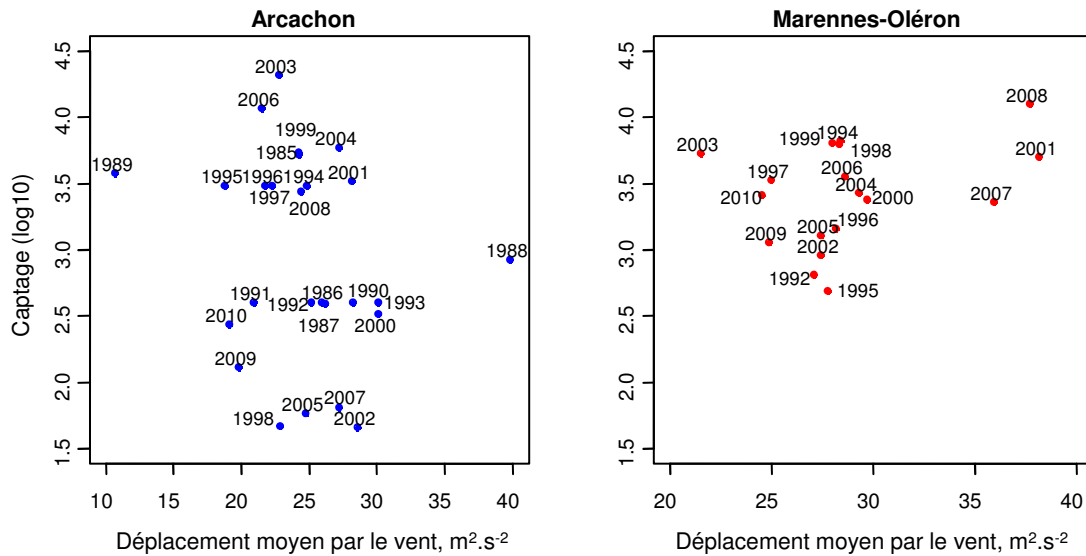


FIGURE 5.6 – Relation entre le “déplacement” produit par le vent de Nord-Ouest et le captage (en log10) pour les bassins de Marennes-Oléron et Arcachon

Ce résultat est en nette opposition avec les observations du chapitre 3, pour lequel un effet négatif du vent était observé sur la survie des cohortes. Ceci provient peut-être en partie de la différence d'échelle à la fois spatiale et temporelle considérée ici. Pour le bassin d'Arcachon, le passage d'une étude au niveau de la cohorte à un descripteur qui intègre le succès de plusieurs cohortes, *i. e.* le captage, suffit à faire perdre la relation faiblement significative du chapitre 3. Dans le cas du bassin de Marennes-Oléron, cette transition s'est en outre accompagnée d'un glissement de lieu puisque le captage est évalué en Charente alors que la majorité des cohortes larvaires était observée en Seudre. En Seudre, lorsqu'analysé au niveau de la cohorte, le vent fait décroître la survie (chapitre 3) alors que maintenant ce facteur apparaît bénéfique dans ces nouvelles analyses centrées sur la Charente.

Cette inversion des résultats entre les analyses du chapitre 3 et celles effectuées ici est à rapprocher de l'inversion constatée pour la salinité auparavant. Ainsi, dessalures et vent semblent avoir un effet bénéfique sur le captage alors qu'ils entraînent une baisse de la survie des cohortes lorsque ces facteurs sont analysés à ce niveau. Ces deux facteurs sont en outre fortement corrélés entre eux ($p < 0,001$) et il faut se rappeler qu'il n'existe qu'une faible corrélation entre survie et concentration en larves “grosses” pour le bassin de Marennes-Oléron au chapitre 3. En outre, cette corrélation disparaît lorsque seules les cohortes de la Charente sont prises en compte ($R^2 = 0,15$ et $p = 0,15$). Ainsi, contrairement à Arcachon, la survie des cohortes ne semble pas être l'élément déterminant pour le captage en Charente.

Ces observations nous amènent donc à faire l'hypothèse que le captage en Charente est davantage régulé par l'apport extérieur en larves, transport soumis aux variations

de la force des vents de nord-ouest en été. Ceci a l'avantage d'expliquer le captage pléthorique de l'année 2008 en Charente et rejoint les observations faites au chapitre 4 sur l'importance du transport larvaire dans les pertuis charentais.

4 En résumé

A Arcachon, les années défavorables à la survie des cohortes correspondent à des années avec une température faible et des vents forts (chapitre 3). Ces deux derniers facteurs entraînent probablement aussi un faible synchronisme des émissions de gamètes, ce qui limite peut-être le nombre de larves “petites” formées (chapitre 2 et 3). Ils sont en outre corrélés à la survenue du régime de temps de dorsale atlantique en été. Cet effet climatique a pu être amplifié par la baisse continue depuis la fin des années 90 du nombre moyen de larves au stade “petites” observé lors du développement des grandes cohortes larvaires de la saison. Le fait que cette tendance coïncide avec le recul marqué de la date de ponte à partir de ces années, sans que le même phénomène n'ait lieu à Marennes-Oléron, laisse penser que c'est l'approvisionnement en larves par les géniteurs qui fait aussi défaut à Arcachon.

Deux hypothèses peuvent être considérées pour expliquer cela. La première suppose que ce sont les bancs qui émettaient leurs gamètes le plus tôt qui auraient disparu, donc des bancs situés au fond du bassin d'Arcachon. La seconde fait l'hypothèse d'une moindre fécondité des huîtres du bassin d'Arcachon, en lien avec les observations du chapitre 1, due à un changement des efflorescences printanières en quantité ou en qualité. Ces deux hypothèses ne sont pas exclusives et ce déficit d'alimentation en larves semble particulièrement marqué pour les années récentes, 2008, 2009 et 2010.

A Marennes-Oléron, l'effet climatique, et particulièrement celui de la température, ne se retrouve que modérément dans le captage alors que dans le chapitre 3, la survie des cohortes semblait bien liée aux mêmes effets. Ceci provient de la nécessité de distinguer ce qui se passe en Seudre, qui ressemble à ce qui se passe à Arcachon, de ce qui se passe en Charente, d'où provient la série historique de captage utilisée ici. En Charente, les cohortes sont difficiles à repérer à cause d'importants apports extérieurs en larves (chapitre 3 et 4). Ces apports semblent réguler le captage bien plus que la température de l'eau comme en atteste la relation positive entre le captage en Charente et le déplacement induit par les vents de nord-ouest. D'autre part, il n'est pas impossible que l'embouchure de la Charente fournisse des conditions de nutrition particulièrement favorables aux larves, ce qui n'a pas pu être abordé ici.

Pour synthétiser (Fig. 5.7), le captage de Charente est un système ouvert dont les fluctuations sont principalement régies par les apports extérieurs en larves. Ceci a pour effet d'y lisser les variations du captage puisque les années les plus défavorables climatiquement (faibles températures corrélées avec un vent important) correspondent aussi à des années où l'apport en larves est très important. Au contraire, Arcachon est un système fermé qui ne bénéficie pas d'apports extérieurs et où l'effet climatique sur la survie est amplifié du fait de son faible renouvellement. En outre, ce bassin pourrait être sujet à un déficit d'alimentation en larves depuis quelques années.

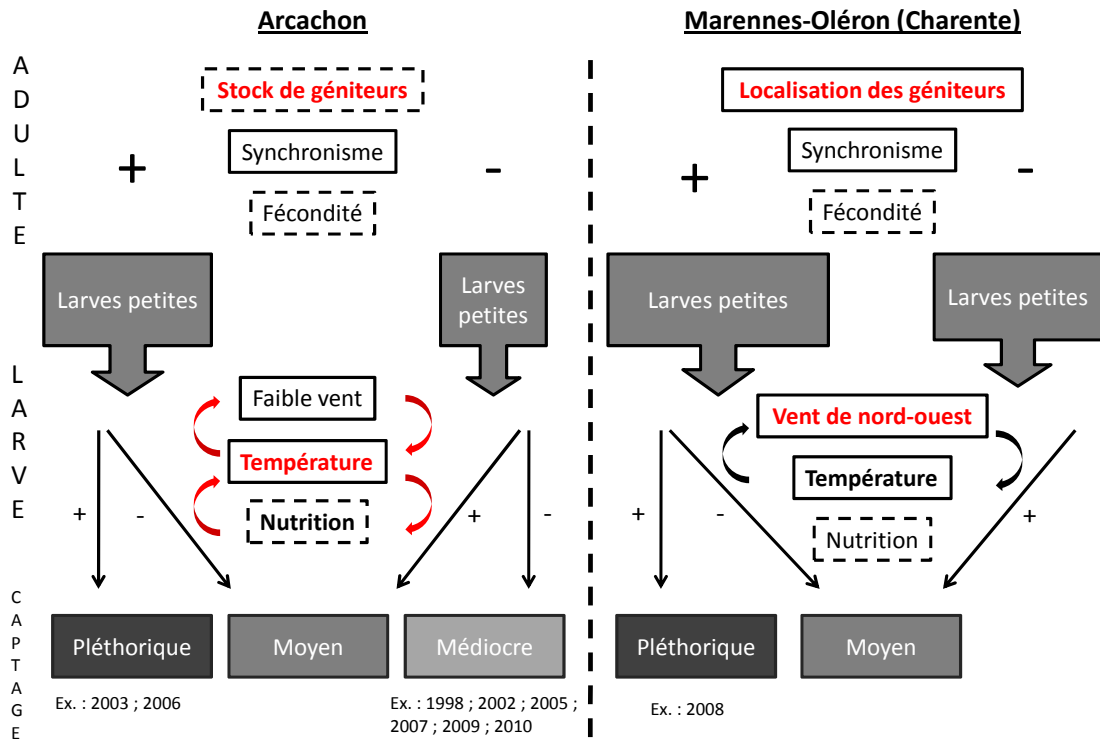


FIGURE 5.7 – Schéma récapitulatif des facteurs les plus importants pour le captage dans les bassins d’Arcachon et de Marennes-Oléron. Les facteurs les plus importants sont notés en rouge et en gras tandis que le contour des boîtes renvoie au degré de connaissance de ces facteurs dans la thèse (*e. g.* peu connu = tirets). Les flèches courbées rouges correspondent aux corrélations positives entre les facteurs tandis que les noires correspondent aux corrélations négatives.

Conclusions et perspectives

“La première mesure qui s’impose, si l’on veut réduire à sa plus simple expression la crise imminente de l’ostréiculture, c’est évidemment de préserver au maximum les ‘crassats’ ou bancs naturels.”

Gilbert Ranson (1929)

AU FIL DES DIFFÉRENTS CHAPITRES, nous avons mis à jour certains mécanismes mais aussi buté sur des phénomènes complexes qui restent en grande partie inexpliqués :

- Au chapitre 1, nous avons vu que le modèle DEB reproduisait bien la dépendance stricte entre la température printanière et la date de fin de gamétogenèse. Par contre, la modélisation **des variations de la fécondité** de l’huître creuse reste encore incomplète à cause du manque de critères qualitatifs de la nourriture de l’huître creuse observée dans le milieu naturel.
- Au chapitre 2, les premiers éléments obtenus sur les déclencheurs de **la phase d’émission des gamètes et de fécondation** montrent que les variations thermiques de l’eau de mer semblent un bon candidat au déclenchement du frai même si le facteur qui provoque ces variations peut être soit les fortes marées, soit de fortes températures de l’air. L’emprise spatiale de ces déclencheurs semble varier d’une année sur l’autre, probablement en fonction de la force du déclencheur du frai.
- A ce titre, le synchronisme du frai est un indicateur pertinent à mettre en relation avec le captage (chapitre 5). Le synchronisme du frai pourrait même être fonctionnel, c’est-à-dire qu’il pourrait augmenter les quantités de larves au premier stade de leur développement. Cette question du **rôle fonctionnel ou non du synchronisme du frai** est une nouveauté en écologie. D’une manière plus générale, cela doit conduire les écologues à ne plus mettre seulement l’accent sur les phases longues et facilement accessibles de la reproduction en considérant aussi les étapes éphémères comme la fécondation.
- En analysant les cohortes larvaires au chapitre 3, nous avons montré que **les variations de survie larvaire** expliquent en grande partie les variations du nombre

de larves au stade “grosses” à Arcachon. Ces variations sont imputables à un effet climatique combinant vent et température caractéristique des régimes de dorsale atlantique en été. En ce sens, **les régimes climatiques**, de part la description intégrée du climat qu’ils représentent, paraissent être de bien meilleurs indicateurs de l’influence du climat sur les processus biologiques que les grandeurs climatiques usuelles.

- Si dans le bassin d’Arcachon les variations de survie larvaire sont régies par le climat, il est probable que l’expression plus ou moins forte de ces variations en termes de captage soit elle **sous la dominance de l’évolution des stocks et de leur localisation** (chapitre 5).
- Au sujet de la survie larvaire, **le facteur nutrition reste largement inexploré**, dans le bassin d’Arcachon comme à Marennes-Oléron. A Arcachon, il est possible que ce facteur participe à l’effet climatique et à Marennes-Oléron, qu’il joue un rôle dans la régularité du captage en Charente.
- Le chapitre 4 a permis de montrer l’importance de la **localisation des stocks de géniteurs** pour l’alimentation en larves des zones de captage dans les pertuis charentais. Ainsi, les stocks sauvages au nord de la Charente jouent probablement un rôle important dans le captage de cette zone. Il conviendrait de vérifier qu’à biomasse équivalente, les huîtres cultivées donnent naissance à autant de larves que les huîtres sauvages ; les différences d’agencement, de sex-ratio et de turbulence étant susceptibles de modifier le taux de fécondation.
- Le chapitre 4 montre à la fois l’utilité des modèles hydrodynamiques mais aussi la difficulté à les valider biologiquement. **La validation biologique** des modèles hydrodynamiques de dispersion larvaire est un défi qui permettra d’identifier les mécanismes qui conduisent à la dispersion réelle des larves dans le milieu.

Du point de vue pratique pour l’ostréiculture, ce travail aboutit à plusieurs perspectives pour améliorer le captage et la gestion des zones conchylicoles :

- Au vu des avancées du chapitre 2, la date de ponte semble être un évènement hautement prédictible. Il est envisageable de **construire des indices de l’imminence du frai** basés sur des variables simples telles que le coefficient de la marée ou la température de l’air.
- Pour le bassin d’Arcachon comme pour celui de Marennes-Oléron, **l’identification des bancs qui contribuent au captage est primordiale**. A Arcachon, il est possible que les stocks présents au fond du bassin aient été réduits, ce qui expliquerait que les variations climatiques se traduisent de manière plus marquée qu’avant dans l’abondance du captage. A Marennes-Oléron, et plus particulièrement en Charente, l’apport extérieur en larves semble jouer un rôle décisif pour le captage, minimisant, à l’inverse d’Arcachon, les effets climatiques.
- Au vu de l’importance des bancs sources pour le captage, il est impératif d’**améliorer la connaissance des stocks en présence**, d’huîtres sauvages comme d’huîtres cultivées, et de suivre leurs évolutions dans le temps pour comprendre les variations inter-annuelles et les tendances à long terme du captage. Ce travail est en cours à Marennes-Oléron et sera réalisé en 2011 à Arcachon.

- **La contribution au captage des bancs d’huîtres sauvages** par rapport aux bancs cultivés ne doit pas être négligée et ceci pour deux raisons. D’abord, les bancs sauvages, contrairement aux huîtres cultivées, se situent dans des zones de faible renouvellement pour lesquelles la dispersion des larves est plus faible. Ensuite, l’utilisation de plus en plus importante d’huîtres triploïdes a probablement réduit la contribution des huîtres cultivées au captage.
- Ce constat de l’importance des bancs sauvages pour le captage **devrait être inclus dans la politique de gestion** de ces bancs si on veut que l’activité de captage perdure. La décision de détruire certains bancs sauvages, si elle est parfois nécessaire, doit prendre en compte la possibilité que ces bancs alimentent les zones de captage en larves.

Au delà de ces avancées et de ces perspectives, je ressors de cet exercice convaincu, avant tout, de l’incroyable complexité des interactions en jeu dans les écosystèmes naturels et de l’extrême difficulté à les comprendre dans leur globalité. C’est tout l’enjeu de l’écologie aujourd’hui.

Epilogue : quelques réflexions épistémologiques

LE CONTEXTE OSTRÉICOLE SENSIBLE dans lequel s'est déroulé ma thèse m'a poussé à m'interroger sur le rôle éventuel de la science au sein d'une filière économique de production. Je ne désire en aucun cas donner ici de leçon de sciences, mais simplement faire état des limites de la recherche en entrouvrant, de la même manière que j'ai tenté de faire vivre les problèmes et la complexité de l'ostréiculture dans le prologue, le monde rempli d'incertitudes de la recherche. Je m'attarderai sur deux points qui me semblent essentiels : tout d'abord je définirai les différentes réponses que peut apporter l'écologie à une question particulière et j'essaierai ensuite de décrire l'évolution des liens entre la science et la société, et comment transposer cela au cas de l'ostréiculture.

1 A quelles questions l'écologie peut-elle répondre ?

Avant de commencer ma thèse, j'ai assisté à Marseille à une conférence de Frédéric Jacquemart qui a employé cette parabole pour faire comprendre les limites de la science : « C'est un passant qui, la nuit, croise un homme qui tourne bizarrement autour d'un lampadaire. Interloqué, il lui demande ce qu'il fait. L'homme lui répond qu'il a perdu ses clés et qu'il les cherche. Le passant lui demande alors s'il les a perdu près du lampadaire. Et l'homme de lui répondre, non mais c'est le seul endroit où il y a de la lumière. »

Cette parabole décrit bien la situation du chercheur, à qui on demande de répondre à des questions, la recherche des clés, mais pour cela il n'a que des méthodes limitées, les lampadaires, qui n'éclairent que certains pans des phénomènes étudiés. A cela s'ajoute le fait qu'en écologie les systèmes étudiés sont particulièrement complexes et ouverts (Fig. 6.8). Il devient impossible de les décrire dans leur globalité et les réponses aux questions écologiques ne peuvent alors qu'être incomplètes. C'est ici le cas du recrutement de l'huître creuse : la difficulté à rendre compte des variations d'abondance de nourriture pour les larves laisse dans l'ombre une partie du problème du recrutement car nous n'y avons pas accès facilement avec les techniques actuelles.

De plus, contrairement à la physique, les lois fondamentales de l'écologie ne sont pas

connues avec certitude ou n'existent pas en tant que lois causales (O'Hara, 2005), ce qui rend l'épistémologie positiviste¹ inopérante, c'est à dire que le déterministe ne peut pas être appliqué à l'écosystème : on ne peut pas prédire de façon précise l'évolution future d'un écosystème à partir de son état initial. Les réponses scientifiques aux questions sur le futur des écosystèmes ne peuvent alors qu'être incertaines.

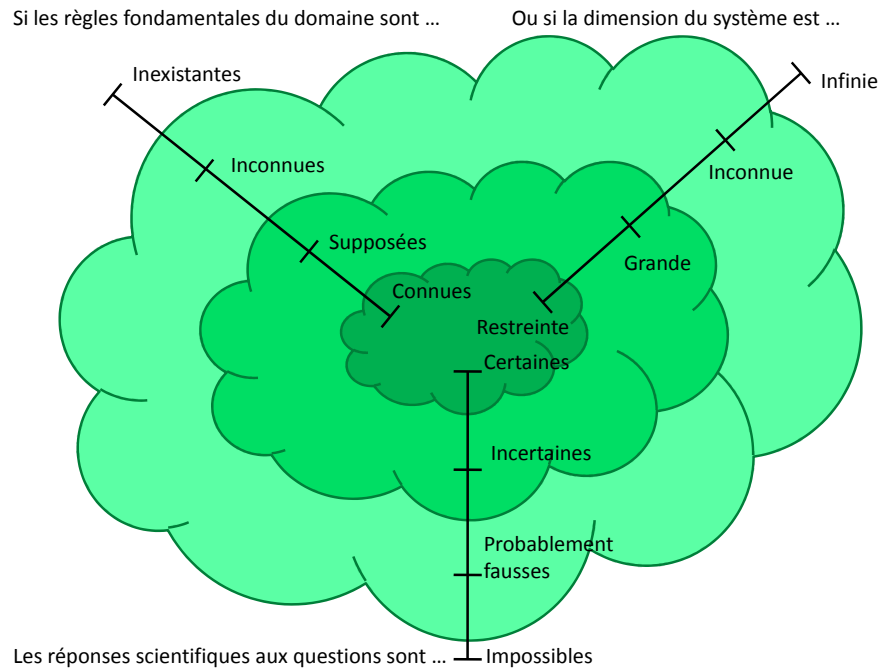


FIGURE 6.8 – Catégorisation des quatre types de réponses apportées en fonction de la connaissance des lois des systèmes étudiés et de leur degré d'ouverture.

Ainsi, si on considère l'espace des questions posées à la science, on peut le découper en 4 zones distinctes (Fig. 6.8) :

- Les questions pour lesquelles la réponse sera exacte. Exemple, combien y a-t-il de larves sur la lamelle du microscope ?
- Les questions pour lesquelles la réponse sera proche de la réalité. Exemple, combien y a-t-il de larves dans le prélèvement ?
- Les questions pour lesquelles la réponse sera probablement fausse ou incomplète. Exemple, combien y a-t-il de larves dans le bassin de Marennes-Oléron ?
- Les questions pour lesquelles la science ne peut pas apporter de réponse. Exemple, à quoi pense une larve ?

Du fait de la complexité, de l'ouverture et de l'inaccessibilité des systèmes qu'elle étudie, les questions abordées en écologie se situent préférentiellement dans la troisième caté-

1. L'épistémologie positiviste repose sur 2 axiomes, la supposition que l'essence des objets matériels et immatériels est potentiellement connaissable et la supposition qu'il existe des lois qui régissent l'état et le devenir de ces objets.

gorie. L'écologie est donc un champ disciplinaire de réponses incertaines pour lequel la prévision reste une perspective. Il est primordial de garder cela en tête lorsqu'on cherche à répondre à des questions en écologie.

2 Science et ostréiculture

Les relations entre la science et la société ont clairement évoluées au cours du XX^{ième} siècle. D'après Gibbons (1999), nous sommes passés d'un modèle où la recherche, et particulièrement l'université, fournissait enseignements et savoirs fondamentaux en échange de budgets et d'une relative autonomie institutionnelle dans le choix des sujets de recherche. Ce contrat social s'est peu à peu transformé au gré de l'augmentation des attributions de fonds sur projets et du renforcement des liens entre recherche privée et recherche publique.

Un des résultats de ce changement est que la science et la société s'influencent bien plus qu'auparavant. L'influence de la science sur la société a toujours été importante mais ce qui est nouveau, c'est l'influence de la société sur la science, au travers de la satisfaction des "demandes de société" par la recherche sur projets, la contextualisation de la recherche. A mesure que la science investit des champs de décision de plus en plus vastes, cela implique de passer de la construction d'un savoir fiable, qui fonctionne, à un savoir "robuste socialement", c'est-à-dire accepté en dehors du champ scientifique dans lequel ce savoir a été élaboré.

Les OGMs sont un exemple édifiant pour comprendre la différence entre un savoir "fiable" et un savoir "robuste socialement". Du point de vue des scientifiques, ils sont effectivement des exemples d'innovations qui fonctionnent. Ces organismes sont plus résistants à la sécheresse, plus résistants aux pesticides, bref ont bien les propriétés que les scientifiques veulent leur donner. Pourtant, leur rejet par les consommateurs reste très important : ces innovations ne sont pas "robustes socialement".

A une toute autre échelle, c'est un défi similaire que doivent relever les chercheurs qui travaillent en relation avec le monde ostréicole. Pour éviter les déboires d'une recherche incomprise, ils doivent construire de la science "robuste socialement" en intégrant la filière ostréicole aux processus de création des connaissances mais aussi en rendant ce processus transparent, même en dehors de la communauté scientifique. Dans cette optique, le renforcement du lien entre les équipes de recherche et les ostréiculteurs doit permettre à la fois de mieux faire connaître le travail des scientifiques, mais aussi pour ces derniers, de bénéficier des connaissances empiriques des ostréiculteurs pour au final créer une connaissance plus proche des intérêts de la filière.

Bibliographie

- ABBE, G. R. (1986). A review of some factors that limit oyster recruitment in Chesapeake Bay. *American Malacological Bulletin of Japanese Society of Microbial Ecology*, Special edition(3): 59–70.
- ALDERMAN, D. J. et GRAS, P. (1969). "Gill Disease" of Portuguese Oysters. *Nature*, 224(5219): 616–617.
- ALLARD, J., CHAUMILLON, E., POIRIER, C., SAURIAU, P. et WEBER, O. (2008). Evidence of former Holocene sea level in the Marennes-Oléron Bay (French Atlantic coast). *Comptes Rendus Geosciences*, 340(5):306–314.
- ALLEN, J. D. (2008). Size-specific predation on marine invertebrate larvae. *The Biological Bulletin*, 214(1):42–49.
- AMEMIYA, I. (1926). Notes on experiments on the early developmental stages of Portuguese, American and English native oyster, with special reference to the effect of varying salinity. *Journal of the Marine Biological Association*, 14(1):161–175.
- ANONYME (2007). Mortalités anormales d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* dans les étangs de Thau, d'Ingril et de Leucate. Rapport technique, IFREMER & DDAMHG.
- ANONYME (2008). Mortalités d'huîtres 2008 – Les causes environnementales aggravantes : bilan national - août 2008. Rapport technique, IFREMER.
- ARAKAWA, K. Y. (1990). Natural spat collecting in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Marine Behaviour and Physiology*, 17(2):95.
- AUBY, I. et MAURER, D. (2004). Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. 203 p.
- AUBY, I., MAURER, D., VALVASON, M.-L., GUEGUEN, C. et 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, IFREMER.

- AYATA, S.-D., ELLIEN, C., DUMAS, F., DUBOIS, S. et THIÉBAUT, r. (2009). Modelling larval dispersal and settlement of the reef-building polychaete *Sabellaria alveolata*: Role of hydroclimatic processes on the sustainability of biogenic reefs. *Continental Shelf Research*, 29:1605–1623.
- BACHER, C. et GANGNERY, A. (2006). Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research*, 56:140–155.
- BECK, M., BRUMBAUGH, R., AIROLDI, L., CARRANZA, A., COEN, L., CRAWFORD, C., DEFEO, O., EDGAR, G., HANCOCK, B. et KAY, M. (2011). Oyster reefs at risk and recommendations for conservation, restoration, and management. *BioScience*, 61(2):107–116.
- BELL, J., BARTLEY, D., LORENZEN, K. et LONERAGAN, N. (2006). Restocking and stock enhancement of coastal fisheries: Potential, problems and progress. *Fisheries Research*, 80(1):1–8.
- BENTLEY, M. G., OLIVE, P. J. W. et LAST, K. (2001). Sexual satellites, moonlight and the nuptial dances of worms: the influence of the moon on the reproduction of marine animals. *Earth, Moon, and Planets*, 85-86(0):67–84.
- BERNAY, B., BAUDY-FLOC'H, M., ZANUTTINI, B., ZATYLNÝ, C., POUVREAU, S. et HENRY, J. (2006). Ovarian and sperm regulatory peptides regulate ovulation in the oyster *Crassostrea gigas*. *Molecular Reproduction and Development*, 73(5):607–616.
- BERTHELIN, C., KELLNER, K. et MATHIEU, M. (2000). Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry*, 125:359–369.
- BERTHOMÉ, J., DESLOUS-PAOLI, J., HÉRAL, M., RAZET, D. et GARNIER, J. (1982). Absence de captage de *Crassostrea gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron en 1981 : causes et conséquences. Note CIEM C.M.1982/F:26, CIEM.
- BESSE, T. (2008). La diversification des entreprises conchylicoles de Bretagne : logiques d'acteurs et conditions de développement. Mémoire de D.E.A., Agro Campus.
- BEUKEMA, J. J. et DEKKER, R. (2005). Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 287:149–167.
- BLANKENSHIP, H. et LEBER, K. (1995). A responsible approach to marine stock enhancement. *In American Fisheries Society Symposium*, volume 15, pages 167–175.
- BODE, M., BODE, L. et ARMSWORTH, P. (2006). Larval dispersal reveals regional sources and sinks in the Great Barrier Reef. *Marine Ecology Progress Series*, 308:17–25.
- BOS, O. G., PHILIPPART, C. J. M., CADÉE, G. C. et van der MEER, J. (2006). Recruitment variation in *Macoma balthica*: a laboratory examination of the match/mismatch hypothesis. *Marine Ecology Progress Series*, 320:201–214.
- BOURLÈS, Y., ALUNNO-BRUSCIA, M., POUVREAU, S., TOLLU, G., LEGUAY, D., ARNAUD, C., GOULLETQUER, P. et KOOLJMAN, S. (2009). Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *Journal of Sea Research*, 62(2-3):62–71.

- BOURLÈS, Y., MAURER, D., MOINE, O. L., GEAIRON, P., MAZURIÉ, J., GANGNERY, A., ALUNNO-BRUSCIA, M., POUVREAU, S. et GOULLETQUER, P. (2011). Modelling *Crassostrea gigas* growth in different contrasted ecosystems by using Dynamic Energy Budget theory. *Journal of Sea Research*, in prep.
- BOURY, M. (1928). Biologie ostréicole - Etude sur la reproduction des huîtres. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 1(2):87-98.
- BRANDT, G., WEHRMANN, A. et WIRTZ, K. (2008). Rapid invasion of *Crassostrea gigas* into the German Wadden Sea dominated by larval supply. *Journal of Sea Research*, 59:279-296.
- BROWN, M. R., MCCAUSLAND, M. A. et KOWALSKI, K. (1998). The nutritional value of four Australian microalgal strains fed to Pacific oyster *Crassostrea gigas* spat. *Aquaculture*, 165(3-4):281-293.
- BUESTEL, D., ROPERT, M., PROU, J. et GOULLETQUER, P. (2009). History, status, and future of oyster culture in France. *Journal of Shellfish Research*, 28(4):813-820.
- CANNUEL, R. et BENINGER, P. G. (2005). Is oyster broodstock feeding always necessary? A study using oocyte quality predictors and validators in *Crassostrea gigas*. *Aquatic Living Resources*, 18:35-43.
- CARRIKER, M. R. (1951). Ecological observations on the distribution of oyster larvae in New Jersey estuaries. *Ecological Monographs*, 21(1):19-38.
- CARSON, H. S. (2010). Population connectivity of the Olympia oyster in Southern California. *Limnology and Oceanography*, 55(1):134-148.
- CASPERS, H. (1984). Spawning periodicity and habitat of the palolo worm *Eunice viridis* (Polychaeta: Eunicidae) in the Samoan Islands. *Marine Biology*, 79:229-236.
- CASSOU, C. (2004). Du changement climatique aux regimes de temps: l'oscillation nord-atlantique. *La Meteorologie*, 45:21-32.
- CASSOU, C., TERRAY, L. et PHILLIPS, A. (2005). Tropical Atlantic influence on European heat waves. *Journal of climate*, 18(15):2805-2811.
- CASTAÑOS, C., PASCUAL, M. et CAMACHO, A. P. (2009). Reproductive biology of the nonnative oyster, *Crassostrea gigas* (thunberg, 1793), as a key factor for its successful spread along the rocky shores of northern patagonia, argentina. *Journal of Shellfish Research*, 28(4):837-847.
- CHAVEZ-VILLALBA, J., BARRET, J., MINGANT, C., COCHARD, J. C. et LE PENNEC, M. (2002a). Autumn conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: a new approach. *Aquaculture*, 210:171-186.
- CHAVEZ-VILLALBA, J., POMMIER, J., ANDRIAMISEZA, J., POUVREAU, S., BARRET, J., COCHARD, J.-C. et LE PENNEC, M. (2002b). Broodstock conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: origin and temperature effect. *Aquaculture*, 214(1-4):115-130.
- CLEVELAND, W. S. (1979). Robust locally Weighted regression and smoothing scatterplots. *Journal of the American Statistical Association*, 74(368):829-836.

- COIĆ, L. (2007). Etude dynamique de l'ostréiculture dans le bassin de Marennes-Oléron depuis l'introduction de l'huître japonaise *Crassostrea gigas* : de la production à la prolifération. Mémoire de D.E.A., Université de Caen.
- COCHENNEC-LAUREAU, N., BAUD, J., BEDIER, E., BOUDRY, P., HUVET, A., NICOLAS, J., PEPIN, J. et PETTON, B. (2010). Bilan des « Journées Surmortalité des huîtres creuses, *Crassostrea gigas* » du Programme P7 « Aquaculture Durable » des 8 et 9 décembre 2009. Rapport technique, IFREMER.
- COEN, L., BRUMBAUGH, R., BUSHEK, D., GRIZZLE, R., LUCKENBACH, M., POSEY, M., POWERS, S. et TOLLEY, S. (2007). Ecosystem services related to oyster restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 341:303–307.
- COGNIE, B., HAURE, J. et BARILLÉ, L. (2006). Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 259(1-4):249–259.
- COMA, R. et LASKER, H. R. (1997). Effects of spatial distribution and reproductive biology on *in situ* fertilization rates of a broadcast-spawning invertebrate. *Biological Bulletin*, 193(1):20–29.
- COMEAU, L., SONIER, R., LANTEIGNE, L. et LANDRY, T. (2010). A novel approach to measuring chlorophyll uptake by cultivated oysters. *Aquacultural Engineering*, 43(2):71–77.
- COMPS, M. (1970a). La maladie des branchies chez les huîtres du genre *Crassostrea* caractéristiques et évolution des altérations processus de cicatrisation. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches maritimes*, 34(1):23–44.
- COMPS, M. (1970b). Observations sur les causes d'une mortalité anormale des huîtres plates (*Ostrea edulis* L.) dans le Bassin de Marennes. Note CIEM C.M.1970/K:4, CIEM.
- COMPS, M., BONAMI, J.-R., VAGO, C. et RAZET, D. (1976). La mise en évidence d'une infection virale chez l'huître portugaise à l'occasion de l'épizootie de 1970-1974. *Science et Pêche*, 256:13–15.
- COMPS, M. et GRAS, P. (1973). Evolution de la mortalités des huîtres portugaises *C. angulata* dans le bassin de Marennes-Oléron. Note CIEM C.M.1973/K:15, CIEM.
- COSTE, V. (1855). *Voyage d'exploration sur le littoral de la France et de l'Italie*. Imprimerie nationale.
- COUZINOU, V. (2008). Dossier naissain. *Cultures marines*, 214:29–40.
- COWEN, R. K. et SPONAUGLE, S. (2009). Larval dispersal and marine population connectivity. *Annual Review of Marine Science*, 1(1):443–466.
- CROWDER, L., LYMAN, S., FIGUEIRA, W. et PRIDDY, J. (2000). Source-sink population dynamics and the problem of siting marine reserves. *Bulletin of Marine Science*, 66:799–820.
- CURY, P. et ROY, C. (1989). Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46:670–680.
- CUSHING, D. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26:249–293.

- DEKSHENIEKS, M. M., HOFMANN, E. E., KLINCK, J. M. et POWELL, E. N. (1996). Modeling the vertical distribution of oyster larvae in response to environmental conditions. *Marine Ecology Progress Series*, 136:97–110.
- DESLOUS-PAOLI, J.-M. et HÉRAL, M. (1988). Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquatic Living Resources*, 1:239–249.
- DESLOUS-PAOLI, J.-M., HÉRAL, M., BERTHOMÉ, J.-P., RAZET, D. et GARNIER, J. (1982). Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981 : aspects biochimiques et énergétiques. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 45(4):319–327.
- DIEDERICH, S., NEHLS, G., van BEUSEKOM, J. E. E. et REISE, K. (2005). Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgoland Marine Research*, 59(2):97–106.
- DOLLFUS, R. (1921). *Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître*, volume 7.
- DUPAIN, J. (1932). La récolte du naissain d'huîtres à l'embouchure de la Charente. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 19:367–372.
- ECKERT, G. L. (2003). Effects of the planktonic period on marine population fluctuations. *Ecology*, 84(2):372–383.
- EDWARDS, K. P., HARE, J. A., WERNER, F. E. et SEIM, H. (2007). Using 2-dimensional dispersal kernels to identify the dominant influences on larval dispersal on continental shelves. *Marine Ecology Progress Series*, 352:77–87.
- ELLIEN, C., THIEBAUT, E., DUMAS, F., SALOMON, J.-C. et NIVAL, P. (2004). A modelling study of the respective role of hydrodynamic processes and larval mortality on larval dispersal and recruitment of benthic invertebrates: example of *Pectinaria koreni* (Annelida: Polychaeta) in the Bay of Seine (English Channel). *Journal of Plankton Research*, 26(2):117–132.
- FABIoux, C., HUVET, A., LE SOUCHU, P., LE PENNEC, M. et POUVREAU, S. (2005). Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture*, 250(1-2):458–470.
- FAURE, C. (1996). *Paramètres physiologiques de l'émission et de l'activation des gamètes mâles de deux mollusques bivalves, la coquille Saint Jacques, Pecten maximus (L.) et l'huître creuse Crassostrea gigas (Thunberg)*. Thèse de doctorat, Université de Paris VII.
- FUSSMANN, G. et BLASIUS, B. (2005). Community response to enrichment is highly sensitive to model structure. *Biology Letters*, 1:9–12.
- GAFFNEY, P. M. (2006). The role of genetics in shellfish restoration. *Aquatic Living Resources*, 19(3):277–282.
- GAINES, S. D. et BERTNESS, M. (1993). The dynamics of juvenile dispersal: why field ecologists must integrate. *Ecology*, 74:2430–2435.

- GALTSOFF, P. S. (1938a). Physiology of reproduction of *Ostrea virginica*: I. spawning reactions of the female and male. *The Biological Bulletin*, 74(3):461–486.
- GALTSOFF, P. S. (1938b). Physiology of reproduction of *Ostrea virginica*: II. stimulation of spawning in the female oyster. *The Biological Bulletin*, 75(2):286–307.
- GALTSOFF, P. S. (1940). Physiology of reproduction of *Ostrea virginica*: III. stimulation of spawning in the male oyster. *The Biological Bulletin*, 78(1):117–135.
- GALTSOFF, P. S. (1961). Physiology of reproduction in molluscs. *American Zoologist*, 1:273–289.
- GARRABE, M., DAURES, N., ANTONA, M. et REY, H. (1988). Les systèmes des exploitations conchylicoles de l'étang de Thau : approches multidimensionnelles. Rapport, FIOM / CEPALMAR.
- GAWARKIEWICZ, G., MONISMITH, S. et LARGIER, J. (2007). Observing larval transport processes affecting population connectivity: progress and challenges. *Oceanography*, 20(3):40–53.
- GAYMER, C. F., PALMA, A. T., VEGA, J. M. A., MONACO, C. J. et HENRIQUEZ, L. A. (2010). Effects of La Niña on recruitment and abundance of juveniles and adults of benthic community-structuring species in northern Chile. *Marine Freshwater Resources*, 61(10):1185–1196.
- GEAY, A. (2004). Comparaison de deux méthodes utilisées pour le suivi de la reproduction de l'huître creuse. Rapport, CREEA.
- GEAY, A. et BOUQUET, A.-L. (2009). Suivi du recrutement de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en charente-maritime en 2009. Rapport, CREEA.
- GEAY, A. et MILLE, D. (2006). Evaluation du captage de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Charente maritime. Rapport, CREEA.
- GEAY, A. et MILLE, D. (2007). Suivi de la reproduction de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Charente maritime. Saison 2007. Rapport, CREEA.
- GEAY, A. et MILLE, D. (2008). Suivi du recrutement de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en charente-maritime en 2008. Rapport, CREEA.
- GENTLEMAN, W. C. et NEUHEIMER, A. B. (2008). Functional responses and ecosystem dynamics: how clearance rates explain the influence of satiation, food-limitation and acclimation. *Journal of Plankton Research*, 30(11):1215–1231.
- GIBBONS, M. (1999). Science's new social contract with society. *Nature*, 402:81–85.
- GIBBONS, M. C. et CASTAGNA, M. (1984). Serotonin as an inducer of spawning in six bivalve species. *Aquaculture*, 40(2):189–191.
- GIRARD, S., AGUNDEZ, J. A. P., MIOSSEC, L. et CZERWINSKI, N. (2005). Recensement de la conchyliculture 2001. Cahier Agreste n°1.
- GLÉ, C., DEL AMO, Y., SAUTOUR, B., LABORDE, P. et CHARDY, P. (2008). Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76:642–656.

- GOULLETQUER, P. et HÉRAL, M. (1997). Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. Rapport technique NMFS 129, NOAA.
- GOULLETQUER, P., HÉRAL, M. et PROU, J. (1994). Combined effects of temperature-salinity on larval survival of the Eastern oyster *Crassostrea virginica* in the Maryland portion of the Chesapeake Bay (U.S.A.). *Haliotis*, 23:71–86.
- GRANGERÉ, K., MÉNESGUEN, A., LEFEBVRE, S., BACHER, C. et POUVREAU, S. (2009). Modelling the influence of environmental factors on the physiological status of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in an estuarine embayment; The Baie des Veys (France). *Journal of Sea Research*, 62(2-3):147–158.
- GRIZEL, H., COMPS, M., BONAMI, J., COUSSERANS, F., DUTHOIT, J. et PENNEC, M. L. (1974). Recherche sur l'agent de la maladie de la glande digestive de *Ostrea edulis* Linné. *Science et Pêche*, 240:7–30.
- GRIZEL, H. et HÉRAL, M. (1991). Introduction into France of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*). *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47:399–403.
- GRIZEL, H. et TIGE, G. (1973). La maladie de la glande digestive d'*Ostrea edulis* Linne. Note CIEM C.M.1973/K:13, CIEM.
- GROSBERG, R. K. et LEVITAN, D. R. (1992). For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in Ecology & Evolution*, 7(4):130–133.
- GUARINI, J., BLANCHARD, G., GROS, P. et HARRISON, S. (1997). Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology Progress Series*, 153:25–36.
- GUEMAS, V., SALAS-MÉLIA, D., KAGEYAMA, M., GIORDANI, H., VOLDOIRE, A. et SANCHEZ-GOMEZ, E. (2010). Summer interactions between weather regimes and surface ocean in the North-Atlantic region. *Climate dynamics*, 34(4):527–546.
- GUILLOCHEAU, N. (1988). *Répartition spatio-temporelle du phytoplancton du bassin d'Arcachon*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille II.
- HARE, M. P., ALLEN, S. K., BLOOMER, P., CAMARA, M. D., CARNEGIE, R. B., MURFREE, J., LUCKENBACH, M., MERITT, D., MORRISON, C., PAYNTER, K., REECE, K. S. et ROSE, C. G. (2006). A genetic test for recruitment enhancement in Chesapeake Bay oysters, *Crassostrea virginica*, after population supplementation with a disease tolerant strain. *Conservation Genetics*, 7(5):717–734.
- HEDGECOCK, D., BARBER, P. et EDMANDS, S. (2007). Genetic approaches to measuring connectivity. *Oceanography*, 20(3):70–79.
- HELM, M. M. et BOURNE, N. (2004). Hatchery culture of bivalves. Rapport, FAO.
- HIDU, H. (1969). Gregarious setting in the american oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Chesapeake science*, 10(2):86–92.
- HIMMELMAN, J. H. (1975). Phytoplankton as a stimulus for spawning in three marine invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 20(2):199–214.

- HIS, E. (1970). L'émission des gamètes chez l'huître portugaise (*Crassostrea angulata* LMK). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 34(1):17–22.
- HIS, E. (1975). La détection des pontes dans le milieu naturel : application de l'ostréographie à l'étude de la reproduction des huîtres. *haliotis*, 5:206–215.
- 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. Thèse d'état, Université Bordeaux I.
- HIS, E., BOREL, M., ROBERT, R. et LABORDE, J. (1987). Comparaison de deux méthodes de prélèvement pour le dénombrement des larves de *Crassostrea gigas* en zone conchylicole. Note CIEM C.M.1987/K:52, CIEM.
- HIS, E. et MAURER, D. (1988). Shell growth and gross biochemical composition of oyster larvae (*Crassostrea gigas*) in the field. *Aquaculture*, 69:185–194.
- HIS, E., MAURER, D. et ROBERT, R. (1986). Observations complémentaires sur les causes possibles des anomalies de la reproduction de *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'arcachon. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 48(1 & 2):45–54.
- HIS, E. et ROBERT, R. (1985). Développement des véligères de *Crassostrea gigas* dans le bassin d'arcachon - Etudes sur les mortalités larvaires. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 47(1–2):63–88.
- HIS, E., ROBERT, R. et DINET, A. (1989). Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, 100(4):455–463.
- HJORT, J. (1926). Fluctuations in the year classes of important food fishes. *ICES Journal of Marine Science*, 1:5–38.
- HOFMANN, E., BUSHEK, D., FORD, S., GUO, X., HAIDVOGEL, D., HEDGECOCK, D., KLINCK, J., MILBURY, C., NARVAEZ, D., POWELL, E., WANG, Y., WANG, Z., WILKIN, J. et ZHANG, L. (2009). Understanding how disease and environment combine to structure resistance in estuarine bivalve populations. *Oceanography*, 22(4):212–231.
- HONKOOP, J. C., van der MEER, J., BEUKEMA, J. J. et KWAST, D. (1998). Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? *Marine Ecology Progress Series*, 164:229–235.
- HOUDE, E. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41:53–70.
- HÉRAL, M., BACHER, C. et DESLOUS-PAOLI, J.-M. (1989). *L'homme et les ressources halieutiques*, chapitre La capacité biotique des bassins ostréicoles, pages 225–259.
- HÉRAL, M. et DESLOUS-PAOLI, J.-M. (1983). Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanologica Acta*, 6(2):193–199.

- HÉRAL, M., RAZET, D., DESLOUS-PAOLI, J.-M., BERTHOMÉ, J.-P. et GARNIER, J. (1983). Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 46(2):97–119.
- HUGHES, T. P., BAIRD, A. H., DINSDALE, E. A., MOLTSCHANIWSKYJ, N. A., PRATCHETT, M. S., TANNER, J. E. et WILLIS, B. L. (2000). Supply-side ecology works both ways: the link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology*, 81(8):2241–2249.
- HURET, M., PETITGAS, P. et WOILLEZ, M. (2010). Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices: A case study on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Bay of Biscay. *Progress In Oceanography*, 87(1-4):6–17.
- HYUN, K., PANG, I., KLINCK, J. M., CHOI, K., LEE, J., POWELL, E. N., HOFMANN, E. E. et BOCHENEK, E. A. (2001). The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study. *Aquaculture*, 199(1-2):41–62.
- KENNEDY, V. (1996). *The eastern oyster: Crassostrea virginica*, chapitre 10, Biology of larvae and spat, pages 371–422. University of Maryland Sea Grant Publications.
- KERVELLA, S. (2009). *Dynamique des sédiments fins et mixtes des zones intertidales de la baie de Marennes-Oléron. Caractérisation des sédiments, processus hydro-sédimentaires et modélisation appliquée*. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle.
- KIM, C., PARK, K., POWERS, S., GRAHAM, W. et BAYHA, K. (2010). Oyster larval transport in coastal Alabama: Dominance of physical transport over biological behavior in a shallow estuary. *Journal of Geophysical Research*, 115(C10):C10019.
- KIMMEL, D. G. et NEWELL, R. I. E. (2007). The influence of climate variation on eastern oyster (*Crassostrea virginica*) juvenile abundance in Chesapeake Bay. *American Society of Limnology and Oceanography*, 52(3):959–965.
- KOOIJMAN, S. (2010). *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*. Cambridge university press.
- KORRINGA, P. (1947). Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. *Ecological Monographs*, 17(3):347–381.
- KRAEUTER, J. N., BUCKNER, S. et POWELL, E. N. (2005). A note on a spawner–recruit relationship for a heavily exploited bivalve: the case of northern quahogs (hard clams), *Mercenaria mercenaria* in great south bay New York. *Journal of Shellfish Research*, 24(4):1043–1052.
- LALLIAS, D., BOUDRY, P., LAPÈGUE, S., KING, J. et BEAUMONT, A. (2010). Strategies for the retention of high genetic variability in European flat oyster (*Ostrea edulis*) restoration programmes. *Conservation Genetics*, 11(5):1899–1910.
- LAVALLÉE, J. (1998). *Les jardiniers de la mer*, chapitre Ostréiculture et valorisation patrimoniale du littoral, pages 16–35. IAAT.
- LAZURE, P. et DUMAS, F. (2008). An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources*, 31(2):233–250.
- LE DANTEC, J. (1968). Ecologie et reproduction de l'huitre portugaise (*Crassostrea angulata* Lamarck) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 32(3):237–362.

- LE GALL, F. (2008). Huîtres. Les prix plongent les ostréiculteurs trinquent. *Le télégramme*, 9 décembre.
- LE GALLOU, F. et BOUCHON-MEUNIER, B. (1992). *Systémique - Théorie & applications*. Lavoisier.
- LE MOIGNE, J.-L. (1994). *La théorie du système général Théorie de la modélisation*. Presse Universitaire de France, 4^{ème} édition édition.
- LE MOINE, O. (2000). Système d'Information Géographique (SIG) au Laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes (LCPC) : exemples d'utilisation et travaux en cours pour l'aide à la gestion spatiale des élevages conchylicoles. Rapport, IFREMER.
- LE MOINE, O., GEAIRON, P. et RAZET, D. (2002a). Elaboration d'une technique d'évaluation rapide des stocks conchylicoles. Rapport, IFREMER.
- LE MOINE, O., RAZET, D. et GEAIRON, P. (2002b). Elaboration d'une technique d'évaluation des stocks conchylicoles : Biomasses en élevage en 2001, et développement d'une méthode simplifiée à l'usage de la profession. Rapport, IFREMER.
- LE PENNEC, M. L. (1981). Les méthodes expérimentales induisant la ponte des mollusques bivalves marins. *Haliotis*, 11:139–155.
- LE ROY, R. et SIMON, B. (2003). Réalisation et validation d'un modèle de marée en Manche et dans le Golfe de Gascogne. Application à la réalisation d'un nouveau programme de réduction des sondages bathymétriques. Rapport, EPSHOM.
- LEGUÉ DUPONT, P. (2004). *La moisson des marins paysans - L'huître et ses éleveurs dans le Bassin de Marennes-Oléron*. Institut National de la Recherche Agronomique.
- LEHODEY, P., ALHEIT, J., BARANGE, M., BAUMGARTNER, T., BEAUGRAND, G., DRINKWATER, K., FROMENTIN, J., HARE, S., OTTERSEN, G., PERRY, R., ROY, C., VAN DER LINGEN, C. D. et WERNER, F. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate*, 19(20):5009–5030.
- LEVASSEUR, O. (2008). Discours et réalités autour de la naissance des activités ostréicoles en France (18e-19e siècles). In *Actes du colloque : "Le littoral : subir, dire, agir"*.
- LEVIN, L. A. (2006). Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. *Integr. Comp. Biol.*, 46(3):282–297.
- LEVITAN, D. R. et PETERSEN, C. (1995). Sperm limitation in the sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(6):228–231.
- LI, Q., LIU, W., SHIRASU, K., CHEN, W. et JIANG, S. (2006). Reproductive cycle and biochemical composition of the Zhe oyster *Crassostrea plicatula* Gmelin in an eastern coastal bay of China. *Aquaculture*, 261(2):752–759.
- LI, Y., QIN, J. G., LI, X. et BENKENDORFF, K. (2009). Spawning-dependent stress response to food deprivation in Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 286(3-4):309–317.
- LIPCIUS, R. N., EGGLESTON, D. B., SCHREIBER, S. J., SEITZ, R. D., SHEN, J., SISSON, M., STOCKHAUSEN, W. T. et WANG, H. V. (2008). Importance of metapopulation connectivity to restocking and restoration of marine species. *Reviews in Fisheries Science*, 16:101–110.

- LIPCIUS, R. N. et STOCKHAUSEN, W. T. (2002). Concurrent decline of the spawning stock, recruitment, larval abundance, and size of the blue crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 226:45–61.
- MACKENZIE, C. L. J. (1996). *The eastern oyster: Crassostrea virginica*, chapitre 21, Management of natural populations, pages 707–721. Maryland Sea grant.
- MANN, R. (1979). Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 59:95–110.
- MARSHALL, D. J. (2002). In situ measures of spawning synchrony and fertilization success in an intertidal, free-spawning invertebrate. *Marine Ecology Progress Series*, 236:113–119.
- MARSHALL, D. J., STYAN, C. et MCQUAID, C. D. (2009). *Marine Hard Bottom Communities*, chapitre 11, Larval Supply and Dispersal, pages 165–176. Springer.
- MARTEIL, L. (1969). La maladie des branchies des huîtres portugaises des côtes françaises de l'Atlantique. *Revue des Travaux de l'Institut des pêches Maritimes*, 33(2):145–150.
- MARTEIL, L. (1976). La conchyliculture française - Biologie de l'huître et de la moule. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 40(2):149–346.
- MAURER, D., BEC, B., NEAUD-MASSON, N., RUMEBE, M., AUBY, I. et GREMARE, A. (2010). Etude des relations entre le phytoplancton et les phénomènes de toxicité d'origine inconnue dans le Bassin d'Arcachon. Rapport, IFREMER - EPOC.
- MAURER, D. et BOREL, M. (1990). Estimation du captage d'huîtres *Crassostrea gigas* dans le bassin d'Arcachon de 1985 à 1989. Rapport, IFREMER.
- MAURIN, C. et LE DANTEC, J. (1979). *Exotic species in mariculture*, chapitre The culture of *C. gigas* in France, pages 106–122. Cambridge : The MIT presse.
- MCARDLE, B. H. (2003). Lines, models, and errors: Regression in the field. *Limnology and Oceanography*, 48(3):1363–1366.
- MENGE, B. A., CHAN, F., NIELSEN, K. J., DI LORENZO, E. et LUBCHENCO, J. (2009). Climatic variation alters supply-side ecology: impact of climate patterns on phytoplankton and mussel recruitment. *Ecological Monographs*, 79(3):379–395.
- METAXAS, A. et SAUNDERS, M. (2009). Quantifying the "bio-" components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates: advances and pitfalls. *Biological Bulletin*, 216(3):257–272.
- MIKKELSON, G. M. (2001). Complexity and Verisimilitude: Realism for Ecology. *Biology and Philosophy*, 16:533–546.
- MILLE, D. et BLACHIER, P. (2009). Les mutations conchylicoles sur la façade maritime de l'AGLIA. État des lieux et perspectives de développement. Rapport, CREEA.
- MIRON, G., BOUDREAU, B. et BOURGET, E. (1995). Use of larval supply in benthic ecology: testing correlations between larval supply and larval settlement. *Marine Ecology Progress Series*, 124:301–305.

- MONA, M., HAMID, M. E. A. et KHALIL, A. M. (1993). Oxygen consumption rate as a function of temperature and starvation of the veligers of edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of marine biological association of India*, 35:24–28.
- MORAN, A. et MANAHAN, D. (2004). Physiological recovery from prolonged "starvation" in larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 306:17–36.
- MORIN, G. (2000). Essai sur les processus d'introduction d'une nouvelle technique ostréicole. La légitimation de l'ostréiculture en eaux profondes dans le bassin de Marennes-Oléron. Mémoire de D.E.A., Université Victor Segalen - Bordeaux II.
- MORTENSEN, S., KORSNES, K. et BERGH, O. (2006). "Eyes wide shut" A critical view of aquaculture health management and risk factors in the "real world". *Bulletin European Association of Fish Pathologists*, 26(1):2–6.
- MURANAKA, M. S. et LANNAN, J. E. (1984). Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture*, 39:217–228.
- MURRAY, A. G. et PEELER, E. J. (2005). A framework for understanding the potential for emerging diseases in aquaculture. *Preventive Veterinary Medicine*, 67(2-3):223–235.
- MYERS, R. A. (1998). When do environment–recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(3):285–305.
- NORTH, E. W., SCHLAG, Z., HOOD, R. R., LI, M., ZHONG, L., GROSS, T. et KENNEDY, V. S. (2008). Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 359:99–115.
- O'CONNOR, M. I., BRUNO, J. F., GAINES, S. D., HALPERN, B. S., LESTER, S. E., KINLAN, B. P. et WEISS, J. M. (2007). Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104:1266–1271.
- O'HARA, R. B. (2005). The anarchist's guide to ecological theory. Or, we don't need no stinkin' laws. *Oikos*, 110(2):390–393.
- OLIVE, P. J. W. (1995). Annual breeding cycles in marine invertebrates and environmental temperature: Probing the proximate and ultimate causes of reproductive synchrony. *Journal of Thermal Biology*, 20(1-2):79–90.
- OLSON, R. R. et OLSON, M. H. (1989). Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20:225–247.
- ORY, P., HARTMANN, H. J., JUDE, F., DUPUY, C., AMO, Y. D., CATALA, P., MORNET, F., HUET, V., JAN, B., VINCENT, D., SAUTOUR, B. et MONTANIÉ, H. (2010). Pelagic food web patterns: do they modulate virus and nanoflagellate effects on picoplankton during the phytoplankton spring bloom? *Environmental Microbiology*, 12(10):2755–2772.
- OTTERSEN, G., PLANQUE, B., BELGRANO, A., POST, E., REID, P. et STENSETH, N. (2001). Ecological effects of the North Atlantic Oscillation. *Oecologia*, 128(1):1–14.

- PAVLOS, N. V. (2004). Fertilization success in the eastern oyster *Crassostrea virginica* and hydrodynamic influences of oyster shell on larval retention. Mémoire de D.E.A., University of Maryland.
- PEARSON, G. A. et SERRAO, E. A. (2006). Revisiting synchronous gamete release by fucoid algae in the intertidal zone: fertilization success and beyond? *Integrative and Comparative Biology*, 46(5):587–597.
- PENNINGTON, J. T. (1985). The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. *Biological Bulletin*, 169(2):417–430.
- PHILIPPART, C., van AKEN, H., BEUKEMA, J., BOS, O., CADEE, G. et DEKKER, R. (2003). Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, 48(6):2171–2185.
- PINEDA, J., HARE, J. A. et SPONAUGLE, S. (2007). Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. *Oceanography*, 20(3):22–39.
- PINEDA, J., PORRI, F., STARCZAK, V. et BLYTHE, J. (2010). Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 392(1-2):9–21.
- PINEDA, J., REYNS, N. et STARCZAK, V. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Population Ecology*, 51(1):17–32.
- PLUS, M., DUMAS, F., STANIS?RE, J.-Y. et MAURER, D. (2009). Hydrodynamic characterization of the Arcachon Bay, using model-derived descriptors. *Continental Shelf Research*, 29:1008–1013.
- POGGIALE, J., BAKLOUTI, M., QUEGUINER, B. et KOOLJMAN, S. (2010). How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton-zooplankton interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1557):3495–3507.
- POUVREAU, S., BERNARD, I., LE SOUCHU, P., HUVET, A., TALARMAIN, E., AUBY, I., MAURER, D., BARBIER, C., TOURNAIRE, M., D'AMICO, F., RUMÈBE, M., NEAUD-MASSON, N., BÉDIER, E., MARTIN, A.-G., CLAUDE, S., LANGLADE, A., BOUGET, J., HITIER, B., STANISIÈRE, J., BREERETTE, S., ROBERT, S., GUILPAIN, P., SEUGNET, J.-L., GUESDON, S., SOLETCHNIK, P., LE MOINE, O., DUMAS, F., QUEMENER, L., BARBOT, S., REPECAUD, M., MILLE, D., GEAY, M. et BOUQUET, A.-L. (2010). Projet Velyger (2008-2010) : Observer, Analyser et Gérer la variabilité du recrutement de l'huître creuse en France. Rapport, IFREMER.
- POUVREAU, S., BOURLÈS, Y., BERNARD, I., GRANGERÉ, RICO-VILLA, B., EMMERY, A., THOMAS, Y. et ALUNNO-BRUSCIA, M. (2009). What the Dynamic Energy Budget theory can tell us about filter feeders eco-physiology? *In Dynamic Energy Budget: 30 years of research for metabolic organization*.
- POUVREAU, S., BOURLÈS, Y., LEFEBVRE, S. et ALUMNO-BRUSCIA, M. (2006). Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, 56(2):156–167.

- POUVREAU, S. et LE PENNEC, M. (2006). Ecophysiologie de la reproduction chez l'huître creuse, *Crassostrea gigas*. Rapport, IFREMER.
- POWERS, S., PETERSON, C., GRABOWSKI, J. et LENIHAN, H. (2009). Success of constructed oyster reefs in no-harvest sanctuaries: implications for restoration. *Marine Ecology Progress Series*, 389:159–170.
- PÖRTNER, H. et FARRELL, A. (2008). Ecology: physiology and climate change. *Science*, 322(5902):690.
- QUEIROGA, H., ALMEIDA, M. J., ALPUIM, T., FLORES, A. A. V., FRANCISCO, S., GONZÁLEZ-GORDILLO, I., MIRANDA, A. I., SILVA, I. et PAULA, J. (2006). Tide and wind control of megalopal supply to estuarine crab populations on the Portuguese west coast. *Marine Ecology Progress Series*, 307:21–36.
- RABY, D., LAGADEUC, Y., DODSON, J. J. et MINGELBIER, M. (1994). Relationship between feeding and vertical distribution of bivalve larvae in stratified and mixed waters. *Marine Ecology Progress Series*, 103:275–284.
- RAM, J. L., FONG, P. P. et GARTON, D. W. (1996). Physiological Aspects of Zebra Mussel Reproduction: Maturation, Spawning, and Fertilization. *Amer. Zool.*, 36(3):326–338.
- RANSON, G. (1929). Sur la mortalité exceptionnelle qui frappe les jeunes *Gryphaea angulata* LMK. (portugaises) depuis quelques années. Ses conséquences pour l'ostréiculture. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 2(2):217–219.
- RANSON, G. (1936). Biologie ostréicole - L'absence de naissains d'huîtres portugaises en 1934 et 1935, dans la région de Marennes. Causes et conséquences. *Revue des Travaux de l'Office des Pêches Maritimes*, 9(1):67–75.
- REN, J., MARSDEN, I., ROSS, A. et SCHIEL, D. (2003). Seasonal variation in the reproductive activity and biochemical composition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) from the Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37(1):171–182.
- REN, J. S. et ROSS, A. H. (2001). A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecological Modelling*, 142(1-2):105–120.
- REN, J. S. et SCHIEL, D. R. (2008). A dynamic energy budget model: parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 361:42–48.
- REY, H., CATANZANO, J., MESNIL, B. et BIAIS, G. (1997). *Système halieutique : un regard différent sur les pêches*. Institut océanographique / IFREMER.
- RICE, J., MILLER, T., ROSE, K., CROWDER, L., MARSCHALL, E., TREBITZ, A. et DEANGELIS, D. (1993). Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size-dependent predation model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(1):133–142.
- RICE, P., RAY, S., PAINTER, S. et NAGLE, G. (2002). An intrinsic membrane protein in oyster sperm stimulates spawning behaviors in *Crassostrea virginica*: Implications for aquaculture. *Journal of Shellfish Research*, 21:715–718.

- RICO-VILLA, B., BERNARD, I., ROBERT, R. et POUVREAU, S. (2010). A Dynamic Energy Budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 305(1-4):84–94.
- RICO-VILLA, B., POUVREAU, S. et ROBERT, R. (2009). Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 287(3-4):395–401.
- RIFFELL, J. A. et ZIMMER, R. K. (2007). Sex and flow: the consequences of fluid shear for sperm egg interactions. *The Journal of Experimental Biology*, 210(20):3644–3660.
- ROBERT, R., GUILLOCHEAU, N. et COLLOS, Y. (1987). Hydrobiological parameters during an annual cycle in the Arcachon Basin. *Marine Biology*, 95(4):631–640.
- RODHOUSE, P. G. (1978). Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 34(1):1–22.
- ROSE, C. G., PAYNTER, K. T. et HARE, M. P. (2006). Isolation by distance in the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, in Chesapeake Bay. *Journal of Heredity*, 97(2):158–170.
- ROSLAND, R., STRAND, Ø., ALUNNO-BRUSCIA, M., BACHER, C. et STROHMEIER, T. (2009). Applying Dynamic Energy Budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions. *Journal of Sea Research*, 62(2-3):49–61.
- ROUGHGARDEN, J., GAINES, S. et POSSINGHAM, H. (1988). Recruitment dynamics in complex life cycles. *Science*, 241(4872):1460–1466.
- RUESINK, J. L., LENIHAN, H. S., TRIMBLE, A. C., HEIMAN, K. W., MICHELI, F., BYERS, J. E. et KAY, M. C. (2005). Introduction of non-native oysters: ecosystem effects and restoration implications. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36(1):643–689.
- SCHULTE, D. M., BURKE, R. P. et LIPCIUS, R. N. (2009). Unprecedented restoration of a native oyster metapopulation. *Science*, 325:1124–1128.
- SELIGER, H. H., BOGGS, J. A., RIVKIN, R. B., BIGGLEY, W. H. et ASPDEN, K. R. H. (1982). The transport of oyster larvae in an estuary. *Marine Biology*, 71:57–72.
- SERRÃO, E. A. et HAVENHAND, J. (2009). *Marine Hard Bottom Communities*, volume 206, chapitre 10, Fertilization strategies, pages 149–164. Ecological Studies.
- SHAFEE, M. S. et LUCAS, A. (1980). Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from lanveoc area (Bay of Brest). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 42(2):171–186.
- SOLETCHEV, P. (2008). Reproduction de l’huître creuse (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. Rapport, IFREMER.
- SONG, Y., SUQUET, M., QUEAU, I. et LEBRUN, L. (2009). Setting of a procedure for experimental fertilisation of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) oocytes. *Aquaculture*, 287(3-4):311–314.
- SOONG, K., LIN, Y., CHAO, S. et CHANG, D. (2009). Spawning time of two shallow-water brittle stars. *Marine Ecology Progress Series*, 376:165–171.

- SOUSA, T., DOMINGOS, T. et KOOLJMAN, S. (2008). From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1502):2453–2464.
- STANISIÈRE, J.-Y., DUMAS, F., PLUS, M., MAURER, D. et ROBERT, S. (2006). Caractérisation des composantes hydrodynamiques d'un système côtier semi-fermé : Le Bassin de Marennes-Oléron. Rapport, IFREMER.
- STARR, M., HIMMELMAN, J. et THERRIAULT, J. (1990). Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247(4946):1071.
- STEELE, S. et MULCAHY, M. F. (1999). Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 79(4):673–686.
- STENSETH, N. C., MYSTERUD, A., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., CHAN, K.-S. et LIMA, M. (2002). Ecological effects of climate fluctuations. *Science*, 297:1292–1296.
- STENSETH, N. C., OTTERSEN, G., HURRELL, J. W., MYSTERUD, A., LIMA, M., CHAN, K.-S., YOCCOZ, N. G. et ADLANDSVIK, B. (2003). Review article. Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1529):2087–2096.
- STRATHMANN, R. R., FENAUX, L., SEWELL, A. T. et STRATHMANN, M. F. (1993). Abundance of food affects relative size of larval and postlarval structures of a molluscan veliger. *Biological Bulletin*, 185(2):232–239.
- SUQUET, M., LABBE, C., BRIZARD, R., DONVAL, A., COZ, J. L., QUERE, C. et HAFFRAY, P. (2010). Changes in motility, ATP content, morphology and fertilisation capacity during the movement phase of tetraploid Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) sperm. *Theriogenology*, 74(1):111–117.
- THORSON, G. (1950). Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological Reviews*, 25(1):1–45.
- TODD, C. D. (2003). Assessment of a trap for measuring larval supply of intertidal barnacles on wave-swept, semi-exposed shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 290:247–269.
- TOULHOAT, L. (2008). Éléments de compréhension des stratégies de captage nature de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) des ostréiculteurs de Charente-Maritime. Mémoire de D.E.A., ISARA - Lyon.
- TRAN, D., HABERKORN, H., SOUDANT, P., CIRET, P. et MASSABUAU, J. (2010). Behavioral responses of *Crassostrea gigas* exposed to the harmful algae *Alexandrium minutum*. *Aquaculture*, 298(3-4):338–345.
- TROCHON, P. (1955). Observations sur la répartition en profondeur des larves de *Gryphaea angulata* LMK dans les eaux de la région de Marennes. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 19(3):363–378.

- TROOST, K., GELDERMAN, E., KAMERMANS, P., SMAAL, A. C. et WOLFF, W. J. (2009). Effects of an increasing filter feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Journal of Sea Research*, 61(3):153–164.
- TROOST, T. A., WIJSMAN, J. W. M., SARAIVA, S. et FREITAS, V. (2010). Modelling shellfish growth with dynamic energy budget models: an application for cockles and mussels in the Oosterschelde (southwest Netherlands). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1557):3567–3577.
- UNDERWOOD, A. J. et FAIRWEATHER, P. (1989). Supply-side Ecology and Benthic Marine Assemblages. *Trends in Ecology & Evolution*, 4:16–20.
- UTTING, S. et MILLICAN, P. (1997). Techniques for the hatchery conditioning of bivalve broodstocks and the subsequent effect on egg quality and larval viability. *Aquaculture*, 155:45–54.
- van der VEER, H. W., CARDOSO, J. F. et van der MEER, J. (2006). The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *Journal of Sea Research*, 56:107–124.
- WATSON, G. J., WILLIAMS, M. E. et BENTLEY, M. G. (2000). Can synchronous spawning be predicted from environmental parameters? A case study of the lugworm *Arenicola marina*. *Marine Biology*, 136(6):1003–1017.
- WHYTE, J., ENGLAR, J. et CARSWELL, B. (1990). Biochemical composition and energy reserves in *Crassostrea gigas* exposed to different levels of nutrition. *Aquaculture*, 90(2):157–172.
- WORKMAN, C. (1983). Comparisons of energy partitioning in contrasting age-structured populations of the limpet *Patella vulgata* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 68(1):81–103.
- WRANGE, A., VALERO, J., HARKESTAD, L., STRAND, Ø., LINDEGARTH, S., CHRISTENSEN, H., DOLMER, P., KRISTENSEN, P. et MORTENSEN, S. (2009). Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biological Invasions*, none:1–8.
- YOUNG, E. F., BIGG, G. R. et GRANT, A. (1996). A statistical study of environmental influences on bivalve recruitment in the Wash, England. *Marine Ecology Progress Series*, 143:121–129.
- YUND, P. O. (2000). How severe is sperm limitation in natural populations of marine free-spawners? *Trends in Ecology & Evolution*, 15(1):10–13.

ANNEXE A

Publication scientifique correspondante au chapitre 1

Cette publication a été soumise à Journal of Sea Research.

Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: investigation through DEB theory

I. Bernard^{a,b}, G. de Kermoisan^a, S. Pouvreau^{a,*}

^aIFREMER, PFOM/PI, 11 presqu'île du vivier, 29840 Landunvez, France

^bIFREMER, LER/PC, mus de loup, 17390 La Tremblade, France

Abstract

DEB theory can be used to obtain a detailed description of energy allocation in organisms and the control of this allocation by temperature and food concentration. In this study, we modified the model of [Bourlès et al. \(2009\)](#) developed for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, to improve the description of reproductive effort. The model was amended in two ways: a new set of parameters was incorporated and a full description of gonad construction in spring was added, with a new state variable. The application of this model to a dataset for oyster growth measured in four bays over two years showed that this model better described reproductive effort, without modifying overall growth dynamics. We then explored the reproductive responses of oysters to their environment in greater detail, by applying this new version of the model with the theoretical forcing variables of phytoplankton concentration and temperature. Spawning time was found to be driving principally by yearly mean temperature, and reproductive effort was found to depend mostly on the half-saturation coefficient of the functional response. These results highlight the importance of the half-saturation coefficient and provide additional support for field research on the food preferences of oysters.

Keywords: DEB model, *Crassostrea gigas*, Gametogenesis, Reproductive effort, Spawning date, Functional response

1. Introduction

The link between larval stage and subsequent population dynamics, known as supply-side ecology ([Underwood and Fairweather, 1989](#); [Grosberg and Levitan, 1992](#)), has been investigated in detail, in studies of the recruitment of marine benthic invertebrates. The relationship between the supply of oocytes from adults and the abundance of larvae for subsequent recruitment has been investigated less thoroughly, and much remains unclear, particularly for bivalves ([MacKenzie, 1996](#); [Marshall et al., 2009](#)). The principal reason for this may be the difficulties involved in simultaneously obtaining data for stock size, fecundity – defined as the number of eggs produced per individual – and recruitment over a long time period or a broad geographical range.

*Corresponding author

Although conclusive studies are lacking, some previous work stresses the fact that oocyte supply may, under certain conditions, influence subsequent recruitment. For corals, [Hughes et al. \(2000\)](#) found a link between spatial fecundity and recruitment, defined in this study as the percentage of colonies with ripe oocytes. For the blue crab, links between spawning stock and larval abundance and between spawning stock and recruitment were shown by [Lipcius and Stockhausen \(2002\)](#). In studies on bivalves, [Honkoop et al. \(1998\)](#) found no link between fecundity and recruitment for *Macoma balthica*, but did report a relationship between winter temperature and subsequent recruitment. Using stock size, [Krauter et al. \(2005\)](#) showed a stock recruitment relationship at low stock densities for *Mya arenaria*. There may thus be a link between oocyte supply and subsequent recruitment, but available studies do not allow us to derive a general pattern.

In Pacific oyster, variability in reproductive effort has already been proposed as a possible reason for recruitment variability ([Deslous-Paoli et al., 1982](#)). The authors of this previous study suggested that unfavourable food and temperature conditions might lead to abnormal gametogenesis and delayed spawning. Temperature is, effectively, an important driver of gametogenesis in *C. gigas* populations. A minimum temperature seems necessary to initiate gametogenesis ([Chavez-Villalba et al., 2002a](#); [Fabioux et al., 2005](#)). Temperature also influences the speed of gamete development, making day degrees a useful measure to indicate when oysters in hatcheries are ripe ([Mann, 1979](#)). Once gametogenesis is complete, there is a minimum temperature requirement for spawning. [Castaños et al. \(2009\)](#) estimated this minimum temperature threshold at 17°C. [Pouvreau et al. \(2006\)](#) used 20°C in their model, but many other studies have been carried out and have given different values.

Food availability is thought to regulate the number of gametes produced ([Chavez-Villalba et al., 2002b](#)) and [Auby and Maurer \(2004\)](#) found a positive correlation between the condition index of *C. gigas* oysters before spawning, reflecting fecundity, and mean chlorophyll *a* concentration in spring. They also found that this condition index was related to larval supply, suggesting that fecundity may play a role in larval supply. However, feeding is not always necessary for the completion of gametogenesis, which may instead depend on prior storage ([Muranaka and Lannan, 1984](#); [Cannuel and Beninger, 2005](#)). The fact that oysters with large energy reserves at the start of gametogenesis ripen before oysters with smaller reserves ([Chavez-Villalba et al., 2002b](#)), indicates an important contribution of feeding conditions before gametogenesis.

These studies suggest that the quantification of both temperature and food availability is required to describe the energetic pathway leading to gametogenesis in the Pacific oyster. Biochemical studies have already provided insight into this pathway ([Deslous-Paoli and Héral, 1988](#)). These authors showed that *C. gigas* lost up to 70% of its energy during spawning. DEB theory, based on a multi-specific and axiomatic approach ([Sousa et al., 2008](#); [Kooijman, 2010](#)), provides a general description of energy allocation based on these two forcing variables (temperature and food). Several studies have already been carried out on Pacific oysters have built the parameter set for this species ([Ren and Ross, 2001](#); [van der Veer et al., 2006](#)), which has been tested in various environments ([Pouvreau et al., 2006](#); [Bacher and Gangnery, 2006](#); [Bourlès et al., 2009](#); [Alunno-Bruscia et al., 2011](#), this issue).

Following on from previous work on the oyster DEB model, the objective of this study was to focus on the influence of both food and temperature on reproductive effort and spawning. More precisely, we wanted to quantify how reproductive effort – in terms of the number of gametes produced – and spawning date could be altered by forcing variables. In order to validate the oyster DEB model over a wide range of phytoplankton concentrations and temperatures, we used datasets for four sites along a latitudinal gradient corresponding to the French Atlantic coast, in

2008 and 2009. We used phytoplankton concentration as a proxy for food, because it has been shown to describe oyster growth more precisely than chlorophyll-a concentration (Bourlès et al., 2009).

To improve simulation, we modified the original version of the *C. gigas* DEB model published by Bourlès et al. (2009). We altered the model to improve its description of the observed reproductive effort, in terms of dry flesh mass, for all sites and years, by changing the values of several parameters and adding a new state variable for the specific description of gonad allocation. For each site and each year, the new model reproduced the observed reproductive effort more accurately than the previous model. At the end of this paper, we provide a theoretical description of the variation of reproductive effort as a function of temperature and phytoplankton concentration, based on this improved model of energy allocation in oyster.

2. Model and data

2.1. Standard DEB model

The model used here is derived from the standard DEB model presented by Kooijman (2010). A detailed description of the initial model for Pacific oyster can be found in Pouvreau et al. (2006) and a modified version can be found in Bourlès et al. (2009). We therefore provide only a brief overview of this model here. It uses three energetic state variables expressed in joules: the energy stored in reserves, E , the energy used in the building of the structure, E_V , and the energy used for reproduction, E_R . The energy used in the construction of structure relates to a volume using the volumetric cost of structure construction, $[E_G]$. Volume can then be related to length, L , through the shape parameter, δ_M , and the relationship $V = (\delta_M L)^3$.

Most fluxes are also identical to those of the model presented by Pouvreau et al. (2006) and Bourlès et al. (2009), see table 1. All fluxes are formulated in $J \cdot d^{-1}$. The values of the corresponding parameters used here were mostly obtained from van der Veer et al. (2006), Pouvreau et al. (2006), Bourlès et al. (2009) and other studies (Tab. 2). Their signification follows their definition by Kooijman (2010).

Name of the flux		Formula
Assimilation	\dot{p}_A	$= t_{im} \{ \dot{p}_{Am} \} f V^{2/3}$
Catabolic utilisation	\dot{p}_{C1}	$= \frac{E}{[E_G] + \kappa E / V} \left(\frac{[E_G] \{ \dot{p}_{Am} \}}{[E_m] V^{1/3}} + [\dot{p}_M] \right)$
Growth	\dot{p}_G	$= \kappa \dot{p}_{C1} - \dot{p}_{M1}$
Reproduction	\dot{p}_R	$= (1 - \kappa) \dot{p}_{C1} - \dot{p}_J$
Somatic maintenance	\dot{p}_{M1}	$= [\dot{p}_M] V$
Maturity maintenance	\dot{p}_J	$= \frac{1-\kappa}{\kappa} \min(V, V_p) [\dot{p}_M]$
Gamete mobilization*	\dot{p}_{C2}	$= E_R \left(\frac{\{ \dot{p}_{Am} \}}{[E_m] V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_M]}{[E_G]} \right) \left(1 - \kappa \frac{E}{[E_G] V + \kappa E} \right)$
Emergency maintenance	\dot{p}_{M2}	$= \min(\dot{p}_{M1} - \kappa \dot{p}_{C1}, \dot{p}_{C2})$
Gonad allocation*	\dot{p}_{Go}	$= \dot{p}_{C2} - \dot{p}_{M2}$
Lysis of structure*	\dot{p}_{L1}	$= \max(\dot{p}_{M1} - (\kappa \dot{p}_{C1} + \dot{p}_{M2} + \dot{p}_{L2}), 0)$
Resorption of gonad*	\dot{p}_{L2}	$= \max((\dot{p}_{M1} - (\kappa \dot{p}_{C1} + \dot{p}_{M2})) / Y_{Go}, 0)$

Table 1: Detail of all fluxes used in the complete model. * Denotes new fluxes defined in this study.

Size, represented here by E_V , is a key state variable in the DEB model and is subject to specific assumptions. *C. gigas* oysters are assumed to be isomorphic, implying that their area

Symb.	Meaning	Value	Units	Origin
<i>Main parameters</i>				
δ_M	Shape parameter	0.175	-	van der Veer et al. 2006
$[\dot{p}_M]$	Vol. specific maintenance cost	44	$J.cm^{-3}.d^{-1}$	This study
$[E_G]$	Vol. specific cost for structure	3900	$J.cm^{-3}$	This study
$[E_m]$	Maximum storage density	4200	$J.cm^{-3}$	This study
\dot{v}	Energy conductance	0.183	$cm.d^{-1}$	van der Veer et al. 2006
κ	Fraction of \dot{p}_{CI} spent on growth	0.45	-	van der Veer et al. 2006
κ_X	Assimilation efficiency	0.75	-	van der Veer et al. 2006
L_∞	Ultimate length	45	cm	van der Veer et al. 2006
<i>Additional parameters</i>				
ME	Energy content of reserves	19600	$J.g^{-1}$	Kooijman 2010
dv	Dry mass ratio of structure	0.15	$g.g^{-1}$	Whyte et al. 1990
dG_o^*	Dry mass ratio of gonad	0.31	$g.g^{-1}$	Deslous-Paoli and Héral 1988
$[E_{G_o}]^*$	Vol. specific cost for gonad	7500	$J.cm^{-3}$	This study
$Y_{G_o}^*$	Yield of gonad tissue used for maintenance	0.25	-	Li et al. 2009
V_p	Structural vol. at puberty	0.4	cm^3	Pouvreau et al. 2006
t_{im}	Percentage of immersion	0.8	-	Site data
GI	Gonado-somatic index triggering spawning	46	-	This study
T_s	Temperature threshold triggering spawning	292	K	Pouvreau et al. 2006
<i>Temperature effect</i>				
T_1	Reference temp. for rates	293	K	User Defined
T_A	Arrhenius temperature	5800	K	van der Veer et al. 2006
T_L	Lower boundary tolerance range	281	K	Bourlès et al. 2009
$T_{Hing.}$	Upper boundary tolerance range for ingestion process	298	K	Bourlès et al. 2009
$T_{Hmaint.}$	Upper boundary tolerance range for maintenance process	K	-	Bourlès et al. 2009
T_{AL}	Arrhenius temp. for lower boundary	75000	K	van der Veer et al. 2006
T_{AH}	Arrhenius temp. for upper boundary	30000	K	van der Veer et al. 2006
<i>Feeding processes</i>				
X_K	Half-saturation coefficient	$0.5 \cdot 10^6 - 2 \cdot 10^6$	$cells.L^{-1}$	Calibration for each dataset
$\{p_{Am}\}$	Surface specific max. assimilation rate	770	$J.cm^{-2}.d^{-1}$	This study

Table 2. Parameters for the extended DEB model for *C. gigas*. * Denotes new fluxes defined in this study.

A fourth state variable, E_{GO} , was thus created to represent the energy used in the construction of the gonad, whereas E_R describes the energy stored for reproduction. In spring and summer, an auxiliary catabolic flux, \dot{p}_{C2} , is activated that uses the energy stored in E_R to fill the gonad (Fig. 1). The formulation of this flux follows the same rules as those used for the main catabolic flux \dot{p}_{C1} , see Appendix A.

Gonad construction is modelled similarly to the construction of structure. An optional maintenance flux, \dot{p}_{M2} , takes priority over the flux of allocation to the gonad \dot{p}_{GO} . This optional maintenance flux is active only if the overall maintenance cost cannot be covered totally by the initial maintenance flux \dot{p}_{M1} , *i.e.* if $e < L/L_\infty$. The last flux added, \dot{p}_{L2} , relates to gonad resorption in cases of extreme starvation, *e.g.* when neither \dot{p}_{M1} nor \dot{p}_{M2} is sufficient to cover maintenance costs – with a yield of energy uptake from the gonad, Y_{Go} . In cases of extreme starvation with no gonad to resorb, the structure is lysed at a rate of \dot{p}_{L1} , with a yield assumed to be equal to one, as a first approximation.

Chavez-Villalba et al. (2002a) showed that Pacific oysters begin to form gonads when the temperature rises in spring and stop when the temperature drops in autumn. Based on this observation, one simple way to model the initiation and termination of gonad construction is to fit a sinusoidal description of temperature: $a_T \sin(c_T t + d_T) + b_T$, where a_T is half the yearly temperature amplitude, c_T is the frequency of the signal $2\pi/365$, d_T is the shift of the coldest period of the year and b_T is yearly mean temperature. Date, t , is expressed in Julian days. Gonad construction begins when the derivative, $a_T c_T \cos(c_T t + d_T)$, exceeds 0 and stops when it becomes negative.

2.3. Re-estimation of general parameters

The Pacific oyster exhibits a high reproductive effort in terms of mass, and its gametes have a high energy content. Thus, reproductive effort after conversion into energy is greater than estimates based on mass ratio. It was impossible to generate such large amounts of mass with energetic values consistent with published data without changing the values of some parameters: including μ_E , $[E_G]$, $\{\dot{p}_{Am}\}$ and $[\dot{p}_M]$ in particular.

In the previous version of the model (Bourlès et al., 2009), the chemical potential of reserves, μ_E , in J.g^{-1} of dry flesh mass was based on the Brody (1945) coefficient for glycogen, assuming that reserves consist mostly of glycogen. Kooijman (2010) recalculated the biochemical composition of the reserves in Pacific oyster, referred to as w_{CLP} , based on starvation experiments by Whyte et al. (1990). It is therefore possible to obtain another value of μ_E , based on these experiments, with a detailed protein, lipid and carbohydrate composition for reserves. We took the following parameters from Kooijman (2010): μ_{CLP} , the conversion factor for the energy content of a mole of carbohydrate, lipid or protein; M_{CHON} , the molar mass for carbon, hydrogen, oxygen and nitrogen and n_{CLP} , the CHON composition of a general compound of carbohydrate, lipid or protein (Kooijman, 2010, p. 146 and 150). We thus obtained:

$$\mu_E = \frac{\mu_{CLP} w_{CLP}}{M_{CHON} n_{CLP} w_{CLP}}$$

$$\text{with } \mu_{CLP} = (516 \ 616 \ 401), \ w_{CLP} = \begin{pmatrix} 0.341 \\ 0.159 \\ 0.500 \end{pmatrix}, \ n_{CLP} = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 \\ 2 & 1.92 & 1.61 \\ 1 & 0.12 & 0.33 \\ 0 & 0 & 0.28 \end{pmatrix} \text{ and } M_{CHON} = (12 \ 1 \ 16 \ 14)$$
(1)

This calculation gives a value of μ_E equal to 19600 J.g^{-1} , which should be compared with the 17500 J.g^{-1} used in the original model. Calculation of the chemical potential of reserves, μ_E , in

this way seems to be a more accurate approach, because it integrates lipids, carbohydrates and proteins into the description of reserve composition.

The mass ratio of the structure, d_V , is the ratio between the dry flesh mass and the wet flesh mass of the structure. It corresponds to the mass ratio of oysters without reserves or gonad. Oysters can be found in this condition in the field in winter or after long starvation experiments. [Deslous-Paoli and Héral \(1988\)](#) monitored oyster moisture content in the field over a period of three years. The maximum moisture content of the flesh was $d_V = 0.15$ in the winter. This value is consistent with the findings of [Whyte et al. \(1990\)](#), who showed that the moisture content of oysters in a starvation experiment stabilised at about 0.86.

To evaluate the cost of construction, $[E_G]$, we linked it to the chemical potential of structure, μ_V , according to the condition $[E_G] > d_V \mu_V$. $[E_G]$ is an intensive parameter that should therefore not vary between related species. We were therefore able to combine different seasonal studies of variations in the energy content of dry flesh mass to obtain an approximation for μ_V (Tab. 3). With this approach, we obtained a mean value of $15600 \text{ J.gDFM}^{-1}$. Two different techniques were used in these studies to obtain the energy content of the dry flesh mass: an indirect evaluation of protein, lipid and carbohydrate contents or a direct estimation through bomb calorimetry. For estimation of the chemical potential of structure alone, we chose a date on which the condition index or dry flesh mass was minimal, generally at the end of the winter, and calculated the energetic value of the flesh at this time, based on the energy conversions described above. The evaluation of chemical potential based on PLC (proteins, lipids and carbohydrates) generally results in an underestimation of the chemical potential of the flesh, due to the presence of a refractory fraction in the extraction process ([Beukema, 1997](#)), whereas bomb calorimetry generally overestimates the chemical potential of the flesh, due to the complete degradation of organic compounds.

We calculated $[E_G]$, by assuming that 60% of the energy invested in structure building process ([van der Veer et al., 2006](#)) and we noted it κ_G . Based on this assumption, $[E_G] = \frac{d_V \mu_V}{\kappa_G} = 3900 \text{ J.cm}^{-3}$ with $\mu_V = 15600 \text{ J.g}^{-1}$, $d_V = 0.15$ and $\kappa_G = 0.6$.

The value of $\{\dot{p}_{X_m}\}$ was evaluated from four experiments, see table 4. In each experiment, the number of cells ingested by oysters, \dot{J}_X , was calculated from the difference in cell concentration between a tank containing oysters and a similar (control) tank without oysters. Ingestion results for oysters reared in the presence of different phytoplankton concentrations were compiled to obtain a complete description of the functional response. \dot{J}_X values were converted into energy, using available data for the biochemical composition of algal species. A logistic functional response describing the variation of ingestion as a function of food concentration $\dot{p}_X = \frac{\{\dot{p}_{X_m}\}X}{X+X_k}$ was then adjusted to the data, for the determination of X_k and $\{\dot{p}_{X_m}\}$. In these four experiments, the mean value of $\{\dot{p}_{X_m}\}$ was $1025 \text{ J.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, giving a maximum specific assimilation rate $\{\dot{p}_{A_m}\}$ of $770 \text{ J.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$, assuming a food assimilation efficiency, κ_X , of 0.75 ([van der Veer et al., 2006](#)).

Taking into account the final length, fixed at 45 cm, as in [van der Veer et al. \(2006\)](#), the value of $[\dot{p}_M]$ can be deduced from the relationship $L_{\text{inf}} = \frac{\kappa[\dot{p}_{A_m}]}{\delta_M[\dot{p}_M]}$. The new value of $\{\dot{p}_{A_m}\}$ thus gives $[\dot{p}_M] = 44 \text{ J.d}^{-1}.\text{cm}^{-3}$. The value of $[E_m]$ was also changed to 4200 J.cm^{-3} , to ensure that energy conductivity remained similar ([van der Veer et al., 2006](#)). These changes improved the simulation of reproductive effort, but the gonado-somatic index triggering spawning in the previous model, GI , appeared to be unsuitable for triggering spawning with this new set of parameters. The value of GI triggering spawning at the time of observation is now 46%, based on observed spawning in the current dataset.

Species	Date chosen	μ_V in J.gDFM ⁻¹	Source	Method
<i>Ruditapes decussatus</i>	Jan. 1980	13061	Beninger and Lucas 1984, tab. 1 and 2	PLC
	07/12/1999	16071	Ojea et al. 2004, tab. 1 and 3	PLC
<i>R. philippinarum</i>	Jan. 1980	14598	Beninger and Lucas 1984, tab. 1 and 2	PLC
<i>Cerastoderma edule</i>	end of Dec.	11589	Navarro et al. 1989, fig. 2	PLC
<i>Mytilus edulis</i>	24/02/1977	13730	Zandee et al. 1980, tab. 1 and 3	PLC
	Apr. 1992	16201	Okumus and Stirling 1998, fig. 3 and tab. 2	PLC
	24/04/1973	19267	Dare and Edwards 1975, tab. 1	PLC
<i>C. gigas</i>	19/02/1980	17483	Héral and Deslous-Paoli 1983, tab. 2	Calo.
	19/02/1980	17665	Héral and Deslous-Paoli 1983, tab. 2	Calo.
	147 th day	13889	Whyte et al. 1990, tab. 1 and 2 and fig. 4	PLC
	19/02/1980	10578	Deslous-Paoli and Héral 1988, fig. 3 and 6	PLC
<i>Macoma balthica</i>	Sep. 1996	14149	Kang et al. 2000, fig. 6	PLC
	Mar. 1989	18396	Ruiz et al. 1992, tab. 2	PLC
	early Apr.	15056	Beukema and Bruin 1977, fig. 1, 2 and 4	PLC
	early Apr.	22175	Beukema and Bruin 1979, fig. 3 and tab. 2	Calo.
Mean		15600		

Table 3: Approximations of the chemical potential of structure for various bivalve species. The date, reference and method of estimation are indicated. Calo: calorimetry studies, PLC: biochemical studies.

Experiment	Species	\dot{p}_{X_m} in J.cm ⁻² .d ⁻¹	X_k in 10 ⁶ cells.L ⁻¹
Exp. 1	Iso. + Chaeto. + Skeleto.	763	48.7
Exp. 2	Iso.	1064	11.6
Exp. 3	Rhodo.	1516	9.1
Exp. 4	Iso.	758	21.1
Mean		1025	23

Table 4: Values of $\{\dot{p}_{X_m}\}$ and X_k obtained in ingestion experiments with various algae. Iso. = *Isochrysis aff. Galbana (Tiso)*, Chaeto. = *Chaetoceros calcitrans*, Skeleto. = *Skeletonema costatum* and Rhodo. = *Rhodomonas salina*. Data from Y. Bourles (*pers. com.* 2010).

2.4. Values of gonad parameters

We evaluated the new parameters, to ensure consistency with published data on energy and dry flesh mass in *C. gigas* and related species. In the standard DEB model for *C. gigas*, only the ratio between dry mass and wet mass for structure was used to calculate total dry flesh mass. As shown by [Deslous-Paoli and Héral \(1988\)](#), the whole mass ratio of the oyster changes greatly with reserve content and gametogenesis stage: from 0.15 in winter to 0.27 in summer. This suggests that the mass ratio must be different for reserves, gonad and structure. This result led us to combine together the mass ratio for the various compartments, to obtain a mass ratio for the whole body.

The mass ratio of the gonad, d_{Go} , is the ratio of dry flesh mass to wet flesh mass for the gonad. If we assume a constant ratio for each compartment, the mass ratio for the gonad can be quantified by determining the difference between the mass ratios observed before and after spawning. It can thus be calculated as $(MR_{bs} - \frac{DFM_{as}}{DFM_{bs}} MR_{as}) (\frac{DFM_{bs}}{DFM_{bs} - DFM_{as}})$, where bs is the measured ratio “before spawning” and as is that “after spawning”. Assuming $DFM_{bs} = 1.88$ g, $DFM_{as} = 1.07$ g, $MR_{bs} = 0.243$ and $MR_{as} = 0.196$ from [Deslous-Paoli and Héral \(1988\)](#), gives an estimate of $d_{Go} = 0.31$.

The energy allocated to gonad construction, E_{Go} , is transformed into gonad mass with the same equation used for structure: $DFM_{Go} = E_{Go} d_{Go} / [E_{Go}]$ where d_{Go} is the ratio between dry flesh mass and wet flesh mass for the gonad and $[E_{Go}]$ is the specific cost of gonad construction. The value of $[E_{Go}]$ is evaluated as described for $[E_G]$, see section 2.3. A compilation of studies on energetic values for the gonad in *C. gigas* and related species resulted in an estimate of 21630 J.gDFM⁻¹ for the chemical potential of gonad, see table 5. If we assume that 90 % of the energy invested in the gonads is used for construction, $\kappa_{Go} = 0.9$, we obtain a value of $[E_{Go}] = 7500$ J.cm⁻³.

Species	μ_{Go} in J.gDFM ⁻¹	Method	Source
<i>C. gigas</i>	25660	unknown	Hyun et al. (2001, tab. 1)
<i>C. gigas</i>	18605	PLC	Deslous-Paoli and Héral (1988, tab. 1)
<i>C. gigas</i>	17050	PLC	Ren et al. (2003, fig. 7)
<i>C. gigas</i>	21525	PLC	Berthelin et al. (2000, fig. 2)
<i>C. gigas</i>	27762	Calorimetry	Héral and Deslous-Paoli (1983, tab. 2)
<i>C. plicatula</i>	19448	PLC	Li et al. (2006, tab. 1)
<i>Ostrea edulis</i>	19061	Calorimetry	Rodhouse (1978, in text)
<i>Patella vulgata</i>	23950	Calorimetry	Workman (1983, tab. 2)
<i>Chlamys varia</i>	22157	Calorimetry	Shafee and Lucas (1980, in text)
Mean	21630		

Table 5: Approximations of the chemical potential of the gonad, μ_{Go} , for various species.

The addition of a new state variable improved description of the experiment of [Li et al. \(2009\)](#). In this experiment, a single population of oysters was divided into two subpopulations: one in which spawning was induced before the experiment and one without spawning induction. These two subpopulations were then starved. The main result of this experiment was a difference in the rate of weight loss between the two subpopulations ([Fig. 2](#)). The form of this difference could not be correctly represented by the DEB model of [Bourlès et al. \(2009\)](#), but can now be described with the specific assumption added for the description of the gonad and its resorption in

cases of extreme starvation. The calibration of the model with these data gave a gonad resorption yield, Y_{Go} , of 0.25.

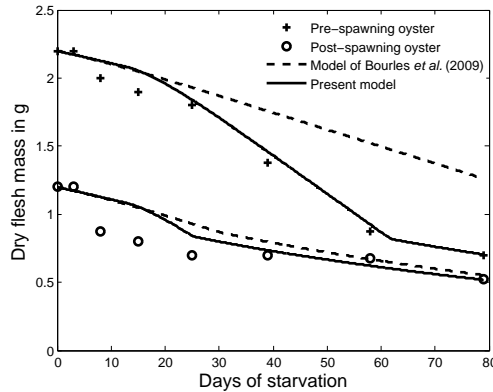


Figure 2: Simulation of the starvation experiment of Li et al. (2009) by the model of Bourlès et al. (2009) and the extended model for gonad presented here.

2.5. Datasets and forcing variables

For the purposes of this study, a one-year-old oyster population was transplanted to four sites along the French coast in 2008 and 2009. These sites were chosen because they were either traditional spat-collecting areas, such as the bay of Arcachon and the bay of Marennes-Oléron, or new areas of natural reproduction in which *C. gigas* is invasive, such as the bay of Bourgneuf or the bay of Brest (Fig. 3). Oysters were transplanted each year, at the beginning of March, *i.e.* before the start of gametogenesis. A sample of 30 individuals was collected from each site once every fortnight. The flesh of each oyster was drained until all free water had been released and was then weighed to obtain wet flesh mass (WFM). The flesh was then freeze-dried to remove all the remaining water, to obtain the dry flesh mass (DFM).

At each site, water temperature was measured with a high-frequency probe that took one measurement every 30 minutes. Daily mean temperature was then calculated for use as a forcing variable. For Arrhenius correction of the rates in both models, daily mean temperature was smoothed, through the use of a moving average with a five-day span. Arrhenius correction of rates was then applied for both assimilation and maintenance rates, as described by Bourlès et al. (2009), using the parameters described in table 2.

As in the study by Bourlès et al. (2009), food was also quantified at each site. Data were obtained from the IFREMER REPHY network, which identifies and counts phytoplankton species. The following method was used: duplicate samples of 1 litre of water each were sampled at a depth of 1 metre below the surface. These samples were immediately fixed with lugol solution (1 mL per litre of sea water). Phytoplankton species were then identified and counted under a light microscope, by an experienced technician, at the laboratory. These data were interpolated daily, by piecewise cubic Hermitian interpolation (pchip) in Matlab R14 (The MathWorks Inc.).

2.6. Field and theoretical simulations

Simulations were made in both Matlab R14 (The MathWorks Inc.) and STELLA 8.1 (High Performance Systems Inc.) software, with both programs giving similar results, with only slight

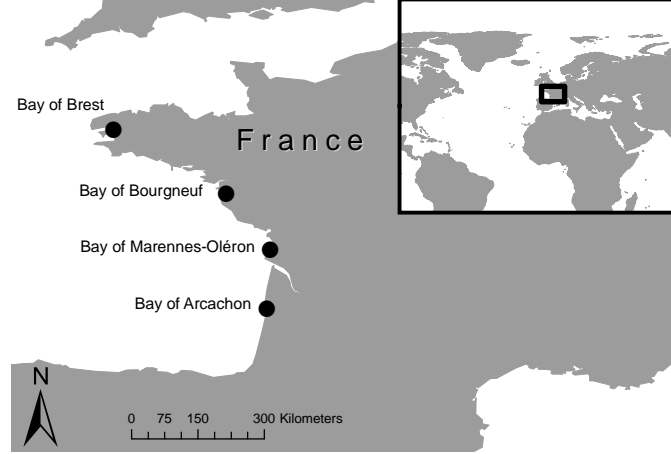


Figure 3: Location of the four study sites along the Atlantic coast of France

differences due to differences in the integration procedures used.

For field simulations, the state variables of the model were initialised by making assumptions about the energy distribution of the oyster at the start of the experiments. The gonad compartment was considered empty and the proportion of energy in each compartment were selected so as to reproduce both the dry flesh mass and the mass ratio observed at the beginning of the experiment. Dry flesh mass was obtained from the four state variables, with the following equation (Eq. 2):

$$DFM = \frac{E + E_R}{\mu_E} + \frac{E_V d_V}{[E_G]} + \frac{E_{Go} d_{Go}}{[E_{Go}]} \quad (2)$$

We calibrated X_k manually to obtain the observed dry flesh mass before spawning. The goodness of fit of the simulation was evaluated by calculating the coefficient of determination, R^2 , between observed and simulated values, and a , the slope of the regression $\bar{X} = aX$, where \bar{X} are simulated values and X observed values. We evaluated the goodness of fit of the reproductive effort, RE , of the model, by calculating the proportion of error with respect to the observed reproductive effort as: $S = \frac{|RE_{obs} - RE_{sim}|}{RE_{obs}}$. RE_{obs} and RE_{sim} were estimated by calculating the difference in dry flesh mass before and after spawning, on the sampling dates.

For theoretical simulations, the spring bloom was modelled with the Gaussian equation: $X = a_X \exp(-\frac{(t-b_X)^2}{2c_X}) + d_X$, where a_X is the concentration at the peak of the bloom, b_X is the Julian day on which the bloom occurred, c_X is the duration of the bloom and d_X is the concentration of phytoplankton outside the bloom period. Only the parameters b_X and c_X vary in theoretical simulations, because a_X and d_X values are fixed at commonly observed values, $1.8 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$ and $2 \cdot 10^5 \text{ cells.L}^{-1}$, respectively. The temperature is described by the sinusoidal function used for the beginning and ending of gonad construction, with variation of the parameters a_T and b_T , whereas c_T and b_T are fixed at the commonly observed values $2\pi/365$ and -2.07 , respectively. For each of the four parameters varying in theoretical simulations, we chose to study 11 values from the range of variation observed in the dataset for each parameter. To improve the representation, in simulations for which spawning triggers were never fulfilled, results were replaced by a very late spawning date and by the overall mean for the number of oocytes produced.

3. Results

3.1. Field simulations with the two versions of the model

The simulations obtained with the model of [Bourlès et al. \(2009\)](#) is consistent with observations for both the spring and summer periods, but show a low fit for the autumn period ([Fig. 4](#)). In spring, an exception was identified for the bay of Brest in 2009, for which the growth observed in April and May is not reproduced by the model, whatever the X_k parameter chosen. However, despite these reasonably good descriptions of spring growth, simulations with this version of the DEB model do not accurately reflect the magnitude of the reproductive effort in summer. This effort was greatly underestimated in the bay of Marennes-Oléron, in both years (errors of 59 and 38% for 2008 and 2009, respectively), in the bay of Bourgneuf (errors of 35% and 29% for 2008 and 2009, respectively) and in the bay of Arcachon in 2009 (error of 41%), see [table 7](#). Reproductive effort was simulated satisfactorily in the bay of Arcachon and bay of Brest in 2008. In autumn, oyster dry flesh mass was greatly overestimated for Arcachon in 2009 and for the bay of Bourgneuf in both years. The other simulations, for the bays of Arcachon, Marennes-Oléron and Brest in 2008, are more satisfactory, although some small discrepancies are observed, *e.g.* for Marennes-Oléron in 2008, for which the simulated autumnal growth is more pronounced than the observed growth.

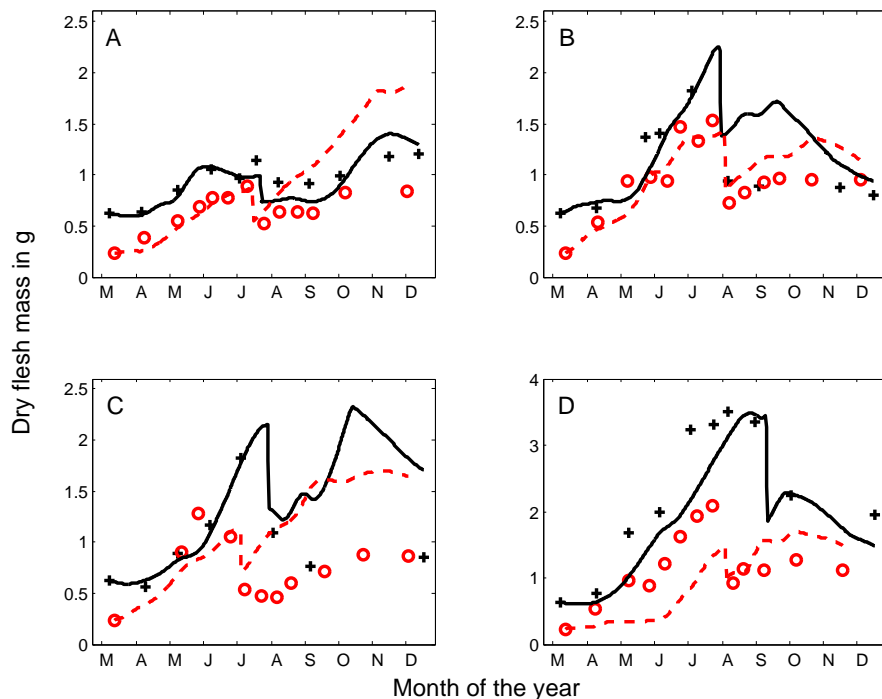


Figure 4: Simulations (continuous line for 2008 and dotted line for 2009) of the observed dry flesh mass (crosses for 2008 and circles for 2009), based on the DEB model of [Bourlès et al. \(2009\)](#) for the Bay of Arcachon (A), the bay of Marennes-Oléron (B), the bay of Bourgneuf (C) and the bay of Brest (D).

Two sets of data stand out for having very high calibrated values of X_k : the bay of Arcachon, in 2008 and the bay of Brest in 2009 (Tab. 6). In the bay of Brest in April and May 2009, some of the phytoplankton samples were lost. X_k is thus underestimated in this simulation, due to an underestimation of the forcing variable. This also explains the poor description of spring growth for these datasets. The highest X_k value is that obtained for Arcachon bay in 2008. During this season, no oyster growth was observed in Arcachon despite a high phytoplankton concentration (2008 mean: $390000 \text{ cells.L}^{-1}$), resulting in a value of $0.88 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$ for X_k . By contrast, relatively low values are used for the bay of Brest in 2008 and the bay of Arcachon in 2009.

Simulations made with the new version of the model differ only slightly from those made with the previous version (Fig. 5). In spring, predicted growth closely matches observations for almost every simulation, but the same exceptions persist for the simulation of the year 2009 in the bay of Brest. In summer, reproductive effort is better reproduced by the new version of the model at almost all sites; the error on spawning is less than 20% for four simulations, see table 7. Three simulations of spawning show no improvement with the new model: the bay of Brest in 2008 and 2009, where no difference is observed, and the bay of Arcachon in 2008, where the new model estimates spawning effort at twice the observed value. In autumn, no improvement is shown in this version compared with the previous one and the same discrepancies occur at the same sites and in the same years. The values of X_k used in the revised model are systematically higher than those for the previous model, but yield the same variations between sites and years.

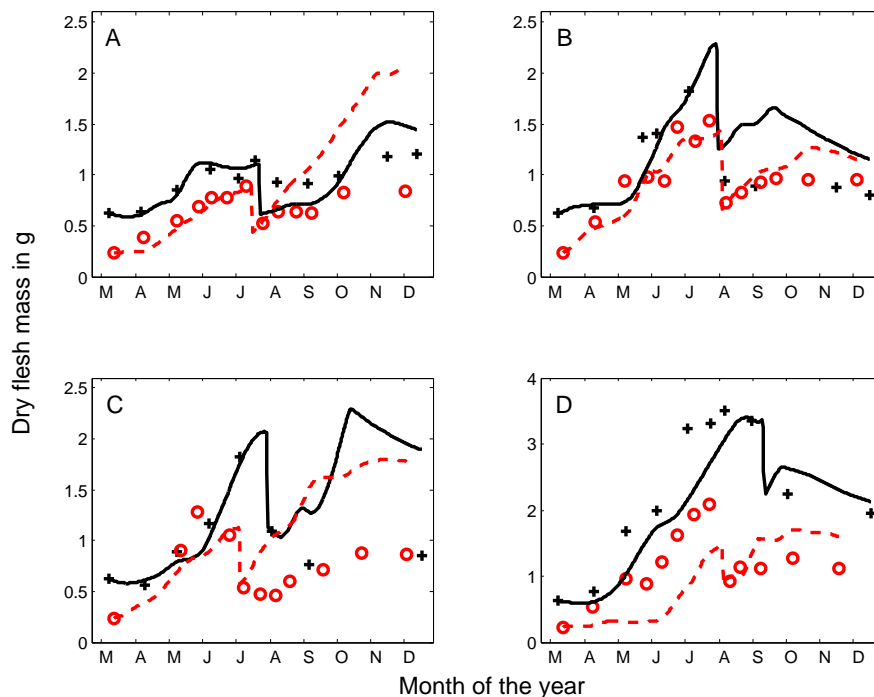


Figure 5: Simulations (continuous line for 2008 and dotted line for 2009) of observed dry flesh mass (crosses for 2008 and circles for 2009) with the extended DEB model for the bay of Arcachon (A), the bay of Marennes-Oléron (B), the bay of Bourgneuf (C) and the bay of Brest (D).

	Arcachon		Marennes-Oléron		Bourgneuf		Brest	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
Bourles	0.88	0.36	0.57	0.45	0.45	0.55	0.27	0.18
Present	1.2	0.45	0.85	0.63	0.73	0.72	0.48	0.27

Table 6: Values of X_k used in simulations, in 10^6 cells.L⁻¹.

If we compare the two versions of the DEB model on the basis of the spawning indicator S (Tab. 7), a large improvement can be seen with the new version of the model, which fails to reproduce the reproductive effort only for certain sites and some years. However, on the basis of global indicators, such as R^2 or the slope of the regression a (Tab. 7), no clear evidence of improvement emerges, with R^2 and slopes fairly similar for all simulations. Neither model correctly reproduced growth variation in the bay of Bourgneuf: R^2 are low for 2008 and 0 for 2009, while the slope shows a clear overestimation of the recorded data by the models. This poor fit may be accounted for by the sampling of the phytoplankton at this site at some distance from the study site housing the oysters.

Index	Model	Arcachon		Marennes-Oléron		Bourgneuf		Brest	
		2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
R^2	Bourles	0.78	0.44	0.33	0.54	0.35	0.00	0.86	0.13
	Present	0.76	0.44	0.33	0.66	0.27	0.01	0.77	0.14
a	Bourles	0.97	1.32	1.05	1.04	1.15	1.35	0.86	0.72
	Present	1.02	1.34	1.07	1.00	1.11	1.36	0.88	0.71
S	Bourles	0.08	0.41	0.59	0.38	0.35	0.29	0.07	0.78
	Present	1.03	0.12	0.43	0.18	0.09	0.03	0.33	0.69

Table 7: Comparison of three indicators of the goodness of fit for simulations with the Bourles model and the model presented here. R^2 is the coefficient of determination, a is the slope of the regression of predicted values against observed values and S is the error made on reproductive effort

3.2. Theoretical simulations

We report here our use of the improved version of the model to investigate the combined effect of temperature and phytoplankton on reproductive effort and spawning date. We carried out theoretical simulations with four varying parameters, at low (Fig. 6) and high (Fig. 7) X_k values. For each simulation, spawning date and the number of oocytes produced were calculated when spawning triggers were fulfilled. The values obtained for each combination of parameters were projected onto a two-dimensional plane by taking means for the other two dimensions.

At low values of X_k , indicating high food quality, the main factor influencing spawning date is temperature: yearly mean temperature in particular (Fig. 6). The threshold of 19°C is the final trigger condition to be fulfilled in this case. If this temperature threshold is not reached, no spawning occurs - as in the left bottom corner of figure (Fig. 6). The food forcing variable has an effect on spawning date only if the phytoplankton bloom occurs after April, *i.e.* after the 130th day of the year. As a result, spawning date varied between the end of June (Julian day 175) and mid July (Julian day 195). The number of oocytes produced depends on both temperature and food. For temperature, yearly amplitude is the main factor affecting the number of oocytes produced whereas, for food, the main factor is the duration of the bloom. If the bloom occurs

late in the season, spawning is delayed, but more oocytes are produced, as gametogenesis occurs over a longer period in warmer waters.

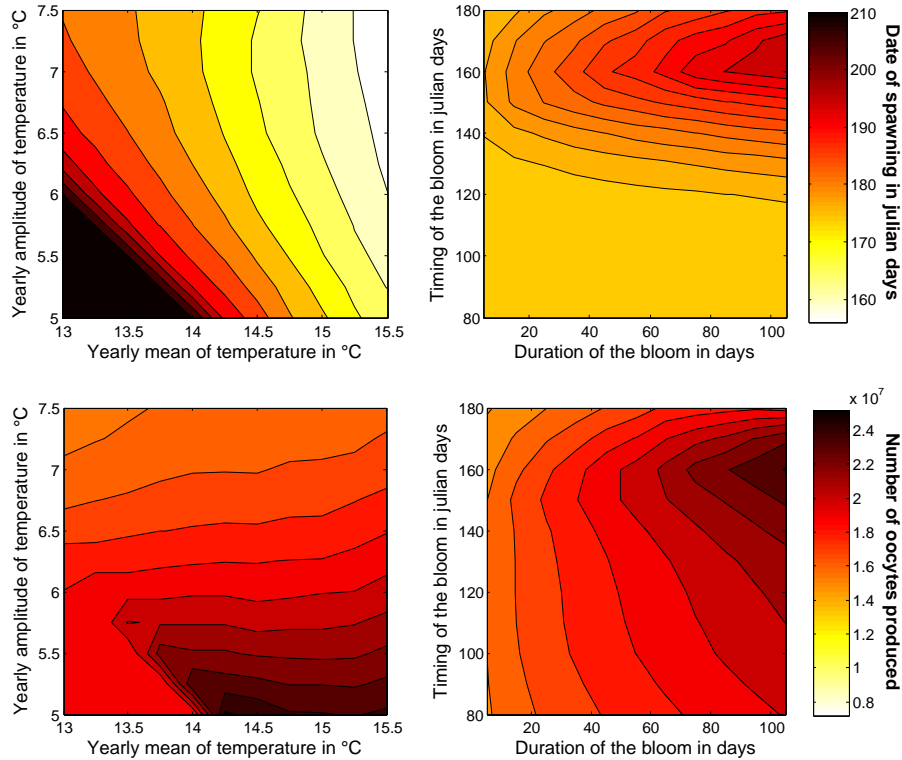


Figure 6: Theoretical simulations of spawning date (top) and the number of oocytes produced (bottom) with a low X_k value ($X_k = 0.45 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$) for four varying parameters: yearly temperature amplitude and yearly mean temperature; timing and duration of spring bloom. The results obtained are projected onto two-dimensional planes for temperature (left) and food parameters (right).

At high values of X_k , corresponding to low food quality, a similar pattern was observed for spawning date. Yearly mean temperature is again the main factor affecting spawning date (Fig. 7). However, early blooms, *i.e.* occurring before mid March, cause more delay to spawning date: from the end of June (Julian day 175) to the end of July (Julian day 208). If we compare these results with those presented in the previous figure, we can see that the spawning date is delayed by the same combination of parameters. When X_k has a high value, temperature does not influence the number of oocytes produced. Comparison with the previous figure shows that both temperature and bloom effects on the number of oocytes produced are negligible compared with the effect of the X_k parameter.

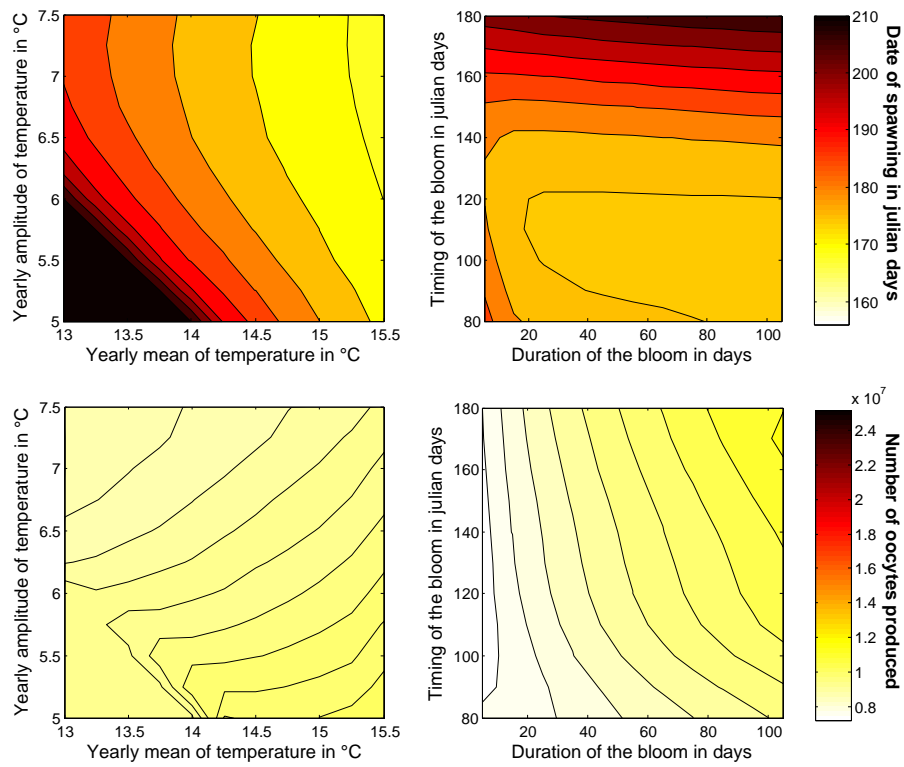


Figure 7: Theoretical simulations of spawning date (top) and the number of oocytes produced (bottom) with a high X_k value ($X_k = 1.2 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$) for four varying parameters: yearly temperature amplitude and yearly mean temperature, and timing and duration of the spring bloom. The results obtained are projected onto two-dimensional planes for temperature (left) and food parameters (right).

4. Discussion

4.1. Improvement of the model

In this study, we modified the value of five important parameters in the oyster DEB model: $\{\dot{p}_{Am}\}$, $[\dot{p}_M]$, $[E_G]$, $[E_m]$ and μ_E . We also increased the complexity of the description of energy allocation to reproduction by adding one state variable E_{Go} and three related parameters: d_{Go} , $[E_{Go}]$ and Y_{Go} . These changes do not fundamentally alter the dynamics of the model, as only slight differences are detected between the two sets of simulations we made, but our modifications improve the estimation of reproductive effort at spawning. These similar dynamics for two different versions of the DEB model indicate that future research must focus more on energy acquisition than on energy use.

Concerning the re-estimation of parameters, higher $\{\dot{p}_{Am}\}$ values increase the rate of energy intake by oysters, but this additional energy is dissipated by increases in the cost of maintenance $[\dot{p}_M]$ and the cost of construction of structure and gonad, $[E_G]$ and $[E_{Go}]$. In short, in this model, the oyster is able to obtain more energy from the environment to construct flesh with a higher energy content. By contrast to the previous version described by [van der Veer et al. \(2006\)](#), this new version of the model is consistent with ingestion experiments giving a $\{\dot{p}_{Am}\}$ value of $770 \text{ J.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$. This value is close to the value of $670 \text{ J.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$ reported by [Ren and Schiel \(2008\)](#) at 20°C . This parameter is one of the most sensitive of the model ([Bacher and Gangnery, 2006](#)), but its modification can lead to a similar dynamic if the parameters controlling energy use are also changed. The parameter values used here remain debatable, and their evaluation must be considered a continuing process (for parameters estimation, see [Saraiva et al., 2011](#), this issue). However, based on the results of this work, we suggest that determination of the value of $\{\dot{p}_{Am}\}$, associated with the energy content of the flesh, should be the first step for parameter evaluation.

It proved difficult to find a simple rule for activation of the flux of gamete mobilization and to develop a suitable formulation for this. Modifications to the standard DEB model of this type have already been proposed by [Pecquerie et al. \(2009\)](#) for anchovy. For the beginning and ending of gametogenesis, the anchovy models initiate the batch preparation of eggs if surface temperature exceeds a particular threshold and the preparation ends when there is no longer enough energy available ([Pecquerie et al., 2009](#)). We used a derivative of temperature as the signal for beginning and ending gametogenesis because, for oysters, the threshold seems to be site-specific and thus difficult to fix ([Ruiz et al., 1992](#); [Castaños et al., 2009](#)). [Pecquerie et al. \(2009\)](#) proposed a flux based on catabolic flux, which depends on the structural volume, V , alone, with no effect of reproductive reserves. We also derived the flux of gamete mobilization from the catabolic flux and obtained a complex energy flux dependent on the reproductive reserves, E_R . It permits us to obtain a flux that stops if E_R is empty. As this flux is also used in winter to meet somatic maintenance costs, theoretical considerations are still required, to find a simpler formulation with an axiomatic approach, compatible with DEB theory.

A key feature of this model that is crucial for energy allocation to reproduction is its flexibility concerning the origin of the energy required to satisfy maintenance costs. Our new version effectively describes an auxiliary mobilisation rate of energy from the buffer allocated to reproduction, and even from an existing gonad. With these changes, the model is close to describing a "supply system" for organisms fixed in place for feeding. The addition of resorption processes to the model, such as the mobilisation of energy from the gonad, increases the ability of the model to simulate the temporal adaptation, by the organism, of the amount of energy it allocates to reproduction: the amount of energy allocated to reproduction is never definitive and the resulting investment in reproduction may therefore be very different from expectations based on " κ -rules",

which postulate that a constant fraction of energy is allocated to reproduction. From an evolutionary perspective, this feature may have additional implications, because it strengthens the link between reproductive effort and environmental variability.

4.2. Insight gained from modelling

At low X_k values (high food quality), spawning date depends principally on temperature, consistent with the day-degree method used in hatcheries to determinate when oysters are ripe (Mann, 1979). However, the application of this method in the field has been shown to be problematic (Steele and Mulcahy, 1999), perhaps because food quantity and quality were not taken into account. This was confirmed by our results, which indicate that the day-degree method would not be able to predict the date of gonad maturity in an environment in which the quantity and quality of food did not remain constant.

In invasive species, temperature is often seen as imposing the northern limit for spawning and, thus, as the factor limiting northward expansion (Diederich et al., 2005; Wrangle et al., 2009). Spawning may occur in this context, but resorption occurs in other, cooler, years. We estimate the energy yield of emergency resorption to be 25% and, if we assume that the yield of resorption is the same in the absence of spawning, this represents the reallocation of a large amount of energy to reproduction in the next year. Such a mechanism has already been proposed to account for the ability of oysters from productive ecosystems to achieve gametogenesis without food (Cannuel and Beninger, 2005). In ecosystems in which spawning does not occur every year, this mechanism may therefore increase the variability of the number of gametes released and facilitate the invasion of northern areas when conditions are favourable.

The most striking difference in growth was observed in 2008, between the bay of Brest and the bay of Arcachon. This difference in growth does not seem to be related to phytoplankton concentration, because bloom sizes are similar at these two sites (data not shown). In our simulations, this difference in growth at the same phytoplankton concentration affected the X_k value: $0.48 \cdot 10^6$ cells.L⁻¹ for Brest, versus $1.2 \cdot 10^6$ cells.L⁻¹ for Arcachon. Our theoretical simulations show that this parameter has a profound effect on reproductive effort. Another illustration of the impact of X_k value on reproduction is provided by the simulation of the year 2008 for the bay of Arcachon. If we relax the spawning at a fixed date conditions used in the results section and instead make use of environmental triggers, it is possible to obtain a better simulation by slightly increasing X_k (Fig. 8). With a higher value for X_k , spawning no longer occurs, because gonad resorption begins before the gonado-somatic ratio for spawning is reached. This simulation without spawning give results closer to the observed dry flesh mass until autumn and reproduces the slow decrease in dry flesh mass in June, with only a small change in the value of X_k . Very high values of X_k may thus even impede spawning in some cases.

As previously pointed out (S. Pouvreau 2009, personal communication), X_k variability between simulations is a black box that still includes a mixture of different effects, such as food quality and the quality of the proxy used as a forcing variable (e.g. simulation of the bay of Brest in 2009), phenotypic variability, zootechnical conditions or pollution effects. The variability of X_k poses a problem in the DEB models for almost all shellfish species (Pouvreau et al., 2006; Ren and Schiel, 2008; Rosland et al., 2009; Troost et al., 2010).

One way of improving the food proxy used in DEB models is to add other trophic resources. Isotopic studies have revealed that oysters have other complementary sources of food (e.g. Lefebvre et al., 2009). The further development of the oyster DEB model with isotope dynamics may provide additional information about the importance of complementary food sources (see Emery et al., 2011, this issue).

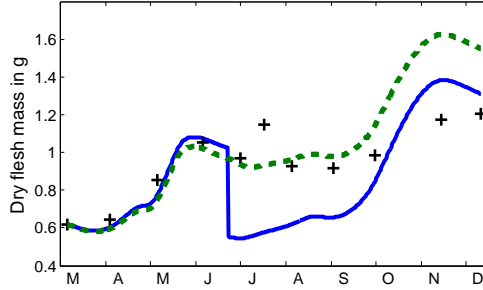


Figure 8: Simulations in Arcachon Bay in 2008, using spawning triggers, with $X_k = 1.2 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$ (continuous line) and $X_k = 1.4 \cdot 10^6 \text{ cells.L}^{-1}$ (dotted line).

Another approach would involve focusing on improving the available food proxy chosen (Bourlès et al., 2009). The use of phytoplankton cell counts has raised questions about the quality of some phytoplankton species, such as *Leptocylindrus minimus* (S. Pouvreau 2009, personal communication) or *Tetraselmis suecica* (Bourlès et al., 2009). An important assumption concealed behind the functional response of the DEB model is that *C. gigas* displays the same behaviour with all species of phytoplankton, although a valvometry study by Tran et al. (2010) showed that this is not the case when comparing a non-toxic alga, *Isochrysis galbana*, with a toxic species, *Alexandrium minutum*. Moreover, Comeau et al. (2010) showed, by studying chlorophyll uptake, that oysters may not feed on some autumn blooms.

On a more fundamental level, even the choice of the equation for the functional response has an impact on model dynamics (Fussmann and Blasius, 2005). Poggiale et al. (2010) showed that this effect also occurs with more complex models, such as the DEB model of nutrient-phytoplankton-zooplankton food chains. They reached the same conclusion as Gentleman and Neuheimer (2008): details of physiological uptake are of primordial importance for the dynamics of the model.

Finally, both experimental and fundamental analyses have highlighted the need for more detailed field studies on the phytoplankton diet of oysters. We suggest that further progress in studies of oyster phytoplankton preferences could be made in the field, through the use of experimental designs such as that involving the apparatus described by Comeau et al. (2010). We see little point in further increasing the complexity of this DEB model until the issue of phytoplankton quality is better understood.

5. Conclusion

In conclusion, our results highlight the sensitivity of this DEB model to the parameters of the functional response. We show here that a change in the value of the maximum assimilation rate, $\{\dot{p}_{Am}\}$, allowed a better respect of experimental information concerning the energy content of the flesh, without changing the overall dynamics, if we also simultaneously change three fundamental parameters: $[\dot{p}_M]$, $[E_G]$ and $[E_m]$. In theoretical simulations, it appears that spawning date is driven by mean annual temperature and is disconnected from food abundance, with only a slight effect of the value of the half-saturation coefficient, X_k . However, reproductive effort depends strongly on the value of X_k . As the variations of this parameter in the field remain poorly

understood, we urge that new field studies be made on phytoplankton preferences of oysters to pursue our comprehension of the reproductive effort.

Acknowledgements

This research was part of the VeLyGer project supported by the French Ministry of Agriculture (DPMA), the European Community (FEP) and IFREMER (conv. n°30 114-2008). This study benefited from intensive discussions with D. Maurer, I. Auby and members of the AquaDEB group led by M. Alunno-Bruscia. It was made possible by the assistance of the personnel from IFREMER LER, who carried out biometric measurements of oysters in the field: F. d'Amico for the bay of Arcachon, S. Robert, P. Guilpain, and J.-L. Seugnet for the bay of Marennes-Oléron, S. Breerette and B. Hitier for the bay of Bourgneuf and P. Le Souchu for the bay of Brest. This work also made intensive use of the abundances of phytoplankton species measured by the REPHY network, led by C. Belin. Finally, I. Bernard would like to thank IFREMER and the Conseil Regional de Poitou-Charentes (France) for providing support for this study in the form of a scholarship. Finally, we would like to thank H. McCombie and Julie for the English correction of this manuscript.

Appendix A. Derivation of gamete mobilization from the reproductive reserve

The dynamics of E_R was derived in the same way as the dynamics of E in Kooijman (2010, p. 37-41). If, for the sake of simplicity, we ignore \dot{p}_J , then we can write:

$$\frac{dE_R}{dt} = (1 - \kappa)\dot{p}_{C1} - \dot{p}_{C2} \quad (\text{A.1})$$

Assuming that $[E_R] = E_R/V$, the equation A.1 becomes:

$$\frac{d[E_R]}{dt} = (1 - \kappa)[\dot{p}_{C1}] - [\dot{p}_{C2}] - \frac{[E_R]}{V} \frac{dV}{dt} \quad (\text{A.2})$$

where $[\dot{p}_{C*}]$ is \dot{p}_{C*}/V , with * equal to 1 or 2.

Furthermore, as we also know that $\frac{dV}{dt} = \frac{\kappa\dot{p}_{C1} - \dot{p}_{M1}}{[E_G]}$, from the previous equation (Eq. A.2) we obtain:

$$\frac{d[E_R]}{dt} = (1 - \kappa)[\dot{p}_{C1}] - [\dot{p}_{C2}] - [E_R] \frac{\kappa[\dot{p}_{C1}] - [\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} \quad (\text{A.3})$$

Moreover, as for the dynamics of reserves (page 37), the general form of the dynamics of $[E_R]$ can be written as:

$$\frac{d[E_R]}{dt} = (1 - \kappa)[\dot{p}_{C1}] - H([E_R]|V) + ([E_R^*] - [E_R])G([E_R]|V) \quad (\text{A.4})$$

where H and G are functions of $[E_R]$ and V , and G is a function that is null at steady state. Due to the seasonal dynamics of $[E_R]$, the concept of equilibrium is meaningless here and G is thus assumed to be null. As E and E_R are of the same nature, the same F function used in the development of E dynamics (page 39) can also be used here: $F = \{\dot{p}_{Am}\}/[E_m]V^{-1/3}[E_R]$. We thus obtain the following formula:

$$\frac{d[E_R]}{dt} = (1 - \kappa)[\dot{p}_{C1}] - \frac{\{\dot{p}_{Am}\}[E_R]}{[E_m]V^{1/3}} \quad (\text{A.5})$$

From equation A.5 and A.3, we now obtain the formula for $[\dot{p}_{C2}]$:

$$\begin{aligned}
[\dot{p}_{C2}] &= (1 - \kappa)[\dot{p}_{C1}] - \frac{d[E_R]}{dt} - [E_R] \frac{\kappa[\dot{p}_{C1}] - [\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} \\
&= \frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}} [E_R] - [E_R] \frac{\kappa[\dot{p}_{C1}] - [\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} \\
&= [E_R] \left(\frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} - \frac{\kappa[\dot{p}_{C1}]}{[E_G]} \right) \\
&= [E_R] \left(\frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} - \frac{\kappa[E]\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}([E_G] + \kappa[E])} - \frac{[\dot{p}_{M1}]\kappa[E]}{[E_G]([E_G] + \kappa[E])} \right) \\
&= [E_R] \left(\frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} \right) \left(1 - \frac{\kappa[E]}{[E_G] + \kappa[E]} \right)
\end{aligned} \tag{A.6}$$

Thus, we finally obtain the formula of \dot{p}_{C2} :

$$\dot{p}_{C2} = E_R \left(\frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{[E_m]V^{1/3}} + \frac{[\dot{p}_{M1}]}{[E_G]} \right) \left(1 - \frac{\kappa[E]}{[E_G] + \kappa[E]} \right) \tag{A.7}$$

References

- Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Gouilletquer, P., Pouvreau, S., 2011. A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *J. Sea Res.*
- Auby, I., Maurer, D., 2004. Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Tech. Rep. 203 p., IFREMER.
- Bacher, C., Gangnery, A., 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *J. Sea Res.* 56, 140–155.
- Beninger, P. G., Lucas, A., 1984. Seasonal variations in condition, reproductive activity, and gross biochemical composition of two species of adult clam reared in a common habitat: *Tapes decussatus* L. (Jeffreys) and *Tapes philippinarum* (Adams & Reeve). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 79 (1), 19–37.
- Berthelin, C., Kellner, K., Mathieu, M., 2000. Storage metabolism in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) in relation to summer mortalities and reproductive cycle (West Coast of France). *Comp. Biochem. Physiol. B: Biochem.* 125, 359–369.
- Beukema, J., Bruin, W., 1979. Calorific values of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 37 (1), 19–30.
- Beukema, J., Bruin, W. D., 1977. Seasonal changes in dry weight and chemical composition of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.* 11 (1), 42–55.
- Beukema, J. J., 1997. Caloric values of marine invertebrates with an emphasis on the soft parts of marine bivalves. *Oceanogr. Mar. Biol.* 35, 387–414.
- Bourlès, Y., Alunno-Bruscia, M., Pouvreau, S., Tollu, G., Leguay, D., Arnaud, C., Gouilletquer, P., Kooijman, S., 2009. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *J. Sea Res.* 62 (2-3), 62–71.
- Brody, S., 1945. Bioenergetics and growth. Hafner Press.
- Cannuel, R., Beninger, P. G., 2005. Is oyster broodstock feeding always necessary? A study using oocyte quality predictors and validators in *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living. Resour.* 18, 35–43.
- Castaños, C., Pascual, M., Camacho, A. P., 2009. Reproductive biology of the nonnative oyster, *Crassostrea gigas* (thunberg, 1793), as a key factor for its successful spread along the rocky shores of northern Patagonia, Argentina. *J. Shellfish Res.* 28 (4), 837–847.
- Chavez-Villalba, J., Barret, J., Mingant, C., Cochard, J. C., Le Pennec, M., 2002a. Autumn conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: a new approach. *Aquaculture* 210, 171–186.
- Chavez-Villalba, J., Pommier, J., Andriamiseza, J., Pouvreau, S., Barret, J., Cochard, J.-C., Le Pennec, M., 2002b. Broodstock conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: origin and temperature effect. *Aquaculture* 214 (1-4), 115–130.

- Comeau, L., Sonier, R., Lanteigne, L., Landry, T., 2010. A novel approach to measuring chlorophyll uptake by cultivated oysters. *Aquacult. Eng.* 43 (2), 71–77.
- Dare, P., Edwards, D., 1975. Seasonal changes in flesh weight and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in the Conwy Estuary, North Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 18 (2), 89–97.
- Deslous-Paoli, J.-M., Héral, M., 1988. Biochemical composition and energy value of *Crassostrea gigas* (Thunberg) cultured in the bay of Marennes-Oléron. *Aquat. Living. Resour.* 1, 239–249.
- Deslous-Paoli, J.-M., Héral, M., Berthomé, J.-P., Razet, D., Garnier, J., 1982. Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981 : aspects biochimiques et énergétiques. *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.* 45 (4), 319–327.
- Diederich, S., Nehls, G., van Beusekom, J. E. E., Reise, K., 2005. Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers? *Helgol. Mar. Res.* 59 (2), 97–106.
- Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M., Kooijman, S. A. L. M., 2011. Understanding the dynamics of ^{13}C and ^{15}N in soft tissues of the oyster *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEBs). *J. Sea Res.*, –.
- Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., Le Penne, M., Pouvreau, S., 2005. Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture* 250 (1-2), 458–470.
- Fussmann, G., Blasius, B., 2005. Community response to enrichment is highly sensitive to model structure. *Biol. Lett.* 1, 9–12.
- Gentleman, W. C., Neuheimer, A. B., 2008. Functional responses and ecosystem dynamics: how clearance rates explain the influence of satiation, food-limitation and acclimation. *J. Plankton Res.* 30 (11), 1215–1231.
- Grosberg, R. K., Levitan, D. R., 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends Ecol. Evol.* 7 (4), 130–133.
- Honkoop, J. C., van der Meer, J., Beukema, J. J., Kwast, D., 1998. Does temperature-influenced egg production predict the recruitment in the bivalve *Macoma balthica*? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164, 229–235.
- Héral, M., Deslous-Paoli, J., 1983. Valeur énergétique de la chair de l'huître *Crassostrea gigas* estimée par mesures microcalorimétriques et par dosages biochimiques. *Oceanol. Acta* 6 (2), 193–199.
- Hughes, T. P., Baird, A. H., Dinsdale, E. A., Moltschaniwskyj, N. A., Pratchett, M. S., Tanner, J. E., Willis, B. L., 2000. Supply-side ecology works both ways: the link between benthic adults, fecundity, and larval recruits. *Ecology* 81 (8), 2241–2249.
- Hyun, K., Pang, I., Klinck, J. M., Choi, K., Lee, J., Powell, E. N., Hofmann, E. E., Bochenek, E. A., 2001. The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study. *Aquaculture* 199 (1-2), 41–62.
- Kang, C., Park, M., Lee, P., Choi, W., Lee, W., 2000. Seasonal variations in condition, reproductive activity, and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in suspended culture in two coastal bays of Korea. *J. Shellfish Res.* 19 (2), 771–778.
- Kooijman, S., 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press.
- Kraeuter, J. N., Buckner, S., Powell, E. N., 2005. A note on a spawner–recruit relationship for a heavily exploited bivalve: the case of northern quahogs (hard clams), *Mercenaria mercenaria* in great south bay New York. *J. Shellfish Res.* 24 (4), 1043–1052.
- Lefebvre, S., Leal, J. C. M., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Galois, R., 2009. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 82 (3), 415–425.
- Li, Q., Liu, W., Shirasu, K., Chen, W., Jiang, S., 2006. Reproductive cycle and biochemical composition of the Zhe oyster *Crassostrea plicatula* Gmelin in an eastern coastal bay of China. *Aquaculture* 261 (2), 752–759.
- Li, Y., Qin, J. G., Li, X., Benkendorff, K., 2009. Spawning-dependent stress response to food deprivation in Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 286 (3-4), 309–317.
- Lipcius, R. N., Stockhausen, W. T., 2002. Concurrent decline of the spawning stock, recruitment, larval abundance, and size of the blue crab *Callinectes sapidus* in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 226, 45–61.
- MacKenzie, C. L. J., 1996. The eastern oyster: *Crassostrea virginica*. Maryland Sea grant, Ch. 21, Management of natural populations, p. 734.
- Mann, R., 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 59, 95–110.
- Marshall, D. J., Styan, C., McQuaid, C. D., 2009. Marine hard bottom communities. Springer, Ch. 11, Larval Supply and Dispersal, pp. 165–176.
- Muranaka, M. S., Lannan, J. E., 1984. Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture* 39, 217–228.
- Navarro, E., Iglesias, J. I. P., Larrañaga, A., 1989. Interannual variation in the reproductive cycle and biochemical composition of the cockle *Cerastoderma edule* from Mundaca Estuary (Biscay, North Spain). *Mar. Biol.* 101 (4), 503–511.
- Ojea, J., Pazos, A., Martínez, D., Novoa, S., Sánchez, J., Abad, M., 2004. Seasonal variation in weight and biochemical

- composition of the tissues of *Ruditapes decussatus* in relation to the gametogenic cycle. *Aquaculture* 238 (1-4), 451–468.
- Okumus, I., Stirling, H. P., 1998. Seasonal variations in the meat weight, condition index and biochemical composition of mussels (*Mytilus edulis* L.) in suspended culture in two Scottish sea lochs. *Aquaculture* 159 (3-4), 249–261.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., Kooijman, S. A., 2009. Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *J. Sea Res.* 62 (2-3), 93–105.
- Poggiale, J., Baklouti, M., Queguiner, B., Kooijman, S., 2010. How far details are important in ecosystem modelling: the case of multi-limiting nutrients in phytoplankton-zooplankton interactions. *Phil. Trans. Biol. Sci.* 365 (1557), 3495–3507.
- Pouvreau, S., Bourlès, Y., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M., 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *J. Sea Res.* 56 (2), 156–167.
- Ren, J., Marsden, I., Ross, A., Schiel, D., 2003. Seasonal variation in the reproductive activity and biochemical composition of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) from the Marlborough Sounds, New Zealand. *New Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.* 37 (1), 171–182.
- Ren, J. S., Ross, A. H., 2001. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Ecol. Model.* 142 (1-2), 105–120.
- Ren, J. S., Schiel, D. R., 2008. A dynamic energy budget model: parameterisation and application to the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in New Zealand waters. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 361, 42–48.
- Rodhouse, P. G., 1978. Energy transformations by the oyster *Ostrea edulis* L. in a temperate estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 34 (1), 1–22.
- Rosland, R., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Strohmeier, T., 2009. Applying Dynamic Energy Budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions. *J. Sea Res.* 62 (2-3), 49–61.
- Royer, J., Segueineau, C., Park, K.-I., Pouvreau, S., Choi, K.-S., Costil, K., 2008. Gametogenetic cycle and reproductive effort assessed by two methods in 3 age classes of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*, reared in Normandy. *Aquaculture* 277, 313–320.
- Ruiz, C., Abad, M., Sedano, F., Garcia-Martin, L. O., Sanchez Lopez, J. L., 1992. Influence of seasonal environmental and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 155, 249–262.
- Saraiva, S., van der Meer, J., Kooijman, S. A. L. M., Sousa, T., 2011. DEB parameters estimation for *Mytilus edulis*. *J. Sea Res.*
- Shafee, M. S., Lucas, A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc area (Bay of Brest). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 42 (2), 171–186.
- Sousa, T., Domingos, T., Kooijman, S., 2008. From empirical patterns to theory: a formal metabolic theory of life. *Phil. Trans. Biol. Sci.* 363 (1502), 2453–2464.
- Steele, S., Mulcahy, M. F., 1999. Gametogenesis of the oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 79 (4), 673–686.
- Tran, D., Haberkorn, H., Soudant, P., Ciret, P., Massabuau, J., 2010. Behavioral responses of *Crassostrea gigas* exposed to the harmful algae *Alexandrium minutum*. *Aquaculture* 298 (3-4), 338–345.
- Troost, T. A., Wijsman, J. W. M., Saraiva, S., Freitas, V., 2010. Modelling shellfish growth with dynamic energy budget models: an application for cockles and mussels in the Oosterschelde (southwest Netherlands). *Phil. Trans. Biol. Sci.* 365 (1557), 3567–3577.
- Underwood, A. J., Fairweather, P., 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends Ecol. Evol.* 4, 16–20.
- van der Veer, H. W., Cardoso, J. F., van der Meer, J., 2006. The estimation of DEB parameters for various Northeast Atlantic bivalve species. *J. Sea Res.* 56, 107–124.
- Whyte, J., Englar, J., Carswell, B., 1990. Biochemical composition and energy reserves in *Crassostrea gigas* exposed to different levels of nutrition. *Aquaculture* 90 (2), 157–172.
- Workman, C., 1983. Comparisons of energy partitioning in contrasting age-structured populations of the limpet *Patella vulgata* L. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 68 (1), 81–103.
- Wrange, A., Valero, J., Harketstad, L., Strand, Ø., Lindegarth, S., Christensen, H., Dolmer, P., Kristensen, P., Mortensen, S., 2009. Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biol. Invasions* 12 (6), 1453–1458.
- Zandee, D., Kluytmans, J., Zurburg, W., Pieters, H., 1980. Seasonal variations in biochemical composition of *Mytilus edulis* with reference to energy metabolism and gametogenesis. *Neth. J. Sea Res.* 14 (1), 1–29.

Recalibration des pêches de larves au filet par rapport à la méthode par pompage

Depuis [His *et al.* \(1987\)](#), les biais des pêches de larves au filet sont connus : il s'agit d'une surestimation de la concentration des larves aux stades les plus avancés, stades "moyennes" et "grosses", par rapport aux stades précoces, les stades "petites" et "évoluées". Ces problèmes proviennent de la distorsion des mailles par la force du courant qui passe dans le filet mais aussi du colmatage du filet par la matière en suspension. A cause de ces problèmes de colmatage / distorsion des mailles, et de la difficulté de maintenir une vitesse constante lors du trait, le volume échantillonné est variable d'une pêche à l'autre et ce, de manière non systématique. Face à ces constats, les mêmes auteurs proposèrent de recourir à des pêches de larves par pompage, une technique qui permet d'échantillonner un volume d'eau identique à chaque pêche.

Cette nouvelle technique a été testée en 2001 ([Auby *et al.*, 2002](#)) dans le bassin d'Arcachon et en 2004 ([Geay, 2004](#)) à Marennes-Oléron. Dans chacun de ces bassins ostréicoles, les deux techniques ont été utilisées en même temps lors d'une année de transition. Seule la technique par pompage a été utilisée à partir de 2002 à Arcachon et de 2005 à Marennes-Oléron. Les années de transitions où les deux techniques ont été réalisées en parallèles seront utilisées ici pour recalibrer les données acquises avec l'ancienne méthode. Les limites de cette approche et donc les limites d'utilisation de ces données sont ensuite discutées.

1 Définition des lois de régression

1.1 Normalité des données

Les données issues des pêches de larves s'inscrivent sur des échelles de variations logarithmiques avec un grand nombre d'observations pour les faibles valeurs et de rares

Bassin	Stades	Pompage	Filet	n
Arcachon	P	0.002	0.004	89
	PE	0.532	0.297	66
	M	0.041	0.018	54
	G	0.919	0.953	26
	FI	0.042	0.054	33
Marennes-Oléron	P	0.995	0.055	34
	PE	0.475	0.087	29
	M	0.606	0.305	17
	G	0.052	0.915	21

TABLE B.1 – P-value du test de normalité de Shapiro après transformation des données avec la fonction logarithme en base 10. Les p-value supérieures à 0.05 correspondent au rejet de l’hypothèse de normalité des données au seuil de 5%

observations de fortes valeurs. Elles sont donc intrinsèquement non normales. Pour une meilleure représentation et pour pouvoir utiliser les régressions usuelles, les valeurs ont donc été transformées par l’application d’un logarithme en base 10. Le choix de la base 10 permet de se ramener facilement aux chiffres observés. Même après transformation, l’application du test de Shapiro montre que les données ne sont pas normales pour tous les cas échantillonnés (Tab. 1.1).

Au vu de ces résultats, il a été décidé de systématiquement comparer les régressions paramétriques à des régressions non-paramétriques, pour lesquels la normalité des données n’est pas une condition d’application.

1.2 Régressions

Il est difficile de choisir entre la régression ordinaire par moindres carrés et celle par axe majeur et ce choix dépend des informations disponibles sur les erreurs faites (McArdle, 2003). Dans le cas présent, la relation est clairement symétrique, il s’agit bien de la mesure dans l’environnement de deux variables soumises à erreurs qui traduisent le même phénomène, un dénombrement des larves par filet (f) et un dénombrement des mêmes larves par pompage (p). Ces variables transformées par le logarithme en base 10 sont notées respectivement F et P.

Il convient donc de distinguer les différentes erreurs possibles et de les comparer. La première source d’erreur intervient quelque soit la méthode utilisée, elle provient de l’hétérogénéité spatiale et temporelle de ce qui est mesuré, à savoir la concentration larvaire. Ensuite, viennent les erreurs spécifiques aux méthodes. Comme ce fut le but de ce changement de méthode, il est raisonnable de dire que l’erreur commise par pompage est plus faible que l’erreur commise avec la technique par filet. La pente de la régression non biaisée se situe donc entre le résultat de la régression ordinaire par moindres carrés (F fonction de P) et la régression par l’axe majeur qui suppose que les erreurs des deux méthodes sont équivalentes.

Nous ferons donc ici l’hypothèse que l’erreur faite sur la technique de dénombrement

par pompage est négligeable par rapport à celle faite sur les dénombrements par filet. Ceci revient à choisir la régression ordinaire par moindres carrés de F en fonction de P et à inverser la relation pour exprimer P (Eq. B.1). a représente alors la pente de la régression, b l'ordonnée à l'origine et ϵ l'erreur faite sur la mesure de F .

$$F + \epsilon = aP + b \quad (\text{B.1})$$

Les régressions par axe majeur ont toutefois été tracées pour montrer l'influence de ce choix. Pour sursoir à la mauvaise normalité des données, une régression non paramétrique basée sur la médiane a aussi été tracée.

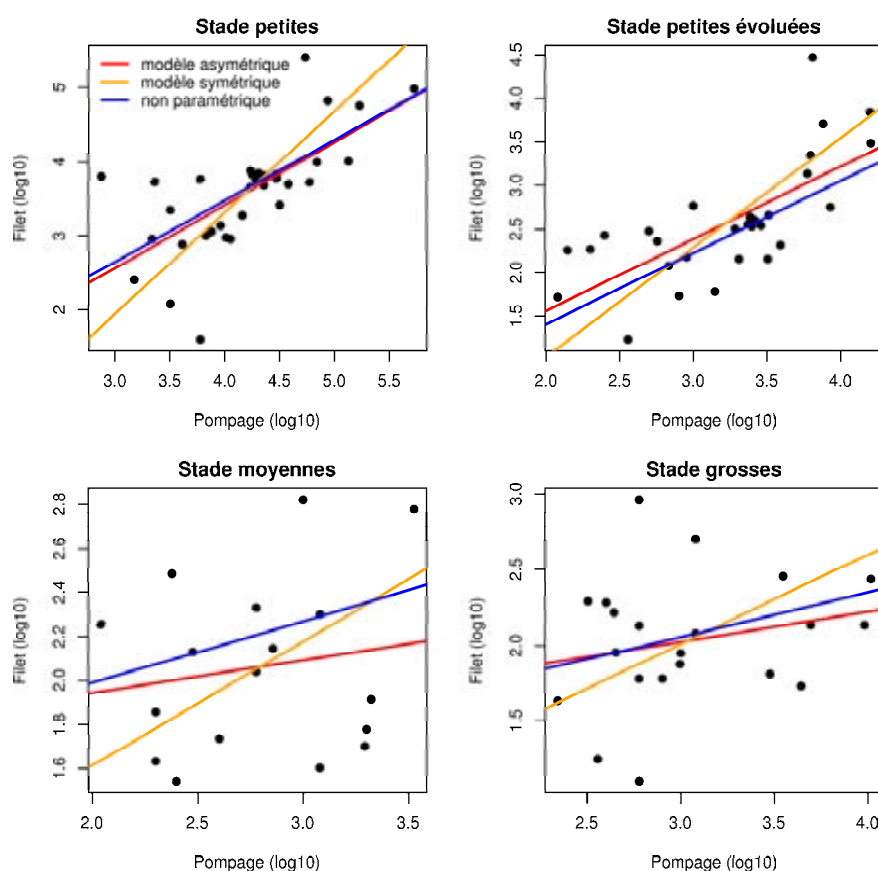


FIGURE B.1 – Régressions par moindres carrés, dite asymétrique (en rouge), par axe majeur, dite symétrique (en orange) et non paramétrique (en bleu) pour les quatre stades de larves de *C. gigas* dénombrés dans le bassin de Marennes-Oléron.

Pour le bassin de Marennes-Oléron, seuls les régressions pour les stades “petites” et “évoluées” sont significatives (Tab. B.3). Pour ces régressions, il y a concordance entre les régressions paramétriques par moindres carrés et les régressions non paramétriques

Bassin	Stade	b OLS	a OLS	b MA	a MA
Marennes-Oléron	P	0.017	0.849	-2.164	1.369
	PE	-0.102	0.83	-1.473	1.255
	M	1.641	0.15	0.487	0.563
	G	1.427	0.199	0.234	0.592
Arcachon	P	0.731	0.849	0.391	0.953
	PE	0.588	0.857	0.264	0.969
	M	0.944	0.87	0.738	0.958
	G	1.521	0.585	1.092	0.781
	FI	1.439	0.616	1.065	0.797

TABLE B.2 – Équations des régressions par moindres carrés (OLS) et par axe majeur (MA) pour les différents bassins et les différents stades considérés, a correspond à la pente et b à l’ordonnée à l’origine.

(Fig. B.1). Par contre un écart important est observé entre l’approche de régression par moindres carrés ordinaire et l’approche par axe majeur. L’hypothèse d’une erreur plus importante sur la méthode par filet influence donc le résultat de la régression de manière importante.

Les résultats sont meilleurs dans le bassin d’Arcachon où les cinq stades de développement larvaire présentent des régressions significatives (Fig. B.2). Les équations obtenues avec les diverses méthodes de régressions sont fortement concordantes pour les stades “petites”, “évoluées” et “moyennes”. Par contre, elles varient de manière plus importante pour les stades “grosses” et “fixation”. Pour le stade “fixation”, la déviation est particulièrement importante entre la régression ordinaire par moindres carrés et la régression non-paramétrique.

La pente des régressions est concordante entre les deux bassins pour les stades “petites” et “évoluées” (Tab. B.2).

1.3 Qualité des régressions

La comparaison des distributions des résidus pour la régression ordinaire montre que l’erreur est plus faible pour les données du bassin d’Arcachon (Fig. B.3). Ceci se retrouve dans les erreurs moyennes calculées (Tab. B.3). C’est d’autant plus important qu’il s’agit d’une erreur qui devient multiplicative sur les données non transformées (Eq. B.2).

L’absence de corrélation pour les stades “moyennes” et “grosses” à Marennes-Oléron peut s’expliquer par le faible échantillonnage, 17 et 21 points respectivement. Il peut aussi s’agir d’une indication de la plus forte variabilité spatiale ou temporelle de la présence des larves pour ces deux stades.

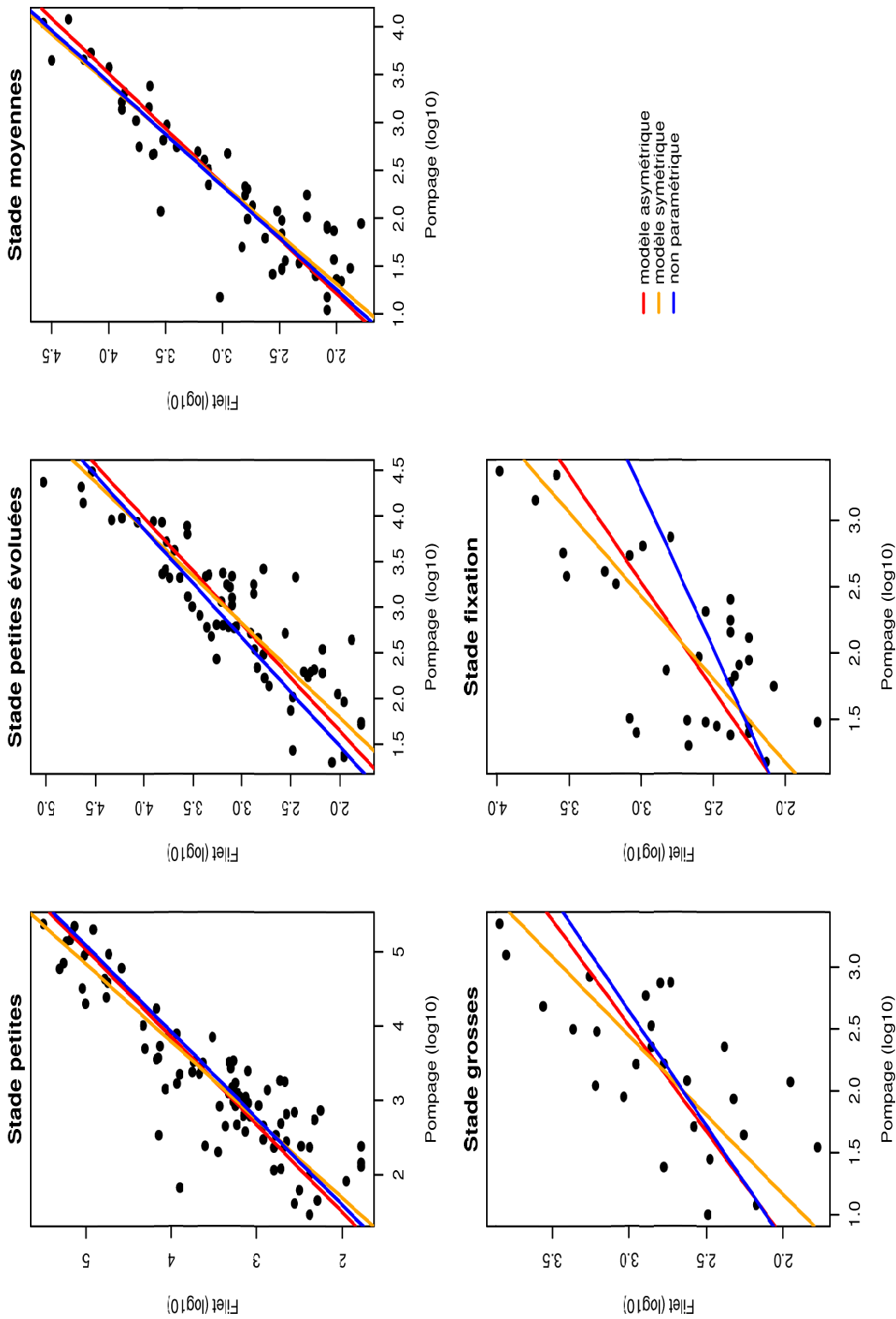


FIGURE B.2 – Regressions par moindres carrés, dite asymétrique (en rouge), par axe majeur, dite symétrique (en orange) et non paramétrique (en bleu) pour les cinq stades de larves de *C. gigas* dénombrés dans le bassin d’Arcachon.

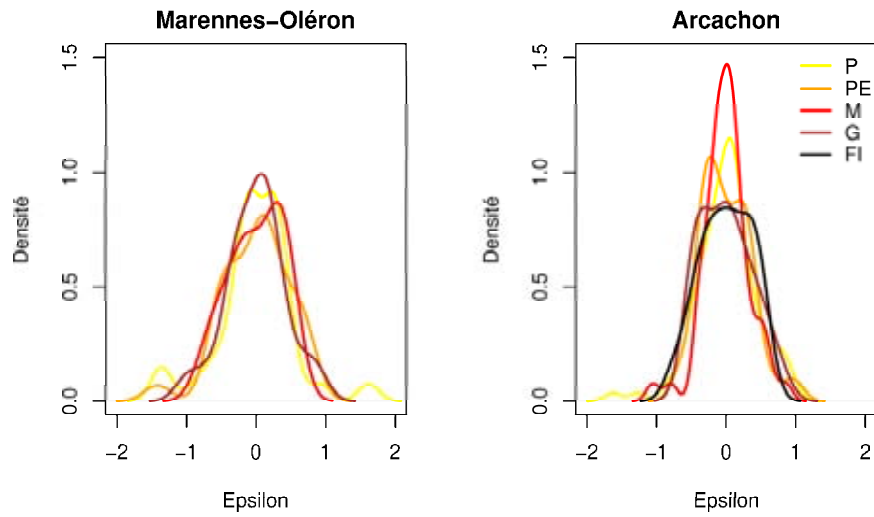


FIGURE B.3 – Distribution des résidus pour les régressions ordinaires par moindres carrés dans les bassins de Marennes-Oléron et Arcachon pour les différents stades suivis.

Bassin	Stade	R^2	p-value	Epsilon moyen
Marennes-Oléron	P	0.467	<0.001	0.388
	PE	0.499	<0.001	0.382
	M	0.028	0.524	0.328
	G	0.051	0.326	0.318
Arcachon	P	0.785	<0.001	0.319
	PE	0.777	<0.001	0.289
	M	0.817	<0.001	0.240
	G	0.484	<0.001	0.305
	FI	0.530	<0.001	0.308

TABLE B.3 – Coefficient de détermination, significativité et erreur moyenne des régressions ordinaires pour les différents stades et les deux bassins.

2 Recalibrage des anciennes données

Les équations des régressions ordinaires par moindres carrés (Eq. B.2) sont ensuite utilisées pour corriger les données historiques issues des pêches de larves par filet. En prenant en compte la transformation des données en \log_{10} , l'équation B.1 devient :

$$p = \left(\frac{10^\epsilon f}{10^b} \right)^{1/a} \quad (\text{B.2})$$

Sur les données brutes, l'erreur ϵ est donc multiplicative.

Pour vérifier la stabilité des séries temporelles de pêches de larves reconstituées, l'évolution de la médiane des dénombrements de larves à été tracée pour Marennes-Oléron (Fig. B.4) et Arcachon (Fig. B.5). Pour Marennes-Oléron, il apparaît que le changement de méthode de 2005, a été précédé d'au moins un autre changement de méthode en 1985. Ceci se révèle dans la cassure nette de la médiane à cette date. Un autre changement de méthode est possible entre 2002 et 2003 au vu de la différence de médiane pour ces deux périodes.

Pour Arcachon, aucun autre changement de méthode n'est identifiable sur ce type de graphique. Les courbes montrent toutes la singularité de certaines années telles 1990 ou 2003 mais sans aucun changement brutal du seuil de référence pour chacun des stades. La médiane se révèle nulle pour les stades "grosses" et "fixation" après 2003.

3 Conclusion

Une correction des anciennes données de pêche de larve au filet a pu être appliquée à la plupart des séries sur la base des années où les deux méthodes ont été employées simultanément pour Arcachon comme pour Marennes-Oléron.

Cependant, il n'a pas été possible de déterminer une relation entre les données issues des pêches de larves par filet et celle issues des pêches par pompage pour les stades "moyennes" et "grosses" dans le bassin de Marennes-Oléron. Il semble plus difficile de dénombrer les stades les plus tardifs du développement larvaire et, même à Arcachon, la correction est moins précise. Au vu des changements de médiane observés dans les données de Marennes-Oléron, il est conseillé de ne pas utiliser les données avant 1986 pour du travail quantitatif et de les utiliser avec prudence entre 1986 et 2002.

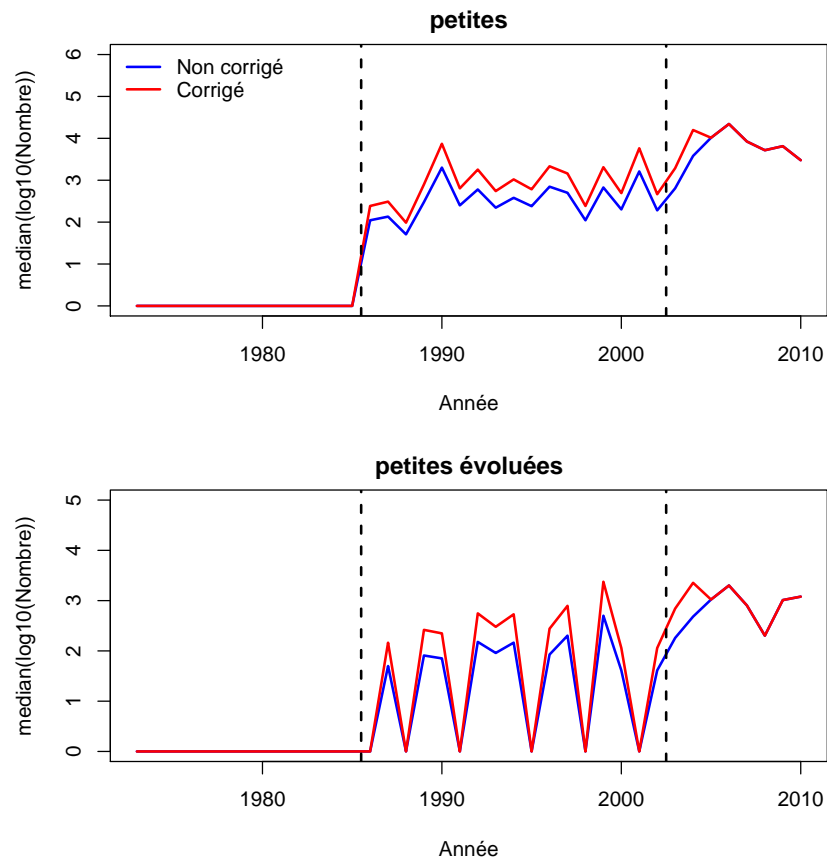


FIGURE B.4 – Comparaison des médianes annuelles du \log_{10} des dénombrements de larves, avant (en bleu) et après correction (en rouge) pour les stades “petites” et “évoluées” du bassin de Marennes-Oléron.

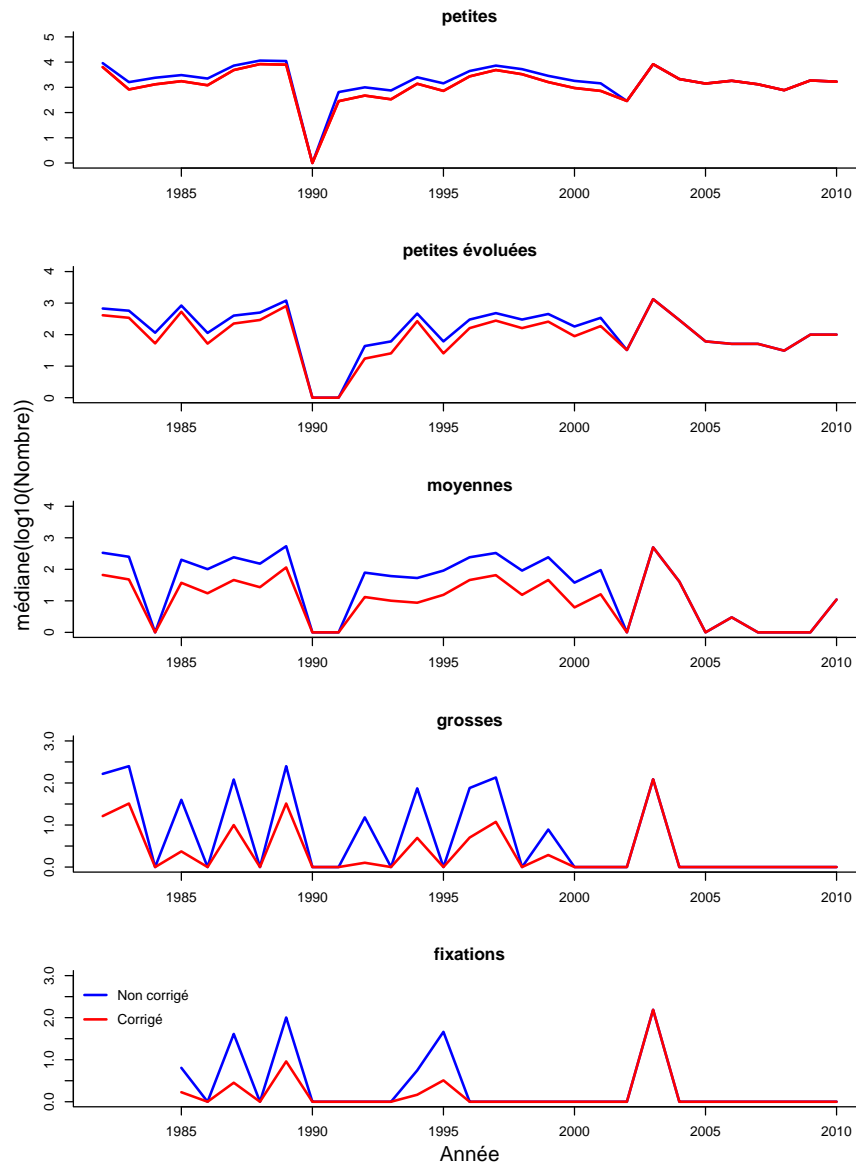


FIGURE B.5 – Comparaison des médianes annuelles du \log_{10} des dénombrements de larves, avant (en bleu) et après correction (en rouge) pour les cinq stades différenciés dans le bassin d’Arcachon.

Procédure de sélection des vents pour les simulations hydrodynamiques.

1 Données disponibles

Le but de cette petite analyse des vents dans les pertuis charentais est de classer en différents groupes l'ensemble des séquences de 20 jours de vent enregistrées en été (juillet et août). Cette classification doit permettre ensuite de choisir 6 séquences de vents représentatives des situations estivales observées précédemment. Pour choisir ces séquences de vents, deux séries étaient disponibles :

- Une série historique longue, de 1980 à 2008, constituée des vents enregistrés à la station météorologique de Chassiron toutes les 3 heures (Appelée données Sémaphore).
- Une série plus courte constituée des sorties spatialisée de vent d'un modèle de Meteo-France rejoué sur des données historique. Les données disponibles couvrait la période de 1996 à 2007, avec une données toutes les 6 heures et tous les $0,5^\circ$ d'arc (Appelée données ARPEGE).

2 Création des groupes

La première série, la plus longue, a été utilisée pour générer l'ensemble des hodogrammes possibles sur une période de 20 jours en juillet et aout (Fig. C.1), de manière à être représentatif des variations climatiques sur une longue période. Les hodogrammes sont générés en tension de vent, c'est-à-dire en utilisant le carré de la force du vent pour rendre compte de l'effet de déplacement. Pour chaque hodogramme généré, les points finaux ont été enregistrés ainsi que l'écart-type du déplacement zonal comme méridien. Les déplacements extrêmes, c'est-à-dire supérieurs à 5 écart-types ont été supprimés. Une sélection de 6 groupes a été effectuée dans l'espace constitué par trois variables (déplacements Est-Ouest, déplacement Nord-Sud et moyenne des écarts-types sur ces deux

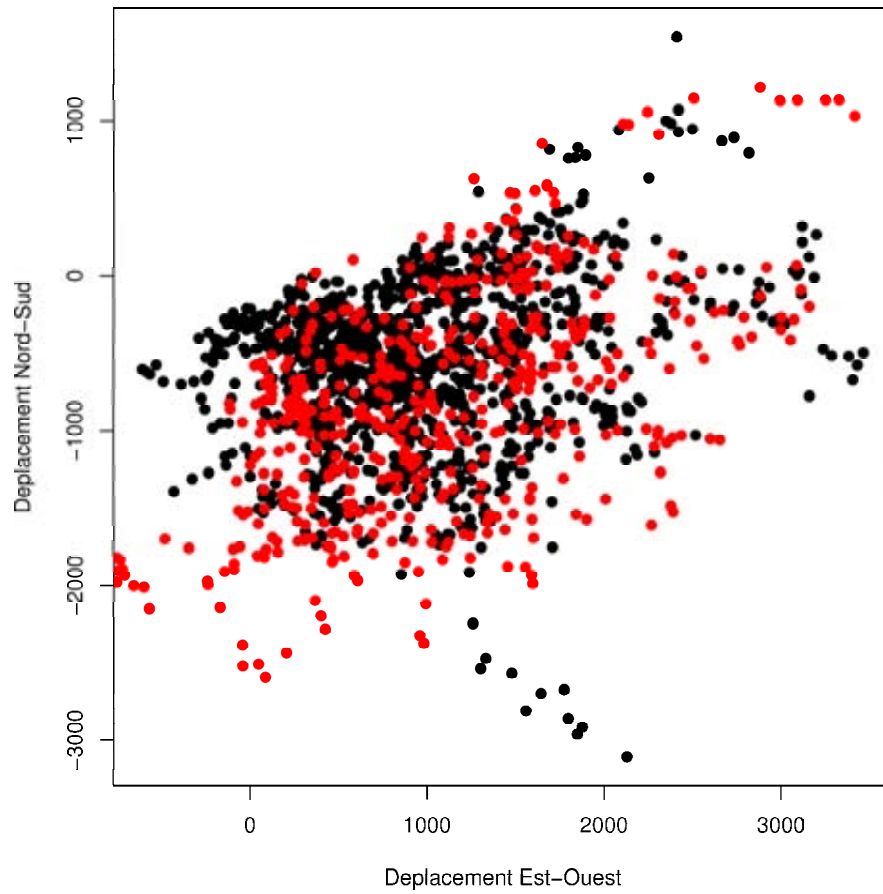


FIGURE C.1 – Comparaison des résultantes des hodogrammes estivaux de 20 jours possibles sur la période 1996-2007 pour les données Sémaphore (en noir) et les données ARPEGE (en rouge).

directions) par l'algorithme de Hartigan et Wong¹ (Fig. C.2). Cela consiste à minimiser la somme des écarts de chaque points aux centres choisis.

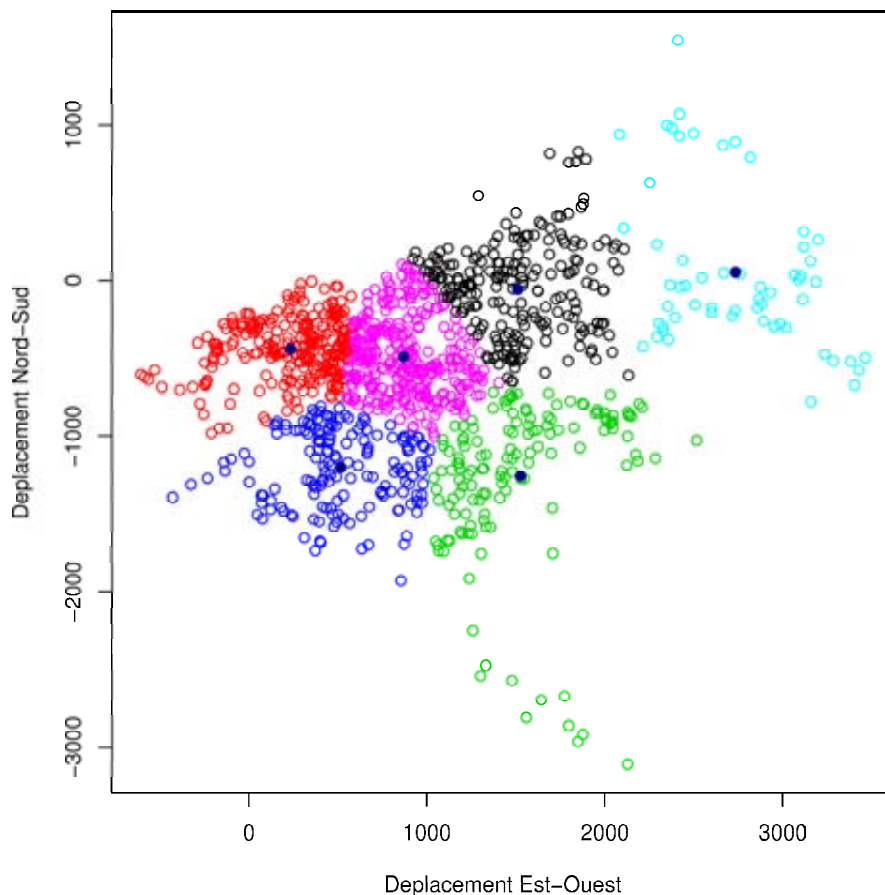


FIGURE C.2 – Les 6 groupes de vents calculés sur les données sémaphore de 1980 à 2007 avec leur centre (en bleu foncé).

3 Choix des séquences et représentation

Une fois ces regroupements effectués sur les données sémaphores, les séquences d'hodogrammes de 20 jours sont générées sur les données Arpege. Les séquences les plus proches des centres des groupes définis précédemment dans le même espaces de 3 variables sont choisies. Ceci abouti au choix de 6 hodogrammes Arpege représentatifs des groupes réalisés avec les données Sémaphores (Fig. C.3).

Les 6 séquences réalistes choisies sont donc les suivantes :

- 1) Du 11 au 30 août 1997 : période dominée par des vents modérés d'ouest.

1. Il s'agit de la fonction `kmeans()` sous R

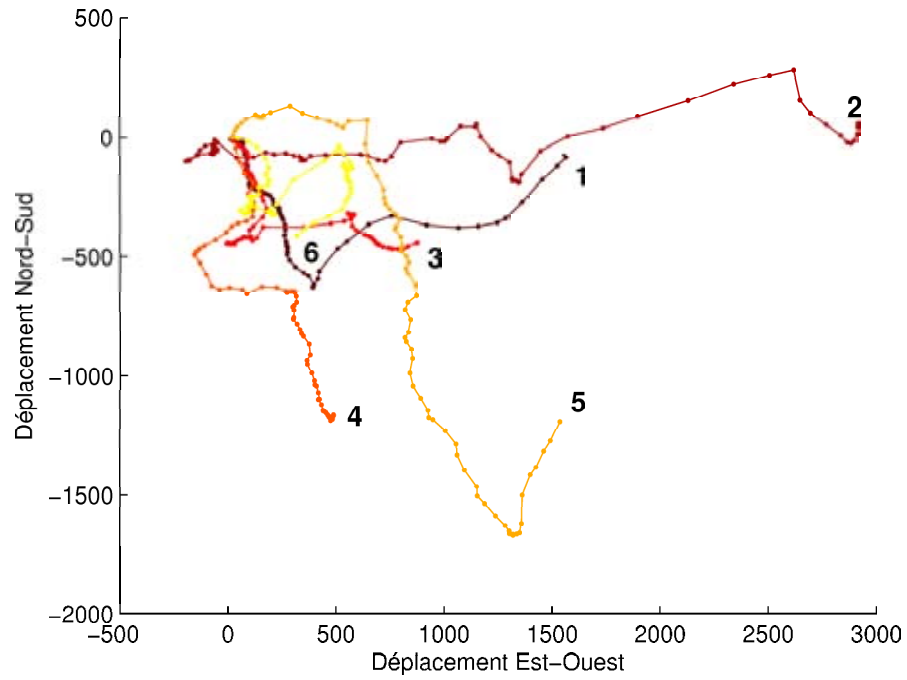


FIGURE C.3 – Les 6 séquences de vent des données Arpege choisies.

- 2) Du 2 au 21 juillet 2001 : période dominée par des vents forts d'ouest.
- 3) Du 4 au 23 juillet 2003 : période dominée par des vents moyens de nord-ouest.
- 4) Du 18 juillet au 6 août 1997 : période dominée par des vents moyens de nord.
- 5) Du 29 juillet au 17 août 2006 : période dominée par des vents forts de nord-ouest.
- 6) Du 9 au 28 août 2001 : période dominée par des vents faibles de nord-ouest.

Écologie de la reproduction de l'huître creuse sur les côtes atlantiques françaises

Résumé :

L'activité de captage permet d'assurer l'approvisionnement en juvéniles d'huîtres creuses, *C. gigas*, pour de nombreux ostréiculteurs. Les professionnels du bassin d'Arcachon ont constaté une augmentation de la variabilité du nombre de naissains fixés depuis la fin des années 90. Cette thèse vise à identifier les sources d'une telle variabilité du recrutement de l'huître creuse. Cette question est abordée par une analyse originale de chacune des étapes du cycle de reproduction : un modèle DEB pour la gamétogenèse, la valvométrie pour l'émission des gamètes, des séries historiques de pêches de larves pour le stade larvaire et un modèle hydrodynamique pour la dispersion.

Concernant la gamétogenèse, les résultats soulignent l'importance du paramètre de qualité du phytoplancton pour la description des variations de la fécondité. L'étude de l'émission des gamètes montre qu'elle intervient préférentiellement aux pleines mer, lors des marées de vives-eaux et pour des amplitudes thermiques quotidiennes importantes. Ces observations rendent l'émission des gamètes prévisible. Le captage à Arcachon dépend de la survie des cohortes larvaires, elle-même dépendante d'un effet climatique complexe structuré autour de la température de l'eau. Enfin, les bassins d'Arcachon et de Marennes-Oléron semblent soumis aux variations de l'apport en larves, avec une source extérieure aux zones de captage en Charente et une source interne déclinante à Arcachon. Ce déclin de l'apport en larves et l'effet climatique sont les deux sources supposées de la variabilité accrue du captage dans le bassin d'Arcachon.

Mots clés : recrutement, *C. gigas*, cohortes larvaires, effet climatique, stock

Ecology of the reproduction of the cupped oyster on the French Atlantic coasts

Summary :

Spat collecting supplies numerous oyster-farmers with young cupped oyster, *C. gigas*. Since the end of the nineties, professionals have noticed an increasing variability of the number of spat among years. This thesis aimed to identify the origin of the variability of oyster recruitment. This question is addressed by different methods for each step of the reproduction of oyster: a DEB model for gametogenesis, valvometry for spawning, cohort analysis for larval stage and hydrodynamic models for dispersion.

At the stage of the gametogenesis, variations of fecundity appear to be mainly influenced by phytoplankton quality. The study of spawning shows that it happens during high tides of spring tides, leading to a spawning that is foreseeable. For Arcachon Bay, spat number depends on the survival of larval cohort that is in turn submitted to a complex climatic effect mainly based on sea temperature. Arcachon and Marennes-Oléron Bays seem also to depend on the variability of larval supply: the supply of larvae is provide by a source of larvae in the north of spat collecting areas for Charente and by an local source that seems to decrease for Arcachon. This decrease of larval supply and the climate effect are the two suspected origins of the increased variability of spat collecting in Arcachon Bay.

Keywords : recruitment, *C. gigas*, larval cohort, climate effect, stock



LER/PC
**Laboratoire
Environnement
Ressource des
Pertuis Charentais**
Mus de loup 17390 La
Tremblade

PFOM/PI
**Laboratoire de
Physiologie des
Invertébrés**
11, presqu'île du vivier
29840 Landunvez

