Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)
UMR 6539 CNRS/UBO/IRD/Ifremer
E. Fleury, S. Petton, V. Le Roy, T. Gromberg, I. Queau, C. Corporeau, B. Petton, S. Pouvreau

Laboratoire de Génétique et Pathologie des Mollusques Marins - LGPMM
A. Benabdelmouna, C. Ledu

Laboratoire 'Environnement-Ressources Normandie' - LER N
W. Louis, J. Normand, MP. Halm

Laboratoire 'Environnement-Ressources Bretagne' - LER BN
P. Le Gall, J. Cheve

Laboratoire 'Environnement-Ressources Morbihan Pays de Loire' - LER MPL
JF. Bouget, O. Pierre Duplessix, N. Cochennec-Laureau

Laboratoire 'Environnement-Ressources Poitou-Charentes' - LER PC
JL. Seugnet, P. Geairon, J. Grizon, A. Piraud, A. Gueux, I. Le Fur, A. Bruneau

Laboratoire 'Environnement-Ressources Arcachon' - LER AR
I. Auby, F. D'Amico, C. Meteigner, M.P. Tournaire, L. Rigouin, M. Rumèbe, F. Trut, E. Antajan

Laboratoire 'Environnement-Ressources Langedoc-Roussillon' - LER LR
F. Lagarde, G. Messiaen, H. Violette, A. Fiandrino

Centre Régional Expérimentation et Application Aquacole - CREAA
AL. Bouquet, M. Béchade, P. Barbier, M. Mazzocco

Centre Régional Synergie Mer et LIttoral - SMEL
S. Pien

Bureaux d'études Armeria & Cochet environnement
G. Allain & H. Cochet

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE ET DE L'ALIMENTATION

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

- Rapport annuel ECOSCOPA 2020 -

Coordination & rédaction :
E. Fleury, S. Petton, A. Benabdelmouna, C. Corporeau, S. Pouvreau

Convention DPMA - IFREMER - Année 2020

Fiche documentaire

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

Référence interne : R.INT.BREST RBE/PFOM/PI 2021-1
Diffusion :
☒ libre (internet)
☐ restreinte (intranet) – date de levée d'embargo :
☐ interdite (confidentielle) – date de levée de confidentialité :

Date de publication : 2021/03/31
Référence de l'illustration de couverture :
Crédit photo : S. Pouvreau / Ifremer
Langue(s) : Française

Résumé/ Abstract :

Occupant une place de premier ordre dans les paysages côtiers français, l'ostréiculture est le premier contributeur de la filière aquacole française avec une production estimée à 85000 tonnes ces dernières années. Pourtant, depuis 2008, cette espèce est affectée par des épisodes de mortalités massives et récurrentes déclenchées par la présence d'agents infectieux viraux (de type Herpes virus OsHV-1 µVar) en conjonction avec des facteurs environnementaux (i.e. élévation de la température). Cette infection virale induit une altération des défenses antimicrobiennes ainsi qu'une déstabilisation de son microbiote. Ce processus conduit à une infection secondaire par des bactéries opportunistes potentiellement pathogènes qui se multiplient rapidement entrainant des dommages tissulaires irréversibles conduisant à la mort de l'animal. En parallèle et bien que mal renseignées, ces phénomènes de mortalités touchent aussi les nombreux bancs sauvages présents sur la côte française. Or, la filière ostréicole repose sur un approvisionnement en naissain qui provient majoritairement du captage naturel, pratiqué désormais dans plusieurs bassins ostréicoles. Cependant, sur tous ces secteurs, la reproduction et le recrutement présentent des performances très variables d'une année à l'autre. Ce contexte de crise (épisodes de mortalités, défaut du recrutement, variabilité de la croissance...) nécessite la mise en œuvre de moyens d'observation pertinents à l'échelle nationale permettant de mesurer objectivement au travers de différents proxys l'état général de santé des populations d'huîtres cultivées et sauvages, et ce pour les différentes phases sensibles de leur cycle de vie (reproduction, écologie larvaire, recrutement, croissance, survie).
L'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de mutualiser et pérenniser les dispositifs d'observation actuels, créés antérieurement par les projets RESCO et VELYGER, et d'y ajouter progressivement une série de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux pertinents, contribuant à une analyse plus fine du cycle de vie de cette espèce en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.
Pour l'année 2020, en raison de la crise COVID et de la période de confinement printanière, une partie des suivis n'a pu être menée à bien. Le rapport ci-joint présente donc des résultats partiels. Ces résultats concernent les suivis des paramètres environnementaux sur les huit sites atelier, une expérimentation spécifique sur la survie en fonction de la bathymétrie et de la température corporelle des huîtres, une analyse exhaustive du cycle de reproduction et du recrutement de l'huître (Réseau VELYGER) et les suivis cytogénétiques du naissain sauvage.

Mots-clés/ Key words : Huître creuse, Physiologie, Cytogénétique, Écologie, Réseau National

Comment citer ce document : Fleury E., Petton S., Benabdelmouna A., Corporeau C., Pouvreau S. et coll. (2021) Observatoire national du cycle de vie de l'huître creuse en France. Rapport annuel 2021. Convention DPMA 2020 - IFREMER

DOI :

Commanditaire du rapport : DPMA - Convention Ifremer 2020 - Action ECOSCOPA

Auteurs principaux :
Fleury E., Petton S., Benabdelmouna A., Corporeau C., Pouvreau S.
Contributeurs :
V. Le Roy, T. Gromberg, I. Corporeau C., Queau, B. Petton, C. Ledu, W. Louis, J. Normand, MP. Halm, P. Le Gall, J. Cheve, JF. Bouget, N. Cochennec-Laureau, JL. Seugnet, P. Geairon, J. Grizon, A. Piraud, A. Bruneau, I. Auby, F. D'Amico, C. Meteigner, M.P. Tournaire, L. Rigouin, M. Rumèbe, F. Trut, E. Antajan, F. Lagarde, G. Messiaen, H. Violette, A. Fiandrino, AL. Bouquet, M. Béchade, P. Barbier, M. Mazzocco, S. Pien, G. Allain & H. Cochet

Affiliation principale :
Département Ressources Biologiques et Environnement
Unité Physiologie Fonctionnelle des Organismes Marins
Laboratoire des sciences de l'environnement marin UMR 6539 LEMAR
Laboratoire de Physiologie des Invertébrés

Destinataire : DPMA

Préambule

Liberté • Égalité • Fraternité
RÉPUBLIQUE FRANÇAISE

MINISTÈRE
DE L'AGRICULTURE
ET DE
L'ALIMENTATION

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

Ce dispositif fait aussi intervenir :

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

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

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

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

http://www.ifremer.fr/observatoire_conchylicole

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

http://www.ifremer.fr/velyger

Sommaire

1 Introduction générale 5

2 Matériel et méthode 8

2.1 Mise en œuvre du dispositif national 8

2.1.1 Sites étudiés 8

2.1.2 Matériel biologique et paramètres suivis 8

2.2 Gestion et analyse des données 16

3 Suivis des conditions environnementales en 2020 17

3.1 Conditions climatiques générales 17

3.1.1 Température de l'air 17

3.1.2 Pluviométrie 17

3.2 Données hydrologiques 22

3.2.1 Température de l'eau de mer 22

3.2.2 Salinité 25

3.2.3 Concentration en phytoplancton 26

3.2.4 pH et acidification de l'océan 27

3.2.5 Suivis environnementaux à haute fréquence 28

4 Croissance et survie de l'huître creuse 32

4.1 Suivis des taux de mortalité et de croissance en 2020 32

4.2 Lien entre survie, température corporelle et bathymétrie 32

4.2.1 Capteurs instrumentaux IN et OUT 32

4.2.2 Rappel du protocole de suivi sur l'estran 33

4.2.3 Principaux résultats 34

4.2.4 Discussion 36

5 Reproduction et recrutement de l'huître creuse (réseau VELYGER) 37

5.1 Maturation et indice de condition 37

5.1.1 Variabilité spatio-temporelle de la maturation : bilan décennal 37

5.2 Date de ponte 39

5.3 Abondance, développement et survie des larves 41

5.3.1 Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire 41

5.3.2 Survie larvaire 44

5.4 Estimation du recrutement annuel 46

5.4.1 Relations entre l'abondance de larves grosses et l'intensité du captage 46

5.4.2 Comparaison à l'échelle nationale et tendance temporelle 48

5.4.3 Structuration géographique du recrutement 50

5.5 Synthèse sur la reproduction et le recrutement 2020 51

5.5.1 Conditions hydroclimatiques générales de l'année 51

5.5.2 Schéma général du cycle de reproduction de l'huître creuse 52

5.5.3 Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction 54

6 Anomalies génomiques des naissains sauvages 59

6.1 Rappel méthodologique 59

6.2 Statut cytogénétique des naissains par secteur 60

6.3 Tendance générale 62

7 Conclusion 64

8 Références bibliographiques 66

1 Introduction générale

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

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

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

Ces populations sauvages (estimées à plusieurs centaines de milliers de tonnes en France) bien que méconnues jouent un rôle clé, puisque la filière ostréicole repose encore en grande partie sur un approvisionnement en naissain qui provient majoritairement du captage naturel, pratiqué désormais dans plusieurs bassins ostréicoles. Il s'agit principalement du bassin d'Arcachon (e.g. Maurer *et al.*, 2009a ; Auby *et al.*, 2012) et des Pertuis Charentais (e.g. Geay et Bouquet, 2009), qui depuis l'origine de l'ostréiculture au 19ème siècle, maintiennent cette activité traditionnelle, mais il faut y ajouter désormais la baie de Bourgneuf, la rade de Brest et même la lagune de Thau (Lagarde *et al.*, 2017) ou la baie de Vilaine (Pouvreau et al., 2015). Cependant, sur tous ces secteurs, la reproduction et le recrutement présentent des performances très variables d'une année à l'autre (Figure 2).

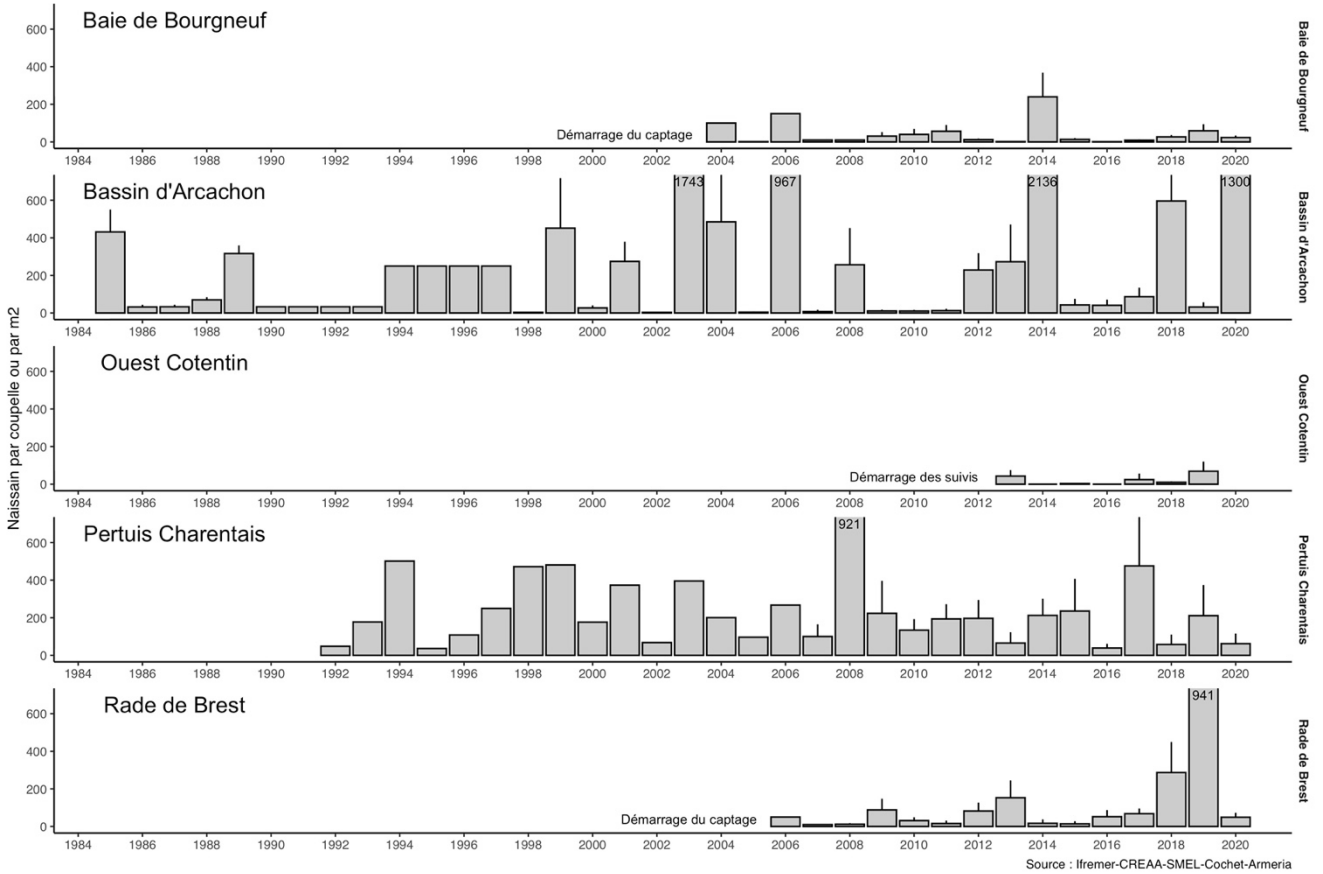


Figure 2 : Série historique de recrutement annuel sur collecteur (captage) dans les bassins d'Arcachon et de Marennes Oléron depuis les années 1985 et sur les sites dits « émergents » pour la pratique du captage : Baie de Bourgneuf et Rade de Brest. Pour Arcachon, Bourgneuf et Rade de Brest, les données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

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

Dans ce contexte, l'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de mutualiser et **pérenniser les dispositifs d'observation actuels basés sur différents écosystèmes côtiers**, créés antérieurement par les projets RESCO et VELYGER, et d'y ajouter progressivement de nouveaux indicateurs physiologiques

et environnementaux, contribuant à une analyse pertinente de l'intégralité du cycle de vie de cette espèce en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.

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

- **Sur le plan environnemental,** ces sites sont équipés de sondes multi-paramètres à haute fréquence (Température et Salinité) et font l'objet de prélèvements réguliers pour des analyses phytoplanctoniques soit par mutualisation avec le réseau REPHY de l'Ifremer soit indépendamment. Dans le cadre de l'action ECOSCOPA, l'objectif est donc de poursuivre l'acquisition de ces données et d'y adjoindre, selon les sites, de nouveaux descripteurs pertinents pour l'espèce en relation avec d'autres projets (*i.e.* : mesures continues de pH et de fluorimétrie).
- **Sur le plan de la physiologie,** le projet propose des suivis réguliers concernant la croissance et la survie en relation avec son environnement hydrologique. Ces données permettent d'analyser statistiquement les liens entre ces différents paramètres, et d'établir des analyses spatio-temporelles pour dégager des tendances à l'échelle nationale (e.g. Fleury et al., 2020). Parallèlement à ces suivis *in situ*, l'action ECOSCOPA permet également d'effectuer des expérimentations ciblées visant à affiner certaines observations *in situ*. Actuellement un effort particulier est consacré à l'étude de la tolérance thermique de l'huître creuse dans le contexte du réchauffement climatique.
- **Sur le plan de la reproduction et du recrutement,** cette espèce a fait l'objet d'un travail d'importance depuis 2008 au travers du réseau national VELYGER (e.g. Pouvreau *et al.*, 2015). Ce réseau, intégré à l'action ECOSCOPA, scrute chaque année les performances de la reproduction naturelle de l'espèce sur les différentes façades maritimes françaises où l'espèce est désormais capable de reproduire. Le recrutement naturel fait aussi l'objet d'un suivi cytogénétique.
- Enfin, dans le cadre du réseau ECOSCOPA, l'action AnoGen a eu pour objectif la détermination de la variabilité du **niveau de ploïdie des naissains sauvages** de *C. gigas* issus des principaux sites de captage naturel en France. En effet, en plus de leur importance comme espèces d'intérêt aquacole, les huîtres sont des organismes aquatiques sentinelles pouvant servir de bio-indicateurs pour l'identification *in situ* de changements environnementaux, soit d'origine naturelle soit liés à l'activité humaine.

Le rapport ci joint présente, pour l'année 2020: (1) les suivis des paramètres environnementaux sur les huit sites atelier ; (2) l'analyse des corrélations entre la survie, la température corporelle et la bathymétrie; (3) une présentation exhaustive des données concernant le cycle de reproduction et le recrutement de l'huître accompagnée d'un focus particulier sur la variabilité cytogénétique des naissains sauvages.

L'annonce du confinement à l'échelle nationale lié à la pandémie n'a pas pu permettre le déploiement des animaux sur les différents sites à la date programmée. Il a donc été décidé, en fonction de l'évolution du contexte sanitaire lié au COVID, de ne pas déployer les animaux sur les sites ECOSCOPA en 2020, et de ne pas réaliser les suivis de mortalité et de croissance tels que prévus dans ECOSCOPA. En effet, une introduction tardive des lots sur les différents sites à la fin du printemps aurait entrainé des biais dans les suivis de mortalité et de croissance. Par exemple, certains blooms printaniers peuvent fortement influencer la croissance et la reproduction des animaux, et la date d'introduction des lots dans le milieu naturel peut également jouer sur le taux de mortalité.

2 Matériel et méthode

2.1 Mise en œuvre du dispositif national

2.1.1 Sites étudiés

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

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

Cependant, l'annonce du confinement à l'échelle nationale lié à la pandémie n'a pas pu permettre le déploiement des animaux sur les différents sites à la date programmée. Il a donc été décidé, en fonction de l'évolution du contexte sanitaire lié au COVID, de ne pas déployer les animaux sur les sites ECOSCOPA en 2020. En effet, une introduction tardive des lots sur les différents sites à la fin du printemps aurait entrainé des biais dans les suivis de mortalité et de croissance. En effet, certains blooms printaniers peuvent fortement influencer la croissance et la reproduction des animaux (Vaquer, C. D. A et al., 2020 ; Bernard, 2011), et la date d'introduction des lots dans le milieu naturel peut également jouer sur le taux de mortalité (Benabdelmouna A. et al., 2011).
Les parties « Matériel Biologique et paramètres suivis »,« Suivis des taux de mortalité » n'ont donc pas pu être réalisées pour cette campagne 2020.

2.1.2 Matériel biologique et paramètres suivis

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

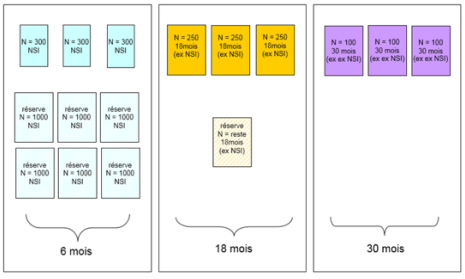


Figure 3 : Schéma représentant les lots sentinelles suivis sur l'ensemble des sites ECOSCOPA

La classe d'âge 6 mois se compose de :

- 3 poches contenant 300 individus du lot NSI et de 6 poches « réserve » contenant 1000 individus NSI. Ces poches « réserve » ne font pas l'objet des suivis actifs en 2019, mais serviront à compléter le nombre d'individus NSI restant en fin de campagne pour constituer le lot « 18 mois » de l'année suivante. Ces lots NSI ont été produits au laboratoire de Physiologie des Invertébrés, sur le site expérimental d'Argenton (RBE/PFOM/LPI) puis pré-grossis au Laboratoire Sécurisation des Production en Conchyliculture à Bouin (RBE/SG2M/LSPC) selon un protocole standardisé. Le statut sanitaire du NSI est également connu, via des analyses de pathogènes (par PCR et histologie), en amont du déploiement dans le milieu naturel. Sur la base de l'utilisation de ce lot de naissain en année N, ces lots sentinelles ne sont jamais transférés, mais conservés sur chacun des sites en année N+1 et N+2, afin de constituer des suivis de lots sur 3 ans issus d'une même cohorte. Les lots sentinelles suivis sont donc composés de 3 classes d'âge : 6 mois, 18 mois et 30 mois (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

Ce lot est envoyé simultanément à tous les laboratoires impliqués dans le réseau RESCO 2 par transporteur début mars. Une biométrie initiale (commune à tous les sites) est réalisée sur 30 individus de ce lot prélevés ce même avant l'envoi jour à l'ensemble des correspondants. Par ailleurs, des analyses pathologiques initiales sont réalisées sur 150 individus de cette cohorte par un laboratoire agréé.

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

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

Pour chaque site, la description du cycle de reproduction de l'huître creuse se fait sur la base de 3 descripteurs biologiques associés à l'analyse des conditions environnementales (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**).

Tableau 1 : Descripteurs suivis sur chaque site atelier du réseau

Paramètres suivis	Description	Fréquence d'échantillonnage	Méthode
Descripteur A	Suivi annuel de la mortalité, croissance, maturation des lots d'huîtres sentinelles	Bi mensuel de Mars à septembre Mensuel d'Octobre à Février	Comptage mortes / vivantes, prélèvements aléatoires, biométries en laboratoire
Descripteur B	Suivi estival de l'abondance et du développement larvaires	Hebdomadaire à bi-hebdomadaire de Juin à Septembre	Pompage 1.5 m³ d'eau sur filet plancton puis analyse comptage
Descripteur C	Estimation automnale du captage sur collecteur professionnel	Octobre - Novembre	Prélèvements aléatoires sur parcs et estimation de la densité du naissain
Descripteur D	Suivi annuel des paramètres environnementaux (température, phytoplancton, salinité)	Suivi en continu et prélèvement discret (REPHY)	Flotteurs SMATCH temps réel ou sondes temps différé – Visite mensuelle et prélèvements REPHY
Descripteur ★	Paramètres « tests » d'intérêt testés sur certains sites pilotes		

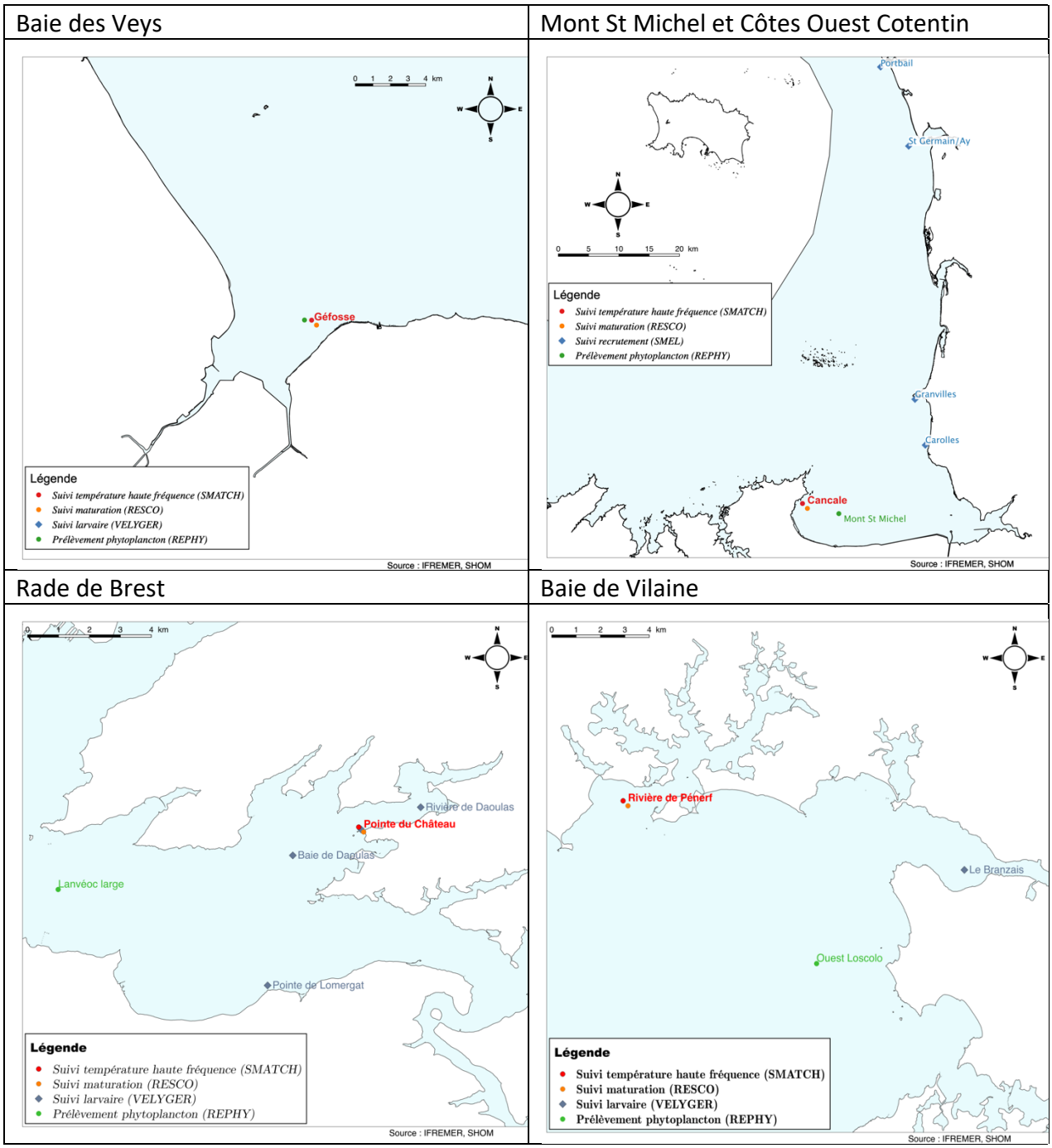


Figure 4-a : Présentation des 8 sites étudiés. Partie nord.

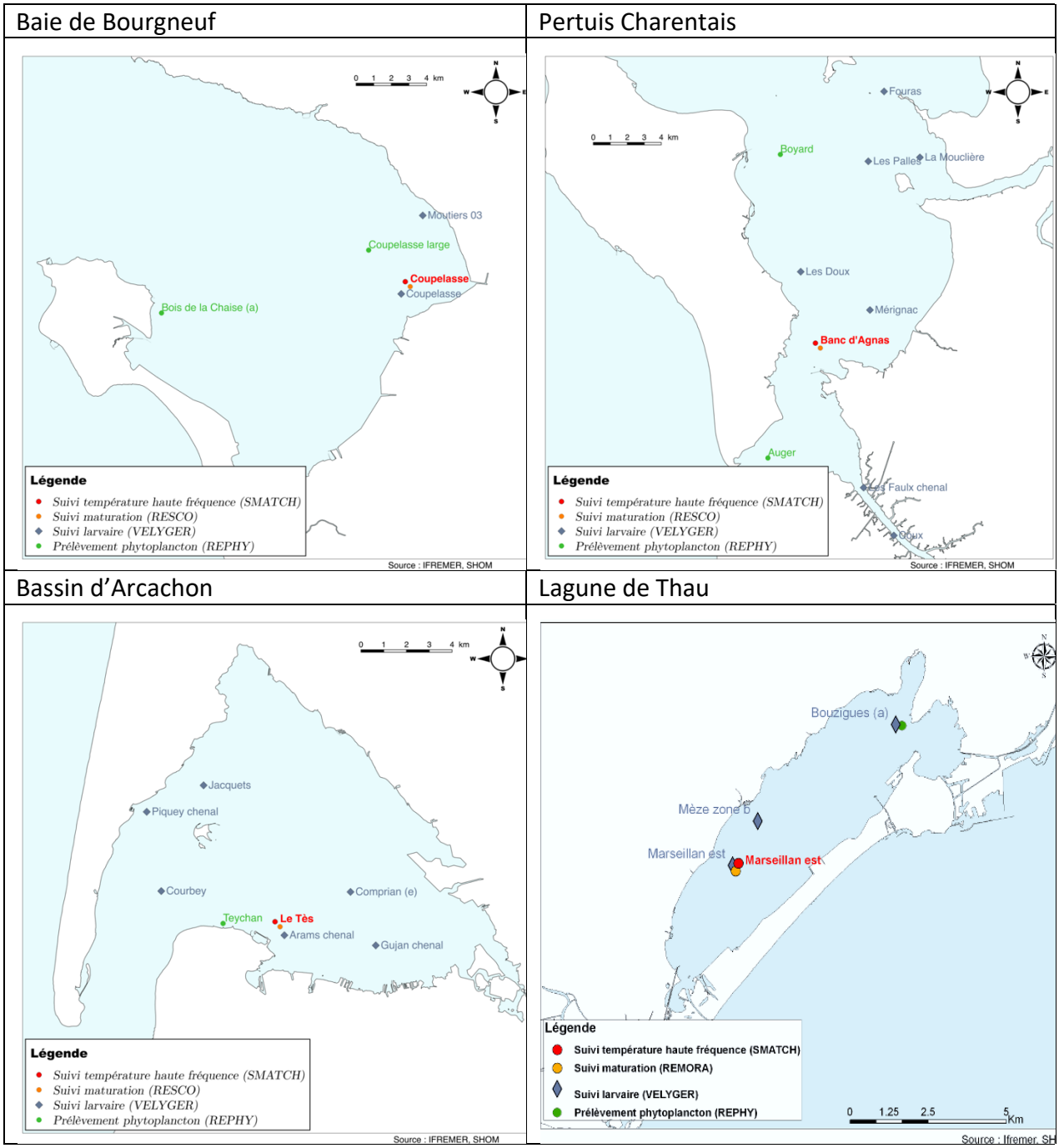


Figure 4-b: Présentation des 8 sites étudiés. Partie Sud

2.1.2.1 Suivis des taux de mortalité

Pour les suivis des mortalités d'huîtres (Descripteur A), la fréquence des visites de terrain continue d'être définie selon un calendrier programmé à l'avance et commun aux différents sites ECOSCOPA. Le calendrier tient compte des périodes « à risque » pour les mortalités identifiées lors des années précédentes, notamment vis-à-vis de l'augmentation des températures de l'eau. En pratique, les suivis s'échelonnent de façon bimensuelle du mois d'avril au mois de septembre, et de façon mensuelle du mois d'octobre au mois de février, afin d'assurer les suivis tout au long de l'année.

Lors de chaque passage sur site, les poches contenant les différents lots sont vidées précautionneusement dans un panier de comptage grillagé. Les individus sont examinés visuellement puis triés selon leur statut : morts, moribonds ou vivants. Les individus moribonds ou morts (correspondant à des animaux baillant ou à des coquilles vides) et les individus vivants sont alors dénombrés sur l'ensemble des 3 poches « comptages » de chacun des lots. Les individus moribonds sont comptabilisés comme des individus morts. Au final, les nombres relevés d'individus morts et d'individus vivants permettent de déterminer, en triplicat pour chaque lot, les taux de mortalité suivants :

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

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

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

$$\text{Mortalité cumulée}_{(t)} = 1 - [\,(1 - MC_{(t-1)}) \times (1 - MI_{(t)})\,] = MC_{(t)}$$

2.1.2.2 Reproduction des adultes

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

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

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

Le suivi de la gamétogenèse se fait par la mesure d'un indicateur simple et peu coûteux : la chair de 30 individus issus du lot sentinelle « 18 mois » est disséquée, lyophilisée et pesée individuellement. Ce suivi permet d'évaluer la date et l'intensité des émissions majeures de gamètes pour chaque site et chaque année. La facilité d'acquisition de cet indicateur permet à la fois sa réalisation sur plusieurs sites de la côte française, tout en assurant la pérennité et l'homogénéité de sa mesure chaque année. Les émissions majeures de gamètes sont clairement identifiables par la brusque chute des valeurs de masse de chair.

2.1.2.3 Abondance et survie larvaire

Un **troisième descripteur** (C, **Erreur ! Source du renvoi introuvable.**) permet d'évaluer la date d'apparition, l'abondance et le bon déroulement du développement des larves émises dans la colonne

d'eau. Ce travail se fait de façon similaire dans chacun des sites et sur plusieurs stations par site tout au long de la saison de reproduction, *i.e.* de juin à septembre.

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

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

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

Le comptage disponible sous 48 h indique le nombre de larves d'huîtres creuses pour chaque stade de développement (Figure 6). Les valeurs sont exprimées, pour des raisons historiques, en nombre de larves par 1,5 m^3. Ces pêches sont aussi le moyen de mieux caractériser, le cas échéant, l'hydrologie, sur chaque site, par des prélèvements discrets d'eau pour mesure de la température et de la salinité.

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

- Au laboratoire, pré-tamisage sur 500 µm puis double tamisage sur mailles de 132 puis sur 40 µm (excepté pour le site d'Arcachon pour lequel le double tamisage est réalisé sur 125 µm et 40 µm). Le refus du tamis de 500 µm, contenant les macro-algues et débris, est éliminé. Les refus des deux autres tamis sont récupérés séparément dans des éprouvettes de 100 mL. Pour chaque station, on dispose donc de deux fractions qui sont traitées de la même manière : (1) une fraction >125 µm, contenant plutôt les stades âgés et (2) une fraction > 40 µm, contenant plutôt les stades jeunes.
- Chaque fraction est mise à décanter dans une éprouvette graduée de 100 mL afin de mesurer la hauteur du culot. Puis, on ajuste le volume d'eau surnageant en vidant l'éprouvette de manière à ne conserver que 4 fois le volume du culot (approximativement). Pour les échantillons trop concentrés, les dilutions sont réalisées à l'eau de mer filtrée (Cochet-environnement et Armeria) ou à l'eau distillée, voire du robinet (Creaa et LER Arcachon). Dans tous les cas, le volume total de l'échantillon (v) est mesuré.
- Cet échantillon est ensuite homogénéisé directement dans l'éprouvette à l'aide d'un agitateur muni d'un disque perforé à son extrémité. Deux aliquotes (1 et 2) de 0,5 mL sont prélevés à la micro-pipette et transférés sur deux cellules de numération quadrillées (Sedgewick rafter cell - Ref 02C00415). Les larves

de *C. gigas* y sont identifiées, comptées et classées dans les différents stades présentés sur la planche ci-joint (LARVST1 à 4, Figure 6).

- Compte tenu des risques de confusion avec d'autres espèces, les larves dont la hauteur est inférieure à 70 µm ne sont pas prises en compte pour l'instant.
- Ainsi, pour une fraction donnée, le nombre N de larves d'un stade donné pour un volume de 1,5 m^3, est calculé de la façon suivante : N=1,5*(n1+n2)* v/V, avec : n1 et n2, le nombre de larves d'un stade donné respectivement compté dans les aliquotes 1 et 2 de 0,5 mL ; v, le volume (en mL) de l'échantillon dilué et V, le volume pompé (généralement proche de 1,5 m^3).
- Pour chaque stade larvaire, le résultat retenu est la somme des valeurs dénombrées dans les deux fractions. Les concentrations sont exprimées pour 1,5 m^3 et le seuil de détection est de 20 à 100 larves/1,5 m^3 selon la dilution utilisée pour la lecture.

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

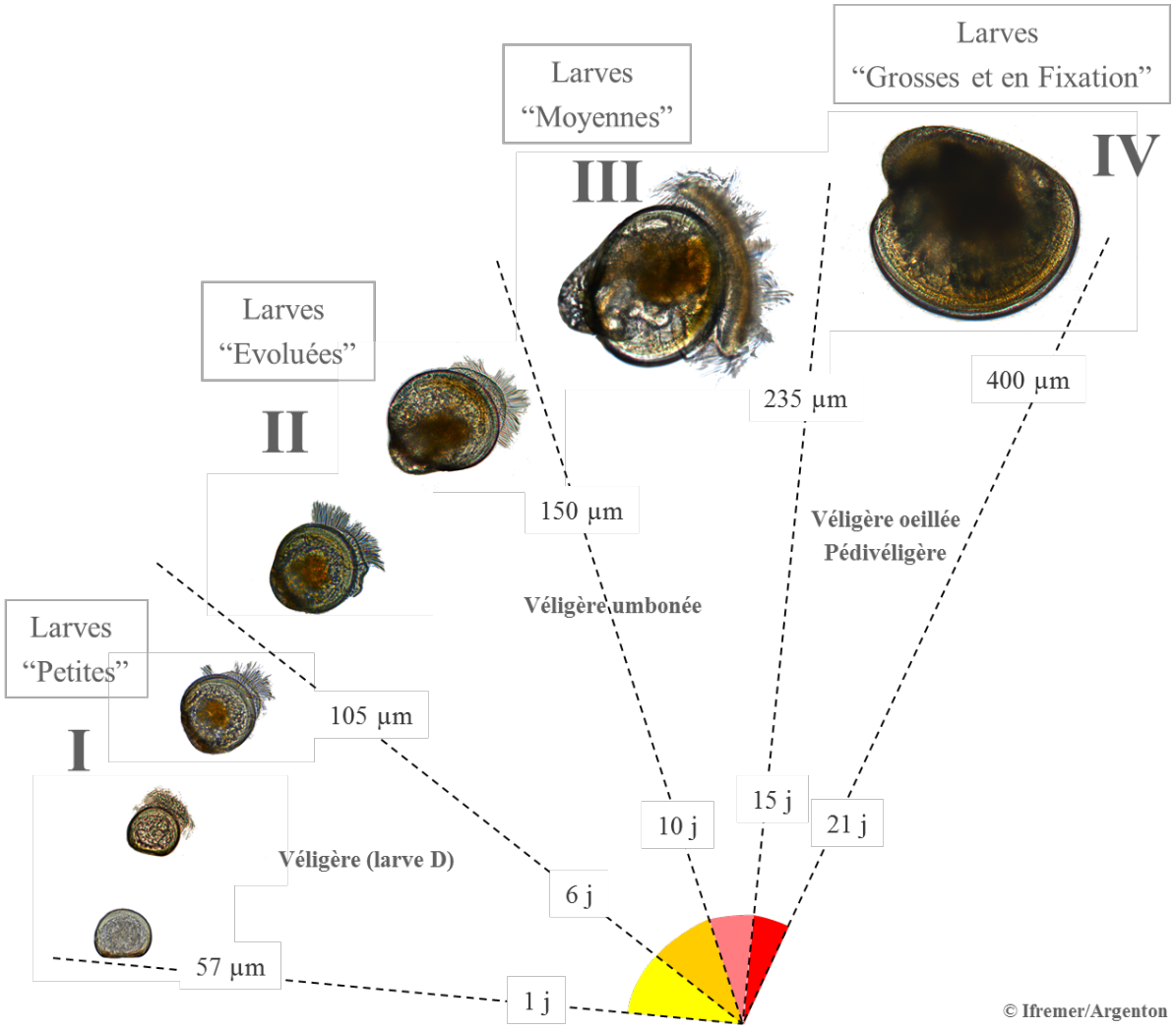


Figure 6 : Planche de détermination des quatre stades larvaires chez l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, d'après Le Pennec (1978) et His (1991). L'âge est donné à titre indicatif, il est fonction de la température et de la concentration en nourriture. Légende : H est la hauteur (mesurée de l'extrémité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

2.1.2.4 Estimation automnale du captage

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

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

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

2.1.2.5 Paramètres hydro-climatiques

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

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

2.2 Gestion et analyse des données

Les données issues de tous ces suivis sont archivées dans la base nationale publique Quadrige2 au sein des programmes VELYGER et RESCO. Cette action s'accompagne d'une standardisation des procédures et favorise une homogénéité progressive des méthodes entre les sites. Elle permet en outre une extraction aisée des données et facilite ensuite leur exploitation. Ces bases de données uniques sont aussi disponibles sur le serveur **Seanoe** (Pouvreau et al., 2019 ; Fleury et al., 2019 ; Petton et al., 2019).

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

Une fois extraites de la base Quadrige2, les données sont exportées et analysées dans Excel (© Microsoft) et Sigmaplot (© Systat software, Inc.). Les procédures statistiques utilisées dans ce rapport restent relativement simples afin de permettre une analyse la moins technique possible et une lecture aisée des graphes et des interprétations associées.

Il est ainsi fait appel à :

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

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

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

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

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

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

3 Suivis des conditions environnementales en 2020

3.1 Conditions climatiques générales

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

3.1.1 Température de l'air

La Figure 7 présente, de façon synthétique, les variations de la température de l'air en 2020 et son degré d'anomalie par comparaison à la normale. On retiendra, à l'interprétation de cette figure, les principaux résultats suivants :

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

En complément, la figure 8 présente l'évolution, depuis 1960, de l'anomalie annuelle de la température de l'air sur chacun des sites du réseau. **Cette figure montre que l'année 2020 s'inscrit toujours dans la tendance au réchauffement enregistrée depuis les années 1990 avec une accélération depuis 5 ans**. Elle présente une anomalie positive, en moyenne sur l'année, de 0,5 à plus de 1,0°C du nord au sud. Ainsi, de façon assez similaire aux 6 années antérieures**, l'année 2020 apparaît comme une année chaude avec un hiver, un printemps et une partie de l'été nettement au-dessus des normales.**

3.1.2 Pluviométrie

La Figure 9 présente, de façon synthétique, les cumuls mensuels de pluie relevés en 2020 et fournit une comparaison avec les normales. L'analyse de cette figure révèle, d'une façon plus ou moins marquée selon les sites, les points suivants :

- L'hiver se caractérise par des conditions pluviométriques dans les normes sur la plupart des secteurs, voire des valeurs déficitaires pour les écosystèmes méridionaux notamment pour la Lagune de Thau.
- Au printemps, les cumuls de pluie se situent toujours plutôt dans les normales voire un peu excédentaires, notamment en fin de période.
- En été, de façon similaire, les cumuls mensuels sont dans les normales voire un peu déficitaires notamment en juillet.
- En automne, les cumuls deviennent, selon les mois, conformes aux normales ou largement excédentaires notamment sur les sites de la façade atlantique en décembre.

En complément, la figure 10 présente l'anomalie annuelle 2020 de pluviométrie pour chacun des sites du réseau et permet de la comparer avec celles enregistrées depuis 1960. Cette figure montre que l'année 2020 s'inscrit au final comme une année proche des normales, voire même un peu excédentaire sur les sites septentrionaux. La lagune de Thau repasse à nouveau en déficit pluviométrique comme c'est le cas depuis presque 20 ans.

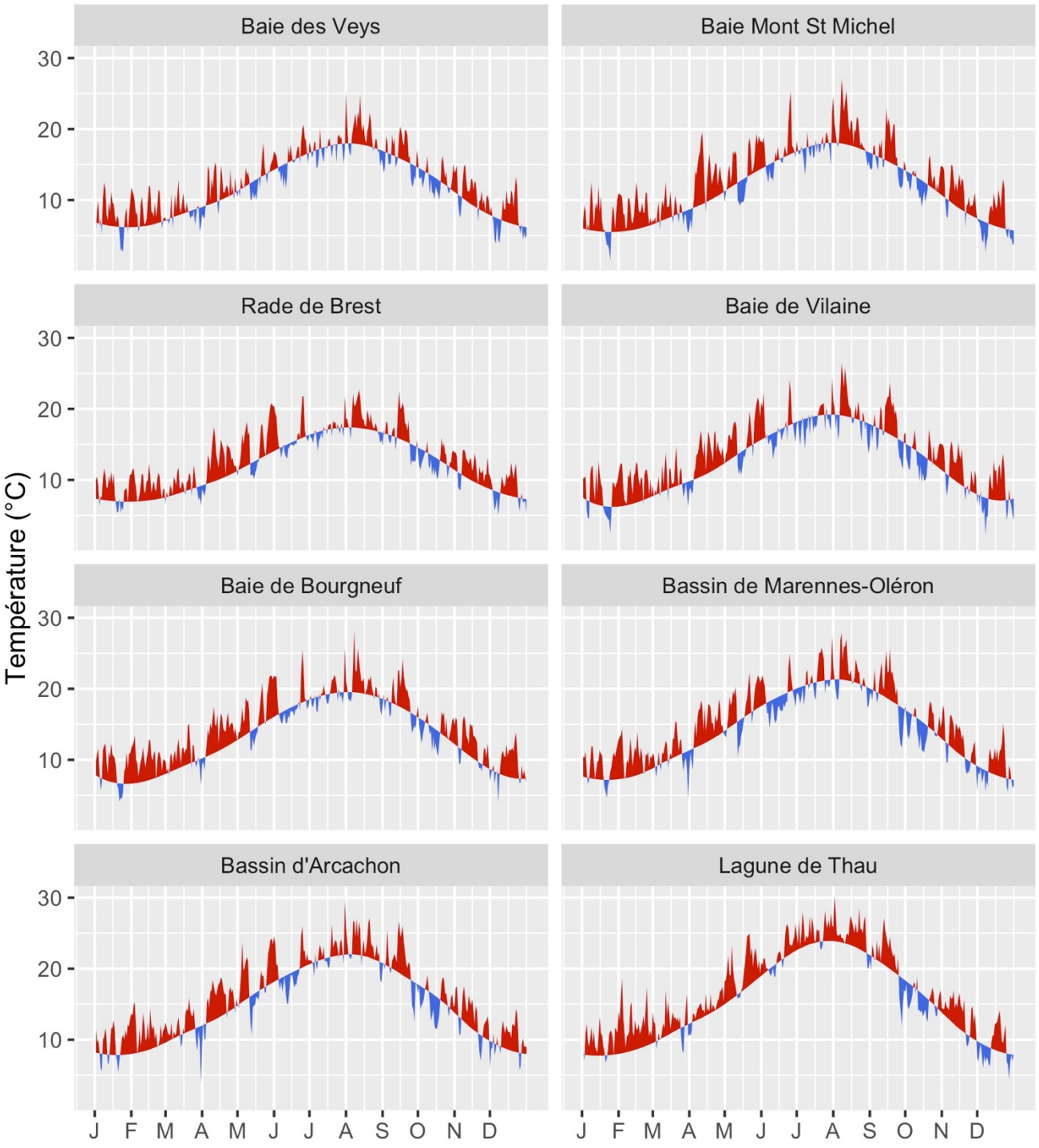


Figure 7 : Température moyenne journalière de l'air et anomalies par rapport à la normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites. Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu. Les stations Météo-France de référence pour chaque secteur sont respectivement les suivantes : Englesqueville pour la Baie des Veys, Coutances pour la Baie du Mont St Michel, Lanvéoc pour la Rade de Brest, Vannes pour la Baie de Vilaine, Noirmoutier pour la Baie de Bourgneuf, Château d'Oléron pour le Bassin de Marennes-Oléron, Cap Ferret pour le Bassin d'Arcachon, Sète pour la lagune de Thau (© Météo-France).

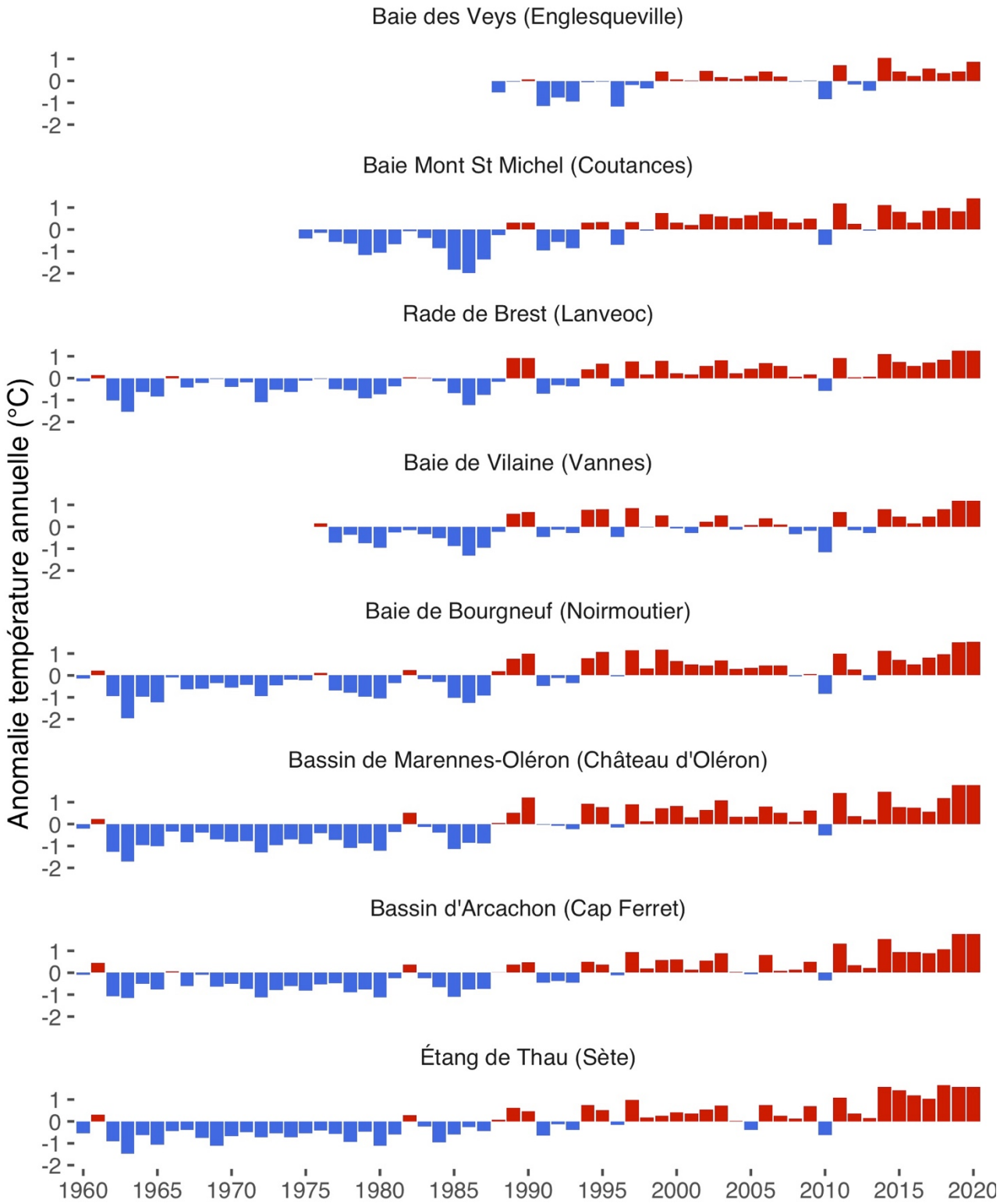


Figure 8 : Anomalies de température de l'air (moyenne annuelle en °C) pour chaque site d'étude depuis 1960, à l'exception des stations Météo-France de Englesqueville, Coutances et Vannes, pour lesquelles les données ne sont disponibles qu'à partir de 1976 (Source des données : © Météo-France).

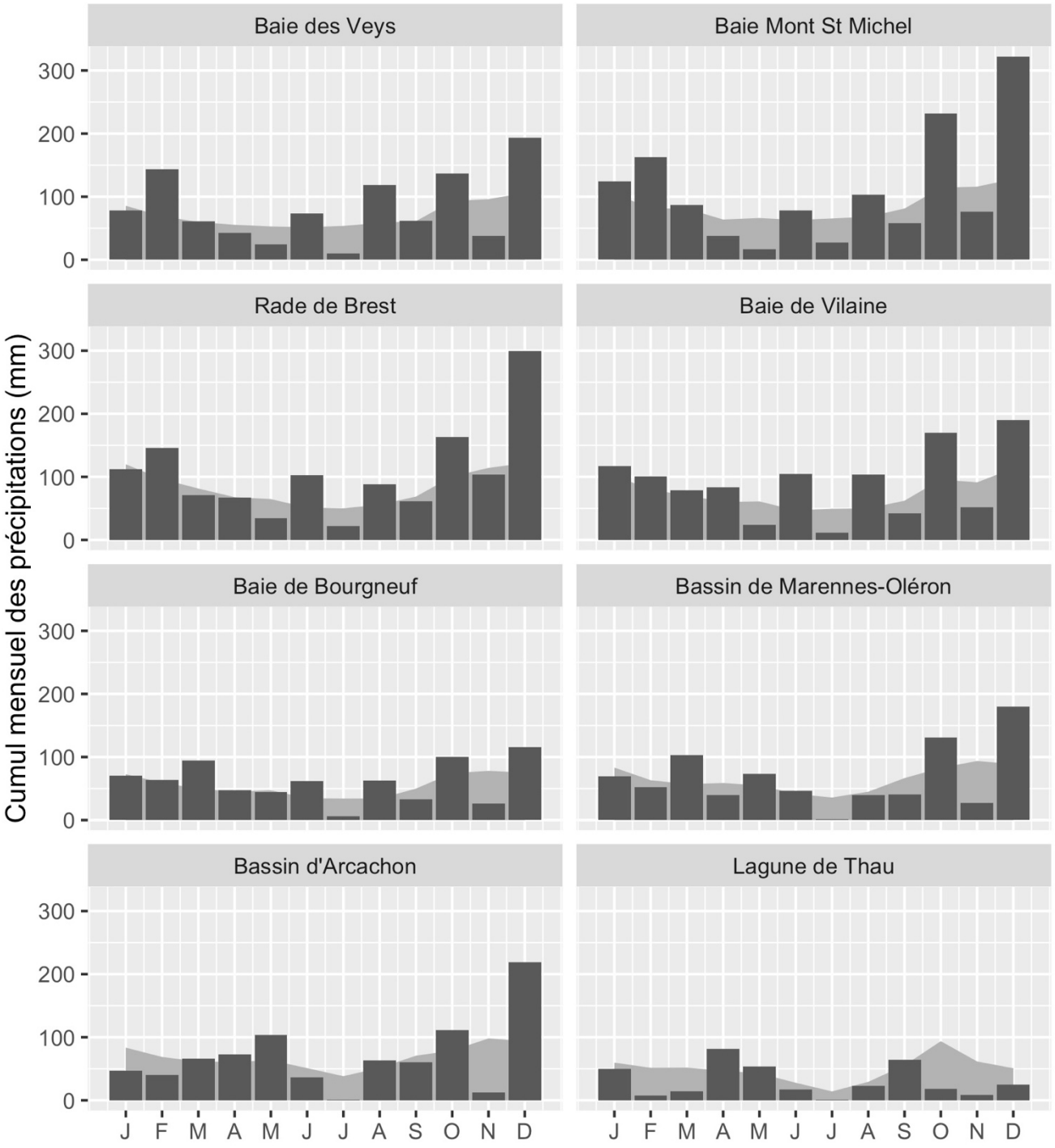
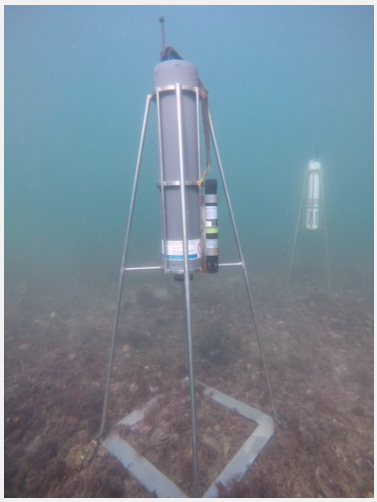


Figure 9 : Cumul pluviométrique mensuel pour l'année 2020 et normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites. Les stations Météo-France de référence pour chaque secteur sont respectivement les suivantes : Englesqueville pour la Baie des Veys, Coutances pour la Baie du Mont St Michel, Lanvéoc pour la Rade de Brest, Vannes pour la Baie de Vilaine, Noirmoutier pour la Baie de Bourgneuf, Château d'Oléron pour le Bassin de Marennes-Oléron, Cap Ferret pour le Bassin d'Arcachon, Sète pour la lagune de Thau (Source des données : © Météo-France).

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

3.2 Données hydrologiques

3.2.1 Température de l'eau de mer



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

La figure 11 présentent, de façon synthétique, la température de l'eau de mer (respectivement moyenne journalière calculée à partir de données hautes fréquences et moyenne mensuelle calculée à partir de données ponctuelles) et son degré d'anomalie par comparaison à la normale. En complément, la figure 12 fournit une vision de l'ensemble des données de température acquises dans le cadre du réseau depuis sa création en 2010.

L'année 2020 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les points suivants :

- L'hiver est globalement marqué par de fortes anomalies positives pendant laquelle la température de l'eau est supérieure aux normales avec, sur certains secteurs, des anomalies de plus de 2°C.

- De façon similaire, le printemps présente des valeurs excédentaires avec des anomalies positives de +1°C jusqu'au début du mois de juin.

- Par contre, le début de l'été 2020 se caractérise rapidement par des températures un peu plus basses qui entrainent une période d'anomalies négatives de Juin à Juillet surtout sur les secteurs plus au sud. Les anomalies redeviennent positives à fortement positives sur tous les secteurs à la mi-juillet et jusqu'à la fin de l'été .

- Suite à cet été chaud et tardif, l'automne se positionne, dans son intégralité, au-dessus des normales, à l'exception du mois d'Octobre.

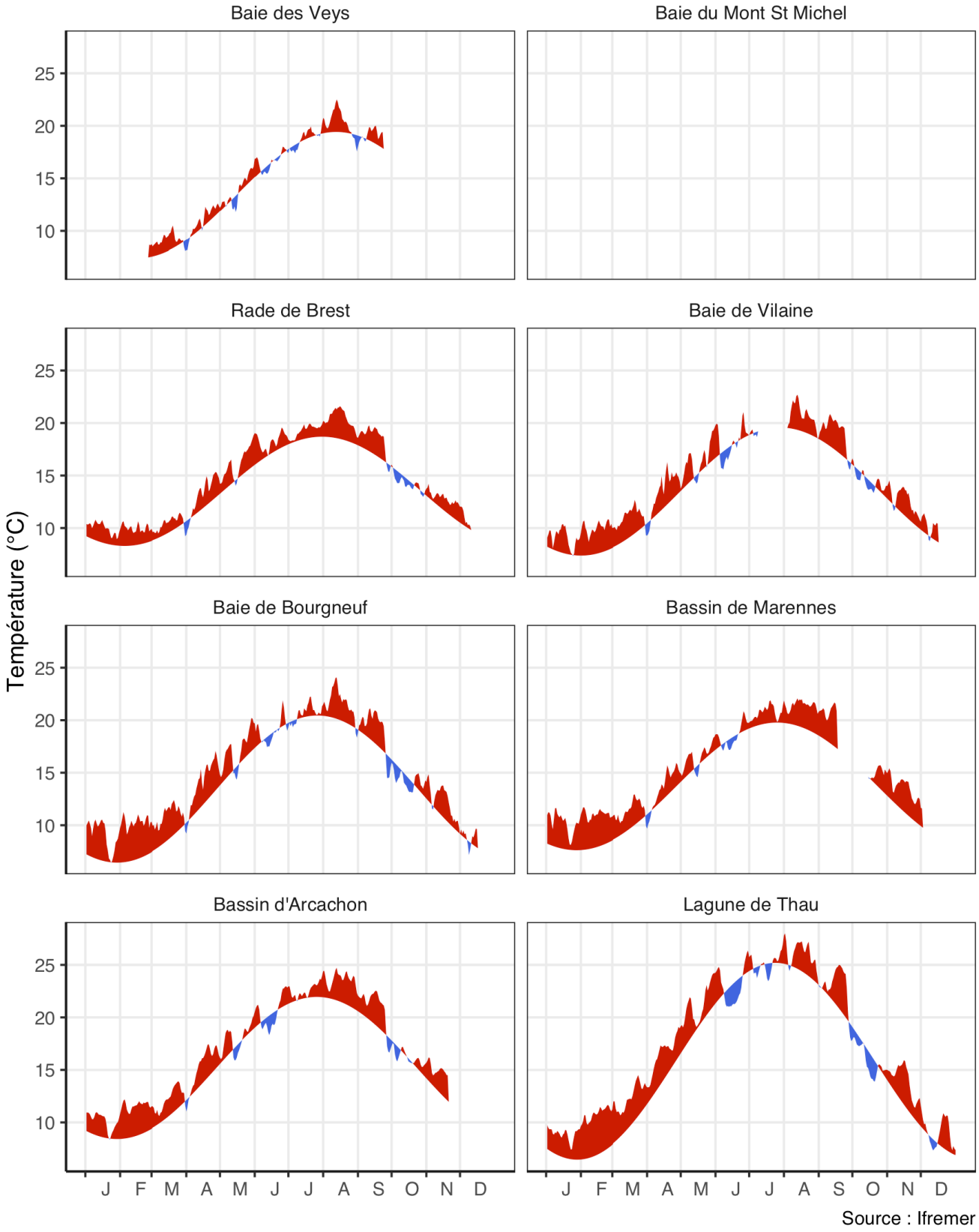


Figure 11 : Température moyenne journalière de l'eau de mer en 2020 et anomalies par rapport à la normale calculée sur les dernières décennies pour les 8 sites suivis (© Ifremer). Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu. Certains manques de données ont été causés par les contraintes de confinement et de normes sanitaires liées à la pandémie COVID.

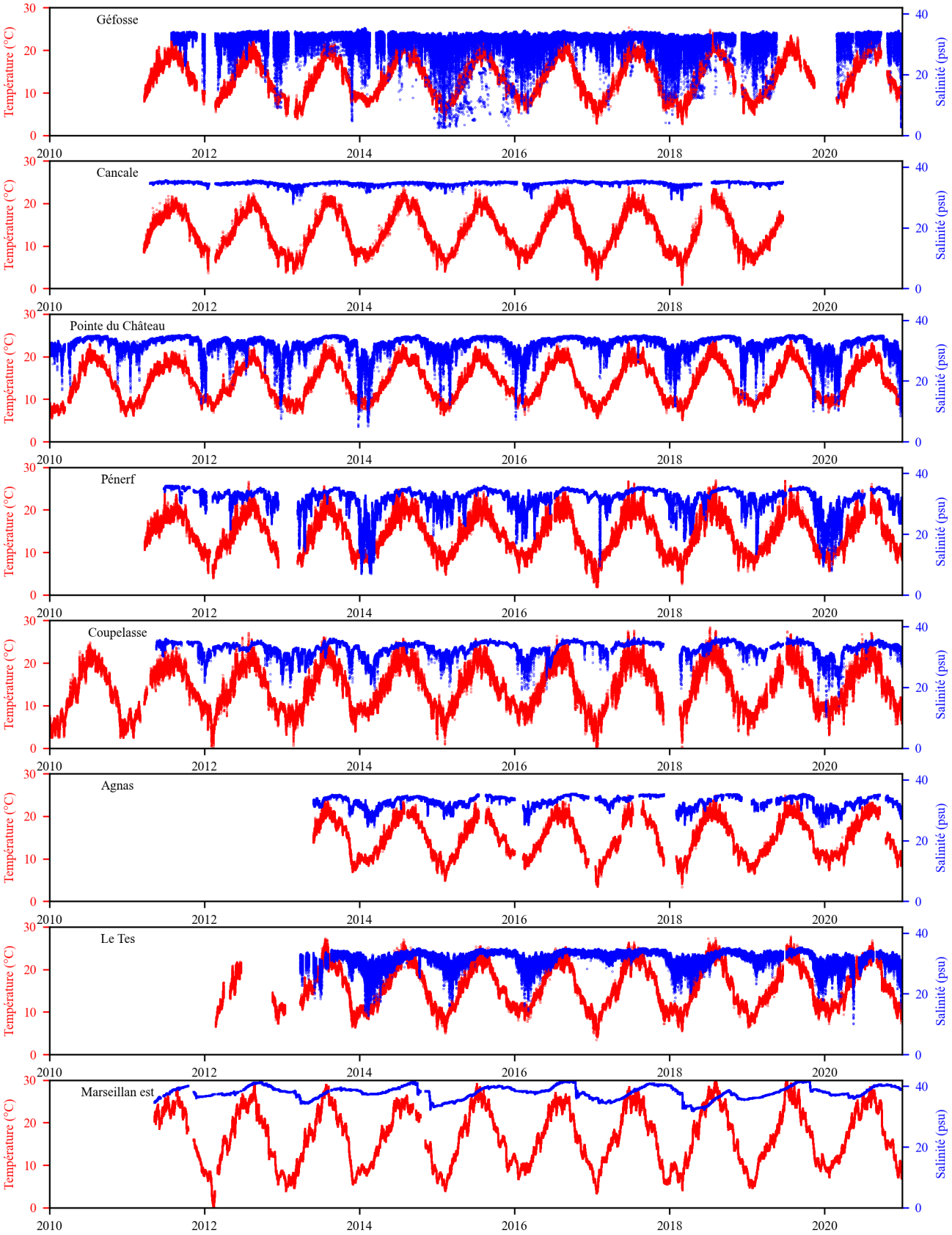


Figure 12 : Bilan décennal illustrant l'acquisition des données haute fréquence de Température et Salinité réalisée sur l'ensemble des sites du réseau ECOSCOPA depuis 2010.

3.2.2 Salinité

La salinité joue un rôle indirect sur la croissance et le succès de la reproduction de l'huître creuse : c'est un indicateur du débit des fleuves et rivières et donc un proxy[1] des apports de sels nutritifs entrant dans le système et régulant, en partie, le niveau de production primaire et les efflorescences phytoplanctoniques.

La figure 13 présente la salinité de l'eau de mer (moyenne et dispersion). En complément, la figure précédente fournit une vision de l'ensemble des données de température acquises dans le cadre du réseau depuis sa création en 2010. Malgré l'absence de quelques données au printemps lié à la période de confinement, l'année 2020 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les résultats suivants :

- A l'exception des sites les plus océaniques, l'hiver est marqué par des valeurs de salinité plutôt basses témoignant d'une pluviométrie excédentaire jusqu'en mars.
- Le printemps présente, quasiment sur tous les secteurs, un retour vers des valeurs de salinité dans les normes, à l'exception de quelques dessalures dans les secteurs sud en juin.
- Puis, l'ensemble de l'été se caractérisent par des valeurs plutôt élevées qui se positionnent progressivement dans les quartiles supérieurs témoignant d'un relatif déficit pluviométrique sur la plupart des secteurs.
- L'automne et le début de l'hiver sont marqués, à nouveau, par des valeurs très basses témoignant de brusques dessalures liés à des épisodes particulièrement pluvieux, comme ce fut le cas en 2019.

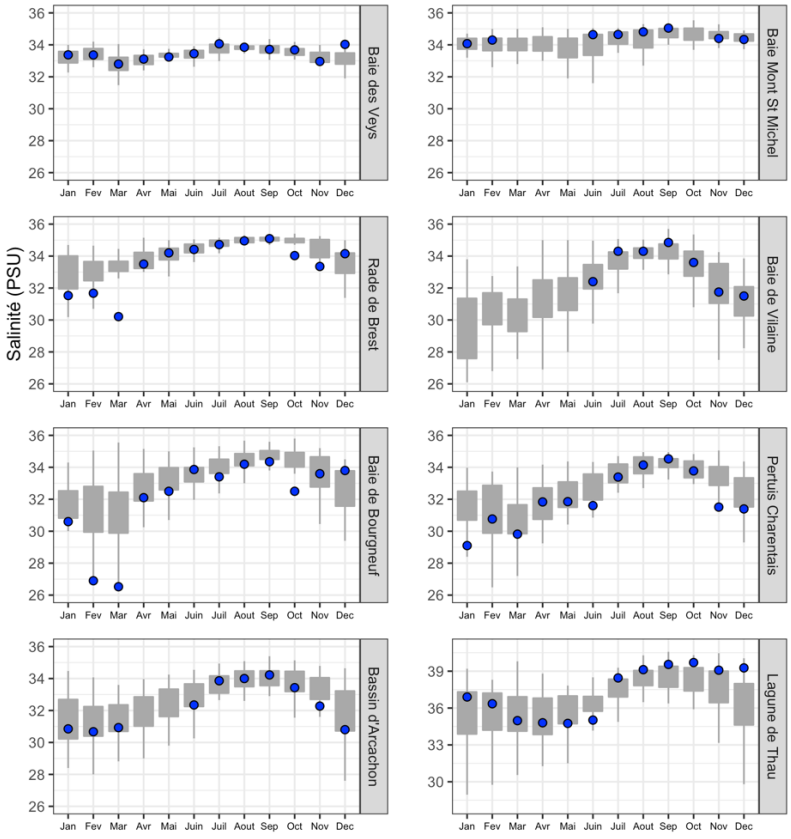


Figure 13 : Valeurs moyennes mensuelles 2020 (points bleu) de salinité (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (boites à moustache grisées) pour chacun des six secteurs étudiés. Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Lanvéoc en rade de Brest, Ouest Loscolo en baie de Vilaine, Bois de la chaise en baie de Bourgneuf, Boyard dans le bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY.

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

3.2.3 Concentration en phytoplancton

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

La figure 14 présente, de façon synthétique, la concentration 2020 en chlorophylle *a* de l'eau de mer mesurée à pleine mer (moyenne mensuelle issue du Réseau REPHY) et son degré d'anomalie par comparaison à la distribution des moyennes des 20 dernières années.

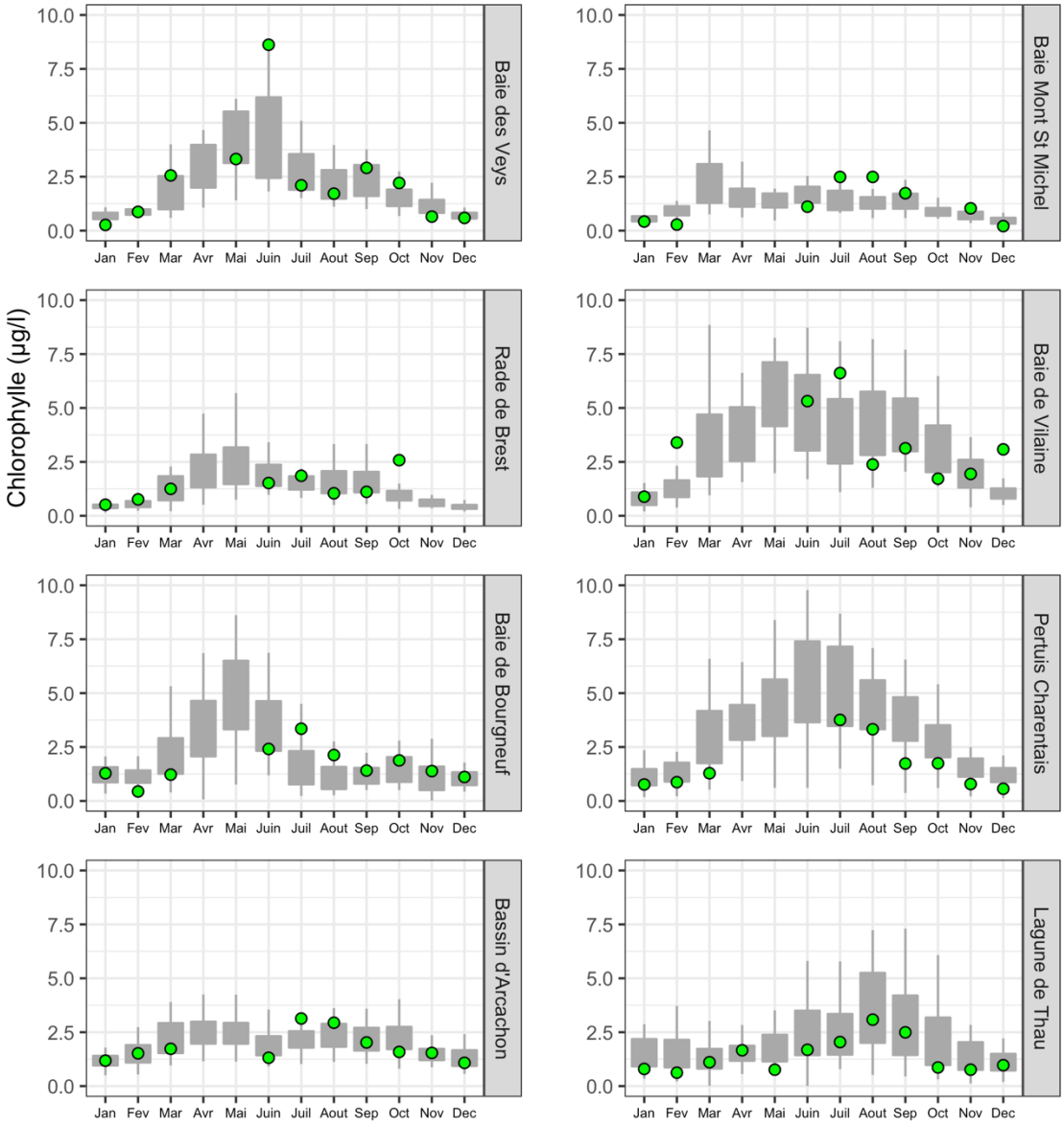


Figure 14 : Valeurs moyennes mensuelles 2020 de concentration en chlorophylle *a* de l'eau de mer (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (pour chacun des 8 écosystèmes étudiés). Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Géfosse en Baie des Veys, Cancale en Baie du Mont St Michel, Lanvéoc en Rade de Brest, Ouest Loscolo en Baie de Vilaine, Bois de la Chaise en Baie de Bourgneuf, Boyard dans le Bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le Bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la Lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY. A noter que le point Lanvéoc en Rade de Brest est un site historique du REPHY pour lequel nous disposons de séries historiques mais il est reste sous influence océanique. Depuis 2008, une nouvelle série temporelle de phytoplancton est en cours de constitution sur un secteur plus proche des populations d'huîtres.

D'une façon générale, et malgré le manque de données au printemps 2020 lié à la période de confinement, il apparaît que la concentration en chlorophylle *a*, au cours de l'année 2020, se caractérise par des valeurs dans les normes sans anomalies particulières.

3.2.4 pH et acidification de l'océan

Outre l'augmentation de température, l'un des changements majeurs d'ici la fin de ce siècle réside dans l'acidification des océans liée à l'augmentation progressive des rejets de CO_2 (Anonyme, 2011). Sur nos côtes, le pH de l'eau de mer est, en moyenne, compris entre 8.1 et 8.2. Mais il y a énormément de variabilité spatiale dans la chimie carbonatée de l'océan et la prédiction, à l'échelle régionale, de l'évolution du pH au cours de ce siècle est particulièrement incertaine. Chez l'huître creuse, le stade larvaire est le plus sensible à une diminution du pH : plusieurs études montrent qu'à partir d'un pH de 7.6, la croissance larvaire est affectée et la survie diminue (*e.g.* Kurihara et al., 2007). Des expérimentations récentes, réalisées en 2011 dans le cadre du projet VELYGER, ont montré que pour un pH de 7.2 et une température de 20°C, la croissance larvaire était ralentie de moitié et la métamorphose compromise (Bagusche et al., 2012). Actuellement, le suivi du pH sur nos côtes est assuré par le réseau SOMLIT[2] du CNRS.

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

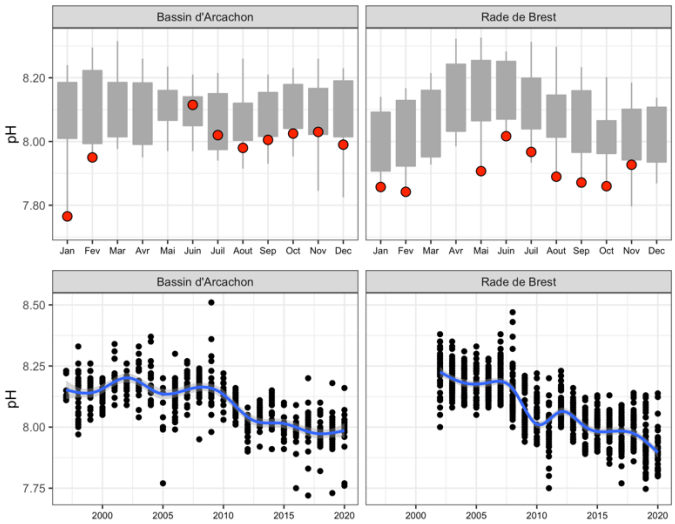


Figure 15 : *Haut :* Valeurs moyennes mensuelles 2020 du pH de l'eau de mer (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée du Bassin d'Arcachon (site « Eyrac ») et de la Rade de Brest (site « Portzic). Ces valeurs annuelles sont comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années. *Bas :* Evolution du pH (moyenne annuelle +/- ECT) depuis les années 1998 (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée de la Rade de Brest et du Bassin d'Arcachon. Ces graphes ont été obtenus à partir des données acquises par le Service d'Observation en Milieu Littoral, mis en œuvre par l'INSU-CNRS (Réseau SOMLIT). Pour en savoir plus : http://www.somlit.fr

On constate que les données 2020 s'inscrivent, pour ces deux secteurs, dans une tendance à la diminution avec des valeurs se situant dans la gamme inférieure des observations enregistrées depuis le début des années 2000 par le réseau SOMLIT[2]. **En 2020, les valeurs moyennes annuelles du pH sont passées en deçà de 8.00 que ce soit en Rade de Brest ou dans le Bassin d'Arcachon**. Bien sûr, ces valeurs moyennes restent toujours supérieures au seuil de 7.6 - valeur considérée comme problématique pour la vie larvaire de l'huître creuse. Cependant, ce paramètre hydrologique (ainsi que le suivi de la lysocline[3]) mérite, sans conteste, une attention accrue dans les années à venir.

[2] http://somlit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/

[3] La lysocline est la profondeur dans l'océan à partir de laquelle la solubilité du calcaire ($CaCO_3$), sous sa forme calcite ou aragonite, augmente fortement. L'aragonite est plus soluble que la calcite et donc la lysocline de l'aragonite survient à des profondeurs moins élevées. Dans certains environnements particuliers, il arrive que la lysocline atteigne les eaux côtières (*e.g.* Anonyme, 2011).

3.2.5 Suivis environnementaux à haute fréquence

Dans le cadre du projet ECOSCOPA, il est prévu d'améliorer progressivement les suivis environnementaux par la mise en œuvre d'une instrumentation hydrologique la plus éprouvée possible permettant l'acquisition robuste de données hydrologiques en haute fréquence. Le premier site atelier à bénéficier de cet effort est le secteur de la Baie de Daoulas en Rade de Brest. En effet, en complément des sondes STPS standard utilisées depuis le début des réseaux RESCO et VELYGER et ayant fait leur preuve, des sondes multi-paramètres Hydrolab OTT puis Wetlab ECO FLNTU ont été mises en œuvre depuis 2011 sur le site estran de la Baie de Daoulas (pointe du Château). Cet effort particulier permet désormais de disposer d'une série temporelle unique en haute fréquence sur 9 années (Figure 16) associant température, salinité et signal de fluorescence *in vivo* (converti en chlorophylle *a*). Au cours du mois d'octobre 2020, un problème mécanique est apparu sur la sonde fluorescence impliquant son renvoi en réparation. Cela entrainera un manque de données durant 3 mois hors de la saison productive.

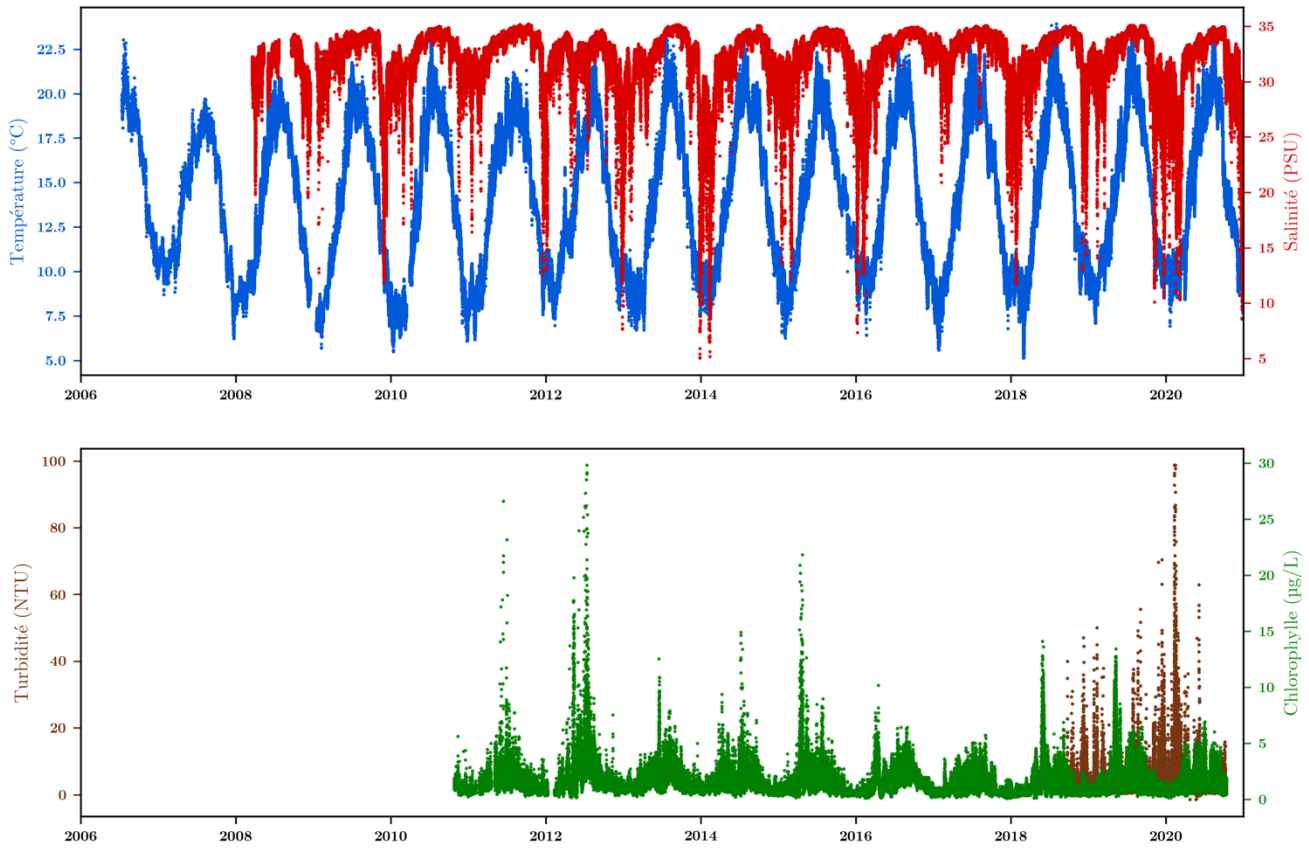


Figure 16 : Suivis hydrologiques haute fréquence de la Baie de Daoulas (site estran, pointe du Château) depuis 2006. Notez les dessalures hivernales et les blooms printaniers et estivaux, variables en intensité selon les années.

Depuis 2017, et en complément de ce site estran, un site sous-marin, toujours en Baie de Daoulas a été mis en place sur le banc du Roz. Il abrite (**Erreur ! Source du renvoi introuvable.**17) une sonde pH SeaFET (déployée depuis mars 2017) ainsi qu'une sonde Wetlab ECO FLNTU (déployée depuis août 2017). L'avantage de la sonde pH utilisée réside dans la technologie du capteur (ISFET) qui permet d'éviter des dérives connues avec les électrodes en verre classiques. Toutefois, pour assurer une précision de l'ordre du millième (+/- 0.005 pH), il faut régulièrement effectuer un prélèvement d'eau au niveau de la sonde lors d'une mesure, puis analyser ce prélèvement avec une mesure de

spectrophotométrie (Dickson et al., 2007) afin de corriger régulièrement les mesures brutes de la sonde (Martz et al., 2015). Côté fluorescence *in vivo* de l'eau, l'avantage du capteur Wetlab ECO FLNTU réside dans la protection de sa cellule de mesure et la précision de sa mesure. Il permet la mesure de fluorescence *in vivo* (mesure corrélée à la concentration de phytoplancton) ainsi que de la turbidité à raison de 5 mesures toutes les 15 minutes.

Figure 17 : Vue du site sous-marin d'instrumentation du banc du Roz (Baie de Daoulas). Photo de gauche : jeux de sondes déployées sur le fond, photo de droite : détail des capteurs pH, STPS et ECO FL-NTU.

Le premier confinement dû à la crise du Covid-19 en mars 2020 nous a empêché d'intervenir régulièrement pour le nettoyage des sondes. Du bio-fouling s'est donc développé et le signal de salinité n'est pas exploitable d'avril à juin. Pour remédier à ce type de problème à l'avenir, un système externe de lampe UV sera installé à côté de ce capteur.

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

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

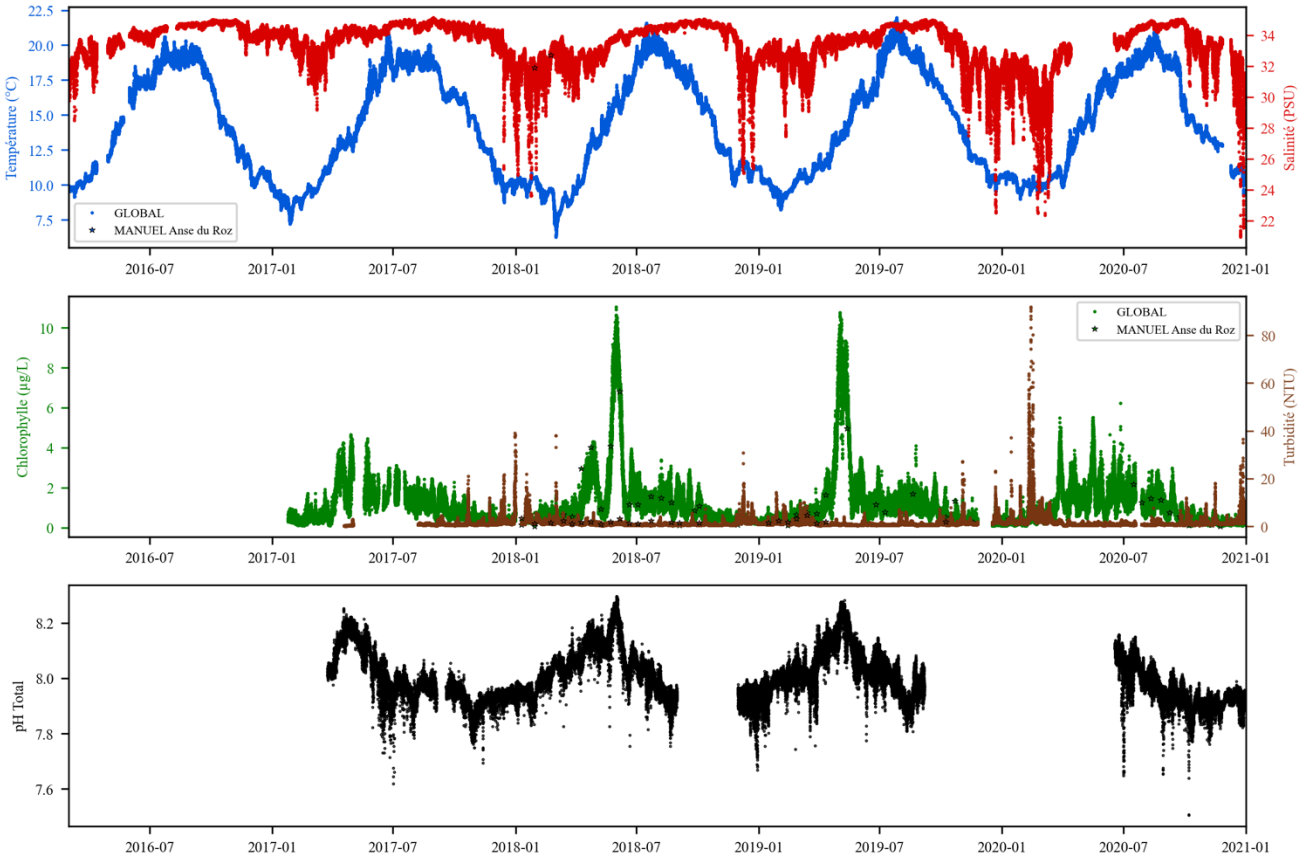


Figure 18 : Suivis hydrologiques haute fréquence de la Baie de Daoulas (site sous-marin, banc du Roz) depuis 2017. De haut en bas : Température, Salinité, Chlorophylle a, Turbidité et pH. Notez les dessalures hivernales et les blooms printaniers et estivaux, les fortes variations journalières du pH (> 0.3 unité pH) ainsi que les fortes variations hebdomadaires (> 0.5 unité pH) au cours l'été lors des blooms estivaux de phytoplancton.

Deux autres ECO FLNTU ont été achetés et déployés sur les sites du Tès dans le bassin d'Arcachon et de Marseillan Est dans l'étang de Thau (figures 19 et 20). La méthode d'acquisition (fréquence, ajustage en laboratoire, nettoyage) est identique à celle utilisée en rade de Brest. La livraison des instruments ayant pris un du retard, le déploiement sur les 2 sites n'a eu lieu qu'à partir de novembre 2020. Ces données permettront de mieux expliquer la croissance des huitres et de suivre les conditions estivales de la reproduction.

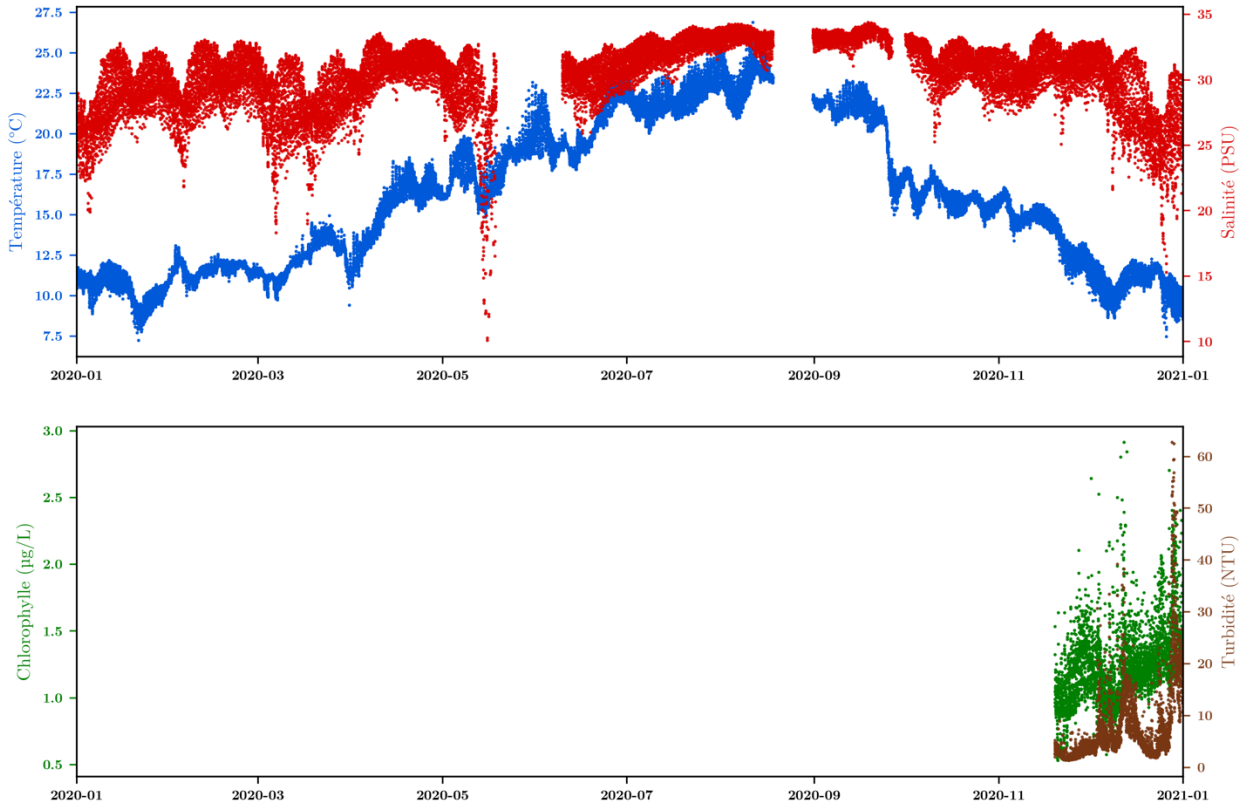


Figure 19 : Suivis hydrologiques haute fréquence du bassin d'Arcachon (site ostréicole le Tès) pour l'année 2020

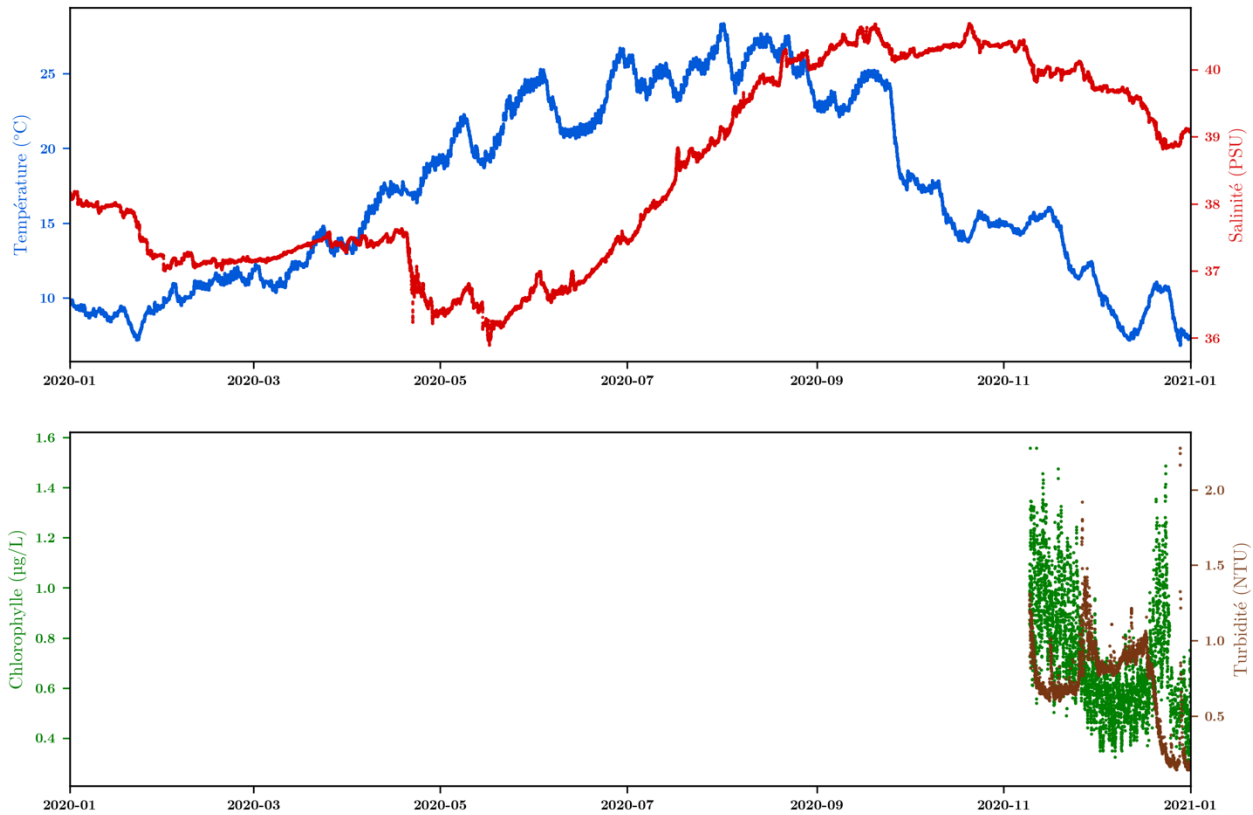


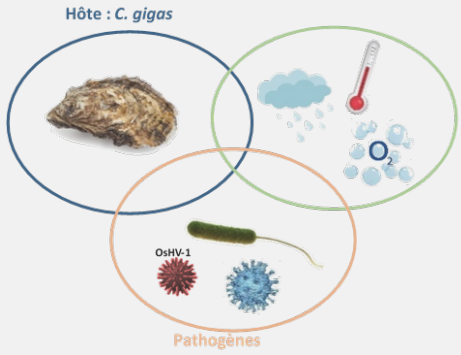
Figure 20 : Suivis hydrologiques haute fréquence de l'étang de Thau (site ostréicole Marseillan Est) pour l'année 2020

4 Croissance et survie de l'huître creuse

4.1 Suivis des taux de mortalité et de croissance en 2020

Comme mentionné précédemment, aucun suivi n'a pu être réalisé en 2020, le protocole ECOSCOPA prévoyant une mise à l'eau simultanée des lots sentinelles à la mi-mars. Le pays étant alors confiné durant cette période, le délai n'a pas pu être respecté. De plus, introduire des lots à la fin du printemps aurait généré des biais dans les données acquises. On sait par exemple qu'une introduction tardive dans le milieu naturel augmente de façon significative les taux de mortalité (Benabdelmouna A. et al., 2011) : il a donc été décidé de ne pas déployer de lots, même tardivement, en 2020.

4.2 Lien entre survie, température corporelle et bathymétrie



Il est désormais acquis que la température réelle ressentie par l'huître peut protéger de certains phénomènes de mortalité : une température de 29°C appliqué à l'huître induit une réponse thermique dans les tissus qui bloque les mécanismes d'infection par le virus OsHV-1 (Delisle et al., 2018) en stimulant la production de gènes impliqués dans la survie et la défense (Delisle et al., 2020). Sur l'estran l'huître creuse est une espèce purement intertidale qui est très souvent exondée et il apparaît "logique" que sa température corporelle puisse dépasser fréquemment le seuil thermique de 29°C lors de belles journées d'été, ce qui pourrait mieux la protéger de l'infection virale en induisant la réponse thermique dans ses organes.
Aujourd'hui, très peu de données biologiques existent sur la température corporelle des espèces de l'estran et il n'existe aucune donnée chez l'huître creuse *C. gigas*. Les seuls travaux réalisés ont été faits aux USA par Helmuth (1998) sur l'huître américaine *C. virginica*. Par contre, on sait que l'huître en élevage, qui meure massivement de l'infection par OsHV1 dans sa première année, est très peu exondée. Placée de plus en plus bas sur l'estran pour favoriser sa croissance, et subissant des émersions de courte durée, elle pourrait donc subir des variations de température corporelle très différentes de celles subies naturellement par une huître sauvage.

En 2020, nous avons donc cherché à mieux caractériser les températures ressenties par les huîtres dans leur environnement naturel à différents niveaux bathymétriques, par le biais d'une analyse approfondie du signal thermique subi par l'huitre.

4.2.1 Capteurs instrumentaux IN et OUT

Des capteurs spécifiques (BODY) permettant de mesurer directement la température dans la cavité palléale de l'huître (Température IN) ont été développés en 2018 par la société NKE en collaboration avec l'unité de l'Ifremer Recherche et Développement Technologique (RDT), Laboratoire Détection, Capteurs et Mesures (LDCM). Le capteur se présente sous la forme d'un capillaire de 1 cm de titane qui héberge la sonde de température, elle-même reliée à un grand support par un petit câble optique. Sous le support se trouve le capteur de pression, qui lui est donc externe (pour désigner le moment exact d'exondation). Les huîtres instrumentées sont des huîtres « sentinelles » petite taille au moment de l'instrumentation (moins de 3 cm, Figure 21). Lors de l'instrumentation, l'huître est anesthésiée et percée, ce qui permet de coller le capillaire à l'intérieur de l'huître pour la mesure endogène. L'huître est ensuite fixée avec de la colle sur le socle pour ne pas que le câble bouge. En gardant les animaux instrumentés en conditionnement au laboratoire pendant plus de 2 mois (hiver 2017-2018), nous avons montré que l'instrumentation BODY ne gêne pas l'animal, et que l'huître gère le capteur BODY

comme une impureté endogène : une fine couche de coquille pousse autour du capteur ce qui ne modifie pas la mesure thermique.

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

Figure 21 : En haut : instrumentation des huîtres, le capillaire (capteur BODY IN) est visible dans l'huître (en pointillé rouge). En bas à gauche : les capteurs OUT et IN placés ensemble dans les poches ; à droite : récupération des données IN par induction.

4.2.2 Rappel du protocole de suivi sur l'estran

Sur 3 années consécutives, nous avons déployé des triplicats de poches (à raison de 200 Naissains par poche âgées de 3 mois et mesurant environ d'1 cm) à trois hauteurs d'estran (Haut, Milieu, Bas - figure 22) sur le site ECOSCOPA de rade de Brest, respectivement à +5 m, +3 m, +1m40 par rapport au zéro hydrographique. Chacun de ces 3 niveaux bathymétriques correspond à des temps d'exondation de respectivement : 80 %, 56 % et 20 %. Chacun des lots est noté : T1H, T1M et T1B. Pour chaque hauteur

d'estran, une poche est choisie afin de porter les capteurs IN et OUT. Un logiciel (Winmemo2) permet de lire les données de température et de pression internes (IN) et externes (OUT) de convertir les données de pression en profondeur et d'exporter le tout au format texte (.txt). La lecture des données se fait par lecture radio pour le OUT et par induction pour le IN avec un crayon « data pencil » qu'on place à proximité du capteur à relever.

Figure 22 : En haut : Photo aérienne du site d'expérimentation situé en Rade de Brest à Logonna-Daoulas (Source : GoogleEarth) ; en bas : rappel du protocole d'exposition thermique sur l'étage bathymétrique.

4.2.3 Principaux résultats

Données de survie

Les suivis écophysiologiques réalisées sur le site BR08 du réseau Ecoscopa en 2017, 2018 et 2019 confirment qu'en haut et milieu d'estran, respectivement à 3m et 5 m de bathymétrie, la survie du naissain s'améliore en moyenne de 15% par rapport au naissain en position bathymétrique subtidale à 1,4 m (Figure 23). Ce différentiel de survie reste toutefois modéré, mais est significatif et la charge virale est quant à elle considérablement réduite sur le haut d'estran.

	Réplication Virale (copies ADN OsHV-1 / mg)	Exondation Totale (% temps à l'air par an)	Mortalité cumulée (%) 2017/2018/2019 **MOY**
Haut	10^2	55,2	† 37/53/52 **47 %**
Milieu	10^5	43,1	† 56/ 44/43 **48 %**
Bas	10^5	4,2	† 67/59/60 **62 %**

Figure 23 : Caractéristiques écophysiologiques des naissains en fonction de leur niveau bathymétrique. Le niveau Bas (1,4m) et Haut (5m) correspondent aux limites maximales basses et hautes de répartition naturelle de C. gigas sur le site d'étude BR08.

Ainsi, chaque année, les naissains de moins d'un an sont mieux protégés de la mortalité par OsHV-1 au milieu et en haut d'estran, respectivement à 3m et 5m de bathymétrie. Ces suivis démontrent ainsi une plus grande robustesse du naissain *C. gigas* face à OsHV-1 en haut et milieu d'estran, quand le naissain est soumis à l'exondation dans la zone intertidale. Dans cette zone intertidale, le naissain subit des variations très fluctuantes de son environnement, ce qui modifie la disponibilité en nourriture, en oxygène, la température interne et le pH interne des organes. Ces changements d'environnement induisent des réponses biologiques importantes chez *C. gigas* qui s'adapte à ces conditions de multistress.

Données de température

Nous avons analysé les données de températures et de pression enregistrées au cours de l'année 2018, année pour laquelle notre effort d'échantillonnage biologique (études des mécanismes d'infection par OsHV-1) a été important. Ce jeu de données a été déposé dans la database Seanoe (Petton et al. 2020). Les données de pression ont été utilisées pour calculer le temps d'exondation. Les données de températures ont été analysés afin de quantifier le temps passé au-dessus d'un seuil thermique (Figure 24), par la méthode du calcul de degré.jour (φ1) à partir d'une température seuil (Tseuil).

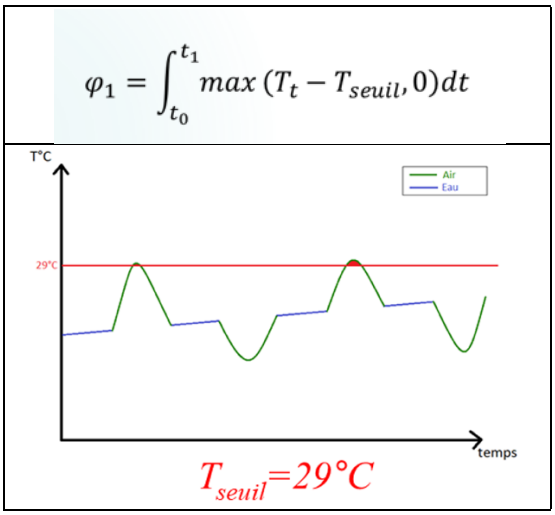


Figure 24 : calcul du temps passé au-dessus du seuil de Tseuil = 29°C exprimé en degré.jour et schéma qui représente la portion de donnée calculée mathématiquement (au-dessus du seuil de 29°C).

Il a ainsi été possible de calculer les caractéristiques majeures (temps d'exondation, températures) des naissains positionnés en Haut, Milieu et Bas pour deux périodes, avant l'infection (« sains ») et pendant l'infection (« infectés ») par OsHV-1 (Tableau 2). Dans notre étude, nous avons aussi analysé les degrés-jours au-dessus de 29°C, cette température induisant une réponse thermique qui protège de l'infection virale en conditions expérimentales (Delisle et al. 2018; 2020).

Tableau 2 : Caractéristiques majeures calculées pour les naissains en fonction de leur position bathymétrique.

			2 Mars au 2 Mai 2018 (avant infection)	2 Mai au 14 Mai 2018 (pendant l'infection)
Haut (5m)	exondation	durée (%)	54.4	58.7
		°C max	36.4	32.0
		°C min	-1.1	3.8
	immersion	durée (%)	45.6	41.4
		°C max	16.0	18.1
		°C min	5.9	11.9
	°C.jour au-dessus de 29°C		1.16	0.26
	mortalité		**0 %**	**0 %**
Milieu (3m)	exondation	durée (%)	42.8	42.8
		°C max	30.2	30.4
		°C min	-0.4	4.6
	immersion	durée (%)	57.2	57.2
		°C max	15.4	17.7
		°C min	5.9	11.2
	°C.jour au-dessus de 29°C		0.04	0.07
	mortalité		**0 %**	**0 %**
Bas (1,4m)	exondation	durée (%)	4.6	0.3
		°C max	21.9	8.7
		°C min	2.6	7.5
	immersion	durée (%)	95.4	99.7
		°C max	15.4	17.2
		°C min	5.7	11.2
	°C.jour au-dessus de 29°C		0	0
	mortalité		**0 %**	**31.2%**

4.2.4 Discussion

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

Il a ainsi été démontré que les naissains qui passent du temps au-delà du seuil de 29°C sont mieux protégés de l'infection par OsHV-1. Ces naissains sont disposés à une hauteur bathymétrique de 3m et 5m. Nos recherches futures en 2021 sur le site BR08 visent à réévaluer cette relation entre le temps de passage des naissains au-delà de 29°C et leur protection améliorée face au pathogène OsHV-1. Nos analyses biologiques sont encours de publication (Corporeau et al. 2021 *in prep*), et prouvent que l'immunité innée des naissains au Milieu et en Haut est activée, ce qui expliquerait leur meilleure résistance face à la maladie.

Si nos résultats se valident en 2021, nous pourrons alors proposer un nouvel indicateur de robustesse des naissains, qui est leur passage en condition de température au-delà de 29°C *in natura*, comme nous l'avons déjà prouvé de façon expérimentale. Ces résultats confirment à petite échelle de l'estran échelle ce qui a été observé à l'échelle d'un bassin ostréicole tel que le mor-brazh, où la position bathymétrique du naissain était corrélée au taux de survie finale en fin d'été (Pernet et al., 2019).

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

5.1 Maturation et indice de condition

Chez l'huître creuse, la gamétogenèse se déroule tout au long du printemps à la faveur du réchauffement printanier des eaux et des blooms de phytoplancton : on parle communément de maturation. Cette maturation conduit à un gain de chair ou engraissement (relativement à la croissance en coquille) qui se traduit par une augmentation de l'indice de condition, celui-ci devenant maximal juste avant la ponte (e.g. Thomas et al., 2016 ; Gourault et al., 2018).
La croissance printanière en chair et l'indice de condition sont des indicateurs ou proxies qui permettent de caractériser simplement la maturation et la fécondité potentielle d'une population d'huîtres pour une année et un site donnés. Ils présentent en outre l'avantage d'être aisés à obtenir par le biais de suivis réguliers sur des populations sentinelles ou d'échantillonnages aléatoires sur des populations naturelles.
Ensuite, en été, généralement à la faveur d'un choc thermique, l'huître émet ces gamètes lors du frai (appelé communément « ponte »). La quantité de gamètes émis par un géniteur (la fécondité), et notamment la quantité d'ovocytes, peut être un facteur déterminant dans l'abondance de jeunes larves et, dans les cas déficitaires, être à l'origine d'un faible recrutement pour un écosystème donné (*e.g.* Pouvreau et al., 2011 ; Maurer et al., 2011).

5.1.1 Variabilité spatio-temporelle de la maturation : bilan décennal

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

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

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

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

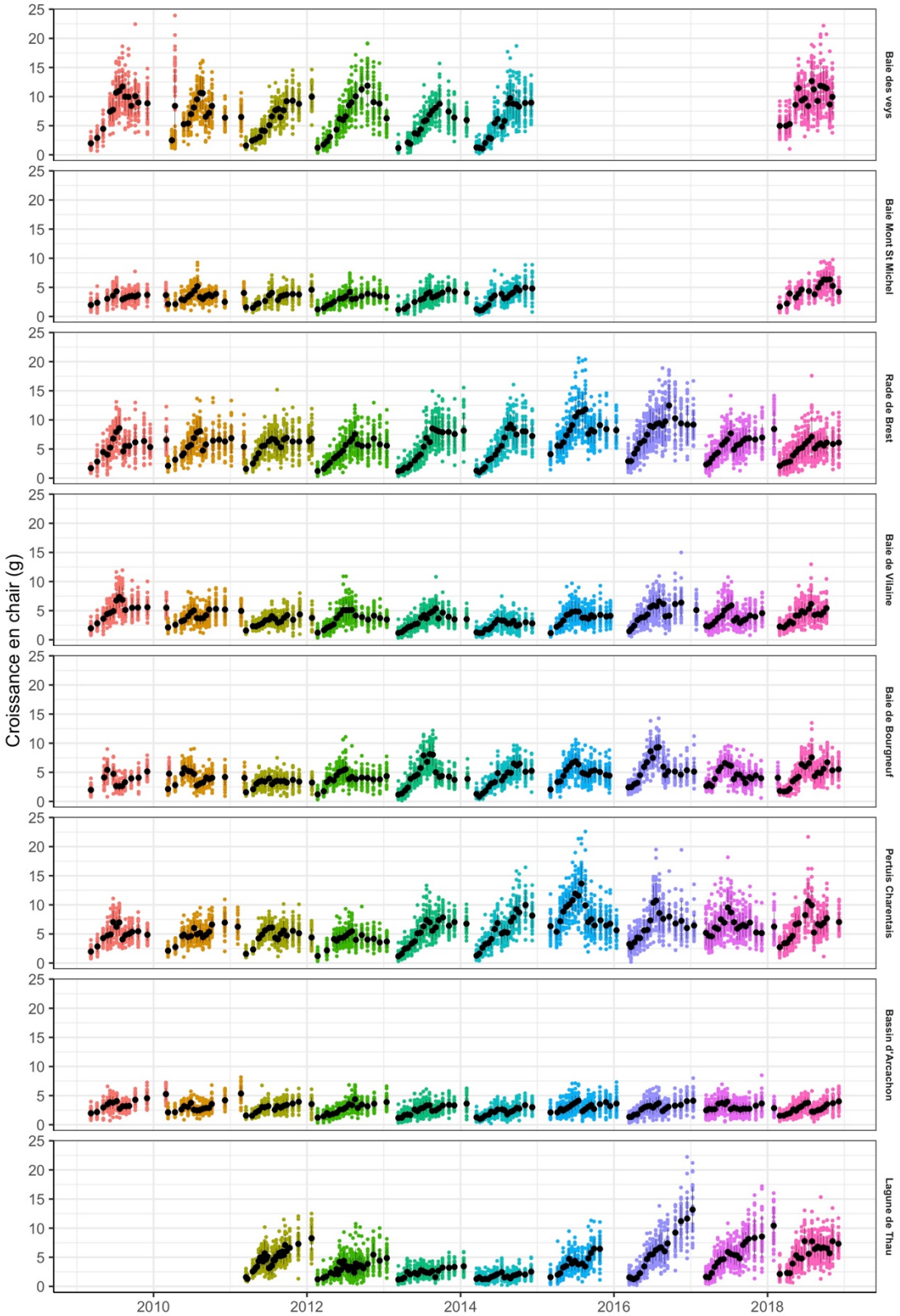


Figure 25 : Évolution et variabilité interannuelle et intersites de la croissance en chair, de la maturation et de la ponte d'une population d'huîtres sentinelles placée dans chaque secteur en début d'année. Les valeurs de croissance en chair avant ponte constituent un proxy de la fécondité potentielle de l'huître creuse. Cette planche fournit un récapitulatif sur 10 années de suivi.

5.2 Date de ponte

En début d'été, une fois la gamétogenèse achevée, l'émission des gamètes, communément appelée ponte (ou frai), survient généralement en réponse à des stimuli extérieurs. L'étude de l'effet des facteurs environnementaux stimulant l'émission des gamètes a fait l'objet de travaux assez anciens (His, 1976), ré-analysés récemment par Bernard et al. (2016). Il en ressort que les fortes amplitudes thermiques journalières associées aux marées de vives eaux apparaissent comme deux conditions favorisant des pontes massives et synchrones sur un même secteur. A l'inverse, des conditions thermiques moins contrastées entraînent généralement un retard de ponte, associé parfois à des phénomènes de pontes asynchrones et/ou partielles (tous les individus d'un même banc ne pondent pas en même temps et certains n'émettent que partiellement leurs gamètes). En termes prévisionnels, les températures moyennes de l'eau de mer en début d'été constituent un bon proxy de la date de ponte (*e.g.* Auby et Maurer, 2004 ; Pouvreau et al., 2011). Dans la perspective du changement climatique, nombres de phénomènes périodiques risquent d'être perturbés dans le monde du vivant : l'étude de ces phénomènes périodiques s'appelle la phénologie. La date de ponte est un évènement phénologique d'intérêt car il va conditionner la période d'apparition des larves et donc leurs conditions de vie, ce qui peut impacter le succès du recrutement. Le suivi de la date de ponte fait donc l'objet d'une analyse toute particulière dans le cadre du réseau VELYGER. Elle est obtenue assez précisément par l'observation des premiers pics importants de larves dans la colonne d'eau.

Les figures ci-dessous montre la relation, actualisée pour 2020, entre la température moyenne de l'eau de mer en Juin et le jour d'observation de la ponte principale. Les valeurs pour l'année se positionnent au cœur du nuage de points pour chaque secteur et de façon logique corrélativement à la température. Les pontes ont été ni précoces, ni tardives pour l'ensemble des secteurs.

En outre, depuis le début du réseau, on constate pour chaque secteur étudié, les résultats suivants :

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

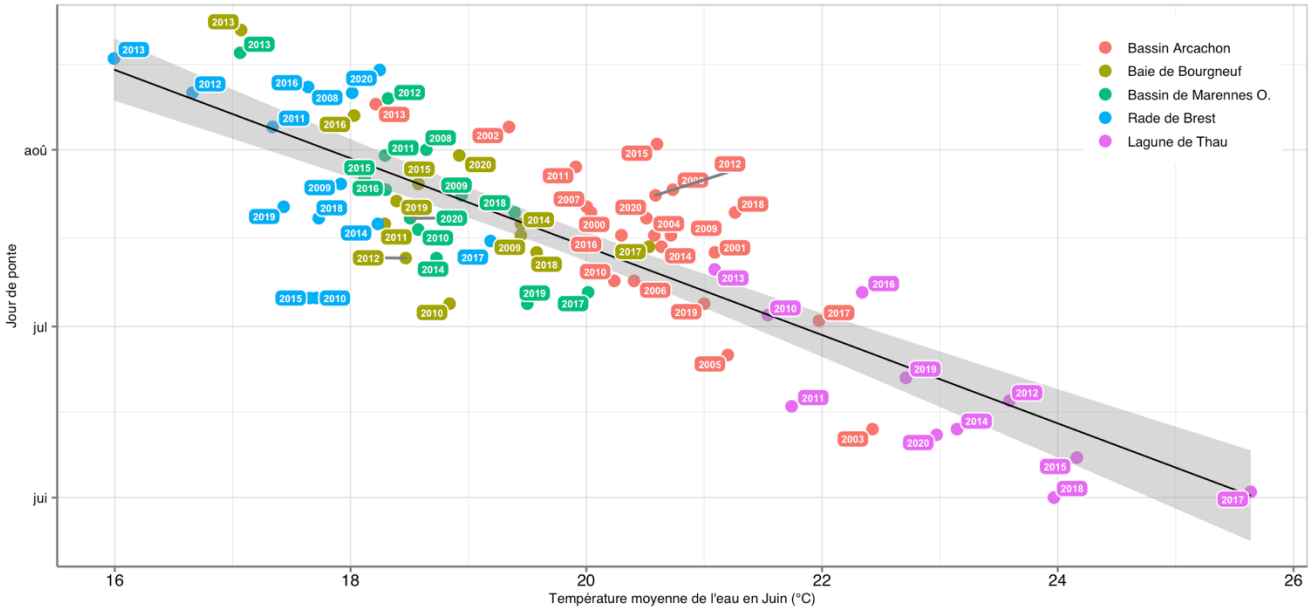


Figure 26 : Relation entre la température de l'eau au moins de juin (moyenne issue des données journalières de sonde haute fréquence) et la date d'émission principale des gamètes, tous sites et années confondus. La date d'émission des gamètes est obtenue à partir des suivis d'abondances de larves (notamment l'apparition du premier pic de larves).

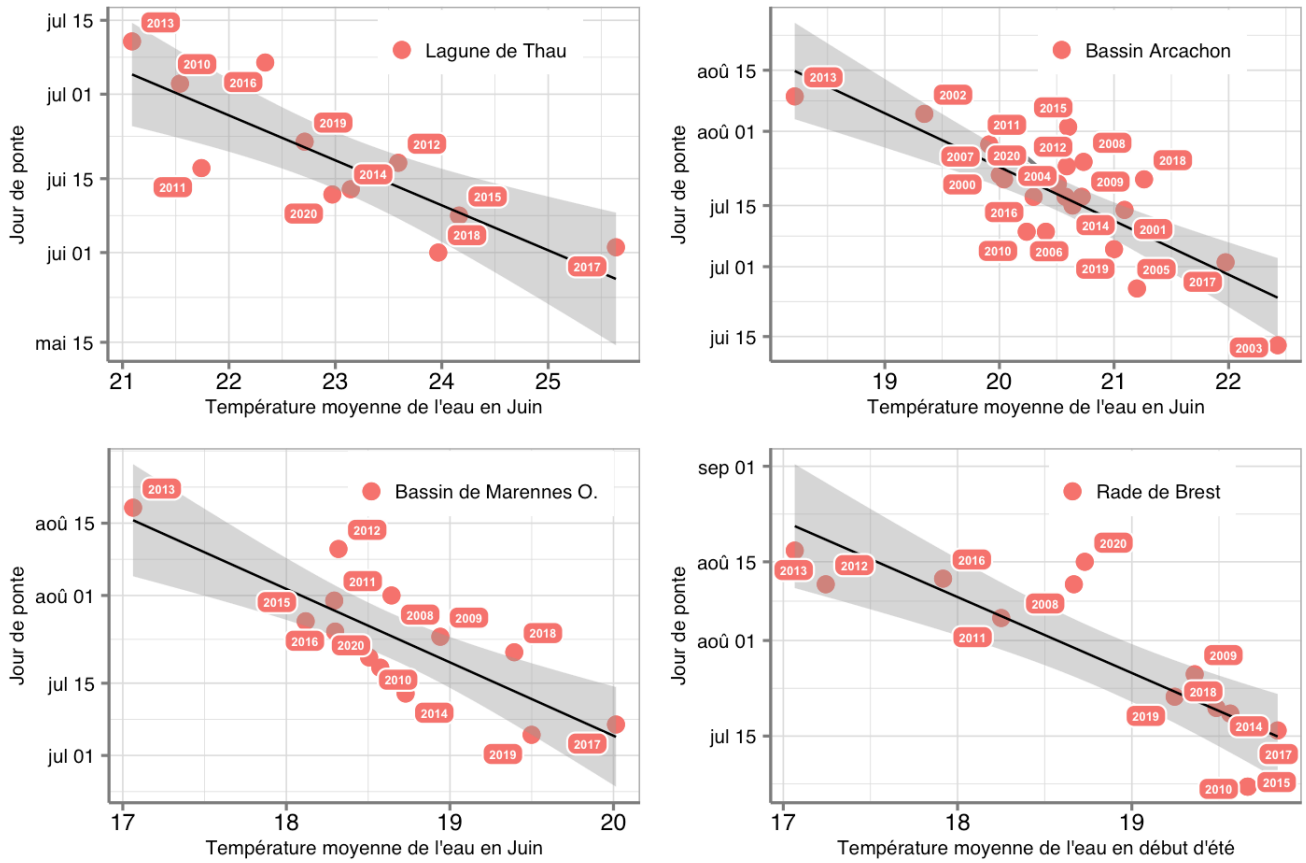


Figure 27 : Relation détaillée entre la température moyenne de l'eau au moins de juin (moyenne issue des données journalières de sonde haute fréquence) et la date d'émission principale des gamètes, par secteur et toutes années confondues. La date d'émission des gamètes est obtenue à partir des suivis d'abondances de larves (notamment l'apparition du premier pic de larves). L'année 2020 se positionne pour la plupart des secteurs parmi les valeurs moyennes (phénomène ni précoce, ni tardif).

5.3 Abondance, développement et survie des larves

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

5.3.1 Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire

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

- **Abondance larvaire de l'année écoulée et comparaison avec les années antérieures**

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

- Pour le premier stade (« larves petites »), la plupart des secteurs présentent des valeurs dans les normales (se situant souvent dans l'intervalle interquartile) parfois en partie inférieures au premier quartile (Baie de Bourgneuf).

- Au cours du développement larvaire, cette répartition peut évoluer en fonction des conditions environnementales rencontrées. En 2020, on note rapidement une diminution marquée des quantités de larves dans les secteurs méridionaux (Lagune de Thau et Bassin d'Arcachon) mais surtout dans le bassin de Marennes-Oléron avec des concentrations de larves grosses particulièrement faibles cette année. Au contraire, on observe une diminution plus atténuée des larves dans les secteurs plus au nord, avec des concentrations en larves moyennes et grosses se positionnant dans l'intervalle interquartile pour la Rade de Brest et la Baie de Bourgneuf.

- Ainsi, on observe en fin de développement larvaire, des concentrations en larves grosses plutôt moyennes sur l'ensemble des secteurs, comprises entre 10 et 100 larves grosses/1,5m^3. La lagune de Thau retrouve des valeurs plus fortes, supérieures à 100 larves grosses/1,5m^3.

- Par contre, on note des concentrations en larves grosses très faibles à Marennes (proches de 1 larves/1,5m^3) positionnant l'année 2020 comme la plus basse des années pour ce secteur.

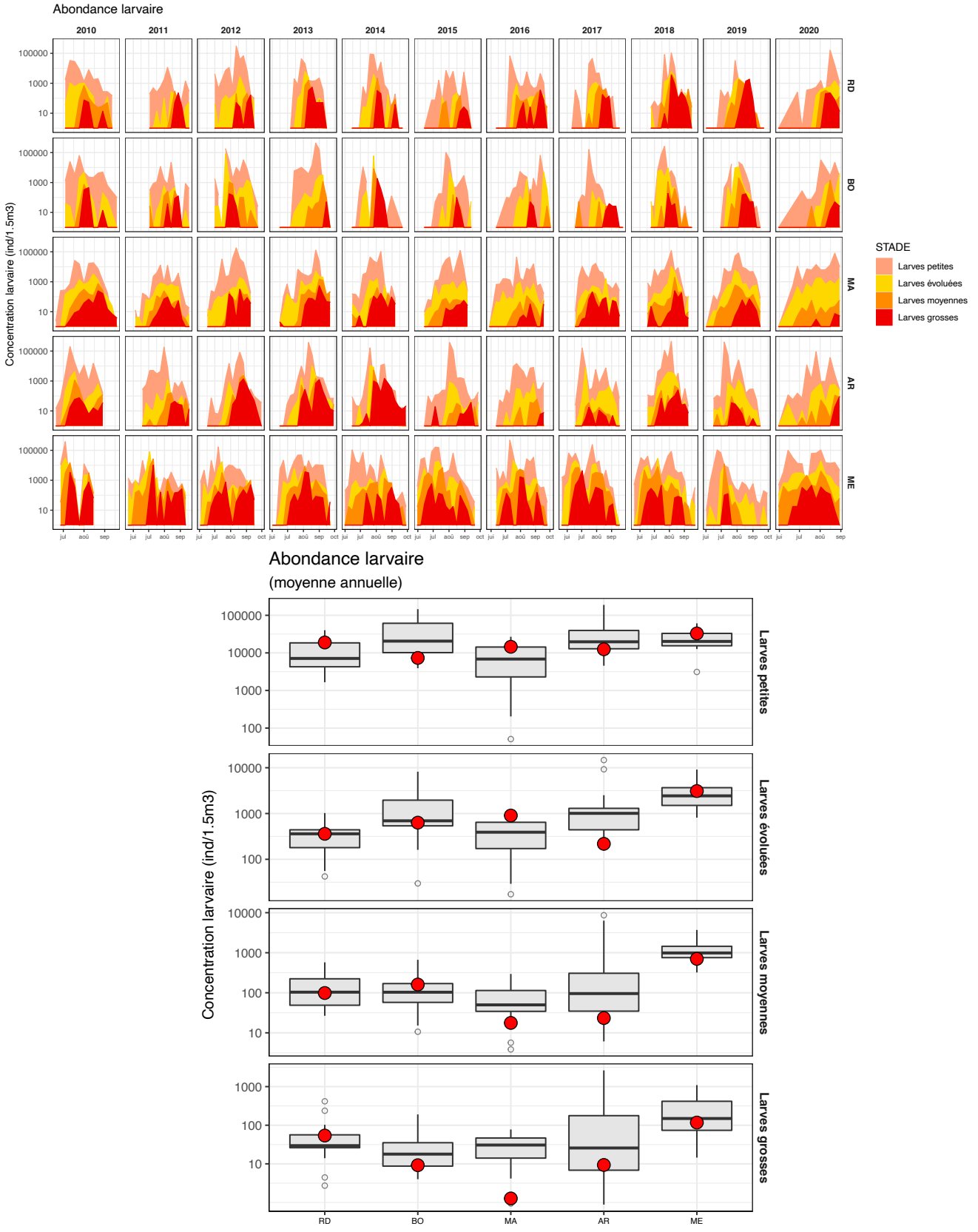


Figure 28 : Abondance larvaire (Nb larves évoluées/1,5 m³) observée au cours de l'année 2020 et comparaison avec les années antérieures. Graphe supérieur : distribution temporelle des valeurs observées pour chaque année, pour chaque secteur et pour chaque stade d'évolution larvaire. Graphe inférieur : boite à moustaches présentant la distribution des valeurs moyennes pour chaque secteur et chaque stade d'évolution larvaire (l'année en cours est symbolisée par le point rouge).

- **Tendance temporelle sur le long terme**

En complément, les figures 29 et 30 montrent l'évolution sur le long terme des abondances larvaires moyennes, pour chaque stade de développement et chaque secteur. Il ressort de l'analyse de cette figure :

- L'absence de tendance décennale marquée pour les stades "larves petites" et "larves évoluées": les concentrations larvaires présentent des distributions assez stables dans le temps indépendamment du secteur d'étude ;
- Une plus grande variabilité interannuelle est observée pour les stades "larves moyennes" et "larves grosses", mais là aussi aucune tendance sur le long terme. Il convient cependant de noter que depuis 5 années consécutives, les concentrations en larves grosses sont plutôt faibles en Baie de Bourgneuf ou dans le Bassin d'Arcachon, cette situation méritant d'être surveillée à l'avenir.
- La Rade de Brest le Bassin de Marennes-Oléron présentent des variations un peu cycliques dans les abondances de larves évoluées, moyennes et grosses ces dernières années (2016-2020) de façon un peu similaire à la période 2010-2014.

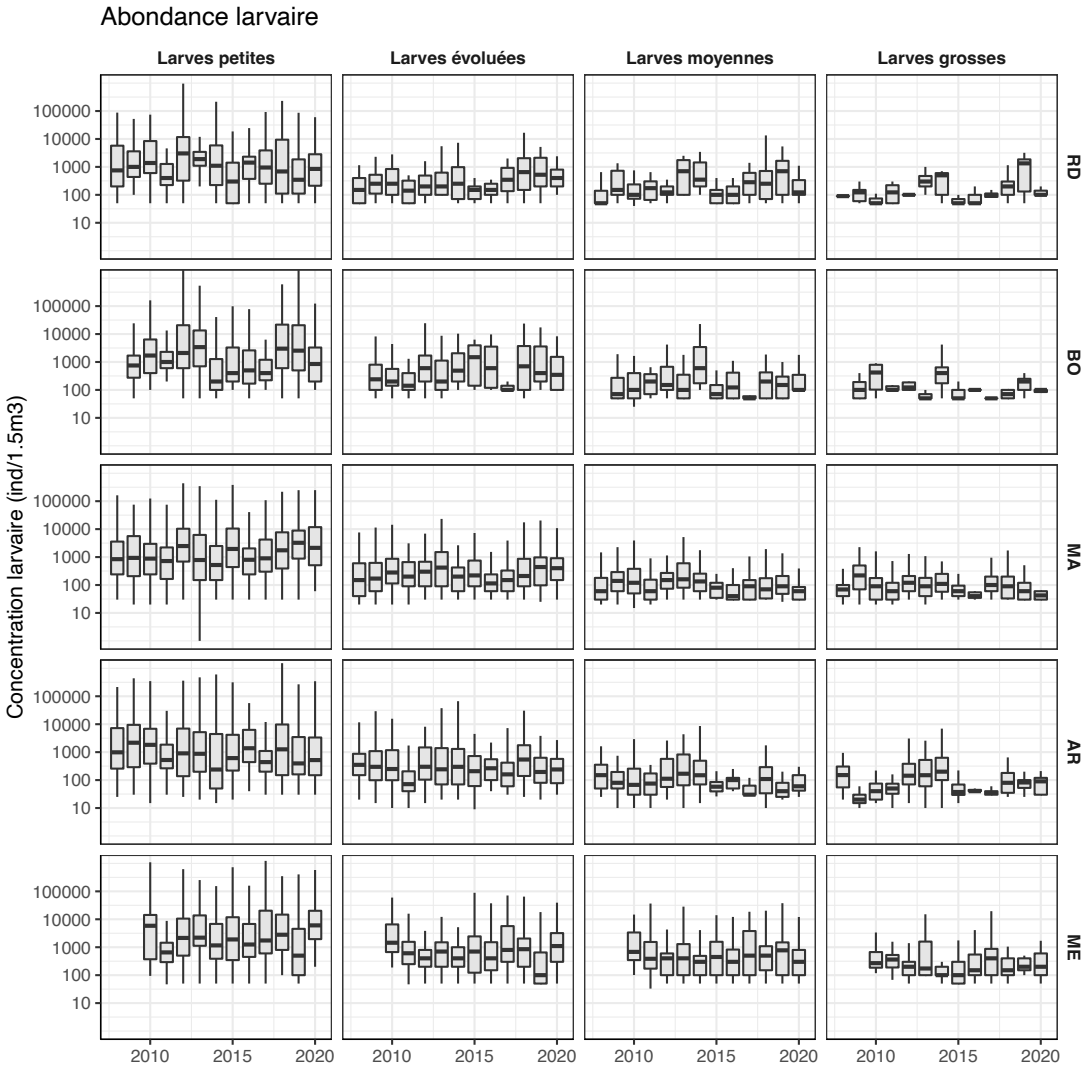


Figure 29 : Évolution des abondances moyennes de larves sur l'été pour chaque stade et pour chaque secteur. Noter la faible concentration en larves grosses sur le Bassin d'Arcachon ainsi qu'en Baie de Bourgneuf ces dernières années, ainsi que l'évolution cyclique en Rade de Brest.

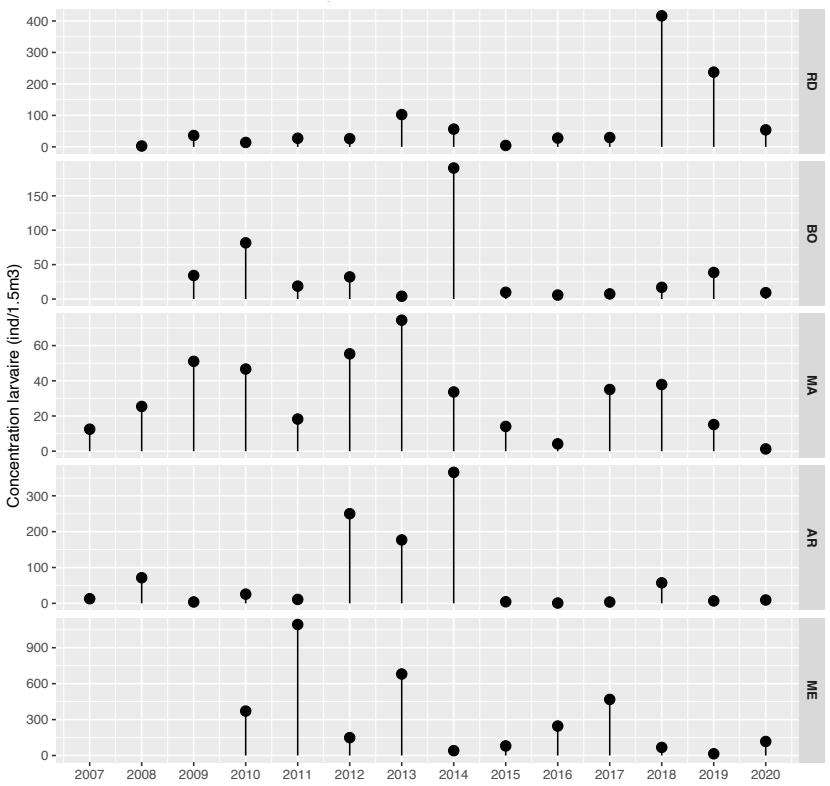


Figure 30 : Évolution décennale des abondances moyennes de larves au stade "Grosse" sur l'été pour chaque secteur. Noter la faible concentration en larves grosses sur le Bassin d'Arcachon ainsi qu'en Baie de Bourgneuf ces dernières années, ainsi que l'évolution cyclique en Rade de Brest ou à Marennes-Oléron.

5.3.2 Survie larvaire

Les précédents rapports ont toujours montré une corrélation plus ou moins forte selon les années et les secteurs entre l'abondance de larves au stade petite et celle au stage grosse, avec bien sûr un abattement de la concentration à chaque stade lié à la dilution/dispersion des larves avec le temps et à la prédation/mortalité. Cette relation est présentée, pour mémoire, sur la figure 31.

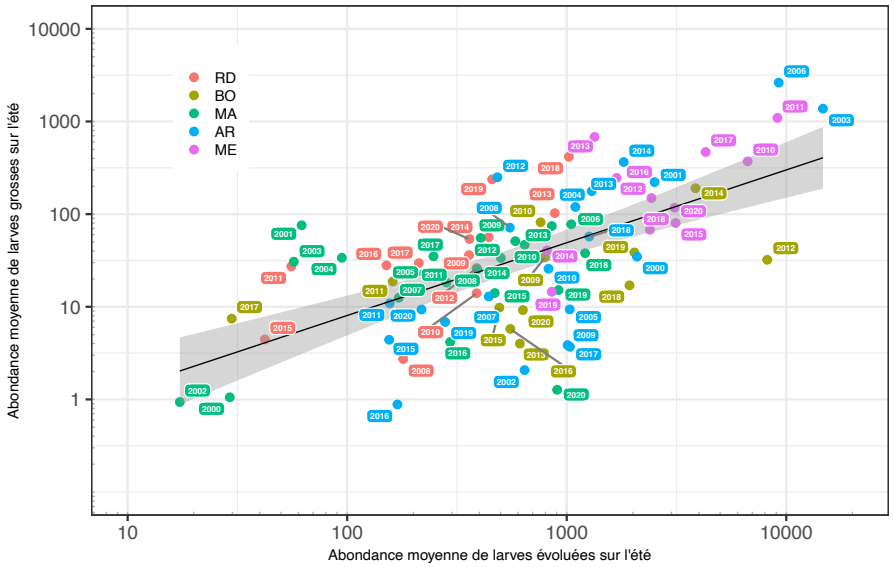


Figure 31 : Relation entre l'abondance de larves évoluées et l'abondance de larves grosses pour les 5 sites du réseau VELYGER toutes années confondues. La régression établie sur ce nuage de points présente un coefficient de détermination R^2 de 0,60. Notez cependant la forte variabilité dans le cœur du nuage de points liée à la survie larvaire.

Cette relation permet d'évaluer en partie la survie larvaire moyenne sur l'été, en calculant le ratio entre l'abondance de larves grosses et l'abondance de larves petites observée sur l'été. Ce ratio est avant tout fonction des caractéristiques physiques du bassin (temps de résidence, conditions hydrodynamiques, volume moyen) mais aussi des conditions environnementales moyennes rencontrées lors de la vie larvaire (température de l'eau, régime de vents, abondance de nourriture). La figure 32 montre les valeurs moyennes de survie obtenues pour chaque secteur et permet de positionner l'année écoulée par rapport aux années antérieures

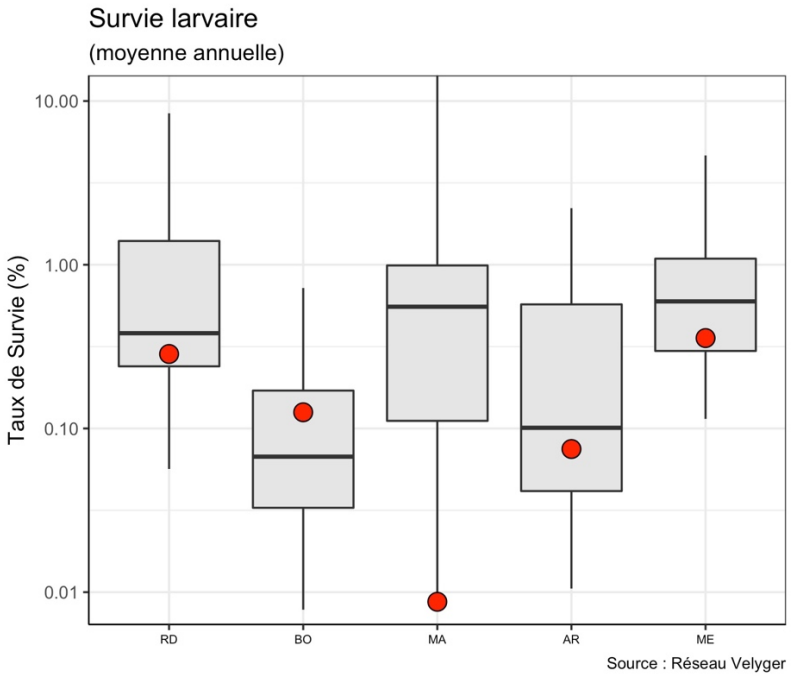


Figure 32 : Rendement larvaire moyen (en %) pour les principales cohortes observées en 2020 dans chaque secteur. Cette survie est calculée à partir d'un ratio entre l'abondance moyenne (calculée sur tout l'été) de larves en stade 1 (larves petites) et celle en stade 4 (larves grosses).

Il ressort, pour l'année 2020, que globalement les survies ont été plutôt faibles avec des valeurs souvent positionnées dans les quartiles inférieurs des observations. De façon plus détaillée, les observations sont les suivantes :

- La survie observée en Baie de Bourgneuf est généralement plus faible que sur les autres secteurs, souvent inférieure à 0,1 %. Cette année, la valeur de survie moyenne se positionne dans l'intervalle interquartile mais avec une valeur assez élevée (0,13%) proche du quartile supérieur.

- Ensuite, les survies intermédiaires sont généralement observées pour le Bassin d'Arcachon, les Pertuis Charentais et la Rade de Brest avec des valeurs comprises entre 0,05% et plus de 1%. Cette année, c'est toujours le cas pour la Rade de Brest et le Bassin d'Arcachon, même si les valeurs respectivement de 0,3 et 0,07 % se positionnent dans les quartiles inférieurs pour ces secteurs. Par contre, les Pertuis Charentais présente cette année les plus basses valeurs de survie larvaire jamais observées sur ce secteur, avec une valeur inférieure à 0,01 %.

- Enfin, la Lagune de Thau présente généralement des survies les plus fortes avec des valeurs souvent comprises entre 0,5% et 1%, à l'exception de l'année 2019 (année dite de canicule sous-marine). En 2020, la situation revient à la normale pour ce secteur avec des valeurs se positionnant à nouveau dans l'intervalle interquartile.

5.4 Estimation du recrutement annuel

Le recrutement est l'étape ultime du cycle de reproduction d'une espèce, il conditionne le renouvellement d'une population. La complexité du recrutement réside dans le nombre important et cumulatif de chaque processus impliqué : (1) la fécondité et la période de ponte des adultes (2) l'abondance, le transport et la survie larvaire, (3) les facteurs contrôlant l'installation ou la fixation. De plus, ces processus sont non-linéaires, interagissent plus ou moins (chaine de facteur) et opèrent à différents niveaux d'échelle spatiale et temporelle (e.g., Pineda et al., 2008). Si le recrutement échoue plusieurs fois de suite, la population décline et peut disparaître surtout si d'autres facteurs défavorables s'additionnent, par exemple, des facteurs liés aux pressions anthropiques multiples et variées (e.g. Sale, 1991). Par contre, dès que les conditions redeviennent favorables à la vie larvaire, la forte fécondité individuelle caractéristique fréquente chez les invertébrés marins suffit à reconstituer rapidement de nouvelles populations (e.g. Hugues et al., 2000). Derrière toutes ces notions fondamentales, se cache une vraie discipline de l'écologie marine : la 'supply-side ecology' (e.g. Grosberg & Levitan, 1992, Underwood & Fairweather, 1989) communément reprise dans la thématique du déterminisme du recrutement. Les travaux montrent progressivement qu'une partie importante de la variabilité du recrutement est liée à l'influence des facteurs de l'environnement sur les premiers stades de développement (e.g. Blenckner & Hillebrand, 2002 ; Stenseth et al., 2003 ; Lehodey et al., 2006 ; Menge et al., 2009). Compte tenu du contexte du changement global, l'intérêt pour l'étude du déterminisme environnemental du recrutement est, on ne peut plus, d'actualité. Dans le monde ostréicole, ce processus biologique est appelé "Captage" et il est le résultat du recrutement cumulé obtenu sur des collecteurs posés au cours de l'été. Chaque année, des campagnes d'échantillonnage sont effectuées, en période automnale (octobre-novembre) dans chaque bassin afin d'estimer l'intensité du captage obtenu. La méthodologie utilisée sur chaque site est adaptée de Maurer et al. (2009b). Pour le suivi en milieu naturel, là où il n'y a pas de parcs de captage (Côte Ouest Cotentin), la méthode est celle présentée par Pien et al (2016). Elle permet d'évaluer le recrutement obtenu sur les rochers.

5.4.1 Relations entre l'abondance de larves grosses et l'intensité du captage

La figure ci-contre, présente les relations entre la concentration moyenne en larves au stade « Grosses » obtenue au cours de l'été pour un secteur donné et l'intensité du recrutement cumulé (sur coupelle) estimé à l'automne sur ce même secteur (nombre total de naissain incluant individus morts et vivants). Elle permet aussi d'établir, dès la fin de l'été, une prévision du captage à l'automne. Il convient de noter que cette figure ne présente que les relations pour lesquelles nous disposons de série de données de larves et de recrutement assez longues.

De façon schématique et simplifié, cette figure générale permet d'extraire un schéma général, dépendant du secteur étudié. Pour la rade de Brest et la baie de Bourgneuf, les relations sont assez claires et les cas de figures très contrastés. On distingue généralement trois possibilités :

- Une abondance de larves grosses, sur l'ensemble de l'été, inférieure ou proche de 10 larves/1,5m^3 entraine un **recrutement faible** avec un captage généralement inférieur ou proche de 10 naissains par coupelle (nombre total incluant les naissains morts et vivants). C'est notamment le cas pour le secteur de Bourgneuf en 2020.

- Une abondance moyenne de larves grosses entre 10 et 100 larves/1,5m^3 fournit généralement **un recrutement modéré** avec un captage compris entre 10 à 100 naissains par coupelle. C'est notamment le cas pour le secteur de la rivière de Daoulas en rade de Brest en 2020.

- Une abondance de larves grosses au-delà de 100 larves/1,5m^3 soutient **un recrutement fort** et un captage compris supérieur à 100 naissains par coupelle, qualifié d'excellent voire d'exceptionnel pour ces secteurs.

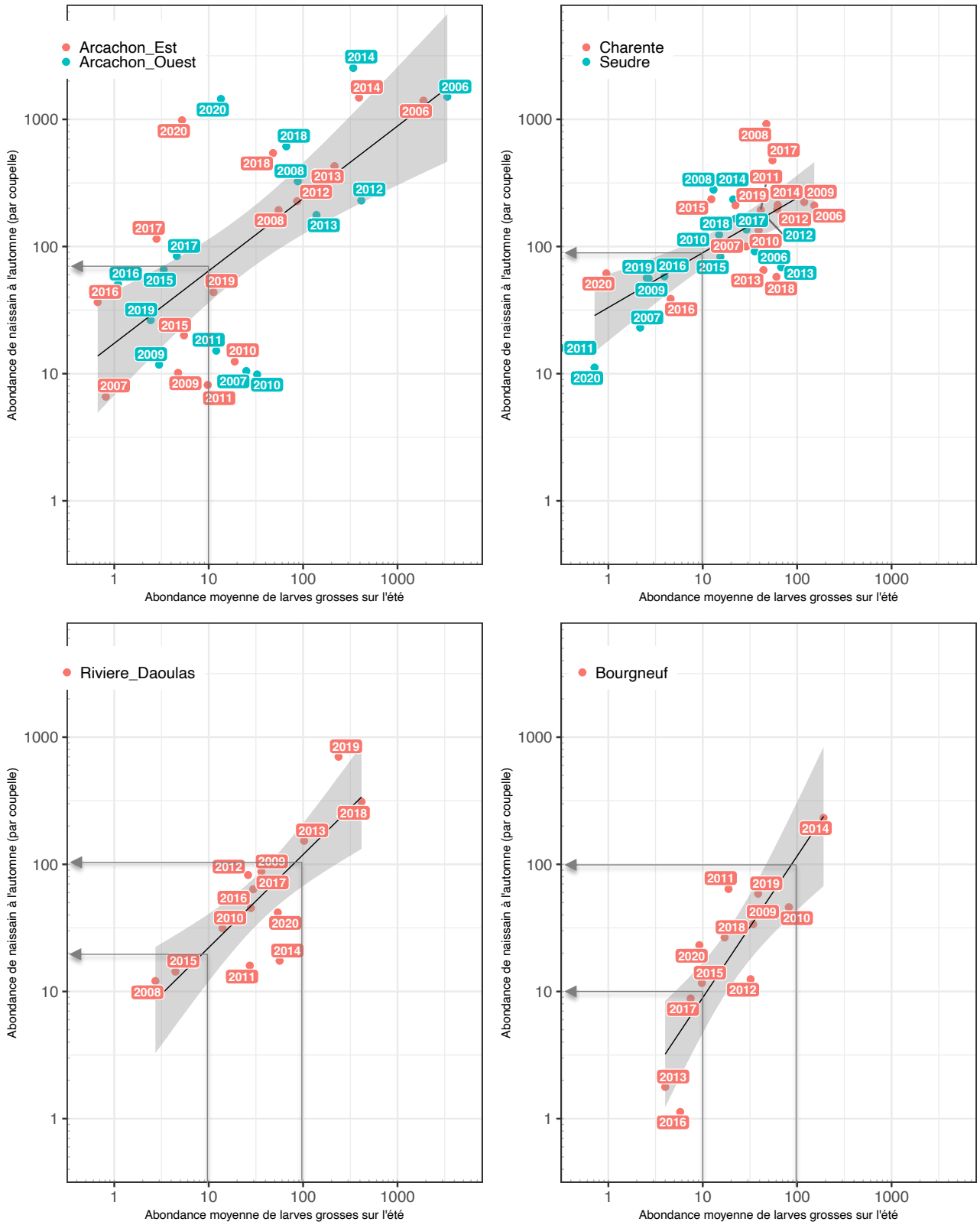


Figure 33 : Relation entre l'abondance moyenne de larves grosses au cours de l'été (pour 1.5 m³) et l'intensité du captage estimé à l'automne (nombre total de naissain exprimé en équivalent coupelle) pour chaque principal secteur du réseau VELYGER. Les valeurs pour la Lagune de Thau et la côte Ouest Cotentin ne sont pas représentées ici pour les raisons suivantes : sur la lagune de Thau, la variabilité du recrutement est très variable et reste encore liée à la pratique du captage par les professionnels (technique et calendrier de pose des collecteurs, méthode d'exondation, durée d'immersion totale), pour la côte Ouest cotentin et la baie de Vilaine, les abondances larvaires ne sont pas suivies pour l'instant.

Pour les bassins d'Arcachon et de Marennes, les relations entre ces deux proxys sont moins directes. Sur le bassin d'Arcachon des observations atypiques réalisées ces dernières années rendent la relation plus hasardeuse. Pour le bassin de Marennes, la situation est généralement moins contrastée : la gamme de variations des concentrations larvaires plus faible entraine une plus faible variabilité dans les valeurs de captage. Néanmoins, on peut retenir ces deux cas de figures extrêmes :

- Une abondance de larves grosses, sur l'ensemble de l'été, inférieure ou proche de 10 larves/1,5m^3 entraine un **recrutement faible à modéré** se traduisant par un captage généralement compris entre 10 et 100 naissains par coupelle (nombre total incluant les naissains morts et vivants). Dans certains cas, on peut observer des valeurs très faibles proches de 1 larve/1,5m^3, et dans ce cas, le captage sera faible. C'est notamment le cas pour le bassin de Marennes Oléron en 2020.
- A l'inverse, une abondance de larves grosses, sur l'ensemble de l'été, supérieure à 10 larves/1,5m^3 entraine un **recrutement modéré à fort** et un captage généralement supérieur 100 naissains par coupelle (nombre total incluant les naissains morts et vivants). Dans certains cas exceptionnels, on peut observer des valeurs très fortes largement supérieures à 100 larves/1,5m^3 en moyenne sur tout l'été. Dans ces conditions, le captage devient pléthorique et peut passer la barre des 1000 naissains par coupelle. C'est notamment le cas pour le secteur d'Arcachon en 2020, mais cette observation est cependant aberrante dans le nuage de points car le captage est très fort malgré une abondance larvaire plutôt faible.

5.4.2 Comparaison à l'échelle nationale et tendance temporelle

La figure ci-contre synthétise, pour chaque secteur, les résultats 2020 du recrutement et la série temporelle associée obtenue depuis le début du réseau VELYGER. Il ressort pour cette année que :

- La Rade de Brest se caractérise, en 2020, par **un recrutement modéré**, avec des valeurs moyennes de captage comprises selon les secteurs 42 et 159 naissains par coupelle. Sur ce secteur, la dernière décennie ne compte plus d'année sans recrutement comme c'était encore le cas au début du siècle.
- Les données du recrutement 2020 sur la côte Ouest Cotentin ne sont pas encore connus, mais il est probable, au regard des premières visites sur estran, que le **recrutement sera assez proche** de celui de la Rade de Brest : les bonnes années et les mauvaises années sont généralement les mêmes sur ces deux secteurs.
- La Baie de Vilaine a été suivie pour la 6^{ième} année consécutive par le bureau d'étude Cochet-environnement. Sur ce secteur, le recrutement y est, cette année, **modéré à fort** avec en moyenne 153 naissains par coupelle. Tout comme la rade de Brest, il semble que ce secteur soit plutôt favorable au recrutement de l'espèce et à la pratique du captage.
- La Baie de Bourgneuf présente, cette année, **un recrutement faible à modéré** avec des valeurs autour de 17 à 26 naissains par coupelle. Ces résultats sont légèrement plus élevés que ceux des années antérieures (années de captage faible), mais le site continue de se caractériser par une très grande variabilité.
- Les Pertuis Charentais sont caractérisés, en 2020, par **un recrutement faible à modéré**, avec des valeurs moyennes, selon les secteurs, comprises entre 11 et 62 naissains par coupelle. Il s'agit de l'une des moins bonnes années avec 2016 et 2013. Ce secteur est généralement caractérisé par une relative stabilité du recrutement (au moins le secteur Charentes).
- Le Bassin d'Arcachon est caractérisé cette année par **un recrutement fort à très fort**, avec des valeurs moyennes comprises entre 984 à 1448 naissains par coupelle selon les secteurs. Il s'agit de l'une des plus fortes valeurs avec 2014 et 2018, qui confirment le caractère très contrasté de ce bassin vis à vis du captage, avec une alternance de bonnes et mauvaises années.
- La Lagune de Thau est souvent caractérisée par **un recrutement très variable** tant sur le plan spatial que temporel. Certaines années et sur certains sites les valeurs peuvent être élevées, e.g. 2017 et 2018 sur Bouzigues. En 2019, le recrutement avait été inexistant pour toute la lagune en lien à un épisode caniculaire particulièrement intense. L'année 2020 revient vers des conditions plus normales avec un captage variable de 3 à 17 naissains par coupelle. En outre, les techniques de captage se stabilisent progressivement sur ce site particulier émergent.

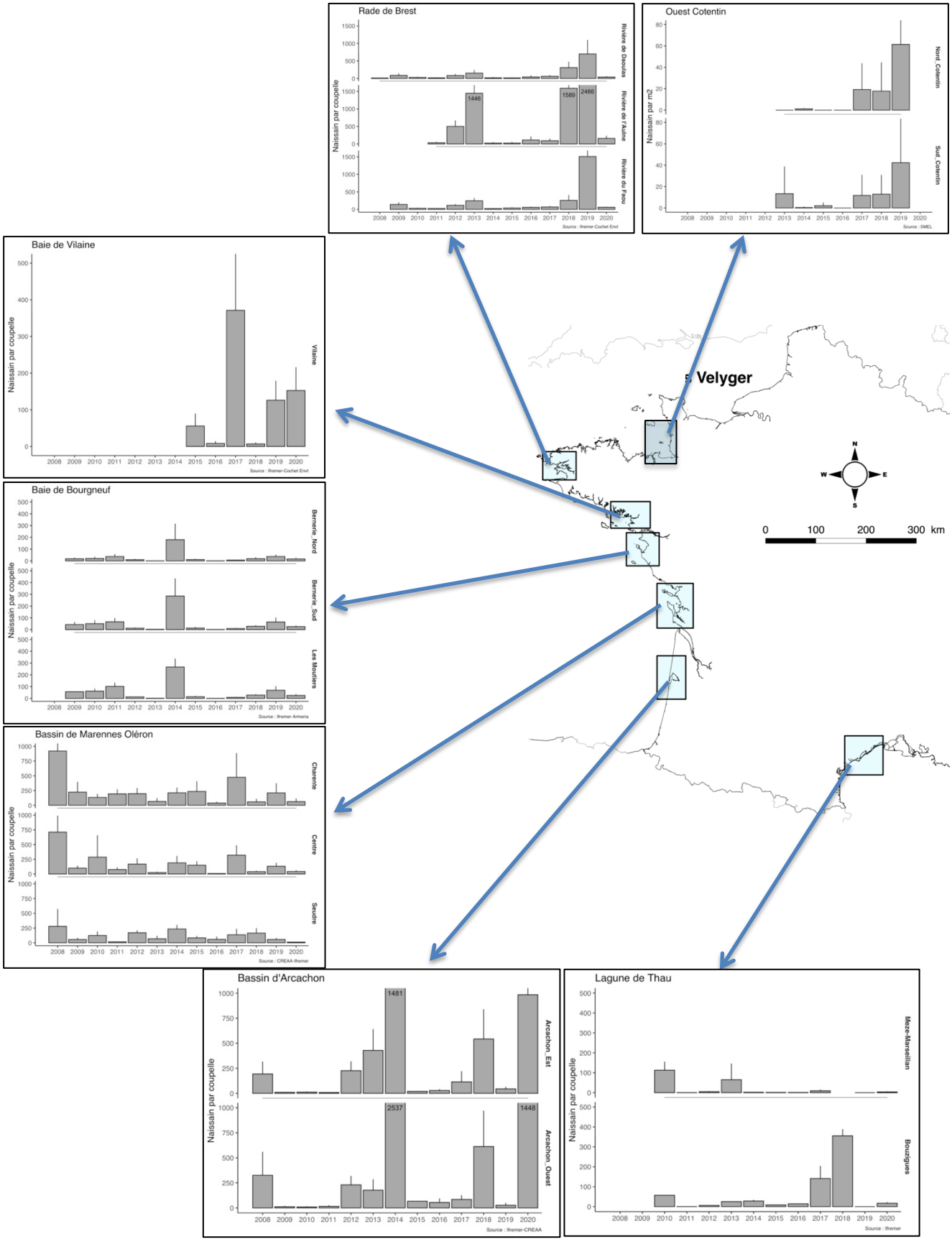


Figure 34 : Abondance moyenne du recrutement en 2020 en France par secteur (naissain total par coupelle ou m²) et comparaison aux années antérieures. Sources des données : Ifremer - Creaa - Smel - Cochet - Armeria

5.4.3 Structuration géographique du recrutement

Au sein de chaque bassin, le recrutement est plus ou moins corrélé entre les sites étudiés. La figure 35 ci-dessous fournit les corrélations géographiques les plus significatives qui se dégagent au fur et à mesure des suivis obtenus par le réseau VELYGER.

- En Rade de Brest, le recrutement obtenu dans la rivière du Faou est toujours très corrélé au recrutement obtenu en rivière de Daoulas (R^2=0.98) en y étant systématiquement supérieur. L'année 2020 avec ses fortes valeurs observées confirment encore un peu plus cette relation.
- En Baie de Bourgneuf, le recrutement est corrélé entre les différents sites suivis, avec un gradient croissant du nord vers le sud. La figure ci-dessous montre la corrélation (R^2=0.95) entre le secteur le plus au nord (Bernerie Nord) et le secteur le plus au sud (Moutiers). L'année 2020 complète cette relation en se positionnant au cœur du nuage de points.
- Dans les Pertuis Charentais, seuls les secteurs Charente et Centre sont corrélés (R^2=0.87), la Seudre présente systématiquement un recrutement différent sans relation avec les deux autres secteurs du bassin. L'année 2020 confirme cette relation en se positionnant dans la partie inférieure du nuage de points.
- Dans le Bassin d'Arcachon, les deux secteurs Ouest et Est présentent toujours des performances de recrutement corrélés (R^2=0.95), avec des valeurs souvent supérieures sur la partie Ouest. L'année 2020 avec ses fortes valeurs observées confirment à nouveau cette relation.
- Enfin, aucune tendance ne se dégage dans la Lagune de Thau et sur la côte Ouest Cotentin, mais pour l'instant, le nombre d'années d'observation est encore un peu juste pour ces secteurs.

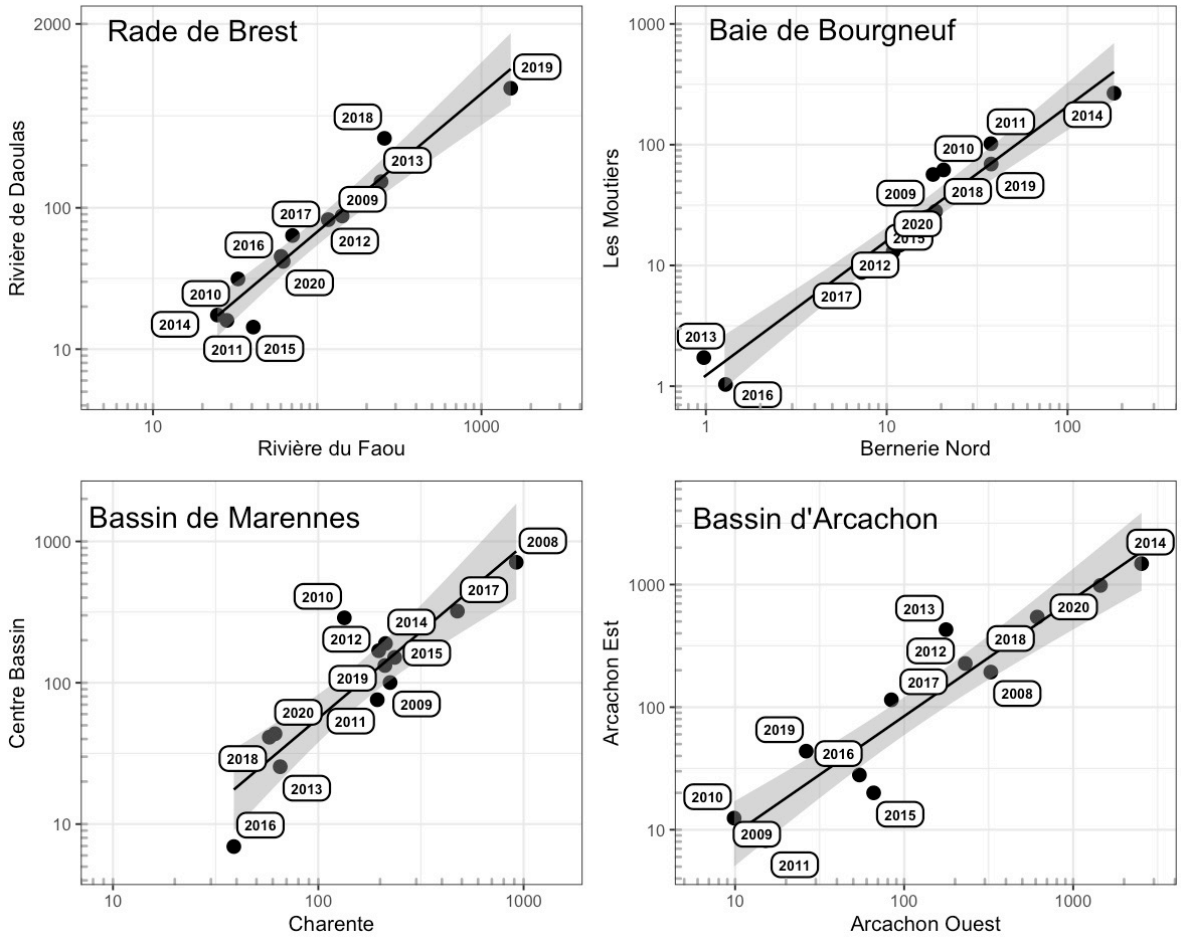


Figure 35 : Relation géographique entre les intensités de captage obtenues dans les différents sites au sein de chaque bassin suivi par le réseau VELYGER. Les sites présentant peu de corrélations spatiales entre eux n'ont pas été représentés : il s'agit de la Seudre dans les Pertuis Charentais et des différents sites suivis dans la Lagune de Thau ou sur la côte Ouest Cotentin.

5.5 Synthèse sur la reproduction et le recrutement 2020

5.5.1 Conditions hydroclimatiques générales de l'année

L'année 2020 s'inscrit dans la tendance générale du réchauffement climatique. A l'échelle de la France, avec une anomalie de +1,5°C, l'année 2020 est au 1er rang des années les plus chaudes depuis 1900 (Figure 36) juste derrière 2018 (+1,4°C) et 2014 (+1,2 °C). Au niveau de chacun des sites du réseau VELYGER, 2019 constitue la cinquième année consécutive présentant une anomalie thermique moyenne supérieure de +1°C par rapport à la normale. Les écarts thermiques sont plus marqués sur les sites les plus méridionaux (de la Baie de Bourgneuf à la Lagune de Thau) et un peu moins marqués au nord (*e.g.* Baie des Veys). A l'échelle saisonnière, cette année chaude résulte surtout d'une forte anomalie dès l'hiver puis en deuxième moitié d'été et début d'automne.

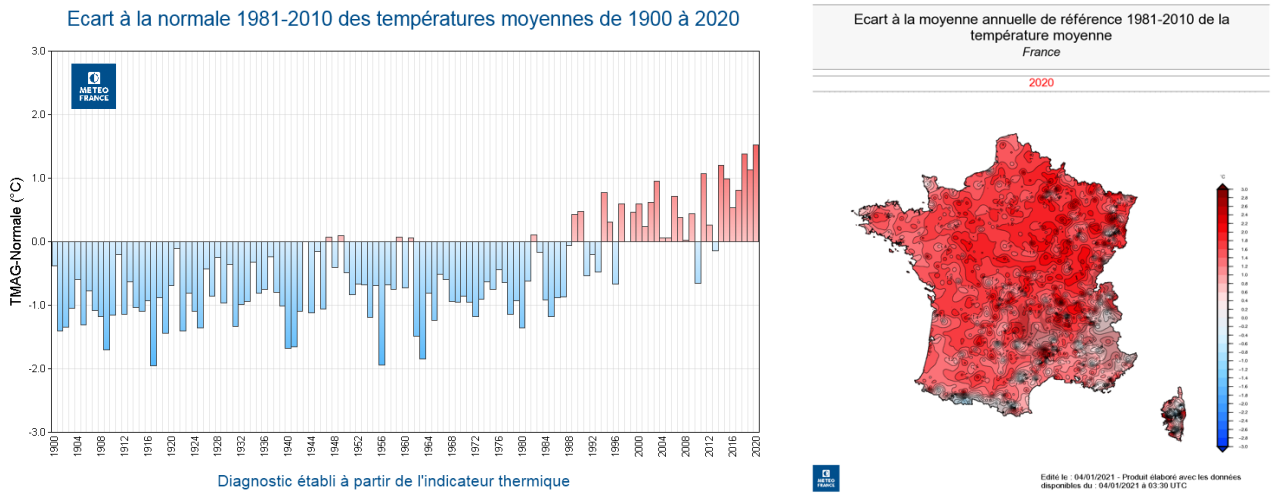


Figure 36 : Carte d'anomalie thermique moyenne de l'année 2020 à l'échelle de la France (période de référence : 1981-2010) et série historique des écarts à la normale depuis 1900 (Source : Météo France[4]).

Ces conditions climatiques se sont traduites, au niveau côtier, par des températures de l'eau particulièrement élevées mais tardivement dans l'été : les anomalies thermiques des masses d'eau dépassent par endroit +2°C au cours des mois d'août et de septembre et aucune anomalie négative n'est observée au cours de l'été sur la plupart des secteurs suivis par le réseau, à l'exception d'une courte période sur le début d'été.

Sur le plan pluviométrique, l'année 2020 est proche des normales, mais cette situation cache un bilan très contrasté : tant sur le plan spatial (gradient vers l'Ouest de la France) que sur le plan temporel (plusieurs épisodes de pluies intenses). Elle se positionne ainsi de façon très proche des années 2018 et 2019 (Figure 37).

[4] http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/843/bilan-climatique-de-l-annee-2020

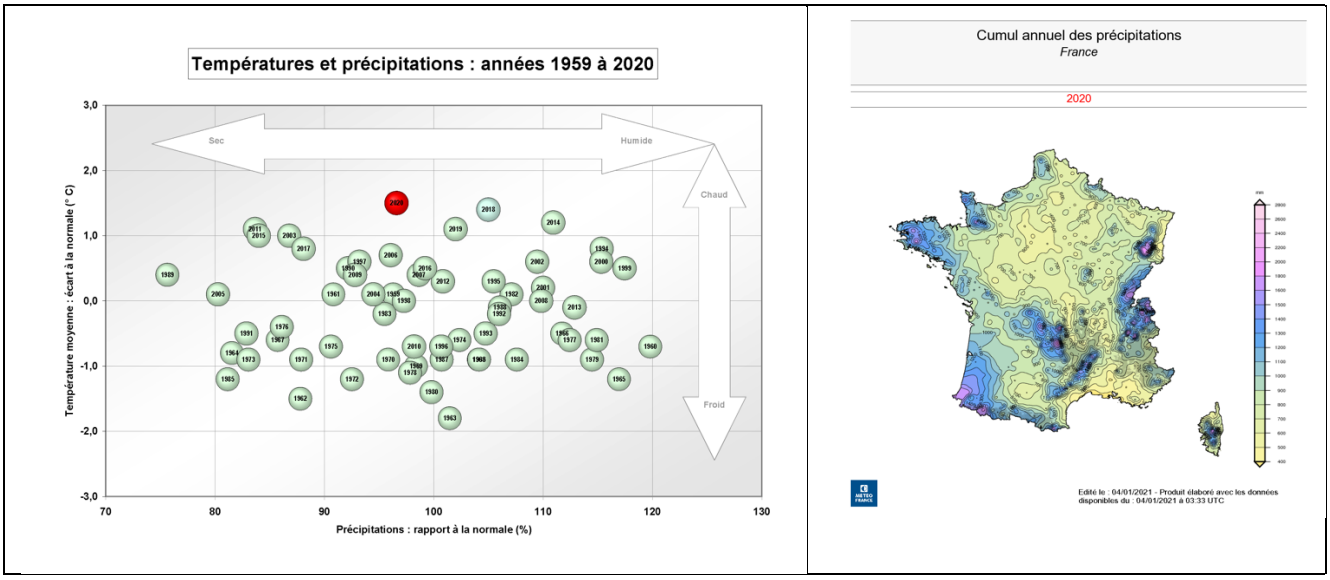


Figure 37 : Carte d'anomalie pluviométrique moyenne de l'année 2020 à l'échelle de la France (rapport à la moyenne sur la période de référence : 1981-2010) et classement des années selon leur degrés d'anomalies thermiques et pluviométriques depuis 1981 (Source : Météo France).

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

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

Sur la base des résultats antérieurs obtenus par le réseau VELYGER depuis sa création (*e.g.* Pouvreau et al., 2011) et des nouvelles données acquises au cours de l'année 2020 présentées tout au long de ce rapport, il nous est possible de proposer un schéma général pour mieux expliquer la variabilité spatio-temporelle de la reproduction de l'huître creuse en France. Ce schéma, que l'on peut construire comme une chaine de facteurs, résumé sur la Figure 38, s'organise de la manière suivante :

(1) L'abondance printanière en phytoplancton agit quantitativement sur la maturation et détermine la fécondité en début d'été. Cette abondance en phytoplancton est en partie sous la dépendance des apports d'eau douce hivernaux et printaniers. En 2020, sur le plan pluviométrique, l'hiver et le printemps se sont situés proches des normes, en conséquence, **les concentrations en phytoplancton étaient plutôt dans les normales favorables à des indices dans les normes**.

(2) La température moyenne de l'eau en début d'été détermine en partie la date de la ponte principale. Sur la façade atlantique, en raison d'un début d'été proche des normales sans excès quelconque, les **pontes principales ont eu lieu normalement (ni précoces, ni tardives)** pour l'ensemble des secteurs, et ce en conformité avec le modèle thermique proposé depuis plusieurs années.

(3) La quantité de jeunes larves présentes dans l'eau dépend de l'abondance et de la localisation des stocks d'huîtres adultes contribuant au captage, de leur fécondité individuelle et du synchronisme de leur ponte, ce synchronisme étant favorisé par les forts contrastes thermiques (*e.g.* Bernard, 2011). En 2020, **les pontes ont été plutôt synchrones et les abondances de jeunes larves ont été dans les normales. Nous rappelons néanmoins l'importance de gérer les stocks sauvages d'huîtres creuses, principaux pourvoyeurs de larves compte tenu de l'importance du stock d'huîtres triploïdes dans les élevages.**

(4) Une fois les larves émises, leur vitesse de développement et leur abondance à chaque stade (*i.e.* leur survie) dépendent directement de la température de l'eau lors du développement larvaire. Une température basse rallonge la durée de la vie larvaire (PLD), ce qui favorise une dispersion plus importante et une survie plus faible surtout lors des vives eaux ou lors de périodes ventées. Cette survie peut varier **d'un facteur 1000** (*i.e.* de 0,01 % à presque 10 %) selon les sites et la température de l'eau. La quantité de larves grosses dépend directement de l'abondance de jeunes larves (étape 3) et de leur survie (étape 4). **En 2020, globalement ces étapes se sont déroulées normalement compte tenu de la température estivale plutôt favorable en seconde partie d'été.** Ainsi, cela aboutit en moyenne sur la façade atlantique à **des abondances de larves « grosses » plutôt dans les normes à l'exception de certains secteurs (notamment le bassin de Marennes-Oléron).**

(5) Une relation de proportionnalité directe existe entre l'abondance moyenne de larves grosses (étape 4) au cours de l'été et le recrutement observé à l'automne sur les collecteurs. Cette relation permet une prédiction du captage dès la fin de l'été. **En 2020, le captage a donc été faible à modéré selon les secteurs (conformément aux abondances de larves grosses).** Le bassin d'Arcachon présente même un captage supérieur aux prédictions comme tenu de la forte abondance larvaire de fin de saison, dont une partie à échapper aux suivis de pêche de larve.

(6) Seule exception à cette règle de proportionnalité : la Lagune de Thau qui malgré des abondances de larves « grosses » plutôt élevées, chaque année, présente un captage souvent faible ou très variable. Cependant, petit à petit, la pratique zootechnique du captage s'adapte dans ce secteur sans marée (e.g. Lagarde 2018a), ce qui permet d'obtenir un captage significatif, excepté lors des étés caniculaires comme ce fut le cas en 2019.

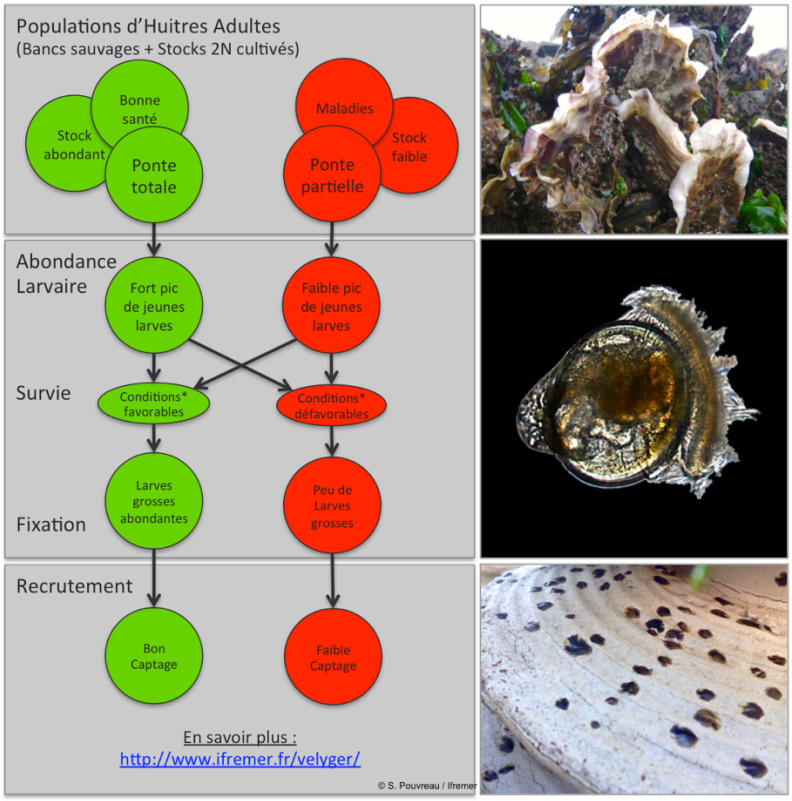


Figure 38 : Schéma récapitulatif expliquant les grands traits de la variabilité du recrutement et du captage de l'huître creuse sur les côtes françaises. Légende : * la température estivale est le facteur majeur influençant la survie des larves, mais les facteurs contrôlant le temps de résidence des masses d'eau (hydrodynamique du secteur, coefficient de marée, régime de vent) ainsi que les conditions trophiques (petit phytoplancton) jouent aussi un rôle secondaire important.

5.5.3 Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction

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

- **Fécondité des populations d'adultes**

Chez l'huître creuse, la gamétogenèse se déroule tout au long du printemps à la faveur du réchauffement des eaux (e.g. Gourault et al., 2018) et des blooms de phytoplancton (Gangnery et Pouvreau, 2018). Cette étape conduit à un gain de chair (relativement à la croissance en coquille) qui se traduit par une augmentation progressive de l'indice de condition, celui-ci devenant maximal juste avant la ponte. Cet indice de condition maximal constitue un proxy pertinent de la fécondité potentielle d'une population d'huîtres. Suivi sur 10 années dans 8 écosystèmes contrastés il ressort que certaines populations d'huîtres présentent plutôt des fécondités fortes (Baie des Veys, Rade de Brest, Pertuis Charentais), d'autres des fécondités plutôt faibles (Bassin d'Arcachon, Baie du Mont St Michel et dans une moindre mesure Baie de Vilaine). La Baie de Bourgneuf présente quant à elle une situation intermédiaire avec des indices assez variables selon les années.
Ensuite, en été, généralement à la faveur d'un choc thermique, l'huître émet ces gamètes lors du frai, appelé communément « ponte » (e.g. Bernard et al., 2016). Bien sûr, pour un secteur donné, tous les bancs d'huîtres n'émettent pas forcément leurs gamètes de façon synchrone, la localisation géographique de ces différents bancs de reproducteurs au sein de chaque bassin constitue donc aussi un élément important dans l'approvisionnement en jeunes larves. Ces stocks notamment leur nature (localisation, sauvages, cultivés, 2N/3N, niveau bathymétrique) restent très mal connus et on fait l'hypothèse arbitraire d'une relative stabilité d'une année à l'autre. Mais, sur le long terme, des tendances aux effets difficiles à évaluer sont probablement à l'œuvre : augmentation des densités de triploïdes dans les élevages, mortalités inconnues sur les stocks sauvages, restructuration du DPM. **Le réseau VELYGER recommande une évaluation décennale de ces stocks par bassin, ou à défaut préconise des politiques locales de gestion raisonnée et de conservation des récifs sauvages devenus maintenant quasiment patrimoniaux, certains récifs sauvages ayant plus de 50 ans (e.g. Beck et al., 2009).**

- **Phénologie de la ponte**

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

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

En Rade de Brest, la ponte survient généralement en août (e.g. Gourault et al., 2018) et mais là aussi il peut y avoir des années pour lesquelles localement certaines « populations » d'huîtres ne pondent pas (on parle de ponte asynchrone). Les années à ponte tardive et asynchrone entrainent généralement un mauvais recrutement. *A contrario*, un été chaud permet généralement des pontes synchrones, de fortes abondances de jeunes larves, une survie élevée et un recrutement modéré parfois élevé. **C'est exactement le cas des années 2018, 2019 et 2020 pour la Rade de Brest. Depuis la mise en place du réseau en 2008, il semble que les étés soient désormais systématiquement favorables à la reproduction et au recrutement de l'espèce.**

En Baie de Vilaine ainsi qu'en Baie de Bourgneuf, **la ponte est systématique mais reste très variable sur le plan temporel d'une année à l'autre**. A titre d'exemple, sur la Baie de Bourgneuf, la date de ponte principale **peut varier entre le début juillet et la fin août** selon les années. Une ponte précoce sera généralement suivie d'un recrutement significatif, une ponte tardive d'un recrutement faible. La configuration de la baie de Vilaine semble cependant plus favorable que le nord de la baie de Bourgneuf en termes de rétention larvaire, ce qui se traduit par un captage souvent plus favorable dans ce secteur.

Sur le secteur des Pertuis Charentais, la date de ponte principale semble assez stable et a lieu généralement **dans la deuxième quinzaine de juillet** (éventuellement début août). Cette relative stabilité entraine généralement un recrutement (au moins pour le secteur Charente) toujours significatif. Depuis 2008, le recrutement sur ce secteur présente, en effet, la plus faible variation interannuelle de tous les sites suivis par le réseau. Cependant en 2020, le captage a été plutôt faible en relation avec une abondance réduite en larves grosses. **Le suivi des stocks sauvages en amont du secteur serait à actualiser.**

Sur le secteur du Bassin d'Arcachon, la date de ponte se révèle **très variable : elle peut survenir début juillet et certaines années au-delà du 15 août**. Ce décalage phénologique de plus d'un mois a des conséquences directes : quand les jeunes larves apparaissent lors des vives eaux du mois d'août, le risque de dispersion hors du bassin est plus élevé, alors que les mortes eaux et les faibles vives eaux de juillet leur sont plus favorables. Cette tendance pourrait expliquer en partie l'augmentation de la variabilité interannuelle du captage observée depuis les années 2000. Cela dit, ce risque est réduit lors des étés particulièrement chauds comme c'est le cas depuis plusieurs années. Le retour d'un été frais aura des répercussions directes sur le captage dans ce secteur.

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

- **<u>Abondance, survie des larves et recrutement</u>**

La ponte principale sur un secteur se traduit généralement par un pic massif de jeunes larves dans les jours qui suivent. L'intensité, la dynamique et l'évolution de ces pics constituent des descripteurs très fins pour évaluer l'abondance, le développement et la survie des jeunes larves émises. Ces proxys sont généralement des clés essentielles pour comprendre le recrutement ultérieur. **La durée du**

développement des larves ainsi que leur survie sont extrêmement variables d'un site à l'autre, d'une année à l'autre car elles dépendent de nombreux facteurs : température de l'eau, conditions hydrodynamiques (forcées par les coefficients de marée et les régimes de vent), conditions trophiques (en liaison avec la compétition), présence de prédateurs, pathogènes et/ou de polluants. Depuis 2008, le réseau VELYGER suit ces abondances larvaires tout au long de l'été et sur l'ensemble des secteurs du réseau dans le cadre de différentes collaborations et contrat d'études. Cette base de données est unique et est désormais accessible à la communauté au travers du serveur Seanoe (Pouvreau *et al.*, 2019). Il ressort de cet observatoire pluriannuel les points remarquables suivants.

Tout d'abord, l'abondance en jeunes larves est complètement sous la dépendance de la nature des pontes : les pontes totales et synchrones se traduisent par des pics élevés de jeunes larves (> 100 000 larves/1.5 m^3) alors que des pontes peu synchrones se traduisent par des faibles pics de jeunes larves (< 10 000 larves/1.5 m^3). Une fois les larves émises, la température et le temps de résidence des masses d'eau sur chaque secteur au moment du développement larvaire constituent vraisemblablement les autres clés du recrutement, au moins pour les secteurs de la façade atlantique. Or, chaque secteur de recrutement présente des caractéristiques physiques, notamment hydrodynamiques, qui lui sont propres.

La partie Est de la Rade de Brest présente probablement **les temps de résidence les plus longs** (e.g. Petton et al., 2020) des secteurs suivis par le réseau VELYGER (à l'exception de la Lagune de Thau). Il s'agit aussi d'un site pour lequel les durées de vie larvaire sont généralement longues (20-25 jours), compte tenu des températures toujours un peu plus faibles dans ce bassin septentrional. Dans ces conditions, si les températures de l'eau sont favorables, le recrutement y est généralement bon. Les larves sur ce secteur sont présentes généralement en août et on montre effectivement que le recrutement y est particulièrement corrélé à la température des masses d'eau au mois d'août (Figure 39). Les observations 2020 confortent cette relation.

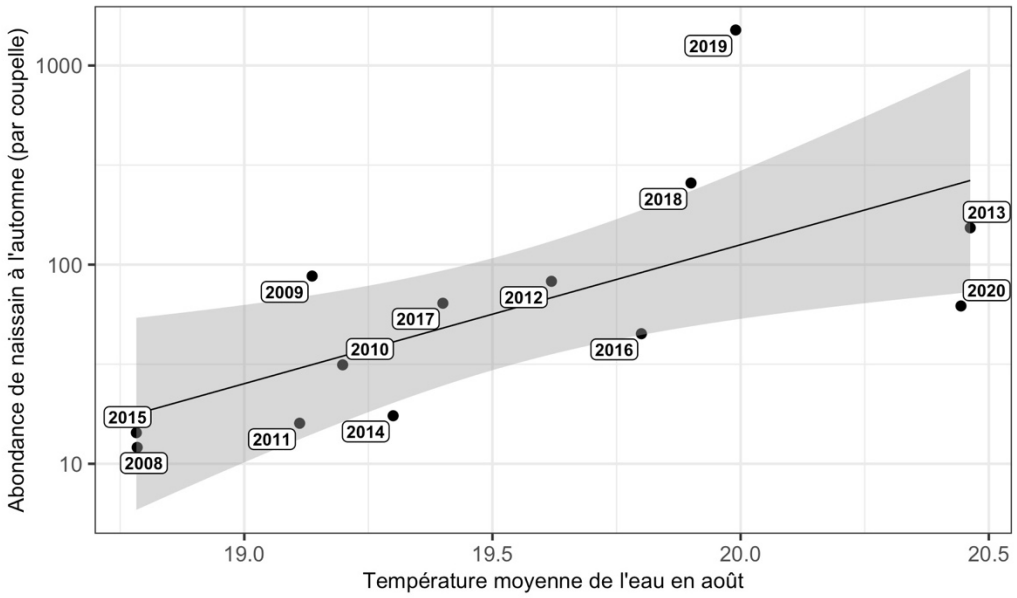


Figure 39 : Relation entre la température moyenne de l'eau au mois d'août et le recrutement à l'automne en Baie de Daoulas (Rade de Brest).

Sur le secteur de la Baie de Bourgneuf, beaucoup d'éléments acquis depuis le début du réseau laissent penser que **la circulation hydrodynamique de ce système relativement ouvert pourrait être un**

facteur défavorable à la survie larvaire surtout lors d'étés frais ou tout juste dans les normes. La mise en œuvre d'un modèle hydrodynamique reste une étape à envisager dans les années à venir si l'on souhaite mieux comprendre la dynamique du recrutement dans ce secteur particulier. Il ressort en tout cas que la survie larvaire y est très variable d'une année à l'autre et cela décide ensuite de l'efficacité du recrutement.

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

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

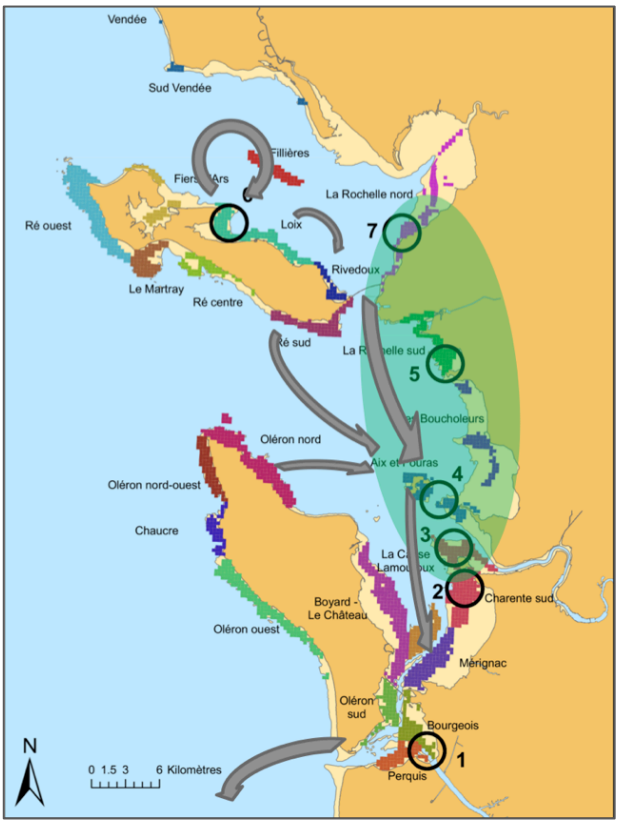


Figure 40 : Carte simplifiée des liens privilégiés entre les bancs potentiels d'émission de larves et les zones de captage dans les Pertuis Charentais, d'après Bernard (2011)

Pour le Bassin d'Arcachon, il ressort que la température de l'eau lors du développement des cohortes est un critère décisif pour la survie : pour des températures inférieures à 22°C, la survie larvaire devient très basse (< 0,01%) et le recrutement irrémédiablement faible. Par contre, en cas d'été favorable (> 24°C), les températures élevées garantissent une bonne survie (> 1%) et assurent généralement un captage satisfaisant voire excellent (Figure 41). Entre ces deux conditions extrêmes, il est vraisemblable que la survenue des larves en période de vive eaux ou de morte eaux jouent alors un rôle significatif.

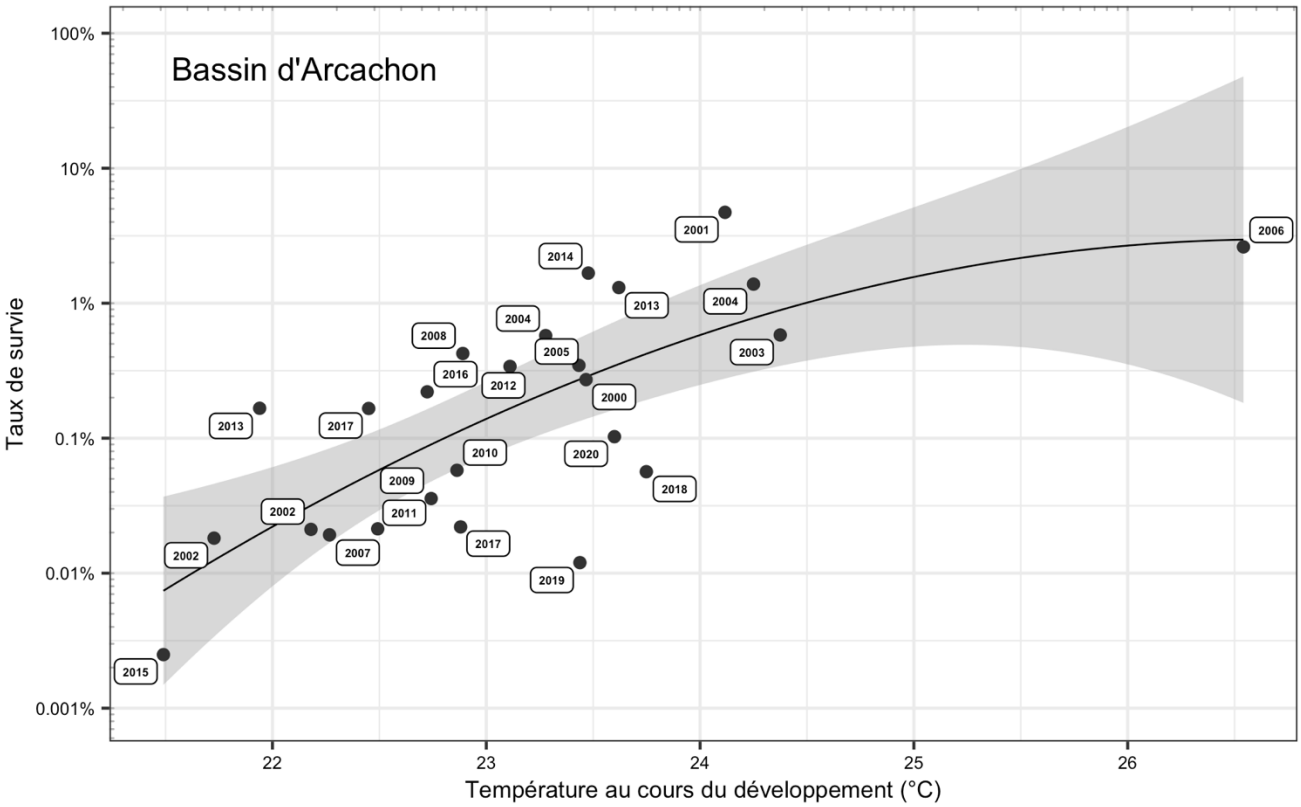


Figure 41 : Relation entre la température de l'eau au cours du développement larvaire et le taux de survie de la principale cohorte de larves de l'été sur le Bassin d'Arcachon. Le taux de survie est calculé par le ratio entre l'abondance maximum de larves au stade "grosse larve" et celle au stade "petite larve". Notez que les dernières années depuis 2017 sortent un peu du nuage de points.

Enfin, en ce qui concerne la Lagune de Thau, les températures de l'eau sont toujours très élevées lors du développement larvaire (> 25°C) et par conséquent les durées de vie larvaire sont les plus courtes des sites suivis par le réseau (PLD ~12 j) et les survies toujours favorables (> 1 %). Dans ces conditions, les concentrations moyennes de larves 'grosses' sont souvent modérées à fortes et constituent généralement les meilleurs scores sur le plan national. C'était un peu moins le cas pour l'année 2018, même si les valeurs restaient encore élevées. En 2019, pour la première fois les survies larvaires avaient été mauvaises (0,11%) en lien avec un épisode caniculaire observé dans la lagune entrainant un fonctionnement trophique non favorable pour le recrutement des huîtres. L'été plutôt dans les normes en 2020 a contribué à un retour du recrutement dans ce milieu particulier.

6 Anomalies génomiques des naissains sauvages

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

6.1 Rappel méthodologique

Dans le contexte des surmortalités touchant de façon récurrente en France les cheptels ostréicoles, dans le but final de pouvoir suivre l'évolution du critère « qualité cytogénétique » défini par le taux des anomalies génomiques affectant les cellules somatiques, nous avons proposé pour l'année 2020 de déterminer la variation qualitative et quantitative de la ploïdie de divers lots de naissains captés en 2019 au niveau des principales zones de captage en France. Ainsi, profitant du maillage existant du réseau Ifremer ECOSCOPA, divers lots de naissains sauvages ont été échantillonnés en vue d'être analysés par cytométrie en flux à partir de biopsies branchiales et ceci afin de déterminer les pourcentages respectifs en anomalies génomiques (AG %) pour chaque lot et établir ainsi une qualité cytogénétique correspondante.

En 2020, 8 lots de naissains sauvages provenant d'autant de sites ont été analysés. Les échantillons de naissains naturels ont été prélevés à raison de quatre sites dans le bassin d'Arcachon, deux sites dans le bassin de Marennes Oléron, un site en baie de Bourgneuf et enfin un site en rade de Brest (Tableau 3). Durant cette campagne 2020, un total de 854 naissains ont été analysés : 431 naissains issus du bassin d'Arcachon, 226 naissains issus des Pertuis Charentais, 117 naissains issus de la rade de Brest et 80 naissains issus de la baie de Bourgneuf.

Il est important de noter qu'au vu des conditions sanitaires liées à la crise du covid-19 et notamment le premier confinement instauré en France au printemps 2020, les différents lots de naissains n'ont pas pu être échantillonnés et analysés avant les habituelles mortalités printanières affectant les naissains de C. gigas en France. Ainsi, les lots issus des Pertuis Charentais ont été analysés en juin 2020 alors que les lots issus des autres bassins n'ont été analysés qu'en début septembre (Arcachon) ou à la fin octobre 2020 (Brest et Baie de Bourgneuf). Ceci implique que les résultats obtenus doivent être relativisés dans la mesure où la qualité cytogénétique obtenue après ces analyses ne reflètera que partiellement la qualité initiale (avant mortalité) des différents lots.

Tableau 3 : Sites et bassins prospectés, effectifs collectés, et date de prélèvement.

Bassin	Site	effectif	Date
Pertuis Charentais	Seudre	106	juin 2020
	Estrée	120	juin 2020
Arcachon	Comprian	110	septembre 2020
	Graouères	104	septembre 2020
	Le Tés	108	septembre 2020
	La Vigne	109	septembre 2020
Brest	Rade de Brest	117	octobre 2020
Bourgneuf	La Coupelasse	80	octobre 2020

Pour déterminer le niveau de ploïdie d'un naissain, chaque échantillon est analysé individuellement par cytométrie en flux et comparé à un témoin interne constitué de noyaux isolés à partir des érythrocytes de poulet CRBC (Chicken Red Blood Cells). Un ratio est déterminé à partir de la position moyenne du pic de fluorescence émise par les cellules somatiques des échantillons divisé par la position moyenne du pic de fluorescence du témoin interne. Durant nos divers suivis, nous avons mis en évidence que le ratio moyen de fluorescence pour des huîtres diploïdes était de 0,80 (+/- 5%). Ainsi, des huîtres dont la valeur du ratio dépasse 0,84 sont considérées comme étant hyper-diploïdes alors que celles dont la valeur du ratio est inférieure à 0,76 sont considérées comme étant hypo-diploïdes.

6.2 Statut cytogénétique des naissains par secteur

Au niveau des Pertuis Charentais, 226 naissains issus des sites de la Seudre et Estrée ont été analysés courant le mois de juin 2020 (Figure 36). Pour les naissains issus de la Seudre, tous les individus analysés étaient diploïdes et aucun aneuploïde, hypo comme hyper-diploïde, n'a été détecté. Pour les naissains issus du site de l'Estrée situé au milieu du pertuis d'Antioche, l'écrasante majorité des naissains (97,5%) étaient diploïdes et aucun hypo-diploïde n'a été détecté. Toutefois, 2,5% des naissains analysés (3 sur 117) ont été détectés comme étant hyper-diploïdes avec une taille du génome supérieure à la normale diploïde. A la date des analyses (mi-juin 2020), les naissains issus de ces deux sites Charentais avaient vraisemblablement déjà subit en totalité (site de la Seudre, connu pour être un site de mortalité précoce et intense) ou en grande majorité (site de l'Estrée, connu pour être plus tardif) les mortalités du printemps les débarrassant de façon totale des naissains hypo-diploïdes et pratiquement totale des naissains hyper-diploïdes (relativement moins fragiles que les hypodiploïdes). Par conséquent les taux de naissains aneuploïdes sont à considérer comme sous-estimés pour ces sites.

Au niveau du bassin d'Arcachon, quatre sites ont été prospectés et 431 naissains ont été analysés. Des taux variables de naissains aneuploïdes ont été détectés dans les sites analysés (Figure 36). Ainsi des naissains ayant une réduction de leur taille du génome (ratio inférieur à 0.76), considérés ici comme hypo-diploïdes, ont été détectés essentiellement dans les sites qui se trouvent à l'intérieur du bassin à savoir Camprian et Graouères avec plus de 7% de naissains hypo-diploïdes et surtout le Tès avec près de 20% de naissains hypo-diploïdes. De façon remarquable, le site de la Vigne situé près de la sortie du bassin et sous influence océanique ne présente que moins de 1% de naissains hypo-diploïdes. Pour tous ces sites, il est important de noter que les naissains qui en sont issus ont été analysés fin octobre 2020 alors qu'ils venaient vraisemblablement de subir les mortalités printanières-estivales suggérant que le taux réel de naissains aneuploïdes de ces sites est vraisemblablement beaucoup plus élevé que ce qui a été déterminé.

Les naissains issus de la baie de Bourgneuf proviennent du site de la Coupelasse. Ces naissains ont été reçus et analysés fin octobre 2020 après avoir subi de façon complète les épisodes (printanier et estival) de mortalité importante que connait habituellement ce secteur. Les naissains analysés de ce site sont des survivants qui ne représentent pas le captage naturel initial de ce bassin. Comme attendu, les analyses cytométriques montrent pour ce site que 100% des naissains étaient parfaitement diploïdes sans aucun naissain aneuploïde, ni hypo ni hyper-diploïde (Figure 36).

Au niveau de la rade de Brest, 117 naissains ont été analysés fin octobre 2020. Pour ce site, la majorité des naissains analysés (84%) apparaissent comme étant des diploïdes. Le reste étant des aneuploïdes, avec 15,4% des naissains qui sont hypo-diploïdes et aussi un seul naissain (0,9%) détecté comme étant hyper-diploïde (Figure 42). Comme pour le bassin d'Arcachon, les résultats obtenus pour la rade de Brest suggèrent que le taux réel (avant mortalités 2020) de naissains aneuploïdes de ce site est vraisemblablement beaucoup plus élevé que ce qui a été déterminé par nos analyses.

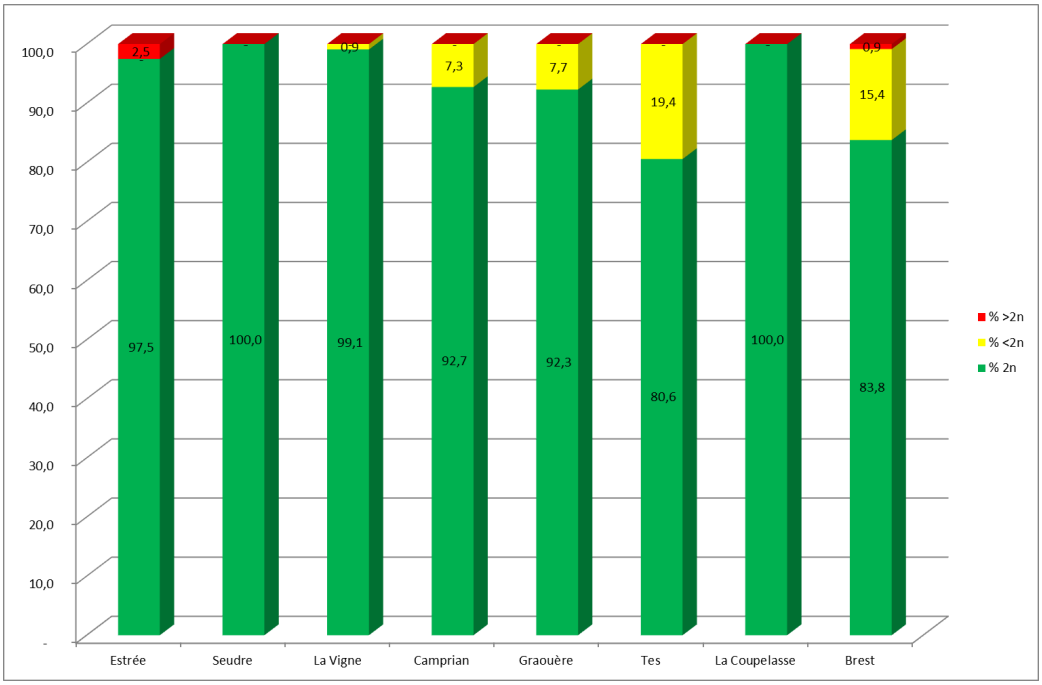


Figure 42 : Distribution intersites des différents niveaux de ploïdie obtenus pour les naissains analysés en 2020.

6.3 Tendance générale

Au niveau des bassins (Arcachon, Pertuis Charentais, baie de Bourgneuf et rade de Brest), en se basant sur les nouveaux ratios moyens de fluorescence standardisés, il apparaît clairement que nos analyses ne mettent pas en évidence la présence d'animaux polyploïdes, ni triploïdes ni à fortiori tétraploïdes, dans les naissains issus du captage naturel, dans ces quatre bassins qui fournissent l'essentiel de ce naissain de captage en France. De même, il est important de noter qu'en 2020 aucun naissain hyper-triploïde et/ou hypo-tétraploïde, dont le profil est caractéristique d'une reproduction de triploïdes ou de tétraploïdes, n'a été détecté. Comme pour les années précédentes (campagnes Biovigilance, notamment), ceci implique que l'aneuploïdie ADN observée dans les différents bassins de captage suivis en 2020 est vraisemblablement le résultat de l'impact génotoxique de facteurs environnementaux via un apport de produits toxiques tels les herbicides, fongicides et métaux lourds dont l'action aneugène et clastogène est bien établie chez les invertébrés marins, en particulier les huîtres et les moules.

De façon intéressante, même si les analyses ont été réalisées tardivement comparativement à une compagne habituelle, une tendance variable à l'aneuploïdie ADN, du type très majoritairement hypo-diploïde, a été mise en évidence surtout pour le bassin d'Arcachon et la rade de Brest (Figure 43). En effet, il s'avère que pour ces deux bassins, un pourcentage notable de naissains aneuploïdes (essentiellement hypo-diploïdes) a survécu aux mortalités printanières/estivales pour être détecté par nos analyses en début d'automne.

N'ayant pas de données de suivi de la mortalité en Bretagne en 2020, nous pouvons au moins noter que, pour Arcachon, la mortalité en fin de printemps/été fût relativement modérée ce qui implique une pression de sélection moindre sur les naissains les plus fragiles (aneuploïdes) expliquant qu'une partie d'entre eux a survécu à cette période. Les naissains de ces sites ont donc gardé un « potentiel de mortalité » qui pourra s'exprimer si les conditions y sont favorables, notamment durant l'automne et spécialement à Arcachon. Ces données sont à mettre en perspective avec la vague de mortalité touchant le bassin d'Arcachon à partir de mi-fin septembre 2020 et dont l'explication (ou partie) pourrait être en lien avec la persistance d'une fraction significatives de naissains aneuploïdes tardivement dans l'année et des conditions environnementales encore favorables à l'expression des mortalités (température de l'eau de mer en particulier).

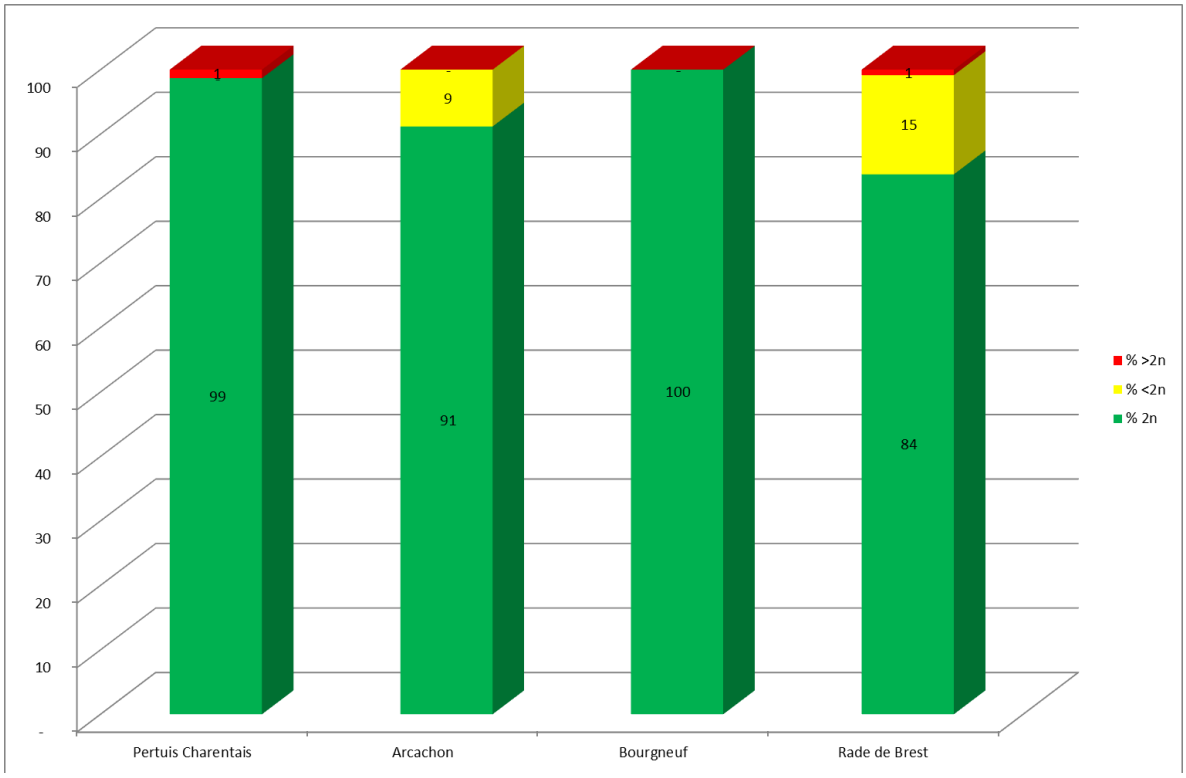


Figure 43 : Synthèse des différents niveaux de ploïdie obtenus pour les naissains analysés en 2020.

7 Conclusion

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

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

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

En termes d'organisation, cet observatoire national est structuré en trois parties complémentaires : (1) le suivi des paramètres environnementaux côtiers (climatiques et hydrologiques) ; (2) le suivi standardisé des différentes étapes-clés du cycle de vie de l'huître (3) et le développement de nouveaux descripteurs environnementaux et/ou écophysiologiques pertinents pour le réseau.
Pour l'année 2020, tous les suivis n'ont pas pu être menés en raison de la crise COVID et du confinement printanier, c'est notamment le cas des suivis concernant la survie et la croissance des populations.

Plus les suivis liés à la reproduction et au recrutement (réseau VELYGER), il ressort pour l'année 2020, les faits marquants suivants. Sur le plan des facteurs environnementaux, **l'année 2020 est au premier rang des années les plus chaudes sur notre territoire depuis 1900**. Elle se caractérise, à l'exception du printemps, par des températures toujours au-dessus des normales quasiment tout au long de l'année et par un très fort contraste au niveau pluviométrique, avec un premier et un dernier trimestre très pluvieux. Au plan biologique, ces conditions hydro-climatiques générales ont eu comme principales répercutions : (1) une croissance printanière et une maturation dans les normales corrélativement à la concentration en phytoplancton, (2) une ponte principale dans les normales liées à l'absence d'anomalies thermiques en début d'été puis (3) un développement larvaire lui aussi plutôt normal à l'exception de certains secteurs. En conséquence, l'année 2020, à quelques exceptions près, se caractérise par **un captage plutôt modéré. Localement il s'est avéré un peu faible (Secteur Charente) ou plutôt fort lié à un recrutement tardif (Bassin d'Arcachon).**

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

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

8 Références bibliographiques

Anonyme (2011) ICES status report on climate change in the North Atlantic. ICES cooperative Research Report, n°310, September 2011, 182 p.

Auby I, Maurer D (2004) Étude de la reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Rapport Final de Contrat. Rapport Interne Ifremer DEL/AR 04-05.203 p + annexes.

Auby I, Maurer D, Connes C, Barbier C, Rumebe M, Rigouin L, Tournaire MP, Simmonnet B, Navarro R (2012) Reproduction de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon. Année 2012.

Auby I, Maurer D, Valvason ML, Guegen C, Guillard F (2002) Mise au point d'une nouvelle méthode de suivi de la reproduction de l'huître creuse. Comparaison avec la méthode traditionnelle. Rapport Interne RST.DEL/02.01/ARCACHON, 22 p.

Bagusche F, Long S, Trueman C, Pouvreau S, Le Souchu P, Hauton C (2012) Impacts of ocean acidification and temperature on gene expression and biomineralisation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas* Thunberg, 1793 (Ostreoidae). European Geoscience Union 2012, General Assembly 2012, Vienna, Austria , 22-27 April 2012. - Poster-

Barranger A, Akcha F, Rouxel J, Brizard R, Maurouard E, Pallud M, Menard D, Tapie N, Budzinski H, Burgeot T, Benabdelmouna A (2014) Study of genetic damage in the Japanese oyster induced by an environmentally-relevant exposure to diuron: evidence of vertical transmission of DNA damage. Aquat. Toxicol. : 146, 93–104.

Beck MW, Brumbaugh DR, Airoldi L, Carranza A, Coen LD, Crawford C, Zhang, G (2009) Shellfish reefs at risk: a global analysis of problems and solutions. The Nature Conservancy, Arlington VA.

Benabdelmouna A, Guyader T, Ledu C, Laporte P, Degremont L (2011) Etude de la CINétique et DIffusion de la MORtalité (CINDIMOR) chez les juvéniles de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Contrat de projets Etat-Région Poitou-Charentes 2007-2013 - Convention n°08/PRC-A-29 du 19 mai 2008 - Projet "Développement durable des Pertuis charentais". https://archimer.ifremer.fr/doc/00063/17405/

Benabdelmouna A, Hemissi I (2011) CARTAMO : CARTographie des Anomalies génomiques dans les gisements naturels d'huîtres creuses du bassin de Marennes Oléron.

Benabdelmouna A, Ledu C (2016) The mass mortality of blue mussels (*Mytilus spp*) from the Atlantic coast of France is associated with heavy genomic abnormalities as evidenced by flow cytometry. J. Inverteb. Pathol. : 138, 30-38.

Benabdelmouna A, Maurouard E, D'Amico F, Seugnet JL Grizon J (2014) Niveau de ploïdie des naissains d'huître creuse captés dans les pertuis charentais, le bassin d'Arcachon et la baie de Bourgneuf. Réseau Biovigilance, campagne 2012.

Benabdelmouna A, Saunier A, Ledu C, Travers MA, Morga B (2018) Genomic abnormalities affecting mussels (*Mytilus edulis-galloprovincialis*) in France are related to ongoing neoplastic processes, evidenced by dual flow cytometry and cell monolayer analyses. J. Inverteb. Pathol. : 157, 45-52.

Bernard I (2011) Ecologie de la reproduction de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, sur les côtes françaises : vers une explication de la variabilité du captage. Th. Univ. La Rochelle 193 p.

Bernard I, Allain G, Auby I, Plus M, Drean T, Gasmi S, David V, Pouvreau S, Maurer D (2014) Étude de la fécondité de l'huître creuse dans le Bassin d'Arcachon en 2013 en lien avec la qualité de l'eau. Compte-rendu final du programme FeLiBA.

Bernard I, Le Moine O, Stanisière JY, Pouvreau S, Goulletquer P, Dumas F (2010) Site selection for stock replenishment using a hydrodynamic model: Example of the pacific oyster *Crassostrea gigas* culture in the Pertuis Charentais. ICES CM2010/A:18, 12p.

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

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

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

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

Delisle L, Pauletto M, Vidal-Dupiol J, Petton B, Bargelloni L, Montagnani C, Pernet F, Corporeau C, Fleury E (2020). High temperature induces transcriptomic changes in Crassostrea gigas that hinder progress of ostreid herpesvirus (OsHV-1) and promote survival . Journal Of Experimental Biology , 223(20), jeb226233 (11p.) . https://doi.org/10.1242/jeb.

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

Fleury E, Normand J, Lamoureux A, Bouget JF, Lupo C, Cochennec-Laureau N, Petton S, Petton B, Pouvreau S (2019) RESCO REMORA Database : National monitoring network of mortality and growth rates of the sentinel oyster *Crassostrea gigas*. SEANOE.

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

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

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

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

His E (1991) Biologie et écotoxicologie des véligères de *Crassostrea Gigas* (Thunberg) dans le Bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Université Bordeaux 1.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Pouvreau S, Maurer D, Auby I, Lagarde F, Le Gall P, Cochet H, Bouquet AL, Geay A, Mille D (2019) VELYGER Database: The Oyster Larvae Monitoring French Project. SEANOE.

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

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

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

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