

Département Océanographie et Dynamique des Ecosystèmes (ODE)
Unité Littoral, Laboratoire LER-MPL, La Trinité-sur-mer

Jean-Yves STANISIERE¹, Joseph MAZURIE¹, Jean-Francois BOUGET¹, Aimé LANGLADE¹, Raoul GABELLEC¹, Michael RETHO¹, Kevin QUINSAT⁶, Emilie LECLERC¹, Philippe CUGIER², Morgan DUSSAUZE⁵, Alain MENESGUEN², Franck DUMAS², Francis GOHIN², Jean-Marie AUGUSTIN³, Axel EHRHOLD⁴, Jean-Marc SINQUIN³, Evelyne GOUBERT⁶, Alain DREANO⁷

1. Ifremer, LERMPL BP 86, 56470 La Trinité-sur-mer
2. Ifremer, DYNECO, BP 70, 29280 Plouzané
3. Ifremer, NSE, BP 70, 29280 Plouzané
4. Ifremer, GM, BP 70, 29280 Plouzané
5. ACTIMAR, 36 Quai de la Douane 29200 Brest
6. Université de Bretagne Sud, Géosciences Marines et Géomorphologie du Littoral, 56000 Vannes
7. CRC Bretagne Sud, 56400 Auray

Décembre 2013, RST/LER/MPL/13-21

Ifremer

Les risques conchylicoles en Baie de Quiberon

3^{ème} partie : le risque d'hypoxie pour l'huître creuse *Crassostrea gigas*

Rapport final du projet Risco 2010-2013



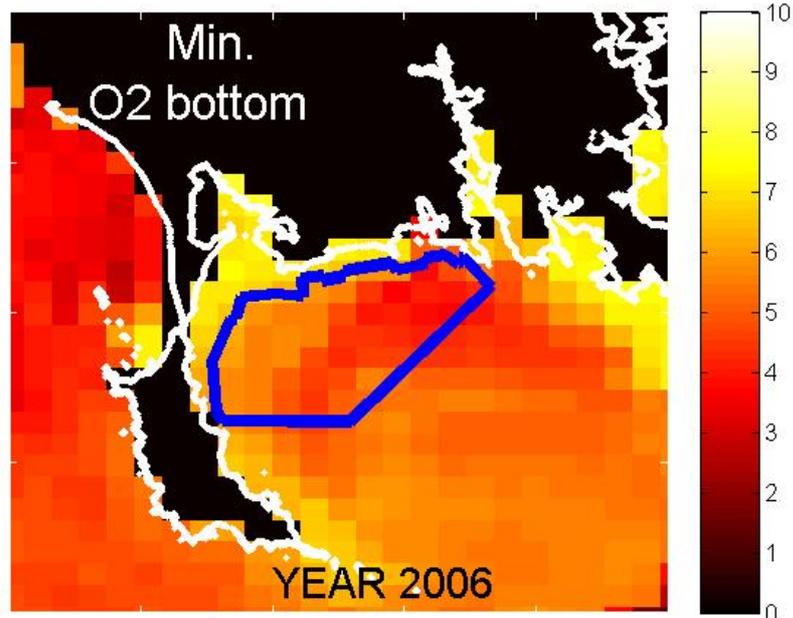
Projet labellisé



Financement



Coordination





Les risques conchylicoles en Baie de Quiberon

3^{ème} partie : **le risque d'hypoxie**
pour l'huître creuse *Crassostrea gigas*

Rapport final du projet Risco 2010-2013

Labellisation : par le Pôle Mer Bretagne

Financement : par le Conseil Régional de Bretagne

Coordination : par le Comité Régional de la Conchyliculture de Bretagne Sud

Partenariat :

- Comité Régional de la Conchyliculture de Bretagne Sud, Auray
- Syndicat Ostréicole de la Baie de Quiberon (Sobaie), Saint Philibert
- IFREMER / LER-MPL, La Trinité-sur-mer
- CER France-56 / Nautil Mer et Gestion, Vannes
- Université de Nantes / Laboratoire LEMNA / Capacité, Nantes
- Université de Bretagne Sud / Laboratoire Géosciences Marines et Géomorphologie du Littoral, Vannes

Remerciements

Merci aux partenaires et au financeur du projet qu'est le Conseil Régional de Bretagne. Merci également à l'ensemble des intervenants : Rachel Sellin pour son soutien au nom du Pôle Mer, les ostréiculteurs de la baie, les enseignants et étudiants de l'UBS, les collègues de l'Ifremer trinitains, brestoïses...

Fiche documentaire

N° d'identification du rapport : RST/LER/MPL/13.21 Diffusion : restreinte (accord partenaires du contrat) Validé par : N. Cochenec-Laureau, responsable du laboratoire Version du document : v1		date de publication : décembre 2013 nombre de pages : 73 bibliographie : Oui illustrations : oui langue du rapport : FR
Titre et sous-titre du rapport : Les risques conchylicoles en Baie de Quiberon. Troisième partie : le risque d'hypoxie pour l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i>. Rapport final du projet Risco 2010-2013		
Titre traduit : The risks of farming oysters, <i>Crassostrea gigas</i> , in the Bay of Quiberon (56, France): Part 3 : the risk of hypoxia. Final report. project Risco 2010-2013		
Auteurs principaux) : Jean-Yves STANISIERE ¹ , Joseph MAZURIE ¹ , Jean-Francois BOUGET ¹ , Aimé LANGLADE ¹ , Raoul GABELLEC ¹ , Michael RETHO ¹ , Kevin QUINSAT ⁶ , Emilie LECLERC ¹ , Philippe CUGIER ² , Morgan DUSSAUZE ⁵ , Alain MENESGUEN ² , Franck DUMAS ² , Francis GOHIN ² , Jean-Marie AUGUSTIN ³ , Axel EHRHOLD ⁴ , Jean-Marc SINQUIN ³ , Evelyne GOUBERT ⁶ , Alain DREANO ⁷	Organisme / Direction / Service, laboratoire 1. Ifremer, LERMPL BP 86, 56470 La Trinité-sur-mer 2. Ifremer , DYNECO, BP 70, 29280 Plouzané 3. Ifremer , NSE, BP 70, 29280 Plouzané 4. Ifremer , GM, BP 70, 29280 Plouzané 5. ACTIMAR, 36 Quai de la Douane 29200 Brest 6. Université de Bretagne Sud, Géosciences Marines et Géomorphologie du Littoral, Vannes 7. CRC Bretagne Sud, 56400 Auray	
Collaborateur(s) :	Organisme / Direction / Service, laboratoire	
Travaux universitaires : diplôme : _____ discipline : _____ établissement de soutenance : _____ année de soutenance : _____		
Titre du contrat de recherche : Risco, Risques conchylicoles en Baie de Quiberon, du fonctionnement de l'écosystème à la gestion de l'entreprise ostréicole (2010-2012)		N° de contrat IFREMER 10/2.211 570/F
Organisme commanditaire : Conseil Régional de Bretagne (Projet Labellisé Pôle Mer Bretagne)		
Organisme(s) réalisateur(s) : Ifremer, 12 rue des Résistants, CS 13102, 56470 La Trinité/mer (et partenaires)		
Responsable scientifique : Joseph Mazurié		

Résumé

L'étude « Risco », labellisée par le Pôle Mer et financée par la région Bretagne, a révélé un facteur insoupçonné d'altération des résultats d'élevage ostréicole en baie de Quiberon (France, 56): l'hypoxie. Elle a ainsi fourni une explication convaincante des mortalités anormales observées sur les huîtres adultes l'été 2006. Le modèle biogéochimique appliqué sur la période 2000-2006 a mis en évidence plusieurs épisodes d'hypoxie d'intensité variable selon les années, mais très géolocalisés. Parmi eux, celui de 2006 s'est avéré exceptionnel, tant par son emprise spatiale que par son intensité. L'hypoxie de 2006 résulte de la conjonction rare de plusieurs phénomènes : (a) un upwelling local généré par des vents de nord-ouest en période de morte-eau ; (b) des eaux côtières anormalement chaudes ; (c) probablement un fort bloom estival de phytoplancton. Du fait de la stratification induite, la consommation d'oxygène au niveau du fond excède alors son renouvellement. Le secteur profond et envasé, à l'est de la zone concédée, est particulièrement affecté en raison de la géomorphologie de la baie de Quiberon. L'analyse du fonctionnement hydrodynamique à l'échelle du Mor Bras montre par ailleurs qu'il n'y a pas d'importation d'eau hypoxique depuis la baie de Vilaine, ceci quel que soit le régime de vent et de marée. La diminution de la teneur en oxygène dissous apparaît responsable de ralentissements de croissance des huîtres même en année peu hypoxique (comme 2010). C'est probablement le facteur explicatif des déficits de croissance marqués chez les huîtres au sol (par rapport aux huîtres en surélévation). En situation d'hypoxie extrême (année 2006), les huîtres des deux classes d'âge subissent des mortalités. Les huîtres d'un an paraissent plus affectées par le déficit d'oxygène, tant en croissance qu'en mortalité (étude 2010). Cette étude permet d'évaluer le risque d'hypoxie (sa probabilité d'occurrence, sa répartition géographique) et d'orienter les mesures préventives applicables en conchyliculture telles que la répartition des stocks en élevage ou l'entretien des parcs. L'incidence sur les peuplements naturels et les ressources exploitées, peut également être mieux prise en compte, à l'échelle du Mor Bras. Plus généralement, une meilleure connaissance des effets de l'hypoxie fournit des arguments en faveur du contrôle de l'eutrophisation (limitation des apports en nutriments par les bassins versants...).

Abstract

The project "Risco", supported by the "Pôle Mer" and funded by the Regional Council of Brittany, deals with specific risks of mortality of oysters, *Crassostrea gigas*, cultivated on the bottom, in a subtidal bay of South Brittany : the bay of Quiberon (56, France). Massive mortalities of oysters were reported in summer 2006 in this bay, exclusively located in the deep muddy area with a positive gradient eastward. A validated biogeochemical model was applied in order to simulate the dissolved oxygen over 2000-2006 : it revealed several episodes of hypoxia, more or less intense according to years, but with the same spatial distribution. This approach proved 2006 to be the most hypoxic year since 2000. The hypoxia was due to a rare conjunction of 3 factors : (a) a local upwelling generated by north-west winds, during a neap tide; (b) an abnormal high temperature of coastal waters; (c) probably an intense phytoplankton bloom in summertime. Due to the stratification induced, oxygen consumption near the bottom exceeded its renewal. The hydrodynamism of Mor Bras, at a larger scale, excludes any import of hypoxic water from the nearby "Baie de Vilaine", whatever the wind or tide regime.

The simulated hypoxia area fitted fairly well to the 2006 mortalities. In 2010, experimental oysters deployed at 15 stations and monitored monthly, exhibited also a lower growth rate in the same area, in spite of higher chlorophyll concentration. The application of a Dynamic Energy Budget (DEB) model to growth data confirmed the responsibility of hypoxia in abnormally slow growth rates. So hypoxia may be considered as a stressful factor limiting growth prior to mortalities. It may be concluded from our study that hydro-climatic and trophic conditions have the capacity to deplete oxygen in bottom coastal zones with possible consequences on biotopes and cultivated species: farm yields may be severely affected. This study will allow to manage more closely the commercial risk of shellfish farming at spatial and temporal scale.

Mots-clés : baie Quiberon, *Crassostrea gigas*, huître, mortalité, croissance, hypoxie, oxygène, modèle, upwelling, Loire, Vilaine.

Keywords : Quiberon, *Crassostrea gigas*, oyster, mortality, growth, hypoxia, oxygen, model, DEB, upwelling, Loire, Vilaine.

SOMMAIRE

1. Introduction	9
1. Matériel et Méthodes	11
1.1. Données environnementales	11
1.1.1. Données externes : imagerie satellitale, météorologie.....	11
1.1.2. Mesures & enregistrements sur la colonne d'eau	11
1.1.3. Le fond de la baie de Quiberon : bathymétrie, sédimentologie.....	12
1.2. Modélisation de la teneur en oxygène	13
1.2.1. Description du modèle	13
1.2.2. Validation du modèle	15
1.3. Indices d'hypoxie.....	17
1.4. Performances d'élevage des huîtres	18
1.4.1. Enquête par le CRC, auprès des concessionnaires de la baie.....	18
1.4.2. Estimations directes par l'Ifremer	18
2. Résultats.....	20
2.1. Les performances d'élevage des huîtres en baie de Quiberon	20
2.1.1. Croissances : spatialisation et saisonnalité (en 2010)	20
2.1.2. Mortalités observées expérimentalement en 2010.....	23
2.1.3. Mortalités déclarées en 2006	26
2.2. Modélisation de la teneur en oxygène	27
2.3. Hypoxie et performances d'élevage	30
2.3.1. Corrélations spatiales oxygène - mortalité (2006).....	30
2.3.2. Relations oxygène - croissance (2010)	31
2.3.3. Hypoxie et mortalités expérimentales 2010	37
2.4. Les particularités de l'année 2006	37
2.4.1. Un bloom de phytoplancton tardif	37
2.4.2. Des températures de surface exceptionnelles	39
2.4.3. Des vents faibles en début d'été	40
2.4.4. Une stratification permanente de la colonne d'eau	42
2.4.5. Un stock d'huîtres très important.....	45
2.5. Les facteurs d'hypoxies entre 2000 et 2006.....	45
2.5.1. Recherche statistique des facteurs d'hypoxie : l'AFD	45
2.5.2. Analyse en dynamique des facteurs d'hypoxie	48
2.5.3. Synthèse des facteurs d'hypoxie en baie de Quiberon.....	53
2.6. Evaluation interannuelle du risque de mortalité hypoxique (huîtres adultes).....	54
3. Discussion.....	56
3.1. Analyse critique des seuils d'hypoxie calculés	56
3.1.1. Une hypoxie létale, mais à un seuil inférieur au seuil calculé	56
3.1.2. Des ralentissements de croissance crédibles au seuil calculé	58
3.2. Effets de l'hypoxie sur la croissance et la survie de différents bivalves	59
3.3. Sensibilité de la période estivale.....	60
3.3.1. Effet de la température	60
3.3.2. L'influence du stade de gamétogenèse.....	61
3.4. Effets de l'hypoxie sur la physiologie de l'huître	61
3.5. Eutrophisation et hypoxie en zone côtière.....	63
4. Conclusion	64
Bibliographie.....	66

Annexes	71
Annexe 1 : Déficits de croissance par rapport au modèle DEB	71
Annexe 2 : Croissance standardisée.....	72
Annexe 4 : Teneurs en Oxygène et croissance sol vs surélevé	74

1. Introduction

Avec une production d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* de l'ordre de 15 000 tonnes par an (avant la crise des mortalités), la baie de Quiberon a longtemps été l'un des premiers bassins conchylicoles nationaux. Des atouts naturels et notamment la protection par la presqu'île de Quiberon à l'ouest ont permis d'y mettre en culture 163 parcelles totalisant 2685 ha (source DDTM/DML/2013). Le mode d'élevage diffère de l'élevage traditionnel en poches sur estran, puisque les huîtres sont cultivées directement sur un sol sablo-vaseux, en zone subtidale (3 m à 11 m de profondeur). La récolte au bout de 2-3 ans d'élevage se fait au moyen de dragues tractées par des barges ostréicoles.

Durant une trentaine d'années, l'élevage dans ce secteur a été compétitif par rapport à l'élevage sur estran (source : Nautil Mer et Gestion). Au cours de la saison 2006 les mortalités d'huîtres creuses adultes ont atteint un niveau insoutenable pour les entreprises. A ces surmortalités d'huîtres creuses de taille marchande sont venues se rajouter les mortalités de jeunes huîtres à partir de 2008 (crise nationale). La perte de rentabilité de l'ostréiculture a conduit la plupart des entreprises à se désengager de la baie de Quiberon : d'environ 60 concessionnaires exploitants, le nombre d'entreprises actives en baie a chuté à une dizaine entre 2007 et 2011 (source CRC-Bretagne Sud²).

Face à cette crise, les représentants des ostréiculteurs de la baie (le Comité Régional de la Conchyliculture de Bretagne Sud et le syndicat ostréicole de la baie de Quiberon) ont réclamé que soient entreprises des recherches afin d'identifier les causes et trouver des moyens d'en sortir. Le projet « Risco » (Risques conchylicoles en baie de Quiberon) a ainsi pu être labellisé par le Pôle Mer¹ et bénéficier ainsi d'une subvention de 640 000 euros du Conseil Régional de Bretagne, pour un coût total de 1,6 millions d'euros sur la période 2010-2013. Il associe des partenaires « industriels » (le CRC-BS² et le CER-France-56³) et scientifiques (l'Ifremer et l'Université de Bretagne Sud, ainsi que l'Université de Nantes comme partenaire associé) autour d'un projet de recherches appliquées. Ce projet traite de l'analyse et la gestion de risques conchylicoles en baie de Quiberon, selon une approche interdisciplinaire, mobilisant un ensemble de compétences à la fois empiriques (constats et pratiques des professionnels de la conchyliculture), et scientifiques (depuis la zootechnie jusqu'à la biologie, l'écologie et la socio-économie).

A la suite de ces mortalités constatées par les ostréiculteurs en fin d'été 2006, le Comité Régional de la Conchyliculture avait réalisé une enquête auprès des concessionnaires de la baie (au mois de mars 2007). La distribution des mortalités déclarées lors de cette enquête a mis en évidence une spatialisation marquée des mortalités concentrées en première approche dans la partie la plus profonde et la plus envasée de la baie (distribution spatiale réexaminée en figure 16).

La recherche des causes de mortalité s'est appuyée sur trois approches :

1 Pôle de compétitivité, Pôle Mer Bretagne : <http://www.pole-mer-bretagne.com/>

2 Comité Régional de la Conchyliculture de Bretagne sud : <http://www.huitres-de-bretagne.com/>

3 CER-France, réseau de conseil et d'expertise comptable (<http://www.cerfrance.fr/>)



(1) une tentative d'observer ces mortalités in situ, par la mise en œuvre d'un protocole de terrain basé sur 15 stations expérimentales garnies d'échantillons d'huîtres et visitées mensuellement : ce protocole a aussi permis de discriminer les facteurs de mortalité liés à la proximité du sédiment et à la prédation, ceci sur les deux principales classes d'âge (1 an / 2 ans). Cependant, cette étude in situ n'a pu être mise en œuvre qu'en 2010 (faisant suite toutefois à une étude préliminaire en 2007-2008 : « Riscosol »).

(2) une revue des conditions hydro-climatiques et des analyses disponibles sur le milieu marin, à une échelle pluriannuelle (2000-2010), afin d'identifier en 2006 l'existence de conditions propices à l'hypoxie : ce facteur était en effet suspecté, du fait notamment de la répartition spatiale des mortalités déclarées et de la sensibilité du MorBras à l'eutrophisation⁴.

(3) le développement d'un modèle biogéochimique, destiné à simuler la teneur de l'eau en oxygène dissous, son évolution saisonnière et interannuelle, et sa répartition spatiale. Ce modèle permet notamment de pallier le manque de mesures sur ce paramètre et de remonter aux années antérieures, grâce à la disponibilité des facteurs d'hypoxie requis en entrée de modèle et connus par le passé (conditions météo...).

Le projet Risco dans son ensemble a révélé et analysé des risques de différents ordres, auxquels est exposée la conchyliculture en baie de Quiberon, tels que le risque de maladie virale chez les jeunes huîtres, le risque de prédation chez les huîtres non protégées et le risque d'hypoxie chez les huîtres de tout âge. Ce chapitre traite du risque d'hypoxie.

Le projet Risco, labellisé Pôle Mer et financé par le Conseil Régional de Bretagne a été initié à la suite des surmortalités d'huîtres adultes en 2006 en baie de Quiberon, qui ont aboutit à un désengagement de la majorité des concessionnaires de la baie : il vise à évaluer les risques auxquels est exposée la conchyliculture en baie de Quiberon, de par son site et son mode d'élevage (élevage au sol, « en eau profonde »).

⁴ Selon Dussauze (2011) « La zone Loire/Vilaine est une des zones les plus riches en nutriments du littoral français et, en raison de conditions hydrodynamiques particulières (forte stratification thermohaline et faible circulation résiduelle), une des zones les plus soumises aux proliférations phytoplanctoniques. Ces proliférations phytoplanctoniques d'espèces diverses (dont certaines peuvent être toxiques : Pseudo-Nitzschia, Dinophysis) sont recensées chaque année par le réseau de surveillance REPHY de l'Ifremer. Cette eutrophisation à phytoplancton peut également provoquer dans des zones stratifiées des phénomènes d'hypoxie auxquels est sujette de manière récurrente la baie de Vilaine; celle-ci a même connu en 1982 un épisode de totale anoxie qui a provoqué la mort de nombreux poissons et invertébrés (Merceron, 1987) ».

1. Matériel et Méthodes

1.1. Données environnementales

1.1.1. Données externes : imagerie satellitale, météorologie

Les satellites dotés de capteurs de mesure de la température ou de la couleur de l'eau fournissent, en complément des mesures de terrain, une base d'information dont l'intérêt a été reconnu (large couverture spatiale, fréquence quotidienne par temps clair...): [Gohin *et al.* \(2010\)](#). Les 3 capteurs utilisés sont SeaWiFS (1997- 2003) et MODIS (2003-2008), de résolution 1300 m puis MERIS5 (à partir de 2006) de résolution 300 m : ils permettent d'estimer la chlorophylle-a et les matières en suspension, dans la couche d'eau superficielle (les premiers mètres), grâce à la mise au point d'algorithmes adaptés aux eaux côtières⁶ ([Gohin *et al.*, 2011](#)).

Les données disponibles sont accessibles sur le site Previmer : http://www.previmer.org/observations/production_primaire. Sur la base de données interpolées selon la méthode de [Saulquin *et al.* \(2011\)](#) (afin de renseigner les jours ou les stations sans mesure), une extraction de la zone d'étude d'intérêt pour le laboratoire a été réalisée.

1.1.2. Mesures & enregistrements sur la colonne d'eau

Un premier ensemble correspond aux données acquises dans le cadre de réseaux de surveillance, en baie de Quiberon ou plus généralement dans le Mor Bras :

- réseau REPHY de surveillance du phytoplancton :

http://envlit.ifremer.fr/infos/rephy_info_toxines. Deux stations de surveillance sont situées dans le secteur d'étude : « Men er Roué » en baie de Quiberon et « Ouest-Loscolo » en baie de Vilaine.

5 Au moment de l'étude, trois capteurs dits « de la couleur de l'eau » embarqués sur satellite étaient simultanément opérationnels. Le plus ancien est le capteur SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor) de la Nasa, lancé en août 1997, et les plus récents sont MODIS (Moderate Resolution Imaging Spectroradiometer) /AQUA (Nasa) et MERIS (Medium Resolution Imaging Spectrometer)/ENVISAT (Agence Spatiale européenne) lancés en 2003.

6. l'algorithme OC4 (O'Reilly *et al.*, 1998) utilise le rapport Bleu/Vert sur 4 canaux (433, 490, 510, 555 nm) afin d'obtenir les valeurs de chlorophylle en eau peu turbide, et prend également en compte un cinquième canal (412 nm) qui permet d'obtenir des valeurs de chlorophylle plus conformes aux mesures dans les eaux côtières très turbides riches en matières en suspension minérales (qui absorbent également dans le bleu comme la chlorophylle).

- réseau RESCO de suivi de la croissance et de la mortalité des huîtres, avec mise en place de capteurs-enregistreurs Smatch de chez NKE (<http://www.nke-instrumentation.fr/>) : http://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole. Une station se situe en baie de Quiberon : celle de Men er Roué. Elle donne accès notamment aux enregistrements de température et salinité en temps réel, en surface. Des enregistrements sont opérés près du sol en parallèle.

Une bouée instrumentée en baie de Vilaine (Molit) enregistre en continu des paramètres tels que la salinité, la chlorophylle ou l'oxygène dissous, à deux profondeurs. Elle est particulièrement utile pour la calibration du modèle. <http://wwz.ifremer.fr/webtv/Thema/L-environnement/La-bouee-Molit>

Des mesures spécifiques au projet ont été effectuées en plus : notamment des enregistrements de paramètres physico-chimiques en 15 stations, selon une fréquence de un mois en 2010 et quinze jours en 2011 : la sonde MP6 de chez NKE (<http://www.nke-instrumentation.fr/instruments-nke/sondes-multiparametres/multiparametre/mpx.html>) a ainsi permis d'enregistrer sur toute la hauteur d'eau, par palier de 1 mètre, les température, salinité, oxygène, fluorescence et turbidité.

1.1.3. Le fond de la baie de Quiberon : bathymétrie, sédimentologie

Deux variables physiques sont pertinentes au regard du risque hypoxique : la profondeur et la granulométrie du sédiment.

Bathymétrie

Afin de préciser les données de sondes disponibles auprès du SHOM, une campagne a été mise en œuvre en juin-juillet 2010, par « l'Haliotis », embarcation légère de l'Ifremer (armement Genavir) dédiée aux campagnes acoustiques côtières par petit fond. Ce bateau est équipé d'un sonar interférométrique, d'un sondeur à sédiments et d'un sondeur mono-faisceau associé à un système de caractérisation des fonds. Cette campagne était destinée à évaluer outre la profondeur (précision centimétrique), la nature des fonds et après traitement la densité de la couverture en huîtres et en compétiteurs trophiques tels que les crépidules. Le signal acquis du 3 au 18 juin 2010 sur la totalité des concessions ostréicoles a été calibré par une campagne de vidéo sous-marine en juillet 2010 et par une campagne de prélèvements à la benne à sédiments en septembre 2010.

Le sondeur interférométrique (ou Geoswath), fonctionnant sur une fréquence de 250 kHz, a ainsi permis d'acquérir par rétrodiffusion une **bathymétrie fine**, avec une résolution horizontale inférieure au mètre (ainsi qu'une image acoustique simultanément). Sa portée est de 10 fois la profondeur d'eau en mode imagerie et 5 fois la profondeur d'eau en mode bathymétrie (figure 1).

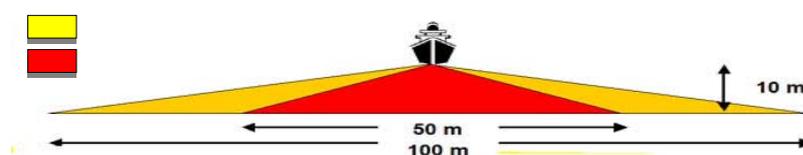


figure 1 : Zone de couverture d'un sonar interférométrique

Dureté du fond

Les sondeurs mono-faisceau également appelés sondeurs verticaux ou bathymétriques déterminent la profondeur à la verticale du navire en mesurant le temps de propagation aller-retour d'une onde acoustique entre le navire et le fond. A bord d'Haliotis le sondeur vertical est un Simrad ER60 à une fréquence de 120 kHz. Le système RoxAnn associé permet de caractériser la nature du fond grâce au traitement du signal acoustique reçu par ce sondeur bathymétrique. Les informations fournies sont des coefficients de **dureté** et de **rugosité** des fonds. Après calibration, ils peuvent être traduits en nature de sédiment.

1.2. Modélisation de la teneur en oxygène

Dans une étude financée par l'Agence de l'Eau Loire/Bretagne, [Dussauze \(2011\)](#) a appliqué à la zone Loire/Vilaine un modèle de production primaire et d'oxygène dissous basé sur le modèle ECO-MARS 3D de l'Ifremer ([Lazure et Dumas, 2008](#)) dans l'objectif d'évaluer l'impact d'une modification des apports en sels nutritifs de la Loire ou de la Vilaine. C'est ce modèle qui a été utilisé dans le projet Risco par [P.Cugier et al. \(2005\)](#), dans la zone plus restreinte du Mor Bras.

1.2.1. Description du modèle

Selon Dussauze cité ci-après :

Emprise et résolution du modèle : « l'emprise Loire-Vilaine couvre la zone 46°47'N à 47°44'N, 3°20'W à 1°26'W qui englobe la baie de Quiberon, le Mor-Bras, l'estuaire de la Loire et la baie de Bourgneuf, selon un maillage de 800m et 10 couches en vertical. Cette emprise est emboîtée dans une autre plus vaste à 4 km de résolution (MANGA : Manche et Golfe de Gascogne) . »

Description du modèle biogéochimique : « seule une rapide description du modèle extraite de [Ménesguen et Dussauze \(2011\)](#) est présentée ici. Parmi les éléments majeurs de la matière vivante, le carbone n'est pas considéré comme limitant et, donc, seuls l'azote, le silicium et le phosphore seront considérés, à la fois sous leur forme minérale, leur forme incluse dans la matière vivante et leur forme détritique. Le modèle biogéochimique est donc un modèle de type NPZD (NUTRIMENT > PHYTOPLANCTON > ZOOPLANCTON > DETRITIQUE). Dans l'azote minéral dissous, on distinguera le nitrate (NO_3) de l'ammonium (NH_4), la forme nitrite (NO_2) étant négligée. Le phosphore minéral est représenté sous forme PO_4 dissoute et sous forme adsorbée sur les particules argileuses en suspension dans la colonne d'eau. Le compartiment phytoplanctonique est représenté par trois variables : les diatomées, majoritaires dans le milieu au printemps, les dinoflagellés, surtout visibles en été et automne, et les nanoflagellés d'apparitions plus fugaces. Ces trois types de microalgues sont exprimés dans le modèle sous la forme de leur contenu en azote. Afin de prendre en compte une régulation par broutage du stock phytoplanctonique, le zooplancton est également simulé par deux classes de taille : le microzooplancton, qui ne se nourrit que de nanoflagellés et de matière organique détritique, et le mésozooplancton, qui ne se nourrit que de diatomées, de dinoflagellés et de microzooplancton. Le modèle de base

fournit aussi le cumul (depuis le 1^{er} janvier de chaque année) de la production primaire des 3 groupes phytoplanctoniques. A ces variables d'état du modèle écologique, s'ajoutent les variables d'état permettant de représenter les caractéristiques physiques du milieu : la salinité, la température, et les matières en suspension minérales, qui conditionnent la turbidité du milieu et la pénétration de la lumière. L'organigramme général montrant les interrelations entre les variables d'état est fourni par la figure 5 ».

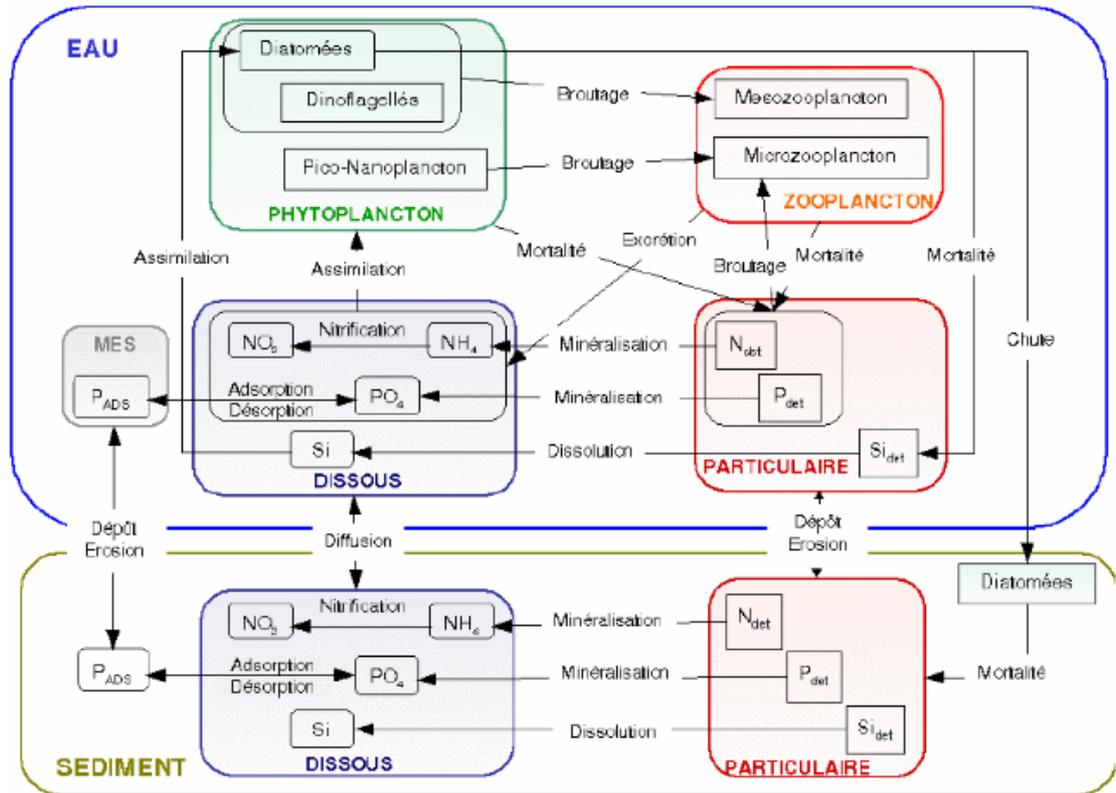


Figure 5: Schéma conceptuel du modèle biogéochimique

2 modules complémentaires ont été rajoutés au modèle de base : un module représentant de manière simple le compartiment benthique⁷ et un module modélisant l'évolution de l'oxygène dissous dans la colonne d'eau. Le module d'oxygène dissous est fondé sur le modèle de *Chapelle et al.(1994)* : il simule l'évolution de l'oxygène dissous par le biais

⁷ Selon Dussauze (2011) : « Très rudimentaire, le module benthos sert, dans les modèles ne comportant pas de couches sédimentaires avec gestion du matériel organique particulaire déposé au fond et des substances dissoutes dans le fluide interstitiel, à assurer un succédané de compartiment benthique par des variables fixées ne prenant des valeurs non nulles que dans la couche d'eau de fond. Pour l'instant, ce module gère le stockage-déstockage des formes détritiques des 3 éléments azote, phosphore et silicium. En fonction de la vitesse du courant au fond, chaque variable détritique en suspension dans la dernière couche d'eau transfère une partie de sa masse à la variable détritique fixée (dépôt selon la formule de Krone) et regagne simultanément une partie de la masse de la variable détritique fixée (érosion selon la formule de Parthéniades). Les 3 variables détritiques fixées se dégradent en donnant, dans la couche d'eau de fond, les mêmes variables inorganiques dissoutes que les variables détritiques en suspension dans l'eau, mais avec une vitesse réduite d'un facteur constant défini en paramètre ».

d'équations représentant la production et la consommation d'oxygène. La production d'oxygène provient de la photosynthèse qui est fonction de la biomasse phytoplanctonique et par ré-aération à l'interface eau-air. La consommation d'oxygène provient de la respiration du phytoplancton et du zooplancton et des processus de minéralisation et nitrification de la matière détritique.

Forçages : les données de débits et de concentrations en azote et en phosphore de la Loire et de la Vilaine proviennent de mesures fournies par l'Agence de L'eau Loire/Bretagne et par l'Institution d'Aménagement de la Vilaine. Les données de vent, de couverture nuageuse et d'humidité sont issues du modèle de Météo France ARPEGE (données toutes les 6 heures).⁸

1.2.2. Validation du modèle

La validation repose sur la comparaison entre sorties de modèle et mesures effectuées à quelques stations (figure 2).

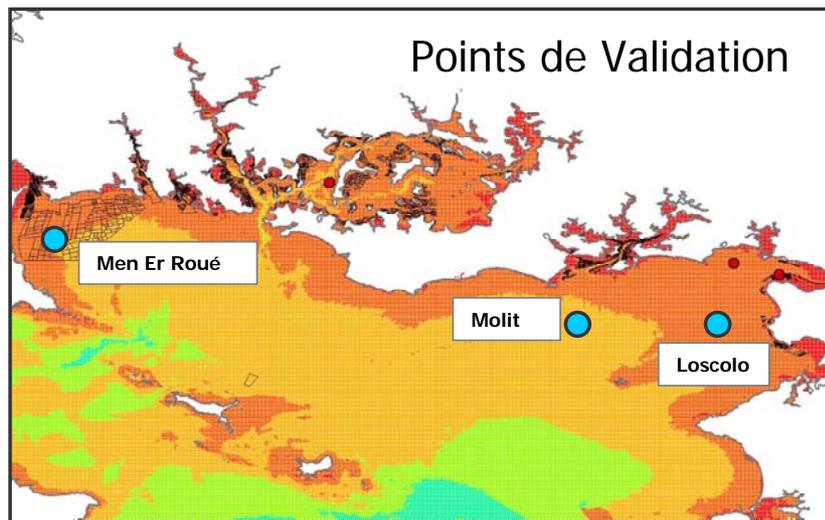


figure 2 : stations retenues pour la validation du modèle

Elle a été faite par sur différents paramètres :

Température / Salinité : la validation de la température et de la salinité dans MARS 3D a déjà été réalisée sur le Golfe de Gascogne pour la période allant de 1999 à 2004 (Lazure *et al.*, 2009). La figure 3 et la figure 4 présentent les comparaisons en température et salinité, à la station de Men-er-roué : les écarts de température sont faibles en saison froide, mais des surestimations de l'ordre de 1°C sont observables en été. Les écarts en salinité sont peu fréquents et au maximum de 1 PSU, ce qui indique

⁸ Le modèle n'étant pas muni d'un module de gestion du sédiment, il ne prend en compte, pour la variable "Matières en suspension", que ce qui est rejeté par les rivières. Il est par ailleurs forcé par des images satellitales de matières en suspension. Pour les calculs d'extinction lumineuse, la valeur maximum entre les MES simulées et les MES satellitaires est prise en compte.

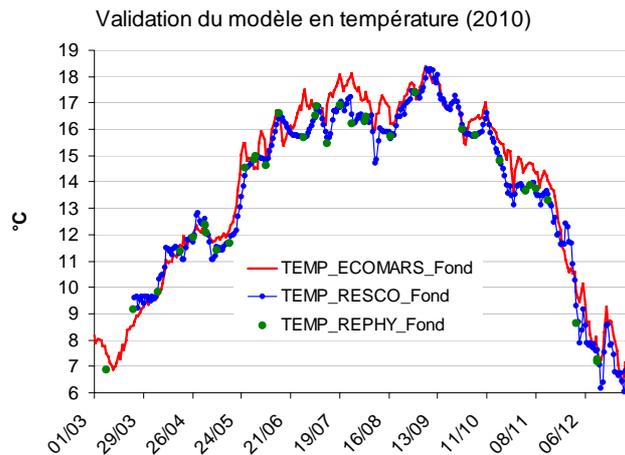


figure 3 : Température de fond à Men er roue en 2010 (en rouge : modèle, en bleu : enregistrement, en vert : mesure ponctuelle RePHY).

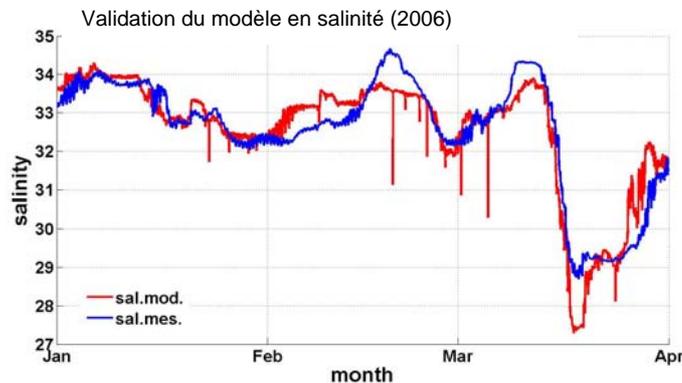


figure 4 : Salinité au fond à Men er roue en 2006 (en rouge : modèle, en bleu : enregistrement)

Nutriments et chlorophylle : « d'une manière générale, le modèle réussit à reproduire le cycle saisonnier des 3 nutriments ainsi que les concentrations mesurées. A Men er roue, le modèle estime correctement les nutriments mais surestime un peu la chlorophylle » (Dussauze, 2011)

Oxygène dissous : « la simulation sur les années 2008 et 2009 a montré, au niveau de la bouée MOLIT, une assez bonne représentation de l'oxygène dissous (sursaturation en surface due au maximum du bloom printanier en avril/mai pour l'année 2008 et en juin pour l'année 2009; variations dues aux cycles ME-VE) » : extrait de Menesguen et Dussauze (2011). En 2010, à la station Men er Roué de baie de Quiberon, les mesures d'oxygène sont bien reproduites par le modèle, à l'exception des sursaturations au moment des blooms de phytoplancton. La profondeur des creux hypoxiques toutefois n'est pas formellement validée.

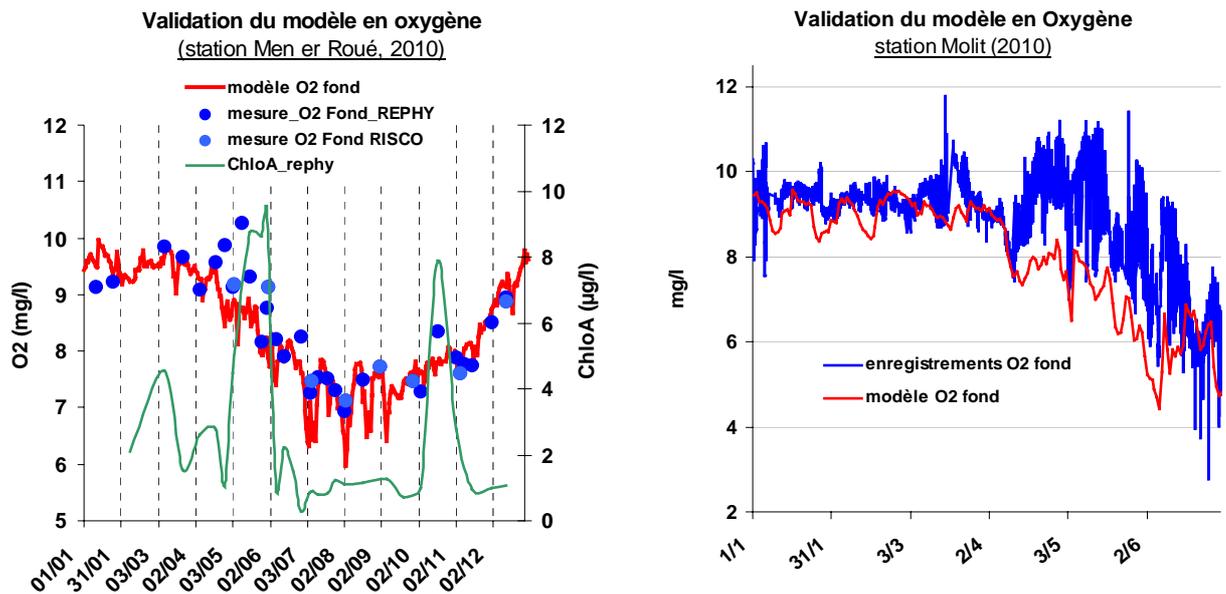


figure 5 : validation du modèle Ecomars3D en oxygène, à Men er Roué (gauche) et à la station Molit (droite)

*Cet objectif d'évaluation des risques conchylicoles ne peut être atteint sans une **bonne connaissance des conditions de milieu** auquel sont exposées les huîtres dans ce secteur : la colonne d'eau, mais aussi le sol (sédiment et peuplements). **Des moyens originaux** ont été déployés pour l'acquisition (imagerie sonar, vidéo sous-marine...) ou le calcul (modèle biogéochimique) de paramètres clés : notamment la **teneur en oxygène dissous** de la colonne d'eau.*

1.3. Indices d'hypoxie

L'effet de la teneur en oxygène de l'eau ambiante, sur la physiologie, la croissance et la mortalité des huîtres sera d'autant mieux mis en évidence que le descripteur d'hypoxie sera pertinent.

Après que différentes statistiques telles que la moyenne, le minimum, le quartile 25 %... aient été testées, deux indices ont été retenus :

- l'**indice hypoxique** pour un seuil défini, calculé un mois donné, par la moyenne des seules teneurs quotidiennes au-dessous du seuil (décomptées en écart absolu au seuil) :
 - hypoxie du jour = 0 si teneur > seuil ; = seuil - teneur, si teneur < seuil
 - indice hypoxique (du mois) = moyenne des hypoxies journalières sur la période
- l'**indice hypoxique accentué** par le caractère consécutif de valeurs inférieures au seuil :
 - hypoxie (du jour 1) = hypoxie du jour si jour = le premier
 - hypoxie (du jour 2) = 2 fois hypoxie du jour, si 2^{ème} jour
 - hypoxie (du jour 3) = 3 fois hypoxie du jour, si 3^{ème} jour

Ce deuxième indice rend mieux compte de l'aggravation probable de l'effet de l'hypoxie sur les huîtres, quand elle dure plusieurs jours consécutifs.

1.4. Performances d'élevage des huîtres

Les données sont tirées d'une enquête ponctuelle (CRC, mars 2007), du réseau Ifremer Remora-Resco (1993-2013), et enfin de cette étude (Risco 2010).

1.4.1. Enquête par le CRC, auprès des concessionnaires de la baie

Suite aux mortalités constatées après l'été 2006, le CRC a réalisé une enquête auprès des concessionnaires de la baie, permettant d'estimer les pertes par secteur et par classe d'âge (source : document de travail CRC).

1.4.2. Estimations directes par l'Ifremer

Les estimations de croissance et de mortalité des huîtres (de deux classes d'âge, lesquelles) proviennent essentiellement de deux sources :

- pour les séries temporelles sur plusieurs années, le réseau Resco (http://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole) fournit des résultats en une station centrale de la baie (Men er Roué) : figure 6. Cependant, les huîtres ainsi suivies sont surélevées de 70 cm au-dessus du sol. En outre, cette station n'est pas très impactée par les hypoxies.
- pour disposer d'une information spatialisée et de comparaisons entre huîtres au sol et huîtres surélevées, un protocole spécifique a été mis en place l'année 2010. **15 stations** ont été sélectionnées sur le domaine d'étude, pour couvrir toute la gamme des profondeurs et les différents types de sédiment, préalablement connus. Avec l'aval des concessionnaires, une structure expérimentale garnie d'huîtres a été immergée au mois d'avril 2010, au coin de chacun des 15 parcs.

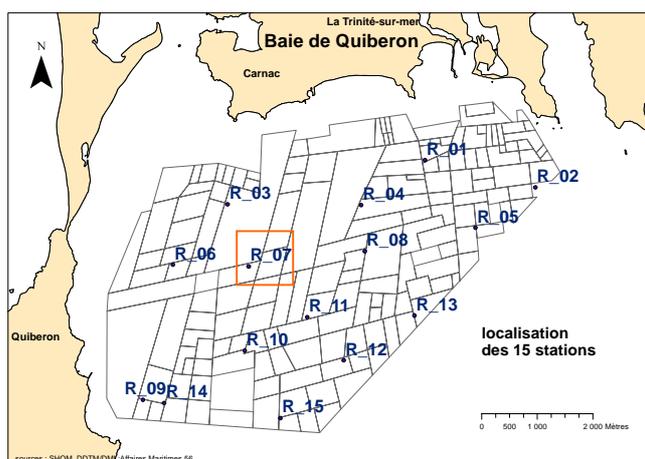


figure 6: localisation des 15 stations expérimentales suivies en 2010, dont la station R07 au point Men er roué du réseau Resco (encadrée en orange).

Chaque **structure expérimentale** est un parallélépipède rectangle en acier galvanisé de longueur 1,20 m, largeur 1,20 m et hauteur 0,6 m (figure 8). Elle a été conçue pour permettre de tester les facteurs suivants : âge des huîtres (1 / 2 ans), position par rapport au sol (sol / surélevé), exposition aux prédateurs (exposé / protégé). Les huîtres ont été disposées selon 3 modalités : (1) surélevées et protégées (dans une poche), (2) au sol et protégées (coiffées d'une demi-poche), (3) au sol et sans protection. Les deux lots d'huîtres au sol sont disposés sur un filet souple de manière à être absolument au contact du sol. En plus des 4 lots d'huîtres portés par la structure, un cinquième lot (jeunes huîtres, au niveau du sol et protégées des prédateurs) est disposé en poche unique posée au sol, à courte distance du cadre. Les visites mensuelles entre avril 2010 et février 2011 ont mobilisé une barge ostréicole pour la manipulation des structures (figure 7).



figure 7 : barge ostréicole et cadres expérimentaux mobilisés en 2010 (et 2011)

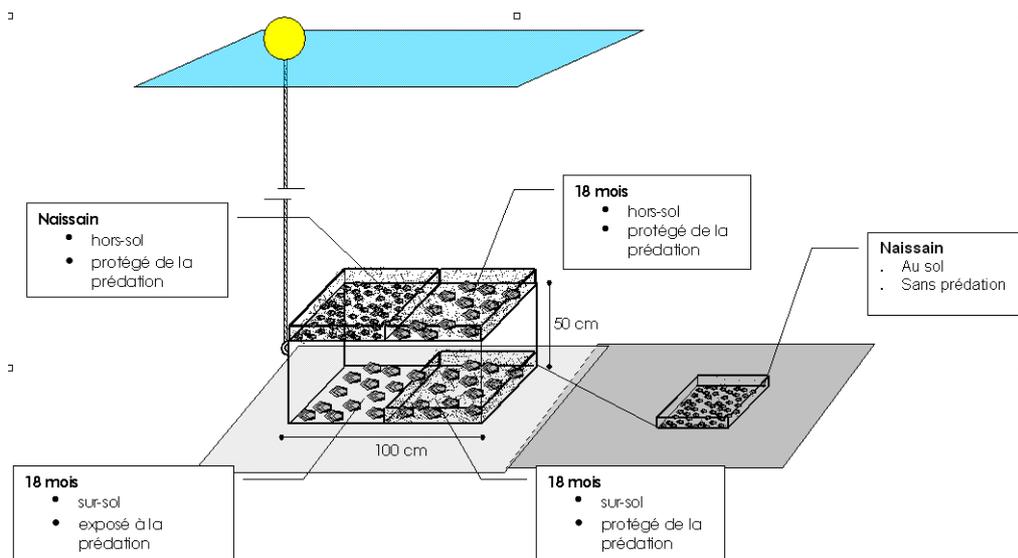


figure 8 : plan des structures expérimentales disposées aux 15 stations

Les huîtres utilisées de la classe d'âge 1 an proviennent de naissain de captage naturel d'Arcachon. Les huîtres de la classe d'âge 2 ans ont, quant à elles, été pré-grossies la première année en rivière de Crach, à proximité.

A chaque visite, les huîtres ont été comptées (mortes/vivantes) et un échantillon de 30 prélevé pour **biométrie (20) et analyses (10)**. En outre les prédateurs ont été identifiés et dénombrés. Un ensemble de mesures ou analyses a été réalisé sur les huîtres prélevées, en temps réel ou après fixation (lyophilisation ou congélation) : observations, comptages, mesures biométriques, pesées individuelles, congélation de 10 huîtres par lot pour analyses pathologiques (recherche d'herpès-virus OsHV-1). Chaque sortie était l'occasion de prélèvements de sédiment, d'enregistrements physico-chimiques sur la colonne d'eau (température, salinité, turbidité, fluorescence, oxygène) et de prélèvements d'eau au fond pour dosage de matière en suspension et de chlorophylle.

Deux sources d'information vont être exploitées pour cerner les mortalités ou les déficits de croissance : (1) une enquête diligentée en mars 2007 par le CRC-Bretagne Sud, qui a clairement établi leur spatialisation et (2) un protocole d'observations contrôlées en 15 stations suivies mensuellement, en 2010, pour comprendre cette spatialisation.

2. Résultats

L'examen portera d'abord sur les performances d'élevage (croissance et mortalité) observées en baie de Quiberon en 2006 et surtout en 2010. Puis les résultats de simulation de teneurs en oxygène seront analysés. Enfin la liaison entre performances d'élevage et hypoxie sera éprouvée.

2.1. Les performances d'élevage des huîtres en baie de Quiberon

En 2006, seules des déclarations de mortalité sont disponibles ; en 2010 par contre, la croissance et la mortalité des huîtres ont été analysées en détail.

2.1.1. Croissances : spatialisation et saisonnalité (en 2010)

La croissance des huîtres en 2010 est rapportée ici sur les huîtres de 2 ans (les gradients sont les mêmes pour les huîtres d'1 an). Les croissances d'huîtres au sol sont importantes, c'est le mode d'élevage professionnel dominant, mais pour l'interprétation par les variables environnementales (difficilement mesurables à proximité immédiate du sol) les résultats en surélévation sont plus pertinents. Les croissances des huîtres de 2 ans en surélévation sont donc présentées ci-dessous : figure 9

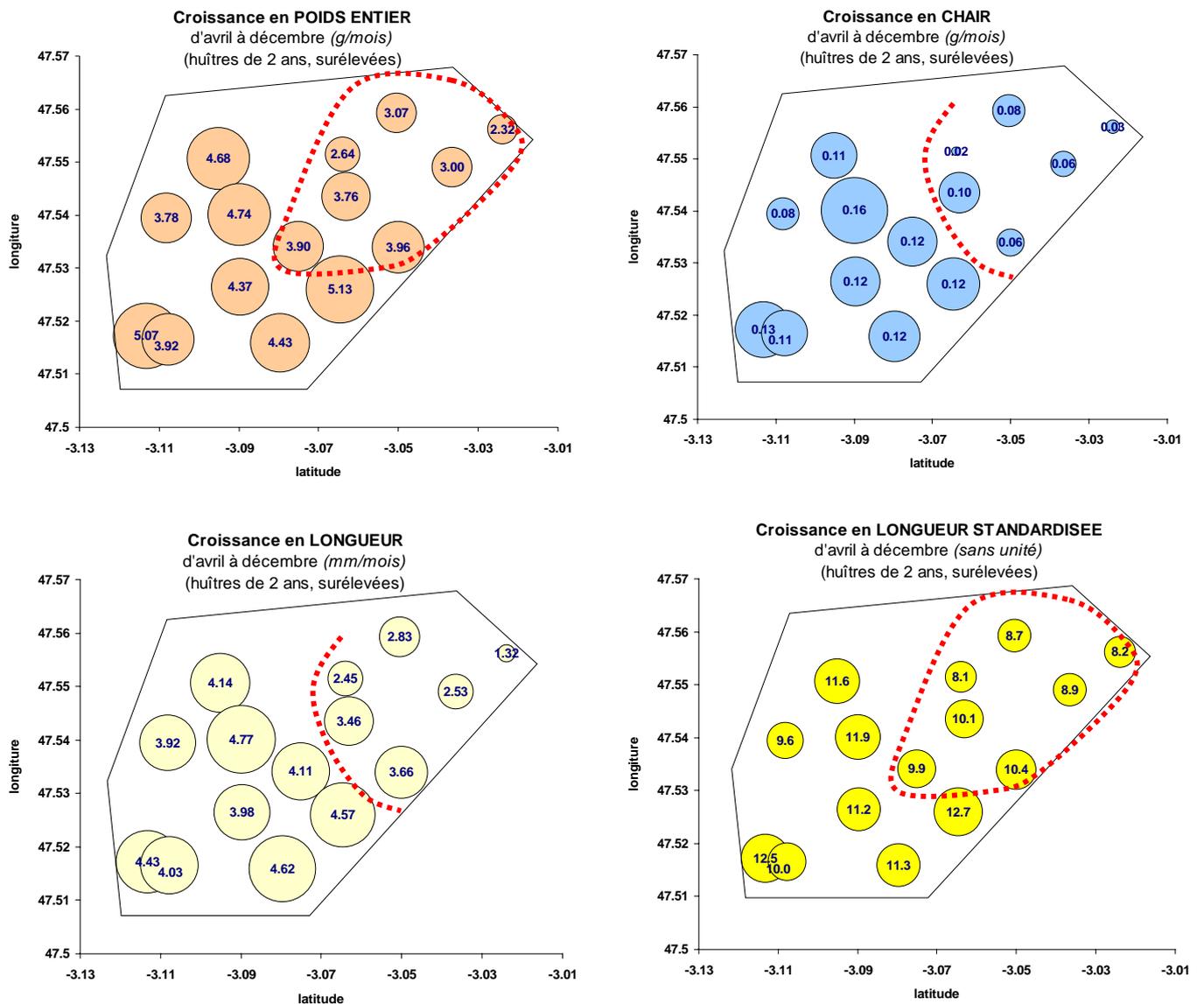


figure 9 : croissance des huîtres de 2 ans en surélévation, entre avril et décembre 2010, exprimée en poids entier, en chair, en longueur brute ou standardisée (compensation d'allométrie présentée en annexe).

La croissance des huîtres en poids entiers se caractérise temporellement par un démarrage lent les deux premiers mois (lien possible avec la présence de blooms du genre *Cerataulina*) suivi d'une évolution régulière, avec un léger ralentissement en fin d'été⁹. Cette croissance est très ralentie chez les huîtres au sol par rapport aux huîtres en surélévation : ce déficit de croissance étant particulièrement marqué chez les huîtres d'1 an¹⁰, gain de seulement 4 g au sol contre 19 g en surélevé entre avril et novembre.

⁹ Le gain de poids de 30 g en surélevé chez les huîtres adultes permet de classer l'année comme une année plutôt médiocre en croissance.

¹⁰ On peut noter que les huîtres de 1 an au sol sont légèrement plus proches du sédiment que les huîtres de 2 ans, et l'on sait par ailleurs que leurs besoins en oxygène sont supérieurs (métabolisme allométrique).

Croissance en poids entier (moyenne 15 stations 2010)

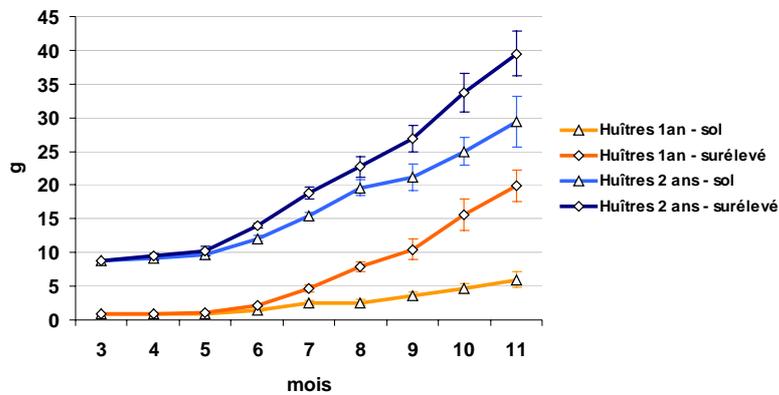


figure 10 : poids entier (moyenne et intervalles de confiance) des huîtres de 1 an et 2 ans, au sol et en surélévé (15 stations 2010)

Pour bien identifier à quelle période de l'année les stations les moins poussantes se différencient des stations les plus poussantes, on peut représenter la croissance au fil des mois pour chacun des 3 groupes de croissance qui peuvent être facilement repérés¹¹ : le résultat apparaît clairement : c'est principalement au mois d'août que les croissances se sont différenciées. Le reste du temps, elles sont peu différentes, du moins en surélévé¹².

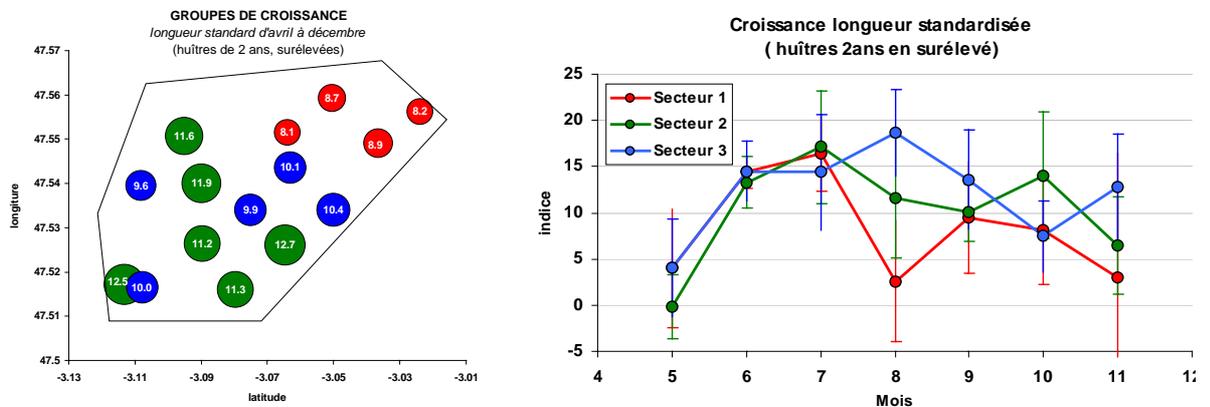


figure 11 : évolution mensuelle de la croissance par secteur géographique de croissance différenciée (du secteur 1 le moins poussant en rouge au secteur 3 le plus poussant en vert)

Des ralentissements de croissance ont été observés en 2010 dans certaines conditions : au sol plutôt qu'en surélévé, spécialement du côté est et en période estivale (août principalement), ceci pour les deux classes d'âge. Cette répartition dans l'espace et le temps coïncidant avec celle

¹¹ Le regroupement a été effectué avec l'aide d'une Analyse en Composantes Principales des variables de croissance

¹² Au sol, le ralentissement semble affecter plus de stations, plus durablement

des mortalités de 2006, on peut suspecter que le même phénomène qu'en 2006 s'est manifesté en 2010, avec une moindre ampleur.

2.1.2. Mortalités observées expérimentalement en 2010

Outre les croissances, les mortalités hors prédation et hors contamination virale¹³ ont été extraites des résultats de la campagne 2010 en 15 stations, sur les deux classes d'âge et aux deux niveaux (sol et surélévation).

Sur les huîtres d'1 an, ces mortalités (hors mortalités virales) sont faibles en surélévation. Par contre, sur les huîtres au sol, elles atteignent en fin d'année 37 % en moyenne (entre 7 % et 90 %). La zone de plus fortes mortalités (figure 12) correspond exclusivement au secteur Nord-Est pour les huîtres surélevées, auquel il faut ajouter l'ensemble du secteur profond et envasé pour les lots au sol¹⁴ : on retrouve ainsi en 2010 sur les huîtres de 1 an les deux gradients mis en évidence dans les déclarations de 2006 (plus de mortalité vers le large et vers l'est).

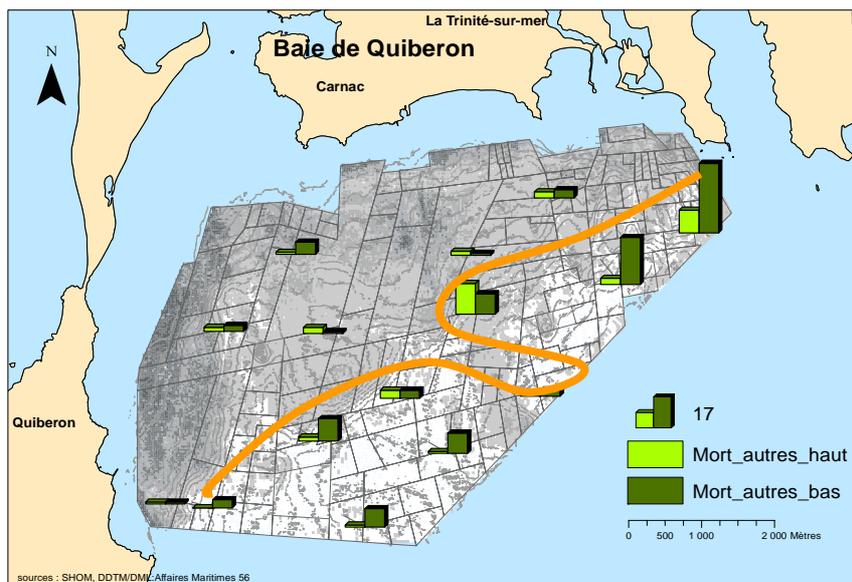


figure 12 : cartographie des mortalités moyennes d'origine non virale, observées sur les huîtres de 1 an, aux 15 stations, en 2010 : en surélévation (vert clair) ou au sol (vert foncé)

Au cours de l'année, c'est en saison chaude (en août) que surviennent principalement ces mortalités, sur les lots au sol (figure 13).

¹³ Des relations linéaires ayant été établies (cf parties 1 et 2 du rapport) entre prédation et mortalité d'une part (ces mortalités par prédation sont faibles mais non nulles sur les lots d'huîtres en poches), entre charge virale et mortalité d'autre part, ces deux types de mortalité ont pu être soustraits de la mortalité totale, pour estimer une mortalité d'autre origine (environnementale).

¹⁴ la surmortalité au sol dans la station du Nord-Ouest a pu être reliée à un ensablement rendu possible dans cette zone par le sédiment grossier et l'effet de la houle

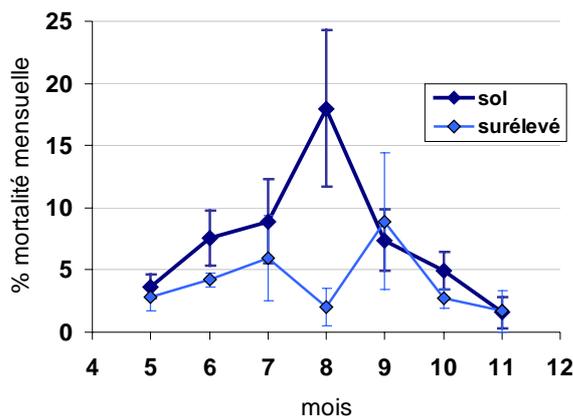


figure 13 : taux de mortalité mensuelle des huîtres expérimentales de 1 an en 2010 (moyenne et erreur type), hors prédation et hors mortalité virale

Sur les huîtres de 2 ans, lors de cette étude en 2010, les mortalités hors prédation ont été assez faibles : la figure 14 et la figure 15 présentent les taux moyens de mortalité mensuelle, spatialement et saisonnièrement aux deux niveaux (sol, surélevé), sur ces huîtres de 2 ans protégées des prédateurs.

En surélévation, les mortalités d'huîtres de 2 ans sont toutes inférieures à 2 % par mois, à l'exception de deux stations au nord-ouest où elles atteignent 4 % et même 12 % par mois en moyenne (soit des mortalités cumulées en décembre de 27 % et 53 % respectivement¹⁵, résultat anormalement élevé). A ces deux stations, les mortalités sont survenues principalement en septembre. Quoique parfois positives, les analyses d'herpès virus OsHV-1 sur les huîtres de 2 ans n'apparaissent pas responsables des mortalités observées.

Au contact du sédiment (hors prédation), une surmortalité significative a pu être mise en évidence à trois stations : mortalités moyennes de 5 %, 12 % et 14 % par mois (soit 36 %, 61 % et 81 % cumulés en fin d'année) : figure 14. Parmi ces 3 stations, la surmortalité à la station du nord-ouest, la plus à terre, est due à l'ensablement des huîtres au sol, clairement observé au mois de septembre. Aux deux autres stations, qui sont des stations plutôt profondes et envasées, cette mortalité anormale semble imputable à la proximité du sédiment (« effet sédiment »).

¹⁵ Le tableau suivant permet de convertir mortalité mensuelle moyenne en mortalité annuelle

% mortalité mensuelle	1%	2%	3%	4%	5%	6%	7%	8%	9%	10%	11%	12%	13%	14%
% mortalité annuelle	11%	21%	30%	38%	45%	51%	57%	62%	66%	70%	73%	76%	79%	81%

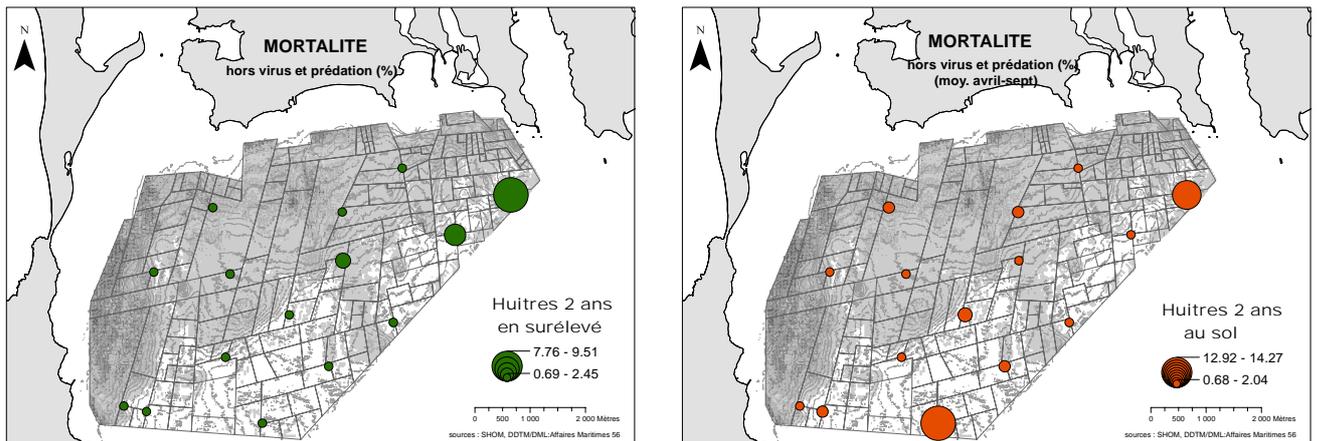


figure 14 : répartition spatiale des taux de mortalité moyen par mois, sur les huîtres de 2 ans, hors prédation et hors mortalité virale : en surélévation (figure du haut), ou au sol (figure du bas)

Cette surmortalité au sol est maximale en septembre cette année là (figure 15).

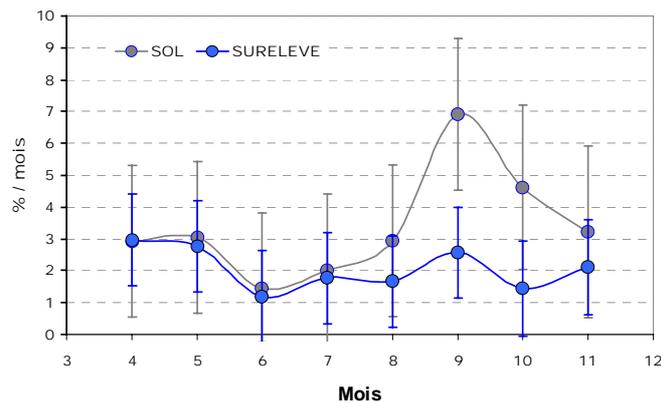


figure 15 : mortalité mensuelle des huîtres de 2 ans (sol et surélévé), hors prédation, en 2010

Les mortalités observées en 2010 sur les huîtres expérimentales ont été plus faibles que celles constatées en 2006 par les ostréiculteurs, si on excepte les mortalités liées au virus ou à la prédation : tant pour les huîtres de 1 an que pour les huîtres de 2 ans, ces mortalités expérimentales sont advenues en été, et ont affecté le secteur nord-est pour les huîtres en surélévation, et une zone plus étendue, profonde et envasée, pour les huîtres au sol.

Déduction faite des mortalités par prédation ou virus, les huîtres de 1 an élevées au sol présentent des mortalités estivales nettement plus fortes que les adultes.

2.1.3. Mortalités déclarées en 2006

Des mortalités anormales notamment d'huîtres marchandes ont été déclarées au sortir de l'été 2006 par les concessionnaires de la baie de Quiberon : l'enquête mise en place en mars 2007 par le CRC de Bretagne Sud permet de visualiser la répartition spatiale de ces mortalités (source CRC) : figure 16. On peut repérer un double gradient de mortalités croissantes : d'une part depuis le secteur nord le moins profond, vers le secteur sud, plus profond et au sédiment plus fin ; d'autre part, depuis l'ouest vers l'est d'autre part.

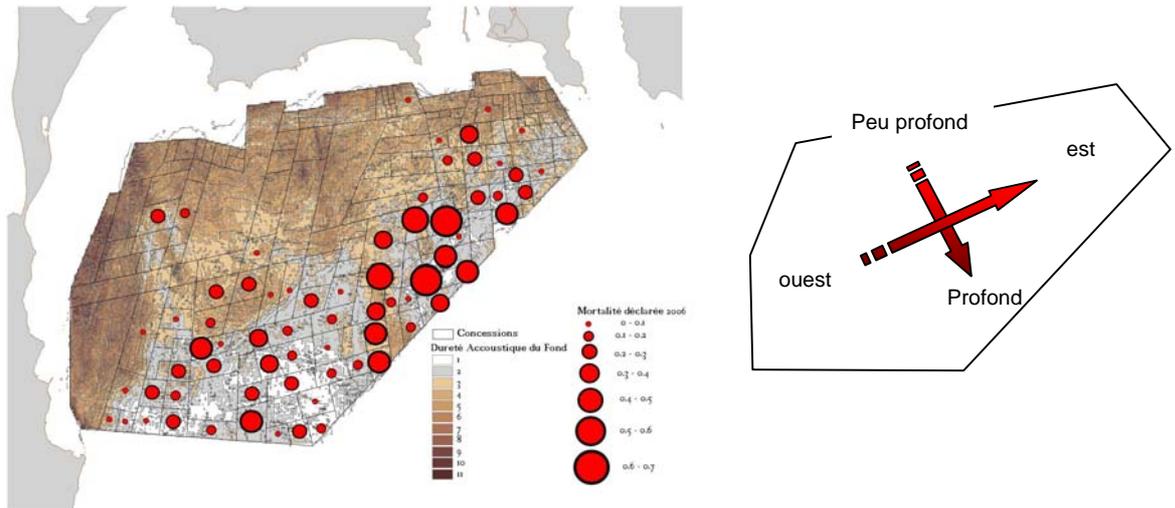


figure 16 : répartition spatiale des surmortalités déclarées¹⁶ (gauche), et double gradient croissant de mortalités, vers le secteur profond et envasé d'une part, vers l'est d'autre part (droite)

Des mortalités exceptionnelles ont été déclarées en 2006 par les concessionnaires de la baie de Quiberon en fin d'été, affectant **toutes les classes d'âge**, mais essentiellement dans la **zone la plus profonde et envasée** de la baie, particulièrement du **côté est**.

En résumé des observations sur les mortalités : lors de l'étude de 2010, on a observé sur les **huîtres de 1 an comme sur les huîtres de 2 ans élevées au sol**, des surmortalités importantes d'origine environnementale (non infectieuses et hors prédation), essentiellement dans les secteurs profonds du sud-ouest et du nord-est, et principalement en saison chaude (pic en septembre).

¹⁶ Aux mortalités déclarées a été soustraite une mortalité de 25% considérée comme la mortalité normale hors hypoxie.

Ces surmortalités expérimentales de 2010 ayant sensiblement la même répartition spatiale et temporelle que les surmortalités exceptionnelles déclarées en 2006 (même si leur ampleur est moindre en 2010), il est fort probable qu'elles aient la même cause.

*Cette cause devra expliquer une hausse des mortalités en 2006 par rapport à 2010, en **saison chaude**, dans les secteurs sud-ouest et encore plus **nord-est**, à proximité du fond.*

2.2. Modélisation de la teneur en oxygène

Les circonstances de ralentissement de croissance (2010) et de surmortalités (2006 et 2010), et notamment la répartition spatiale et saisonnière, permettent de suspecter une origine hypoxique. C'est pourquoi les teneurs en oxygène dissous ont été calculées par modèle (et validées), avant d'être confrontées aux performances d'élevage précédemment décrites.

Le modèle a été appliqué sur la période 2000-2006 : il produit des estimations de teneurs en oxygène dissous en chaque maille, dans les différentes couches d'eau. Ces résultats peuvent être examinés à différentes échelles.

L'année 2006

Le modèle met en évidence trois pics d'hypoxie exceptionnels (figure 17) : au début juillet, au début août et à la mi-septembre. La figure 18 représentant les minima de teneur en O₂ calculés par le modèle, dans la couche du fond, révèle une spatialisation très marquée de l'hypoxie, cette année là, dans les secteurs profonds et du côté est. Les minima modélisés dans ces secteurs sont très bas, de l'ordre de 3 mg/l.

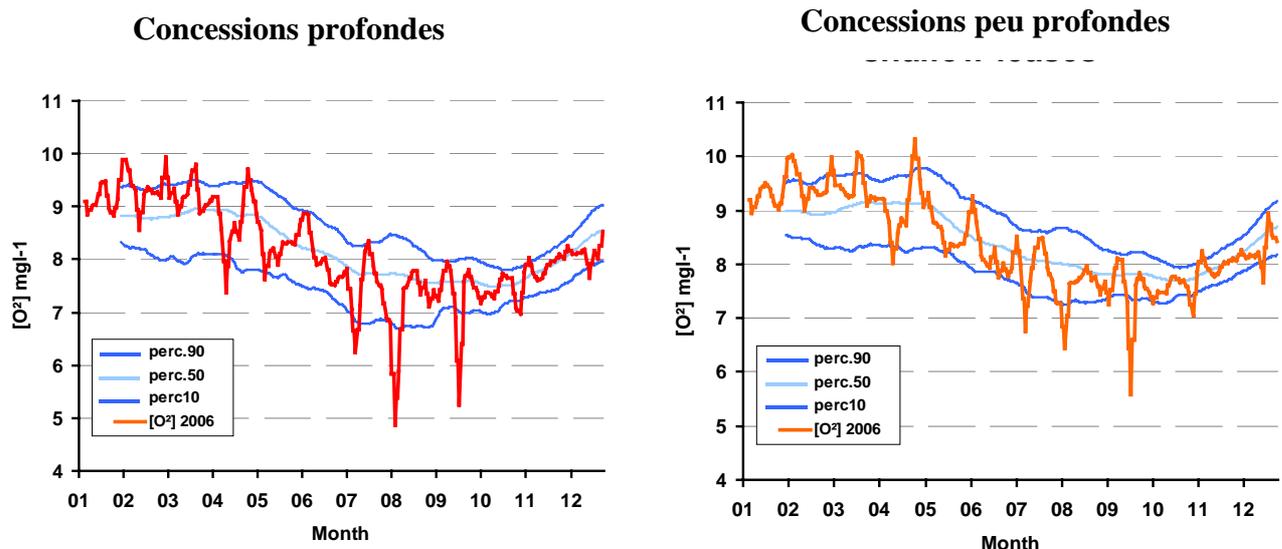


figure 17 : Evolution des teneurs en oxygène dissous simulées par le modèle en 2006, moyennées sur deux secteurs : le secteur profond et le secteur moins profond de la baie. Source P.Cugier, M.Dussauze, A.Menesguen : Mars3D model (period 2000-2006)

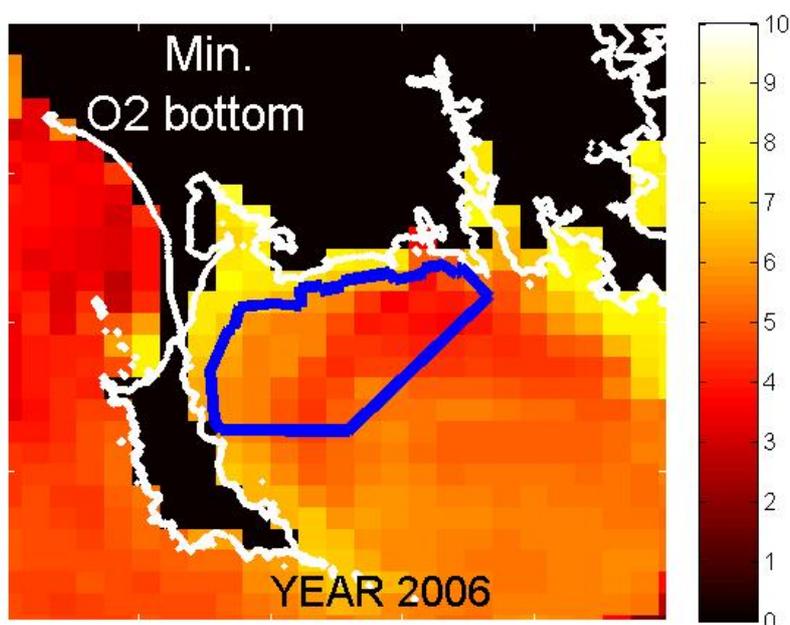


figure 18 : teneurs minimales en oxygène dissous, en chaque maille, dans la couche la plus près du fond , pour l'année 2006 : source P.Cugier, modèle Mars 3D

Evolution inter-annuelle de 2000 à 2006

La même représentation pour chacune des autres années depuis 2000 (figure 19) met en évidence le caractère exceptionnel de l'année 2006, dont les minima d'oxygène calculés sont nettement plus prononcés. Mais elle met également en évidence la stabilité de la zone où le risque hypoxique est le plus fort : chaque année, à des degrés différents, c'est la zone la plus profonde (année 2002 par exemple) et/ou la plus orientale (années 2000 ou 2005 par exemple) qui subissent les minima hypoxiques les plus prononcés.

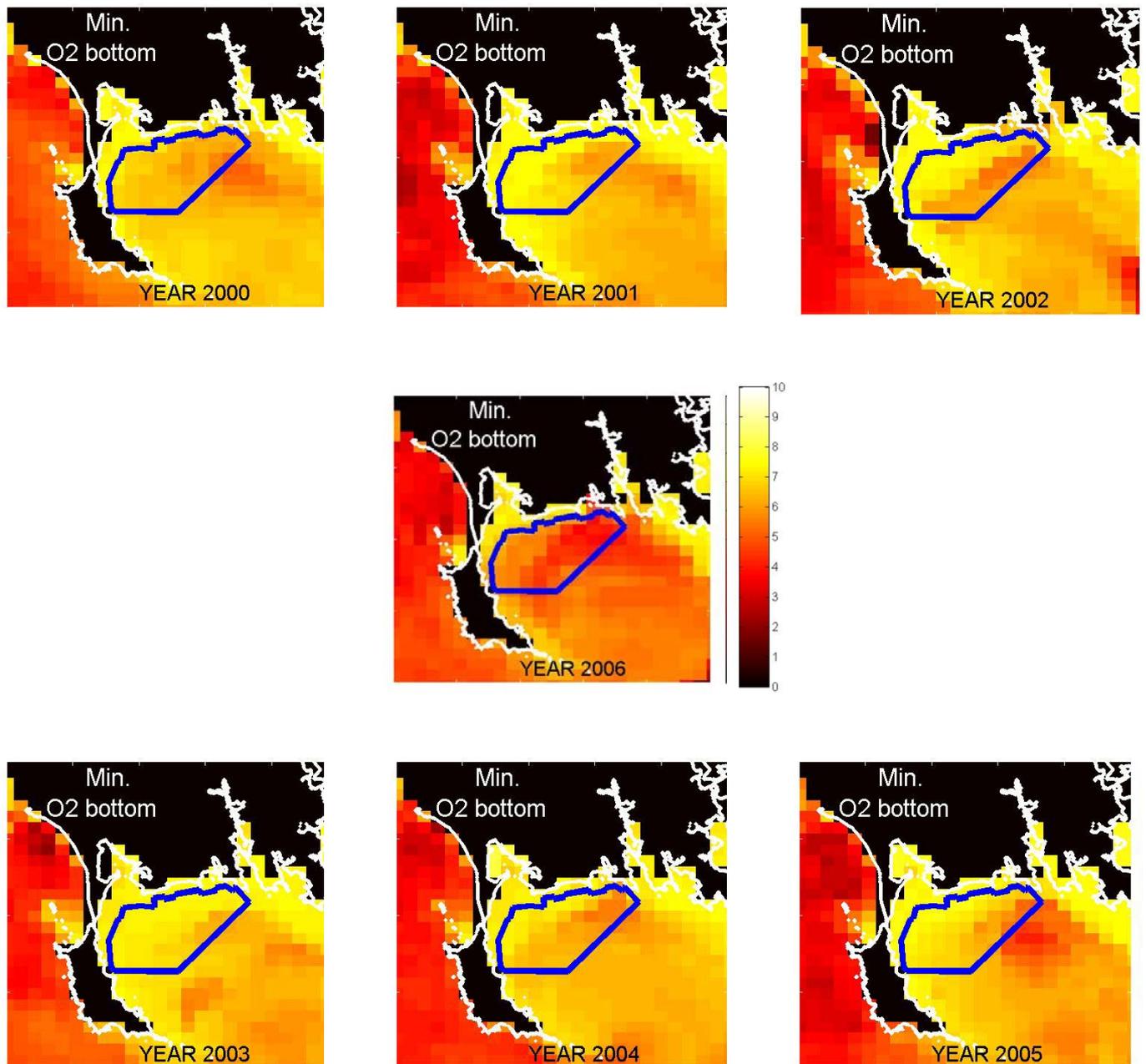


figure 19 : teneurs minimales en oxygène dissous (mg/l), en chaque maille, dans la couche la plus près du fond, pour chaque année entre 2000 et 2006 : source P.Cugier, modèle Mars 3D

*Un modèle d'oxygène, validé par des mesures in situ, met donc en évidence **des hypoxies** nettement plus prononcées **l'année 2006** (année de mortalités exceptionnelles). Plusieurs pics d'hypoxie sont révélés **entre juin et septembre** (la période effective de mortalité), et spécialement **dans le secteur profond et du côté est** (secteur le plus impacté par les mortalités de 2006). **L'hypoxie est donc fortement suspecte d'être à l'origine de ces mortalités anormales.***

2.3. Hypoxie et performances d'élevage

Les surmortalités (2006 surtout, et 2010) et les déficits de croissance (2010) surviennent principalement en saison chaude et dans le secteur nord-est (surélevé) ou profond (sol). Est-il possible d'identifier par analyse statistique les paramètres environnementaux spécifiques, associés à ces mauvaises performances ?

2.3.1. Corrélations spatiales oxygène - mortalité (2006)

Le lien entre hypoxie et mortalités de 2006 est étayé par deux résultats principaux : (1) spatialement, la coïncidence entre la répartition des mortalités et des minima d'oxygène calculés par le modèle. Ce modèle permettant de calculer en chaque maille et chaque année un indice hypoxique, il est possible de corréliser en 2006 cet indice hypoxique aux mortalités déclarées : l'indice hypoxique de chaque maille (300 m de côté) est rapporté à la mortalité de la concession la plus proche. L'indice hypoxique qui fournit le meilleur % d'explication de la mortalité est l'indice accentué au seuil 6.8¹⁷ : $P < 0.001$, $R^2 = 34.8\%$.

$$\text{Mortalité / concession (2006)} = 0.0176 + 0.0107 \times \text{indice hypoxique de la concession}$$

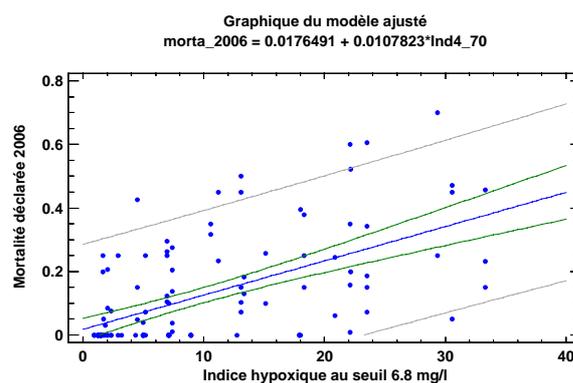
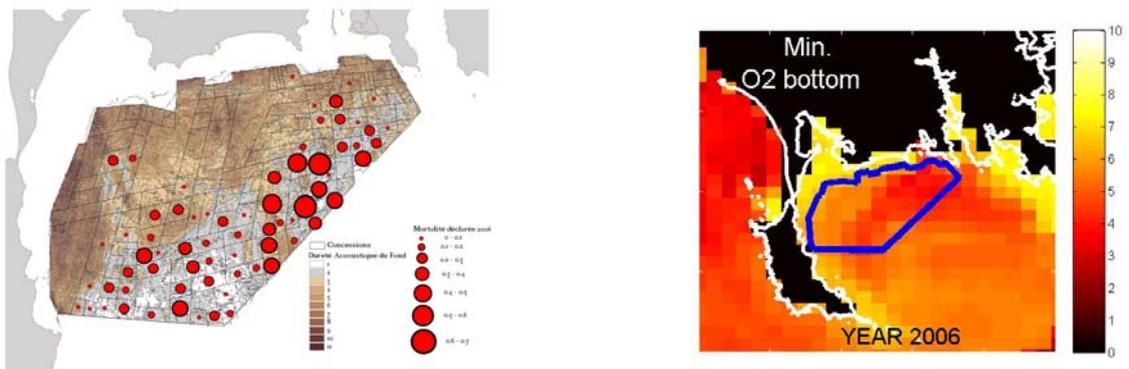


figure 20 : Mortalités déclarées (haut gauche), Minima d'oxygène modélisé (haut, droite), et relation entre l'indice hypoxique au seuil 6.8 et le taux de mortalité déclarée en 2006 (bas)

¹⁷ dans cet indice, destiné à évaluer le risque pour chaque concession, on a incorporé un coefficient d'accentuation prenant en compte le nombre de jours consécutifs d'hypoxie : l'hypoxie est affectée d'un coefficient 1 le premier jour, 2 le deuxième jour...

Cette relation montre que les mortalités déclarées par concession en 2006 ont été d'autant plus élevées que la maille où se trouve la concession subissait une hypoxie plus forte. On peut considérer cette loi comme applicable aux autres années. Par contre, les teneurs en oxygène au sol issues du modèle sont certainement sous-estimées (et donc le seuil de 6.8 surestimé) : cf discussion.

2.3.2. Relations oxygène - croissance (2010)

La confrontation de la **carte des déficits de croissance** à celles de la température, de la chlorophylle A, et de l'oxygène dissous montre que la croissance est particulièrement ralentie du côté-est, là où l'hypoxie est la plus intense (et la nourriture la plus abondante). Comme la température est peu discriminante et que la nourriture favoriserait plutôt le secteur est, c'est l'hypoxie qui est le meilleur candidat à l'explication des déficits de croissance.

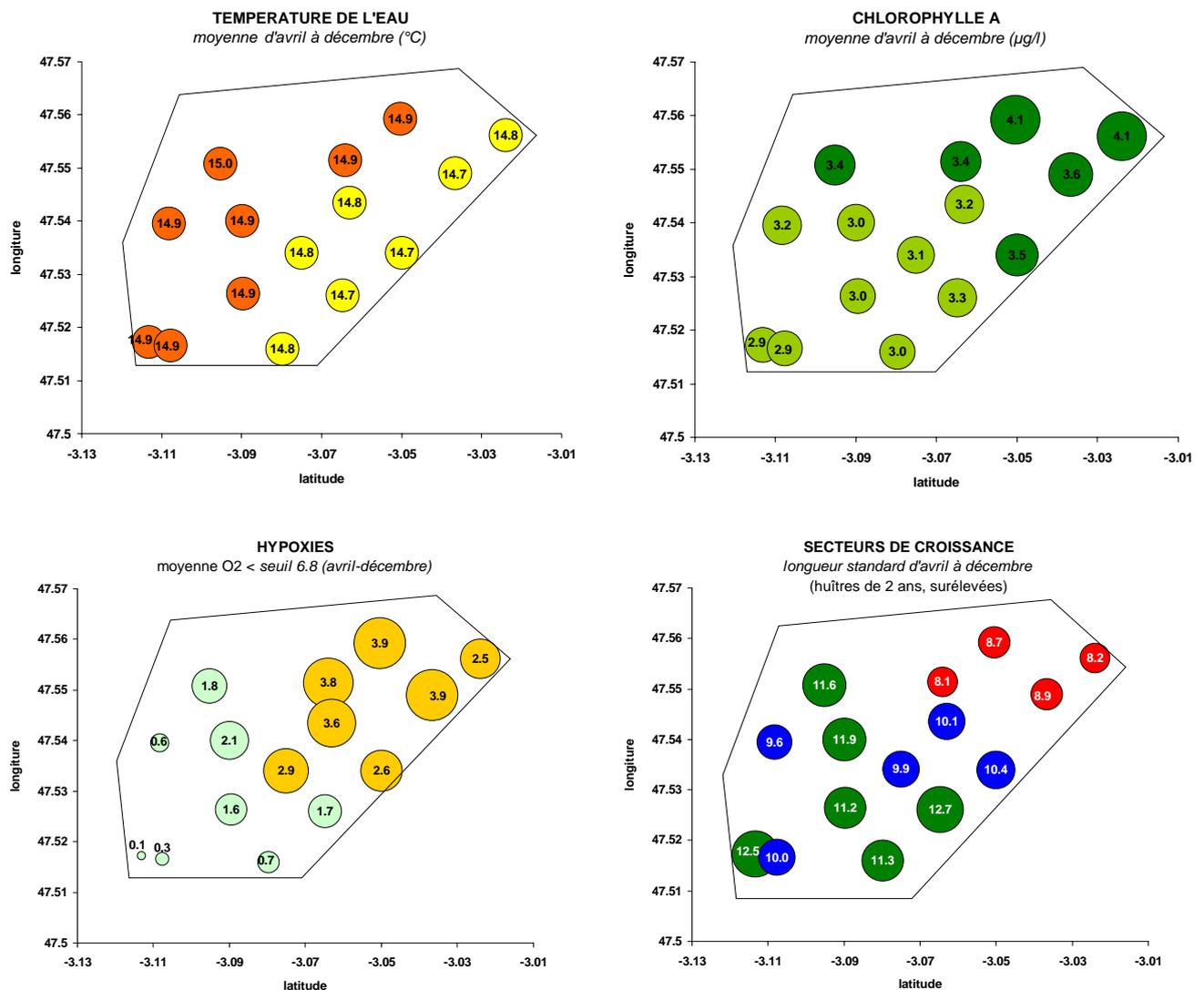


figure 21 : répartition spatiale des paramètres environnementaux et de la croissance des huîtres (2 ans, surélevées), en 2010 : température du modèle, Chlorophylle satellitale, hypoxie modélisée.

Dans le temps comme dans l'espace, on observe au mois d'août une correspondance entre les plus faibles teneurs en oxygène dissous (secteur 1, à l'est, en rouge) et les plus forts ralentissements de croissance (figure 22). C'est un argument supplémentaire en faveur de la responsabilité directe de l'hypoxie dans les déficits de croissance.

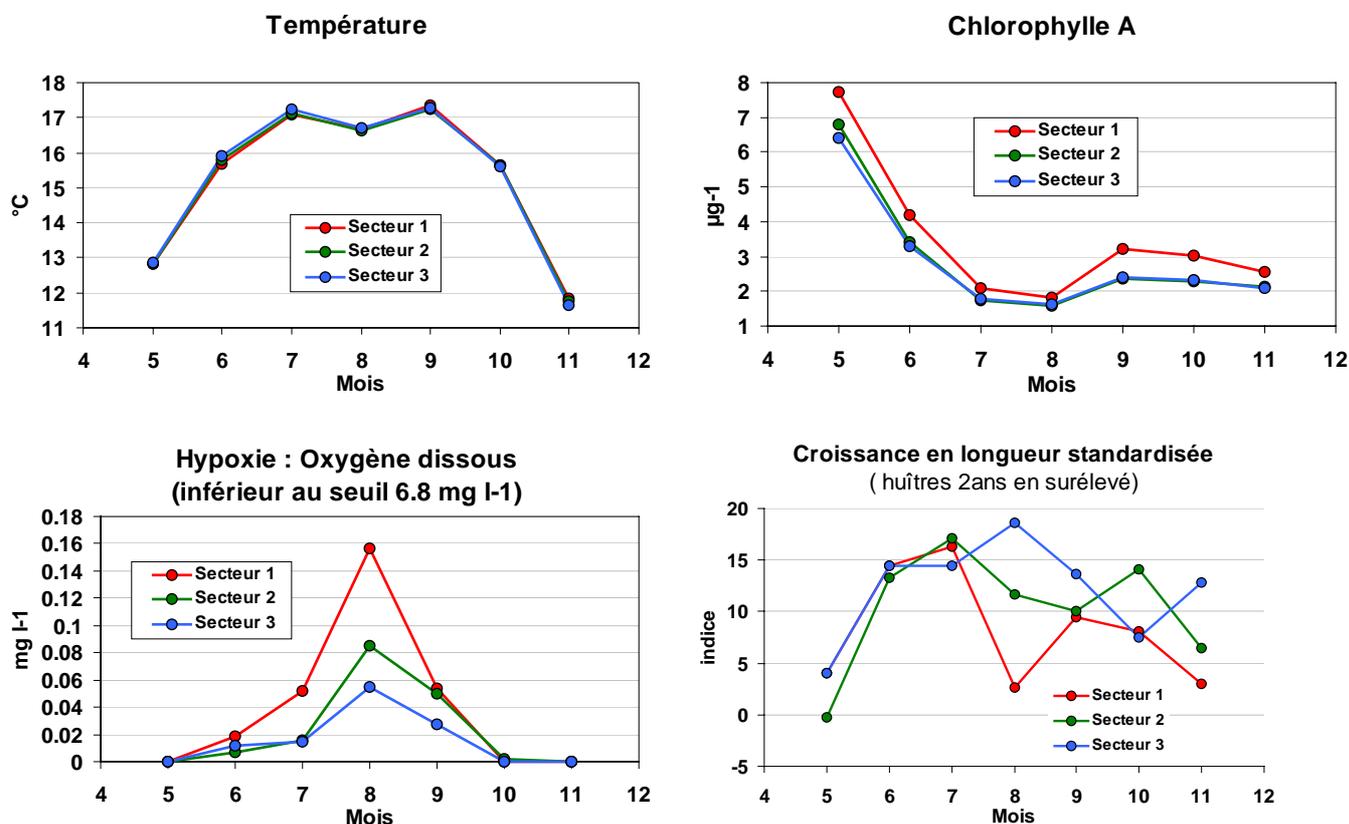


figure 22 : évolution mensuelle des paramètres environnementaux et de la croissance des huîtres (2 ans, surélevées), en 2010, selon les secteurs de croissance identifiés dans la figure 21: du secteur rouge le moins poussant au secteur vert le plus poussant

Afin de **traiter ensemble le temps et l'espace**, et l'ensemble des variables, une première **analyse multivariée** peut être faite sur les conditions environnementales mensuelles aux 15 stations (avec projection en variables supplémentaires des performances d'élevage). L'analyse en Composantes Principales suivante a été effectuée (sous XLSTATS) sur les variables environnementales précitées (oxygène, température, chlorophylle) auxquelles s'ajoute la granulométrie du sédiment. Les performances de croissance et de survie des huîtres de 2 ans en surélévation figurent en variables supplémentaires : figure 23

Les deux axes principaux sont (F1) l'axe Oxygène – Chlorophylle - Température, pour 44% de la variance et (F2) un axe granulométrie du sédiment, pour 18% de la variance. Les conditions de plus « faible pousse », dans l'espace (groupes de stations) ou dans le temps (mois 7, 8, 9) sont corrélées à de fortes températures et à l'exposition à de faibles teneurs en oxygène, et inversement corrélées à la teneur en chlorophylle.

Secondairement, les croissances moyennes s'opposent aux faibles croissances par la granulométrie du sédiment.

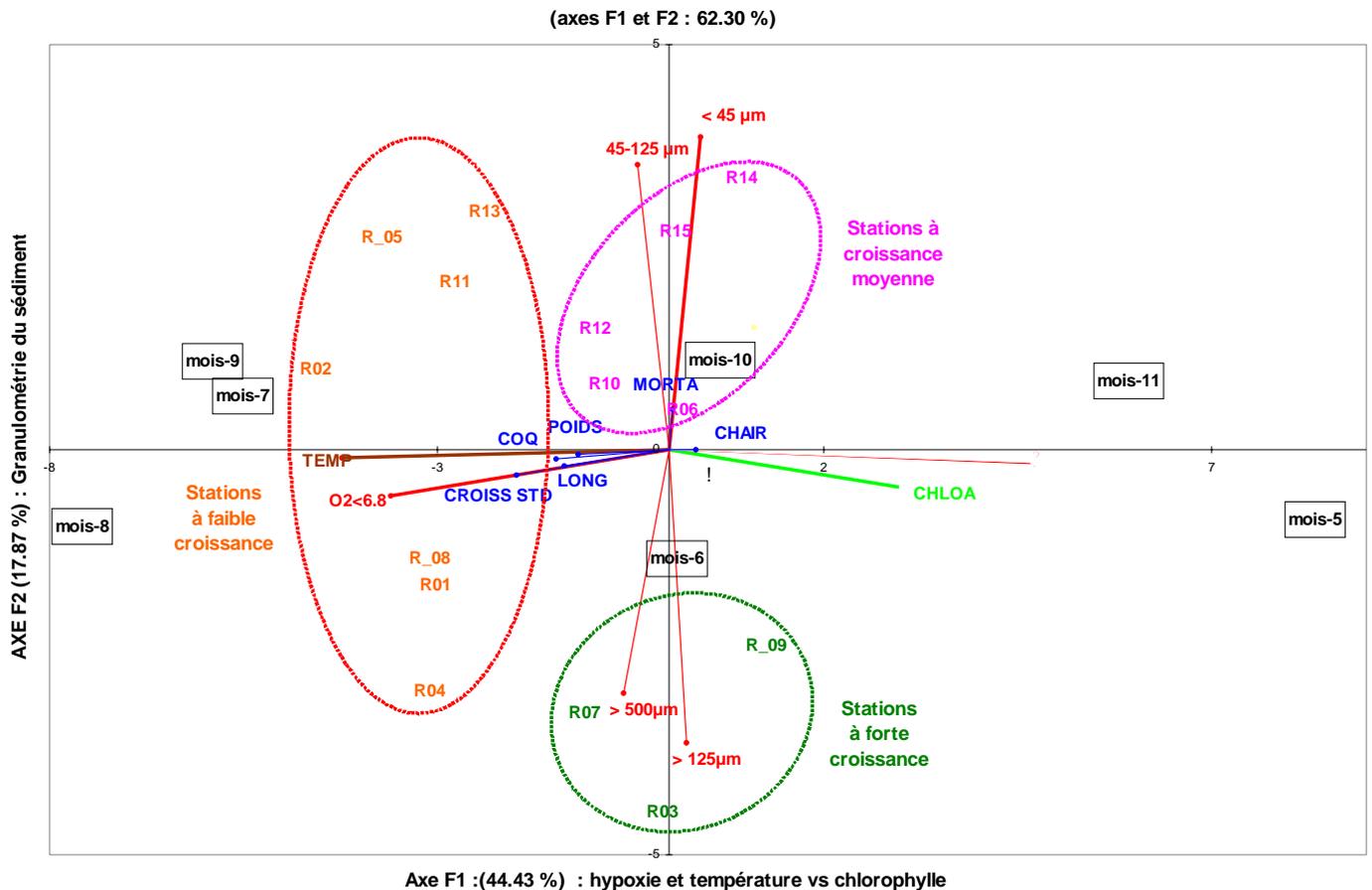


figure 23 : Plan principal d'une Analyse en Composantes Principales, sur les variables environnementales, avec les performances d'élevage et les stations et mois en variables supplémentaires projetées (Analyse sous XL-Stats).

La teneur en oxygène dissous dans la couche du fond (1/10 de la hauteur d'eau soit environ 1 m d'épaisseur) pourrait donc expliquer les principales variations de croissance (entre l'est et l'ouest) des huîtres en surélévation, tandis que l'opposition entre le secteur nord peu profond à dominante sableuse et le secteur sud plus profond, à dominante vaseuse expliquerait le reste : il est probable que l'oxygène à proximité immédiate du fond (et non pas la turbidité par exemple) soit responsable de cet « effet sédiment ». L'effet principal (est-ouest) et l'effet secondaire (nord-sud) n'en feraient alors qu'un. L'observation de ralentissements de croissance et de mortalités plus forts au sol qu'en surélevé, en particulier chez les huîtres de 1 an, permet aussi de penser que l'intensité de l'hypoxie est plus forte à l'interface eau-sédiment où vivent la plupart des huîtres en élevage.

Les ralentissements de croissance et les surmortalités d'huîtres en baie de Quiberon, au sol mais aussi en surélévation, se produisent en même temps (en été) et aux mêmes endroits (au nord-est et au sud) que certaines variations de température (refroidissements vers le sud), que

certaines enrichissements trophiques (au nord-est), et surtout que la totalité des hypoxies observées.

La répartition des déficits de croissances (mesurés en 2010) et des surmortalités (déclarées en 2006, évaluées en 2010) montre une superposition dans l'espace et dans le temps, entre les anomalies de performances chez les huîtres d'un an ou de deux ans et les minima de teneur en oxygène calculés par le modèle. Parmi ces descripteurs d'hypoxie, c'est la prise en compte d'un seuil qui va expliquer le mieux les ralentissements de croissance.

Le lien statistique direct entre teneur en oxygène dissous (tiré du modèle) et croissance a été éprouvé l'année 2010, où ont été suivies les croissances en 15 stations. Seuls les résultats sur les huîtres de 2 ans en surélévation sont représentés ici (les tendances sont les mêmes et souvent plus prononcées pour les huîtres de 1 an et les huîtres au sol). Pour que ce lien statistique ait le maximum de chances d'être causal, il importe de mettre en relation la teneur en oxygène dissous et la croissance, à un moment où les autres facteurs susceptibles d'influencer la croissance soient peu variants. La figure 24 montre que seuls les mois de juillet et août répondent à ce critère : en effet, en mai-juin et en octobre, des blooms de phytoplancton se manifestent ; en septembre le risque de ponte existe (ponte observée à Men er Roué sur le lot d'huître Resco).

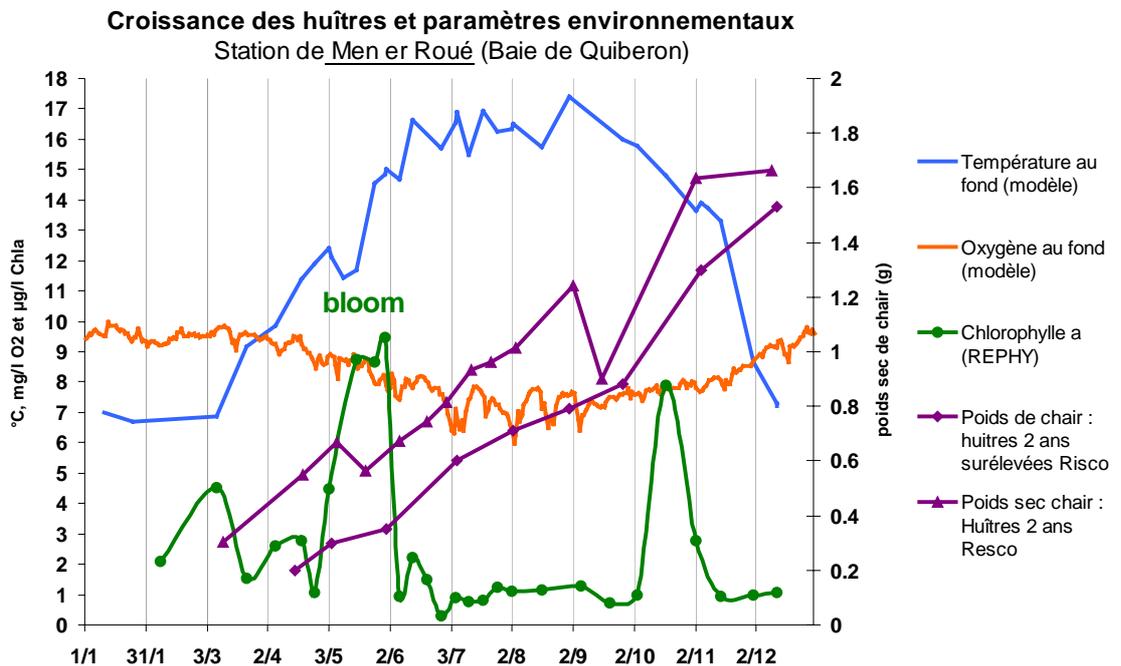


figure 24 : croissance des huîtres et paramètres environnementaux à Men er Roué, en 2010 : les huîtres des protocoles respectifs Risco (notre étude) et Resco (Observatoire conchylicole) sont des huîtres naturelles de taille initiale différente, suivies selon une fréquence différente.

Huîtres de 2 ans (2010)

Ainsi, en se limitant aux mois de juillet et août, on peut expliquer de manière très significative la croissance en chair mensuelle aux 15 stations, par l'indice hypoxique du

mois et de la station, au seuil 6.8 (l'exposition aux teneurs en oxygène dissous inférieures à 6.8)¹⁸ : figure 25

Croissance en chair = $0.00545 - 0.347 * \text{Indice hypoxique}^2$ ($P < 0.001$)

R-carré (ajusté pour les ddl) = 45.0422 %

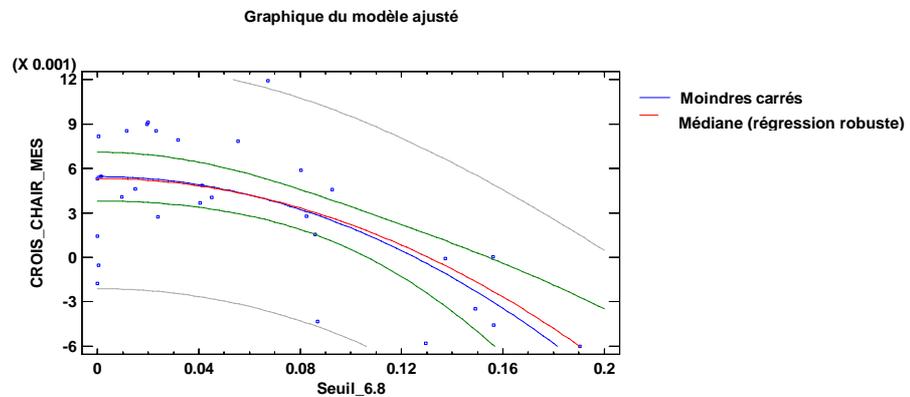


figure 25 : régression parabolique entre vitesse de croissance du poids sec de chair et teneur moyenne en oxygène en dessous au seuil 6.8

Comme il demeure sur cette période (juillet-août) des différences de taille d'huîtres, un autre facteur susceptible d'avoir un effet confondu avec l'oxygène mérite d'être contrôlé : c'est l'allométrie (ou effet propre de la taille sur la croissance). En utilisant la méthode explicitée en Annexe 2, on a testé une nouvelle relation sur une mesure standardisée (isométrique) de la croissance, tout aussi significative : figure 26

Croissance en longueur standardisée = $0.00167 - 0.0467 * \text{Seuil_6.8}^2$ ($P = 0.0002$)

R²(ajusté pour les ddl) = 38.266 %

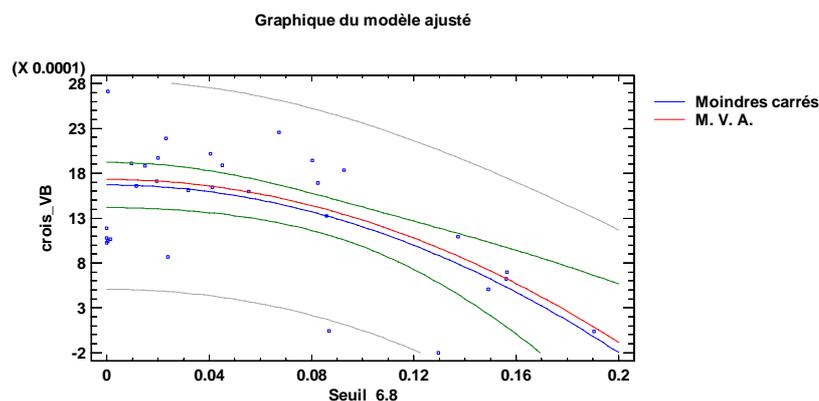


figure 26 : régression parabolique entre croissance en longueur standardisée et teneurs moyenne en oxygène en dessous du seuil 6.8

Une troisième métrique de croissance permet de résoudre à la fois les contraintes d'allométrie et d'effets environnementaux confondus (la température et la chlorophylle),

¹⁸ (le résultat est quasiment le même avec un seuil de 6.6)

et ainsi d'inclure dans l'analyse un mois supplémentaire (juin) : c'est le paramètre Xk du modèle DEB¹⁹ (Dynamic Energy Budget : Bernard, 2011; Alunno-Bruscia *et al.*, 2011). On lui a préféré ici son expression en % de l'ingestion maximale standardisée (ou fk)²⁰, la standardisation permettant une indépendance de la quantité de nourriture : figure 27. **% d'ingestion maximale = $0.585 - 19.594 \cdot \text{Indice hypoxique (au seuil 6.8)}^2$** (P<0.001)
R-carré (ajusté pour les ddl) = 54 %

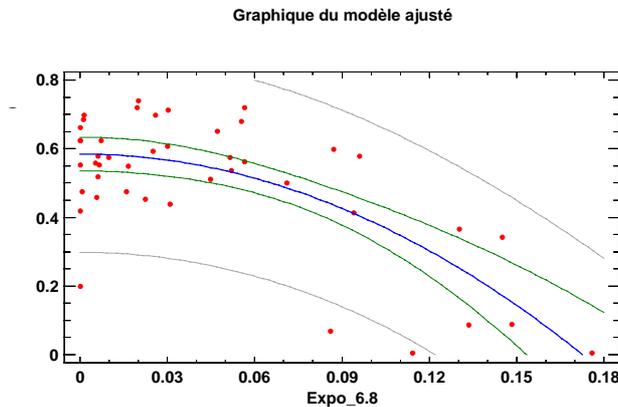


figure 27 : régression parabolique entre le taux d'ingestion (% de l'ingestion maximale) et l'indice hypoxique au seuil 6.8

L'allure non linéaire de cet effet de l'hypoxie peut s'expliquer par l'adaptation des huîtres *C.gigas* à la diminution de la teneur en oxygène, sans effet tant qu'elle reste au-dessus d'un seuil. C'est ce qu'a montré expérimentalement Le Moullac (2008), mettant en évidence un seuil de 3.4 mg/l d'Oxygène (à 20°C) en dessous duquel la filtration et la respiration ralentissaient²¹.

La liaison statistique entre ralentissements de croissance et hypoxie subsiste quand on ne compare que des données épurées d'effets confondus potentiels (la température, la chlorophylle, la taille-même des huîtres) : elle peut donc s'interpréter comme une relation de cause à effet.

¹⁹ Les premières simulations par modèle ont été réalisées dans le cadre d'une prestation par Ismael Bernard, du bureau d'études Eureka Modélisation. <http://www.eureka-model.com/> : cf Annexe 1

²⁰ Le modèle DEB permet de reproduire la croissance observée des huîtres en poids sec à partir des poids secs initiaux et des données de température et de nourriture (Bernard *et al.*, 2011). Lors des applications de ce modèle dans des écosystèmes variés, un paramètre du modèle (Xk) nécessite cependant un ajustement pour prendre en compte toute la variabilité qui n'est pas décrite par ces 3 variables forçantes (Alunno-Bruscia *et al.*, 2011). Le Xk mensuel ou quantité de chlorophylle qui aurait permis d'atteindre 50% d'ingestion maximale ce mois-là est a priori indépendant de la nourriture du mois. Son équivalent fk en % d'ingestion maximale standardisée a été calculé comme le % d'ingestion maximale correspondant à une teneur fixe en chlorophylle : on a choisi la médiane de la nourriture de tous les mois, à la station considérée, selon la formule $f = X / (X + Xk)$, X représentant la teneur en chlorophylle.

2.3.3. Hypoxie et mortalités expérimentales 2010

L'année 2010 apparaît d'après les calculs du modèle moins affectée que l'année 2006 par le phénomène d'hypoxie : aussi n'observe-t-on pas de mortalité anormale **sur les huîtres adultes** testées en 2010, sauf en 3 stations, dont l'une en raison d'un ensablement. On peut noter que les 2 stations ayant subi des mortalités anormales en fin d'été (R02 et R15) se situent dans le secteur de prévision d'hypoxie par le modèle.

Sur les **huîtres de 1 an**, l'existence d'une surmortalité éventuelle en lien avec l'hypoxie n'a pu être estimée qu'après soustraction des mortalités d'origine virale (cf. chapitre risque viral). Sous réserve de la validité de cette estimation, il semble y avoir une surmortalité au sol et particulièrement dans les stations les plus exposées au risque hypoxique (figure 12).

L'hypoxie ralentit la croissance des huîtres (de 1 an ou de 2 ans) de manière très significative, au-delà d'un seuil estimé statistiquement en 2010. Les simulations de teneur en oxygène dissous au cours de la période 2000-2006 permettent d'incriminer les épisodes hypoxiques en saison chaude et dans la partie profonde et orientale de la baie, comme le facteur principal des mortalités d'huîtres adultes recensées lors de la crise de 2006. D'autres années et en particulier en 2010, des mortalités d'huîtres de 1 an au sol peuvent être également d'origine hypoxique.

2.4. Les particularités de l'année 2006

Le modèle a montré que l'année 2006 était la plus hypoxique et que l'hypoxie a provoqué des mortalités cette année-là. Quels facteurs pourraient-ils en être responsables ?

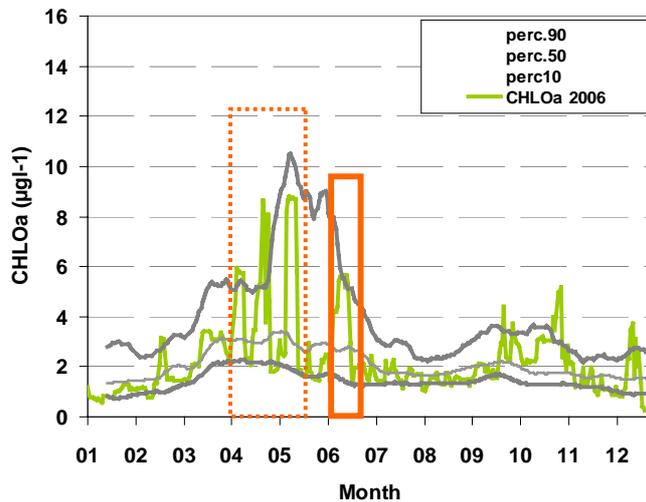
2.4.1. Un bloom de phytoplancton tardif

La teneur en chlorophylle, indicateur de biomasse phytoplanctonique, issue des capteurs satellites Meris et Modis entre 1998 et 2011 (Gohin *et al.*, 2010) peut être représentée quotidiennement. La figure 28 représente cette teneur sur les concessions les plus profondes et les moins profondes séparément.

L'année 2006 montre un profil en chlorophylle typique avec des minima hivernaux, suivis de blooms printaniers, d'une diminution estivale et de nouveaux blooms d'automne moins importants. Les blooms printaniers sont assez importants (6-8 µg/l de ChlA), mais ils sont entrecoupés de périodes pauvres. Celui de juin est plus durable (une

dizaine de jours au-dessus de 4 $\mu\text{g/l}$) et a pu contribuer à la production de matière détritique estivale. En juillet-août, les teneurs en chlorophylle sont plutôt inférieures à la moyenne. Au total, l'année 2006 n'est pas une année d'abondance trophique exceptionnelle.

Concessions peu profondes



Concessions profondes

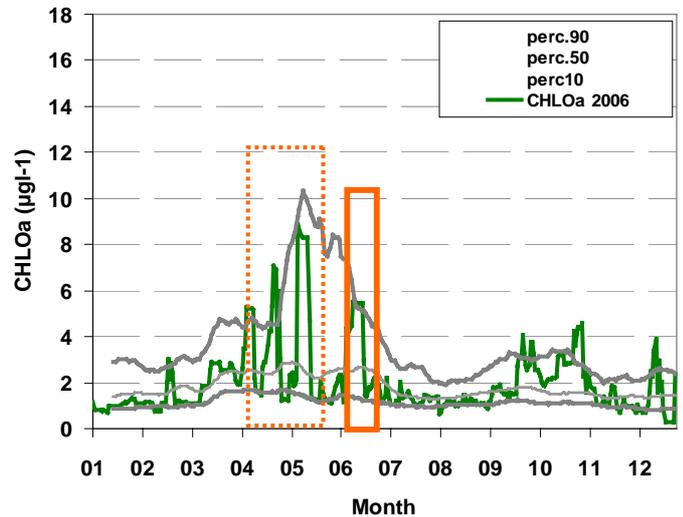


figure 28 : teneurs en chlorophylle extraite des capteurs satellitaires Meris-Modis, représentée pour l'année 2006, au regard de la moyenne et des percentiles 10 et 90 de la période 1998-2011. Concessions peu profondes à gauche et profondes, à droite. Source : F.Gohin, Ifremer.

L'analyse de la répartition spatiale de la figure 29 révèle que c'est selon un gradient croissant d'Ouest en Est (plutôt que selon la profondeur) que se discriminent le mieux les teneurs moyennes en chlorophylle A. Le côté est (du côté des sources principales d'apports minéraux) apparaît comme le plus riche au plan trophique : 4 $\mu\text{g/l}$ de chlorophylle A contre 3 $\mu\text{g/l}$ environ du côté ouest entre mars et novembre 2006.

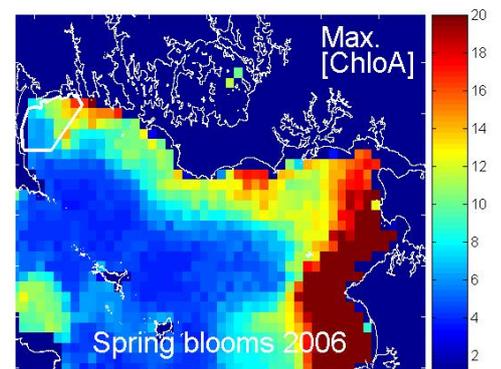
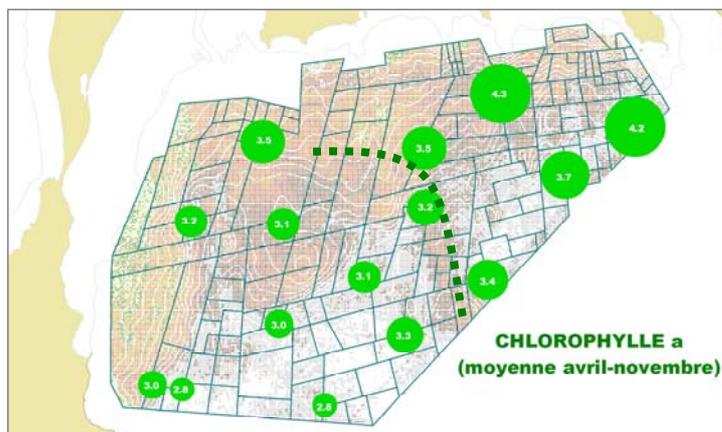


figure 29 : gauche : teneur moyenne en chlorophylle A en baie de Quiberon, l'année 2006, tirée des données satellitaires de Meris-Modis. Droite : simulations par modèle du maximum de teneur en chlorophylle A à l'échelle du Mor Bras au printemps 2006

En matière d'**abondance trophique**, l'année 2006 n'est pas exceptionnelle, mais le **bloom du mois de juin** a dû contribuer au moment de sa minéralisation à la consommation d'oxygène de la colonne d'eau.

2.4.2. Des températures de surface exceptionnelles

L'analyse des données issues des satellites AVHRR NOAA 1989-2011 (extraites et interpolées par F.Gohin) permet de confronter la température de l'année 2006 à la moyenne et aux percentiles des années 1989-2011, moyennés sur le secteur concédé de la baie de Quiberon : figure 30.

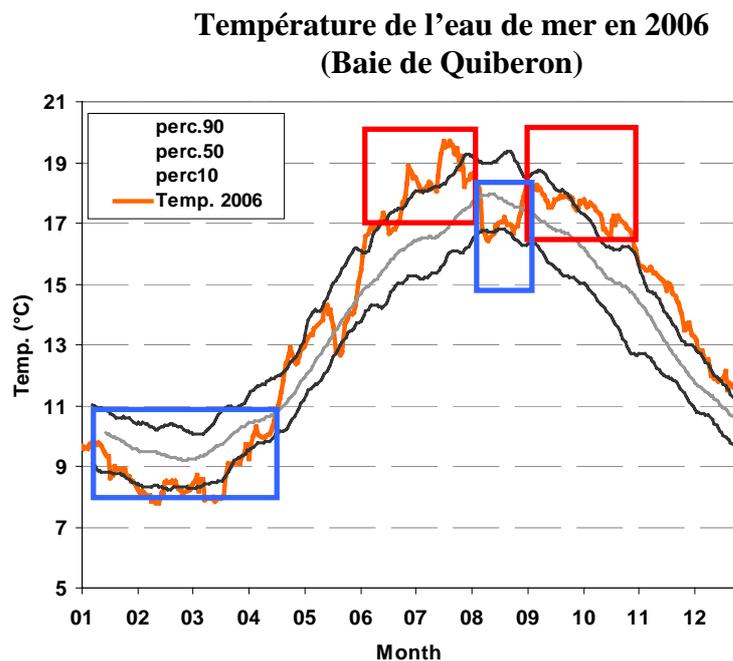


figure 30 : température de surface de l'eau de mer en 2006 : Source : Satellite AVHRR NOAA 1989-2011 (F.Gohin). Anomalies négatives en bleu et positive en rouge.

Deux types d'anomalies peuvent être identifiées, caractérisées par des valeurs rencontrées statistiquement moins d'une année sur 10 (percentiles 10 et 90) :

- une température anormalement basse durant les 3 premiers mois de l'année (susceptible de retarder la minéralisation de la matière organique benthique), mais aussi et surtout au début du mois d'août. Cette dernière correspond en réalité à une remontée d'eau froide du fond (3°C de moins qu'en surface) sous l'effet conjoint de vents d'ouest nord-ouest et de morte-eau : épisode l'upwelling assez inattendu et explicité plus loin.
- une température anormalement élevée, en juin-juillet où la température de 20°C est atteinte, puis en septembre-octobre (interrompue par le refroidissement brutal de l'eau au mois d'août).

Durant l'année 2006, la température estivale de l'eau de mer a été anormalement élevée, sauf au début du mois

d'août marqué par des remontées d'eau froide (et semi-désoxygénée) du fond.

2.4.3. Des vents faibles en début d'été

L'analyse de l'intensité du vent (fourni par le modèle Arpège de Météo-France) au cours de l'année 2006, en référence à la période 2000-2012, révèle une période exceptionnellement calme en juin-juillet où la vitesse des vents a rarement dépassé 5m/sec (18 km/h), qui a contribué au réchauffement de l'eau de surface.

Anomalie de vents en 2006

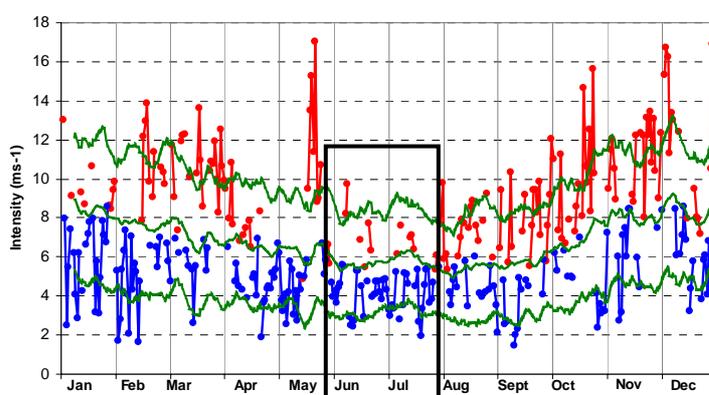


figure 31 : intensité du vent au cours de l'année 2006, en référence à la période 2000-2012 (moyenne et percentiles 10 et 90 figurés en vert) : source Météo France Arpège. Les valeurs de 2006 supérieures à la moyenne sont en rouge et celles inférieures à la moyenne en bleu.

L'orientation des vents en 2006 est sensiblement différente de la moyenne 1995-2011 (figure 31) mais ce sont des épisodes assez courts qui semblent responsables des hypoxies observées : notamment au début du mois d'août 2006, en morte eau, un assez fort vent d'ouest nord-ouest qui a contribué à la remontée d'eaux froides profondes, en dessous d'eaux chaudes de surface (cf. § suivant).

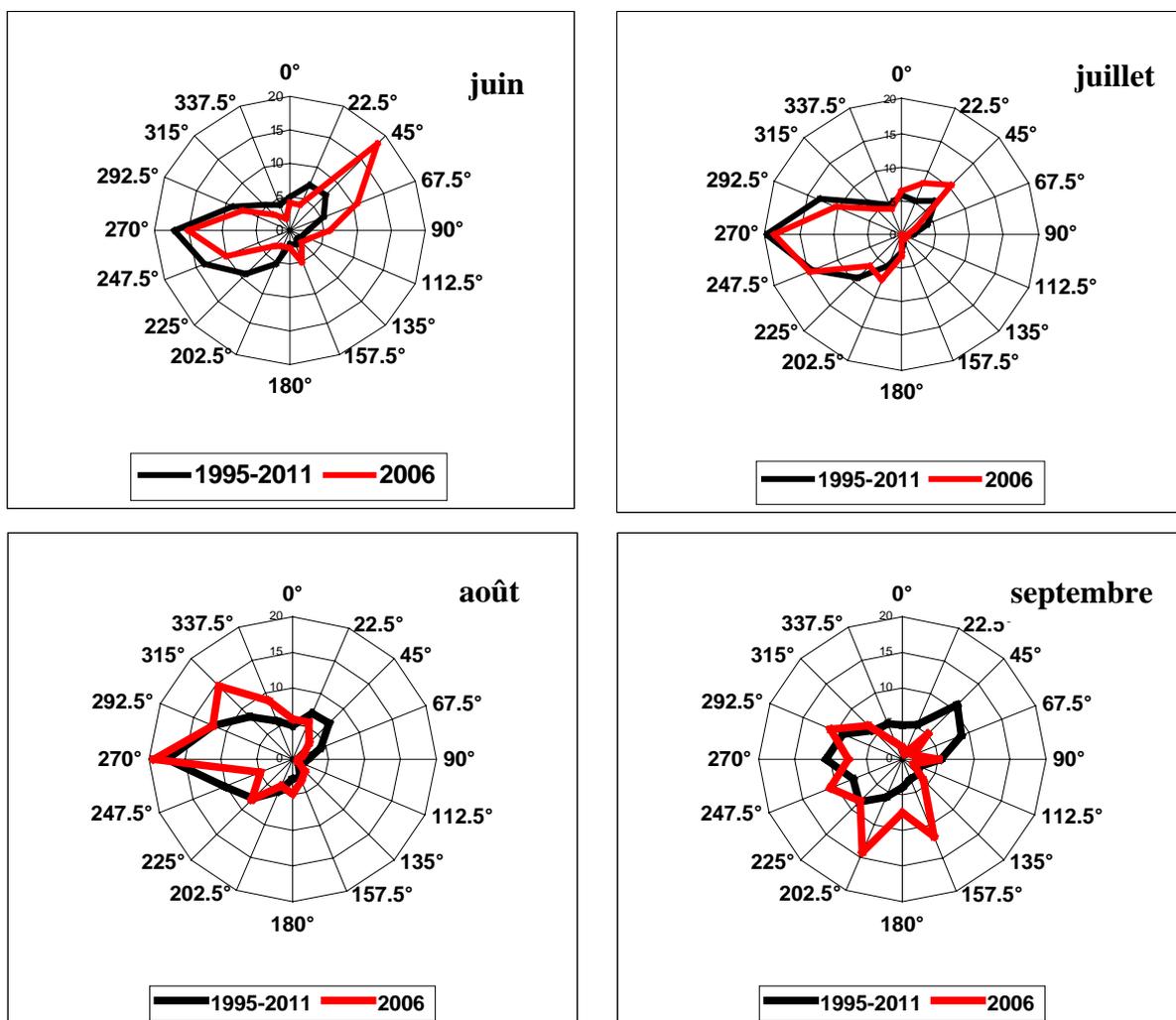


Figure 32 : Direction et intensité des vents l'année 2006, comparée à la moyenne 1995-2011 : juin, juillet, août, septembre (depuis en haut, à gauche, jusque en bas, à droite)

L'analyse des courants résiduels (filtrés des mouvements de marée) dans différentes configurations de vent a mis en évidence l'exposition possible de certaines zones de la baie à des courants résiduels de fond plus lents et à tendance giratoire (figure 33). C'est notamment le cas par vent d'Est Nord-Est particulièrement fréquents en juin 2006. Ces zones pourraient concentrer préférentiellement les débris organiques issus de la mortalité du bloom de phytoplancton de juin ou des macro-algues, et être ainsi le lieu de forte consommation d'oxygène benthique ultérieure.

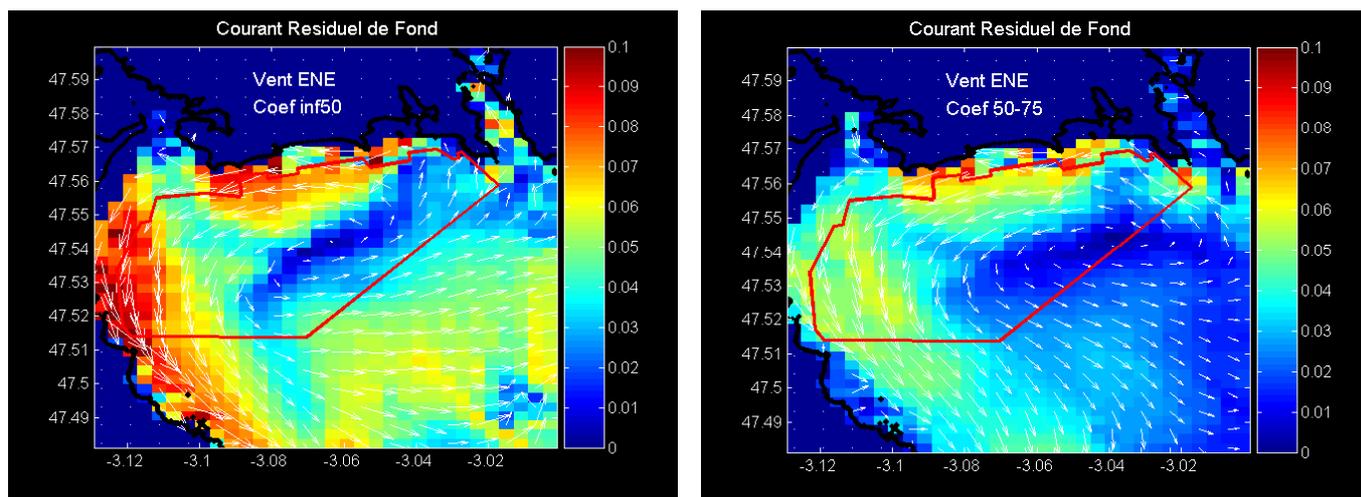


figure 33: courants résiduels de fond en baie de Quiberon, par coefficient de marée faible (< 50 ou 50-75) et par vent d'Est Nord-Est

*La faible intensité des vents en juin-juillet 2006 a favorisé le réchauffement de l'eau de surface. L'orientation à l'ouest nord-ouest durant les mortes-eaux estivales a provoqué la remontée d'eau du fond (**upwelling et stratification**). En juin 2006 en outre, les vents fréquents de secteur nord-est qui favorisent **des courants résiduels à tendance giratoire** confinant la matière détritique ont pu être un facteur supplémentaire de risque hypoxique.*

2.4.4. Une stratification permanente de la colonne d'eau

La stratification de la colonne d'eau, qu'elle soit due à une variation verticale de température ou de salinité, induit un changement de densité de l'eau et ralentit les échanges verticaux. L'intensité de la stratification de la colonne d'eau, mesurée par ce gradient de densité au cours de l'année 2006 (en comparaison des percentiles 10, 50, 90 des années 2000-2009), révèle deux périodes de stratification élevée (figure 34) :

- en avril-mai, il s'agit de stratification haline (par dessalure préférentielle de la couche superficielle) sans grande conséquence sur l'oxygénation de l'eau à cette période de l'année.
- en juin-juillet, la stratification observée est d'origine thermique (réchauffement de l'eau de surface). Elle est d'intensité exceptionnelle (observée moins d'une année sur 10) et, enfin, elle est plus prononcée au-dessus des concessions les plus profondes.

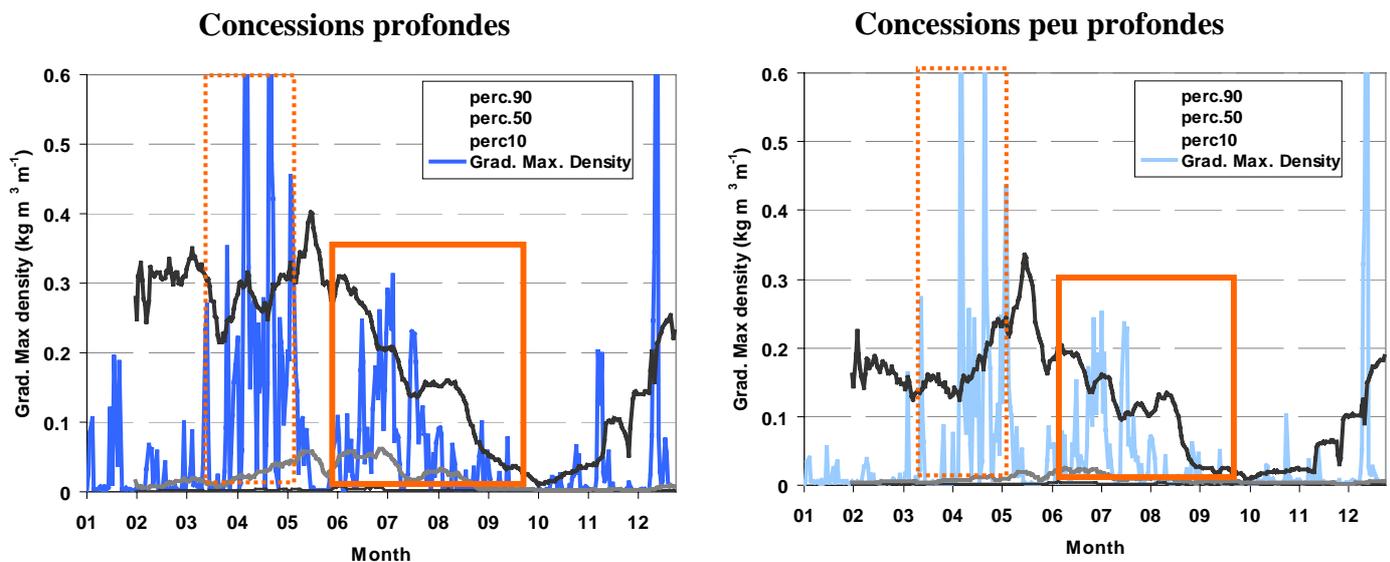


figure 34 : stratification mesurée par le gradient maximum de densité de la colonne d'eau, durant l'année 2006 comparativement à la période 2000-2009. Source : Modèle Mars 3D 300m (F. Dumas) : les courbes en noir et gris représentent les percentiles 90 et 10

Les gradients maximum de densité, calculés par le modèle au cours de l'été 2006, mettent bien en évidence l'extension du phénomène de stratification au dessus des concessions ostréicoles de la baie de Quiberon (figure 35).

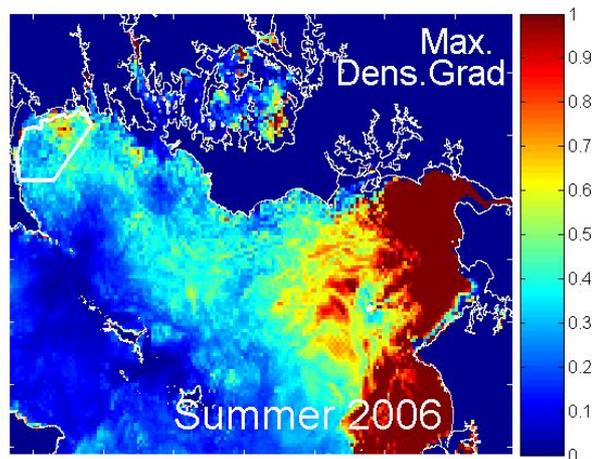


figure 35 : gradient maximum de densité à l'échelle du Mor Bras, au cours de l'été 2006 (Source : F.Dumas modèle Mars3D).

Illustration de l'influence de la stratification sur le gradient verticale d'oxygène

Parmi les mesures disponibles sur la verticale, celle du 3 juin 2008 représentée sur la figure 36 illustre la réalité du phénomène de stratification en baie de Quiberon, son intensité croissante avec la profondeur, et l'incidence d'une stratification thermique sur la teneur en oxygène. Dans la station la plus profonde, la température chute brusquement

de 18.3°C à 15.5°C, à une profondeur de 10 m, et l'oxygène qui était sursaturé dans la couche de surface chute à moins de 60% de saturation au-delà de cette profondeur.

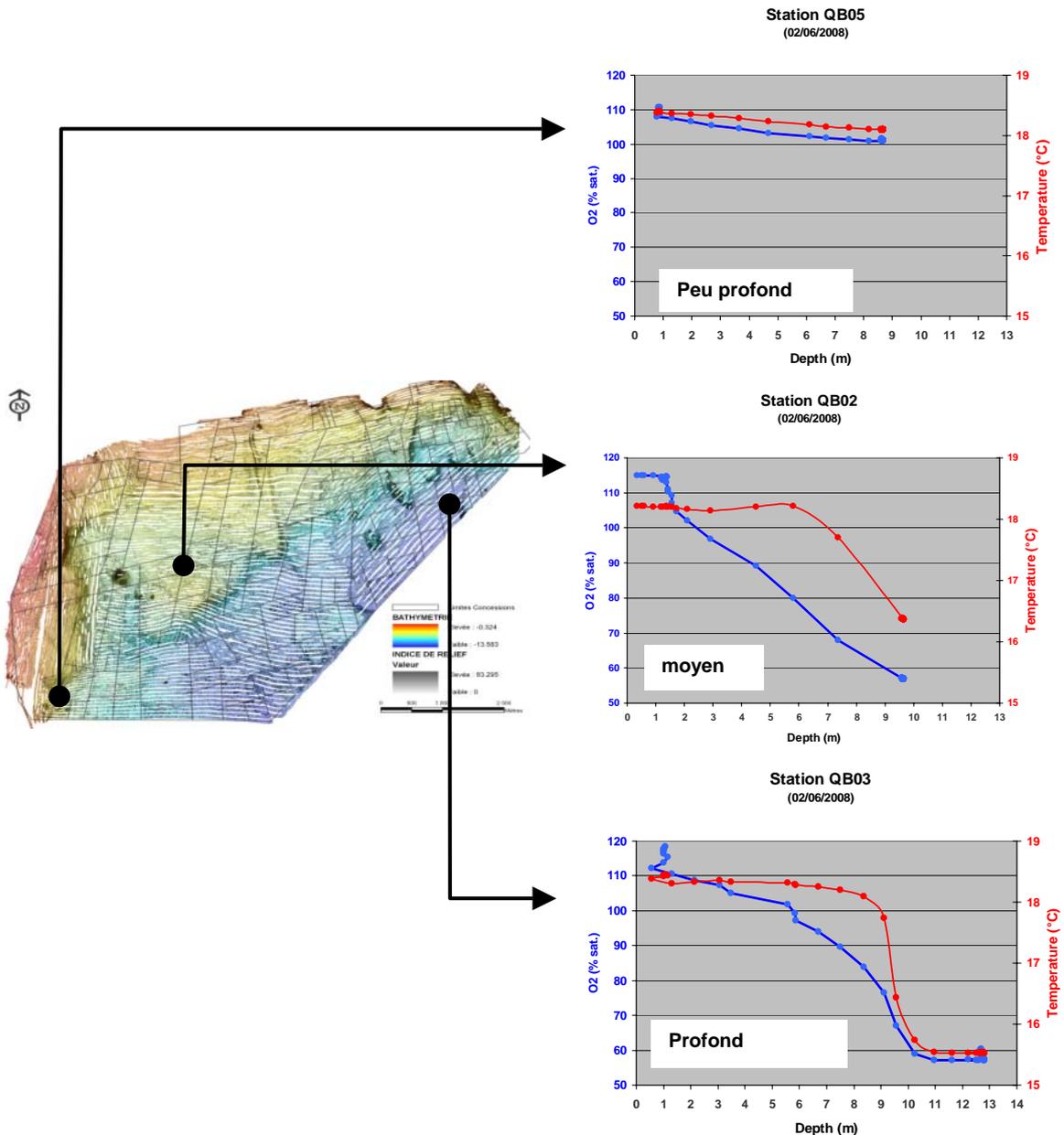


figure 36 : mesures de température et de teneur en oxygène, le 2 juin 2008, en 3 stations de différentes profondeurs : illustration du lien entre profondeur, intensité de stratification et hypoxie

La baie de Quiberon se révèle sujette à des **stratifications thermiques** de la colonne d'eau, dont l'ampleur exceptionnelle a été mise en évidence par le modèle physique Mars 3D en août 2006, spécialement dans le secteur le plus profond. Des mesures ultérieures (en juin 2008 notamment) ont confirmé la réalité du phénomène.

2.4.5. Un stock d'huîtres très important

On ne dispose pas d'estimation de stock d'huîtres en élevage en baie de Quiberon, l'année 2006. Mais on peut penser que ce stock était historiquement haut, car le naissain est d'autant plus semé en baie de Quiberon qu'il est abondant et bon marché. Or, les années 2003 et 2004 sont deux années à fort recrutement, en particulier dans le bassin d'Arcachon (figure 37 tirée de [Pouvreau et al., 2012](#)). On peut donc s'attendre à ce que 2-3 ans plus tard, le stock d'huîtres marchandes issues de ce naissain soit élevé en baie de Quiberon.

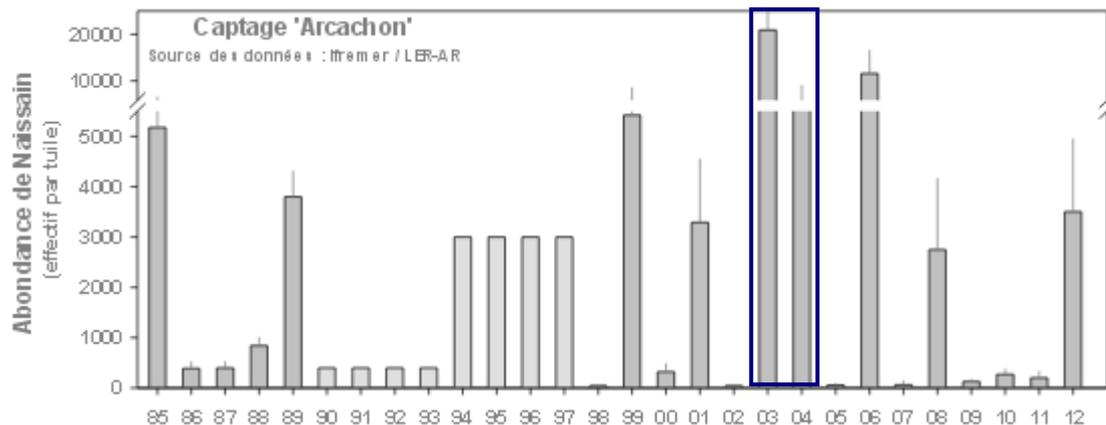


figure 37 : série historique de recrutement sur collecteur dans le bassin d'Arcachon : extrait de [Pouvreau et al. \(2012\)](#) : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00135/24648/>

La respiration des huîtres (et la dégradation des biodépôts) contribuent à la consommation d'oxygène à proximité du sédiment. La forte biomasse présumée l'année 2006 est donc un facteur d'aggravation du risque hypoxique. Cette consommation est toutefois moins importante que celle générée par la minéralisation de la matière organique détritique.

2.5. Les facteurs d'hypoxies entre 2000 et 2006

Les facteurs d'hypoxie entre 2000 et 2006 sont recherchés par analyse statistique et dynamique des sorties du modèle, avant d'être synthétisés.

2.5.1. Recherche statistique des facteurs d'hypoxie : l'AFD

Afin d'identifier les facteurs d'environnement en cause dans les hypoxies en baie de Quiberon, une analyse factorielle discriminante a été réalisée (sous XL-Stats). L'AFD permet d'identifier les variables d'environnement qui différencient le mieux les niveaux d'oxygène²² modélisés dans le secteur ostréicole entre 2000 et 2006. L'analyse a été

²² Ces classes sont exprimées en nombre d'écart-types autour de la moyenne : entre -8 pour l'hypoxie la plus forte et +4 pour l'oxygène le plus élevé.

restreinte à la période juillet-octobre où les niveaux d'oxygène sont suffisamment bas pour générer des stress physiologiques. Les facteurs d'environnement testés sont le vent moyen (intensité, direction, fréquence de vent de secteur ouest à nord) intégré sur les trois jours précédents, le coefficient de marée, l'intensité et la hauteur de la stratification, la température et la salinité de surface et de fond ainsi que la profondeur. Le premier plan factoriel contient 82% de la variance²³. C'est l'intensité de la stratification (variable gradient max de densité) qui est la plus explicative des hypoxies. Ces stratifications sont thermiques et surviennent lorsque l'écart de température entre le fond et la surface est important. Les stratifications génératrices d'hypoxies fortes sont essentiellement localisées dans les secteurs profonds de la baie. Elles surviennent en période de mortes eaux lorsque les vents sont orientés de secteur ouest à nord pendant une période prolongée. On a ainsi pu identifier les principaux facteurs d'hypoxie, entre juillet et octobre (figure 39) :

- vents de nord-ouest en morte-eau (d'autant plus générateurs d'hypoxie qu'ils sont orientés vers le nord, selon la figure 38) ;
- stratification intense et assez haute (5-6 m et non pas 2 m comme en 2006),
- secteur de la baie où profondeur supérieure à 8 m (au-dessus du zéro des cartes),
- eau de fond froide (17°C) et salée (35 g/l de salinité),
- eau de surface chaude (19°C).

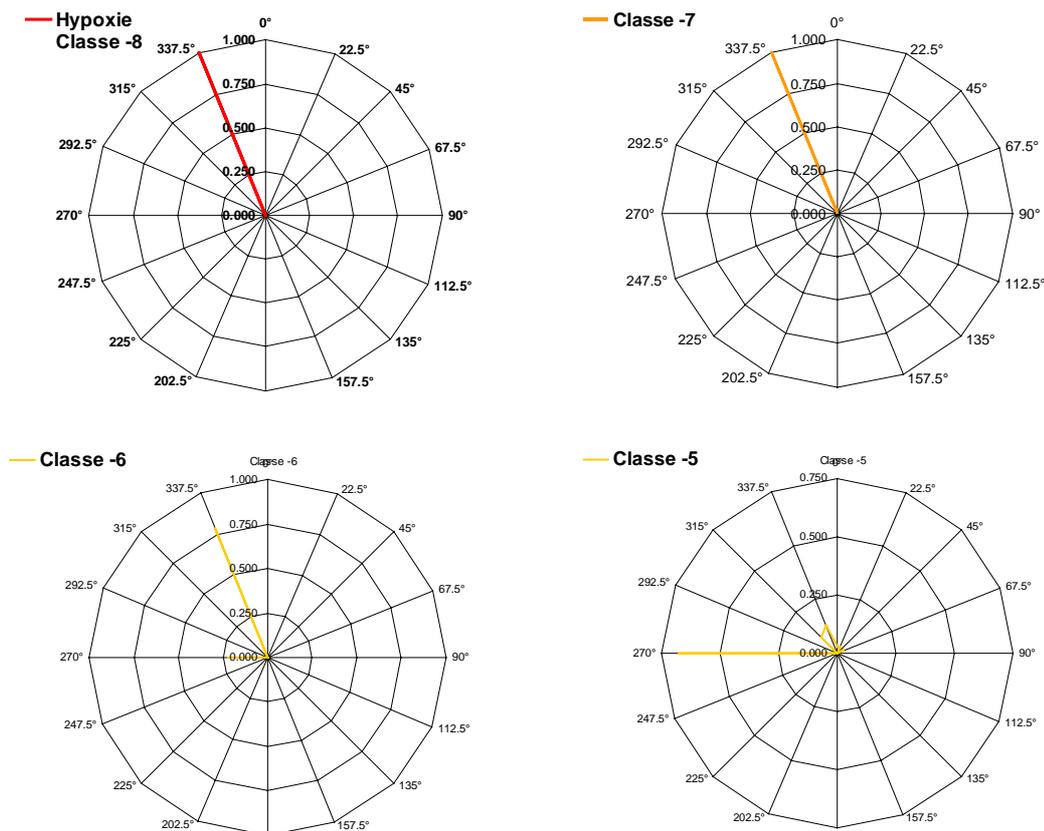


figure 38 : orientation des vents moyens pour les 4 classes d'hypoxie les plus fortes (-8 à -5 écarts-types au-dessous de la concentration moyenne d'O₂).

²³ La projection des variables et des observations est figurée en Annexe.

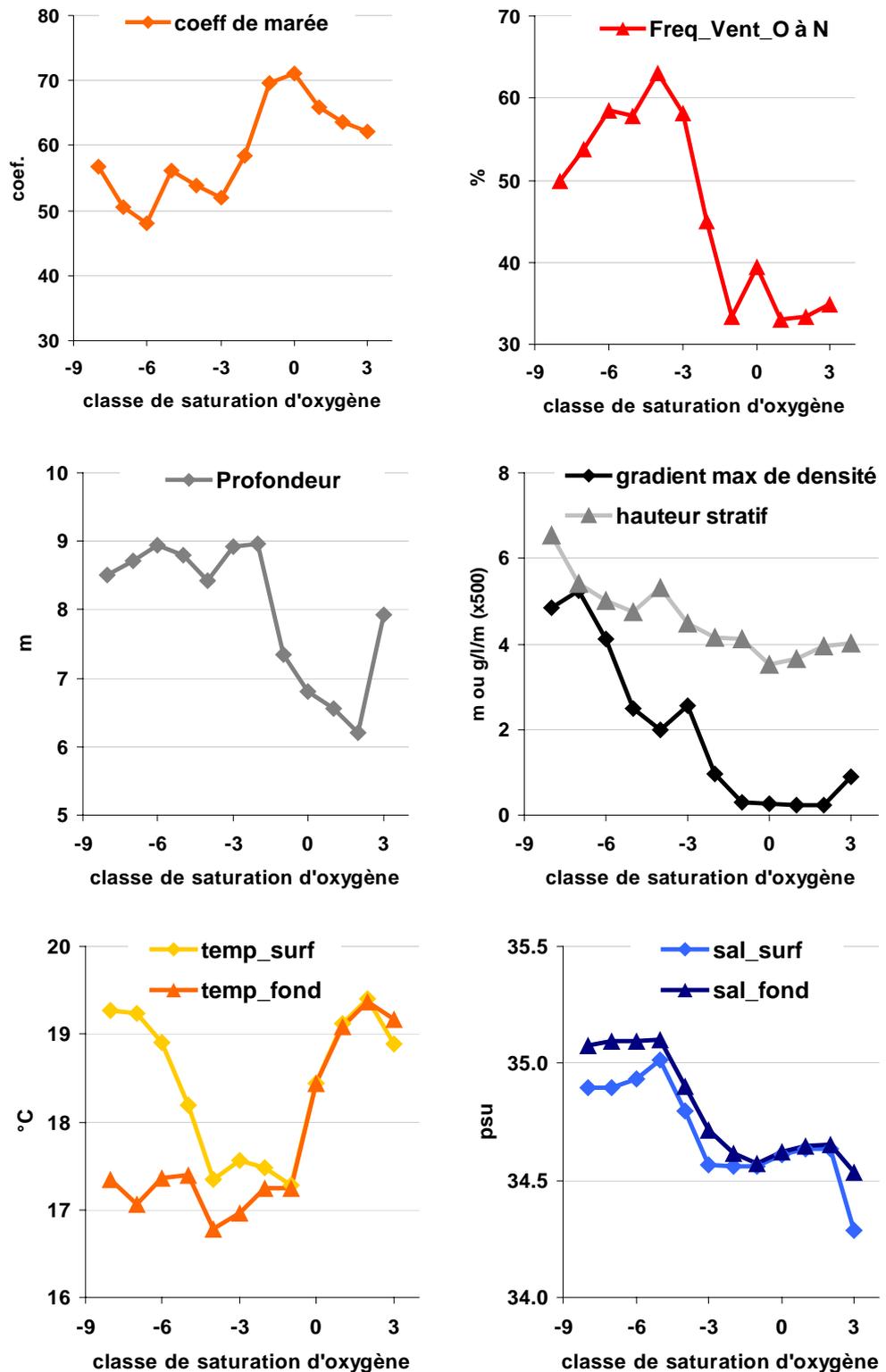


figure 39 : par classe d'hypoxie (de -8 pour l'hypoxie la plus forte, à gauche de l'abscisse à +3 pour l'oxygène max), valeur moyenne de facteurs de stratification (vent, marée), de hauteurs et intensité de stratification, de température et salinité de fond et de surface, sur la période estivale.

2.5.2. Analyse en dynamique des facteurs d'hypoxie

L'analyse dynamique de l'hypoxie du mois d'août 2006 à l'échelle du Mor Bras permet de mieux comprendre l'influence respective des différents facteurs environnementaux identifiés. Durant cet événement, la désaturation est maximale le 5 août, au bout de 3 jours de vents d'ouest suivis de 3 jours de nord-ouest (figure 42) ; elle va se maintenir 3 jours de plus dans le secteur est, soit 6 jours au moins de teneur en oxygène inférieure à 50% (environ 4 mg/l), cette durée coïncidant exactement avec la morte-eau (coefficient de marée entre 80 et 40).

Cette désaturation est en partie importée et en partie générée localement :

- **une hypoxie importée du large** : un vent modéré d'ouest à nord-ouest établi en morte-eau (soit 6 jours, entre le 2 août et le 8 août) provoque une chasse de l'eau de surface qui est remplacée par une entrée d'eau profonde par le chenal de La Teignouse. Cette eau dense (car froide et salée) et désoxygénée (70% de saturation environ) provenant du talus continental envahit par le fond la baie de Quiberon. La présence du tombant bathymétrique qui partage la baie du sud-ouest au nord-est bloque cette eau dans la partie profonde de la baie. La pointe de Quiberon et la configuration bathymétrique du chenal de la Teignouse favorisent quant à elles le transport de cette eau profonde vers le secteur est des concessions. L'analyse de fonctionnement hydrodynamique à l'échelle du Mor Bras (non développé dans ce rapport) montre par ailleurs qu'il n'y a pas d'importation d'eau hypoxique depuis le secteur est (baie de Vilaine), vers la baie de Quiberon, ceci quel que soit le régime de vent et de marée.

... **puis amplifiée localement** : au cours de cet épisode, la température côtière de surface est anormalement élevée (21°C). L'arrivée d'eau froide, dense et désoxygénée, sous cette eau chaude génère dans la baie une stratification thermique intense de la colonne d'eau. Une déplétion supplémentaire d'oxygène est alors induite par la dégradation de la matière organique présente sur le sol, déplétion qui n'est pas compensée par la surface du fait de la stratification de la colonne d'eau. Dans cet épisode, la déplétion locale est particulièrement forte car la couche d'eau importée n'a pas dépassé 2 m d'épaisseur et que le gradient de stratification est très important (figure 43), ce qui a favorisé son maintien pendant une longue période (6 jours). Le **secteur le plus profond et envasé** de la baie de Quiberon (figure 40) où sont préférentiellement localisées les stratifications thermiques présente structurellement un **risque accru d'hypoxie** par rapport au reste de la baie, en raison d'une teneur plus élevée du sédiment en matière organique (figure 41). Les sédiments fins ont en effet une **teneur en matière organique** élevée²⁴, cette dernière déterminant largement la respiration microbienne.

Cette analyse indique que la génération d'événements hypoxiques de grande ampleur dans la baie de Quiberon résulte d'une conjonction rare de vent et marée avec une chaleur exceptionnelle des eaux côtières.

²⁴ La granulométrie est représentée ci-dessous par un paramètre issu des données sonar de la campagne Haliotis de 2010 : la dureté du sédiment (Leclerc et al. 2010), bien corrélée à la granulométrie. On peut distinguer schématiquement 2 zones : la zone la moins profonde (inf. à 7 m), où la fraction de sédiments fins (<63 µm) est inférieure à 30% et la zone profonde (H> 7m), où la fraction fine dépasse 30%.

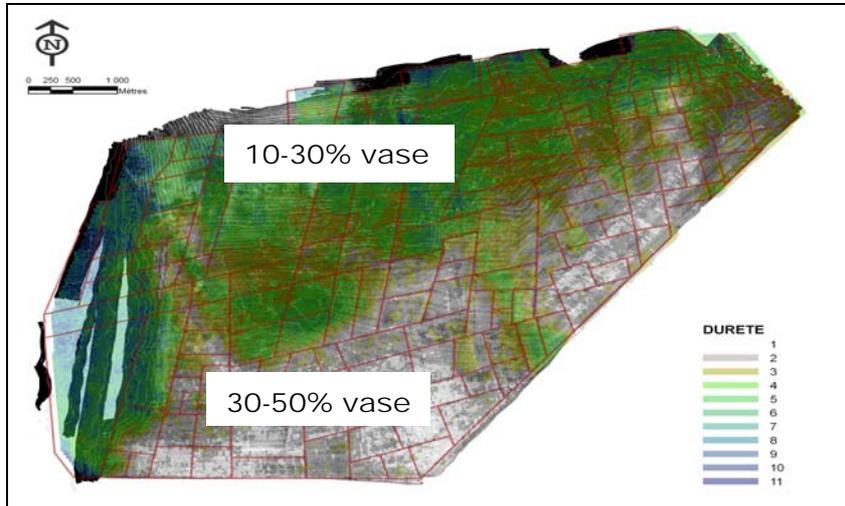


figure 40 : dureté du sédiment issue de la campagne 2010 de l'Haliotis (sonar 120 kHz 2010).

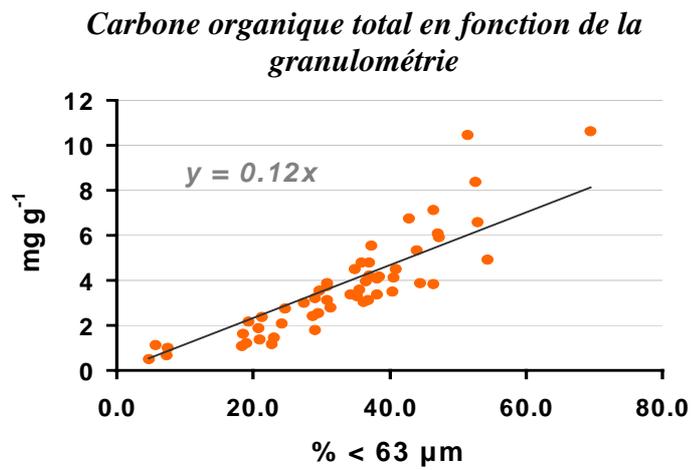


figure 41 : Carbone organique total du sédiment, en relation avec la fraction granulométrique inférieure à 63 μm (source X.Philippon, Ifremer 2007)

L'hypoxie d'août 2006 : a) dynamique spatiale au niveau du fond

Vent-marée

Température

Gradient de densité

Desaturation O2

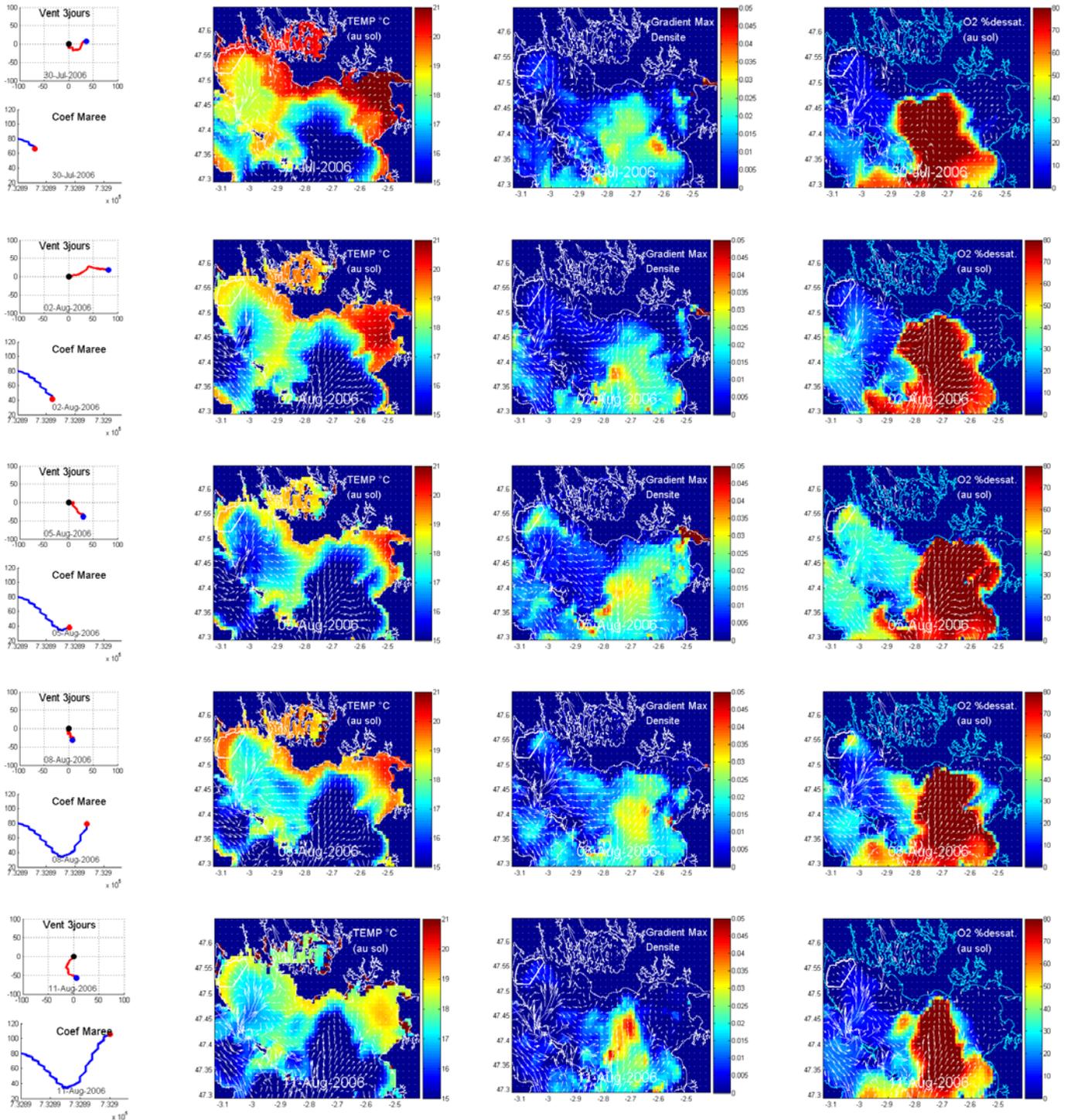


figure 42 : orientation du vent, coefficient de marée et cartes de température, gradient de densité et désaturation d'oxygène (100-%de saturation), du 30 juillet au 11 août (pas de 3 jours)

l'hypoxie d'août 2006 : b) vue verticale en 4 secteurs de la baie

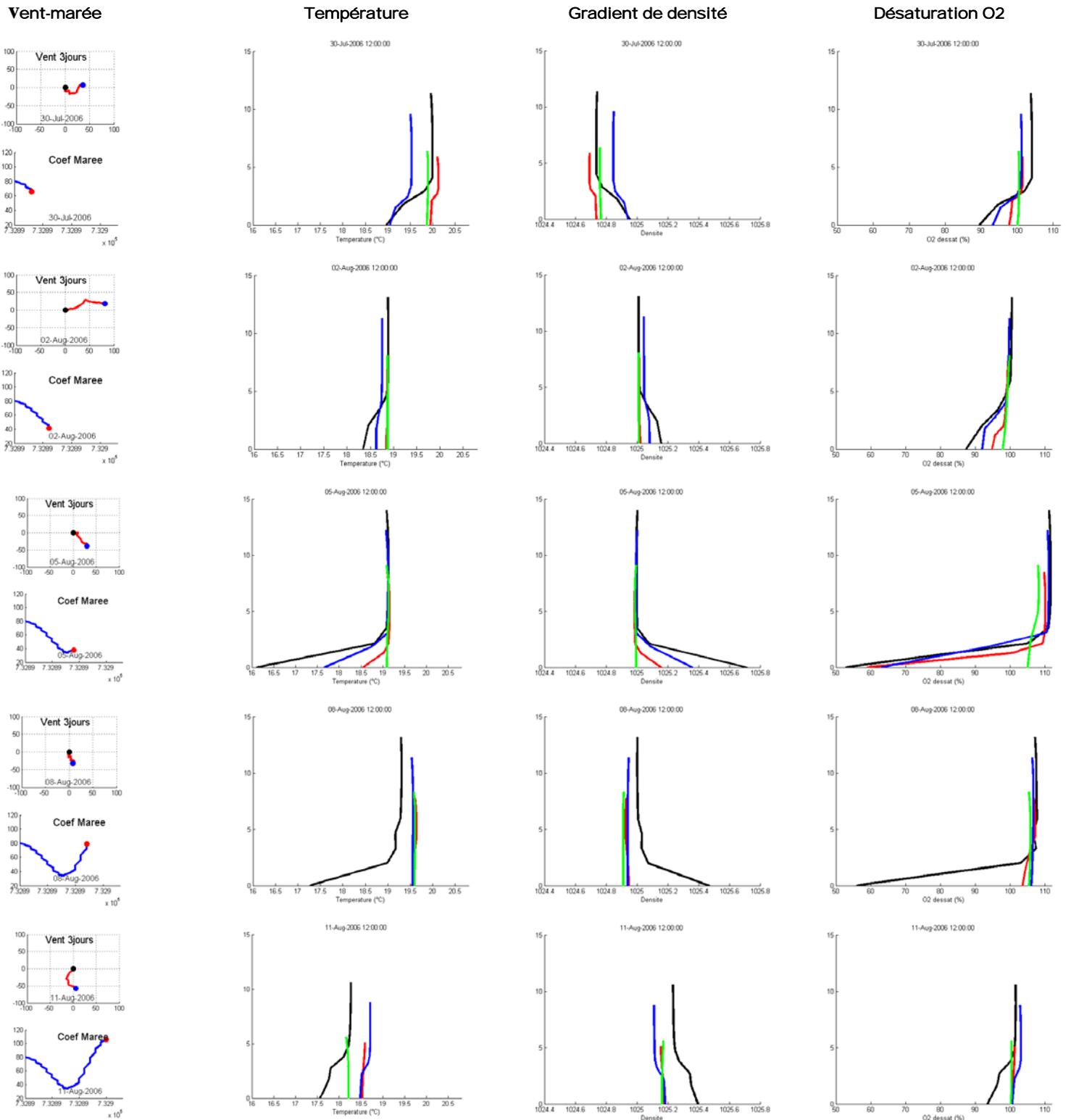


figure 43 : orientation du vent, coefficient de marée et profils verticaux de température, gradient de densité et désaturation d'oxygène (100-%de saturation), du 30 juillet au 11 août (pas de 3 jours) : profils dans 3 secteurs : nord-ouest en vert, nord est en rouge, sud-ouest en bleu, sud-est en noir

La respiration de la **matière détritique issue des blooms de phytoplancton** survenant à distance et plusieurs jours après la chute du bloom ne peut donc pas être facilement prise en compte statistiquement par une variable telle que la chlorophylle (décalages...). On a choisi de repérer les efflorescences au sein même des sorties du modèle d'oxygène, par la sursaturation oxique qu'elles induisent durant la journée (sorties modèle disponibles à 12 h) : la figure 44 et la figure 45 montrent que la plupart des hypoxies d'été surviennent une quinzaine de jours après un bloom de phytoplancton. Les mêmes figures montrent la coïncidence sur une longue période entre les hypoxies, les mortes-eaux et les stratifications.

**Teneur en O2 au fond en secteur oxique et hypoxique
entre 2000 et 2006 (percentile 25)**

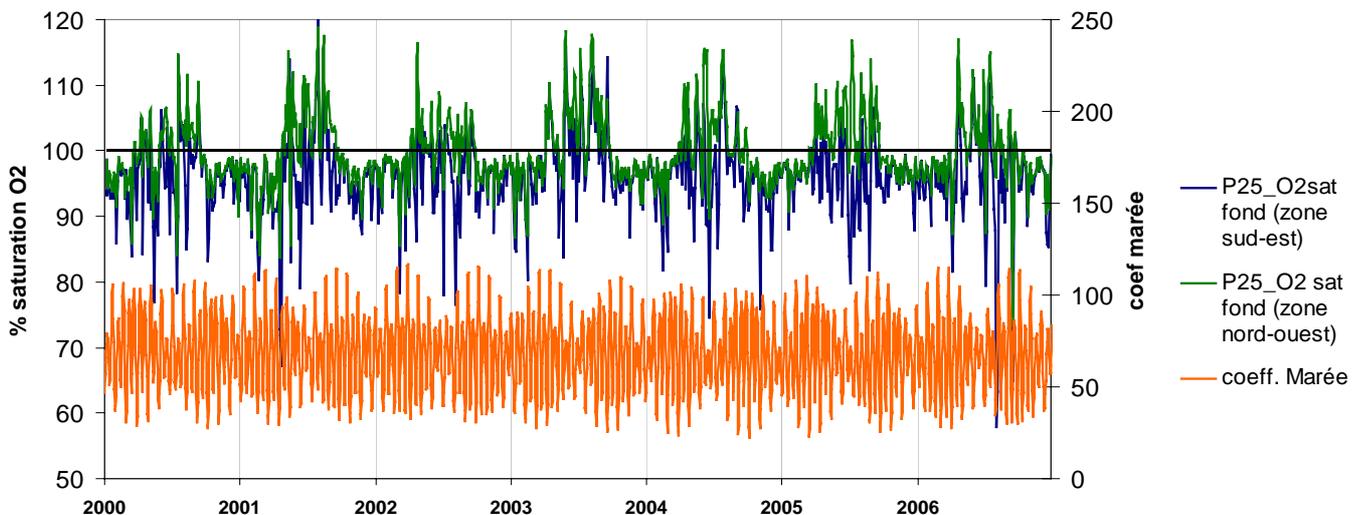


figure 44 : percentiles 25 d'oxygène au fond dans deux zones (nord-ouest en vert et sud-est en bleu) et coefficients de marée, entre 2000 et 2006

**Teneur en O2 au fond en secteur oxique et hypoxique
entre 2000 et 2006 (percentile 25)**

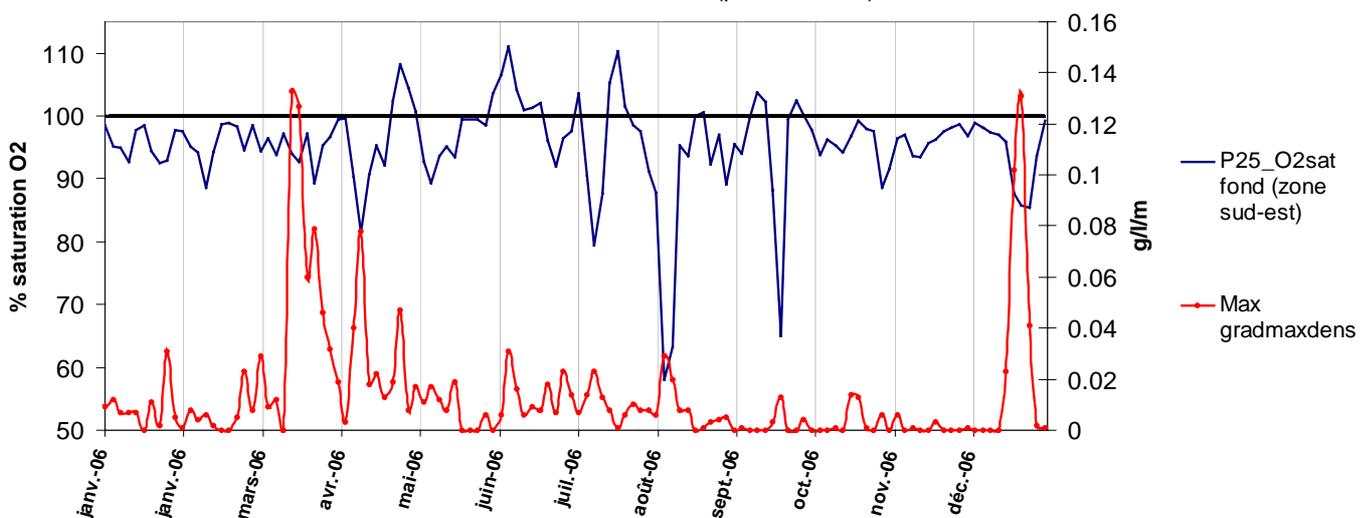


figure 45 : percentiles 25 d'oxygène au fond dans le secteur sud-est et gradient maximum de densité, entre 2000 et 2006

Le secteur le plus profond et envasé de la baie de Quiberon, notamment à proximité du fond présente structurellement un risque accru d'hypoxie par rapport au reste de la baie, en raison d'une teneur plus élevée du sédiment en matière organique.

2.5.3. Synthèse des facteurs d'hypoxie en baie de Quiberon

L'hypoxie résulte d'un excès de consommation d'oxygène (matière organique détritique, stock d'huîtres en élevage...) favorisé par la chaleur et d'un défaut de renouvellement d'eau (confinement horizontal et vertical). L'analyse a permis d'identifier les principaux facteurs d'explication de la distribution temporelle et spatiale du risque hypoxique : l'année (crise de 2006), la saison (risque estival) et l'espace (secteur profond et secteur est plus affectés).

L'année 2006 : l'année 2006 s'est singularisée par un fort gradient de température entre l'eau de surface et l'eau de fond, et une conjonction de vents (ouest nord-ouest) et de marée (morte eau) au début du mois d'août responsable d'une remontée d'eau de fond et de stratification thermique. Très probablement aussi le stock d'huîtres était à son maximum cette année-là.

La saison chaude : la saison estivale est plus sujette au risque hypoxique parce que la consommation d'oxygène (bactéries et macro-faune) est exacerbée par les températures élevées. La solubilité de l'oxygène diminue également avec la température.

La spatialisation selon un double gradient : (1) **le secteur profond** présente une granulométrie plus fine et une teneur plus riche en matière organique : l'activité microbienne y est donc plus intense. (2) **Le secteur Est** se distingue surtout par des traits hydrologiques tels que la présence de courants résiduels de fond plus lents et à tendance giratoire. La fréquence accrue de stratification du côté Est de la baie traduit la trajectoire des courants résiduels par vents d'ouest, qui ramènent dans cette zone l'eau du fond et du large en contournant la presqu'île de Quiberon. Au plan biologique la concentration en chlorophylle y est plus élevée d'environ 30 %, de par la proximité des sources d'apports minéraux (Loire, Vilaine).

La proximité du fond : la proximité du fond représente un facteur de risque, largement mis en évidence durant l'étude 2010. Pour l'essentiel, ce risque peut s'interpréter comme une exacerbation du risque hypoxique : la consommation d'oxygène, qu'elle soit liée à la matière organique détritique ou au stock d'huîtres en élevage, est en effet principalement benthique. De plus, dans la couche limite à proximité immédiate du fond, à une échelle millimétrique qui ne peut pas être reproduite par le modèle utilisé, la déplétion d'oxygène est certainement accrue : les concentrations en oxygène de l'eau filtrée par les huîtres au sol est donc probablement inférieure à celle mesurée ou calculée dans la couche du fond.

Pour récapituler, les **hypoxies estivales préjudiciables à la croissance des huîtres et à leur survie** doivent résulter de la conjonction entre :

- (1) **l'entrée d'eau froide et désoxygénée du large, par le fond**, sous l'effet de vents d'ouest nord-ouest en période de morte-eau,
- (2) la présence d'une **colonne d'eau très chaude** avec laquelle l'eau du fond ne va pas se mélanger,
- (3) une **forte respiration benthique** de la part du stock d'huîtres et surtout de micro-algues et de macro-algues en décomposition, dans les secteurs de concentration (gyres...) plutôt que dans les secteurs les productifs.

Ces conditions hypoxiques induisent couramment un **ralentissement de croissance** des huîtres au sol (2010 par exemple) et exceptionnellement des mortalités massives (en 2006 notamment).

2.6. Evaluation interannuelle du risque de mortalité hypoxique (huîtres adultes)

L'indice hypoxique au seuil 6.8 ayant été validé en 2006 (figure 20) peut être calculé les autres années où l'on dispose de sorties de modèle (actuellement 2000-2006, mais potentiellement n'importe quelle année passée). La figure 46 représente l'évolution interannuelle de ce risque de mortalité.

Selon cette analyse de risque, l'année 2006 est clairement exceptionnelle, mais l'année 2005 a pu connaître des mortalités anormales dans le même secteur (à confirmer).

*Sur la base de la relation entre hypoxie et mortalités déclarées en 2006, le modèle d'oxygène a permis de **calculer le risque de mortalités hypoxiques dans les différentes concessions, entre 2000 et 2006.***

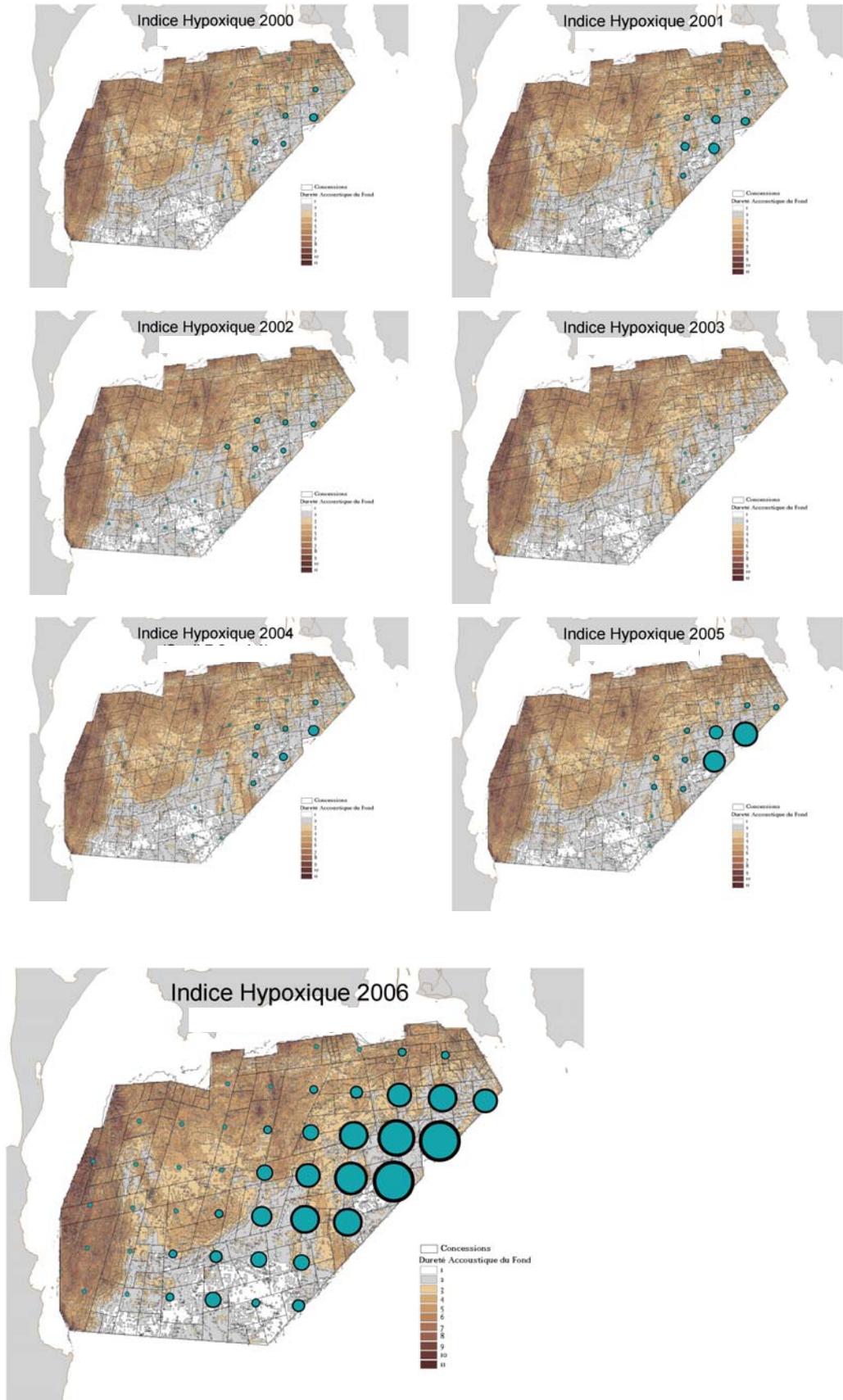


figure 46 : répartition spatiale de l'indice de risque de mortalités hypoxiques (sommé sur l'année).

3. Discussion

La discussion portera sur (1) une analyse critique des seuils d'hypoxie calculés, (2) la sensibilité de la période estivale, (3) les effets de l'hypoxie sur la physiologie des huîtres et (4) l'eutrophisation et l'hypoxie en zone côtière

3.1. Analyse critique des seuils d'hypoxie calculés

Le seuil léthal et le seuil de ralentissement de croissance sont discutables.

3.1.1. Une hypoxie létale, mais à un seuil inférieur au seuil calculé

Les mortalités de 2006 en différentes concessions ont été d'autant plus fortes que la teneur en oxygène *calculée* au niveau du sol était faible. On a également pu constater une baisse de croissance et une augmentation des mortalités sur les huîtres expérimentales au sol par rapport aux mêmes huîtres surélevées (Annexe 4). A ce niveau où on ne dispose pas de mesure d'oxygène, la teneur en oxygène *réelle* est certainement inférieure à la teneur calculée pour deux raisons principales :

- d'une part, ce calcul repose sur une **extrapolation du profil vertical d'oxygène** prédit par le modèle, depuis les 2 couches les plus profondes, jusqu'au niveau du sol : cette extrapolation est faite linéairement alors que la déplétion d'oxygène s'accélère à l'approche du sol. Les mesures en baie de Quiberon (figure 36) autant que le modèle (figure 43) en attestent.

- d'autre part, même si on disposait d'un modèle à plus de 10 couches verticales, la teneur en oxygène à proximité du fond serait probablement surestimée. En effet, dans le modèle, la consommation benthique ne provient que de la dégradation du phytoplancton alors que dans la réalité d'**autres compartiments benthiques consomment de l'oxygène** : la macrofaune, en particulier des huîtres, et les « décomposeurs » de macro-algues notamment : les macro-algues peuvent être abondantes en baie de Quiberon, et leur zone d'échouage correspond à la zone hypoxique (Gauzey, 1994) : figure 47.

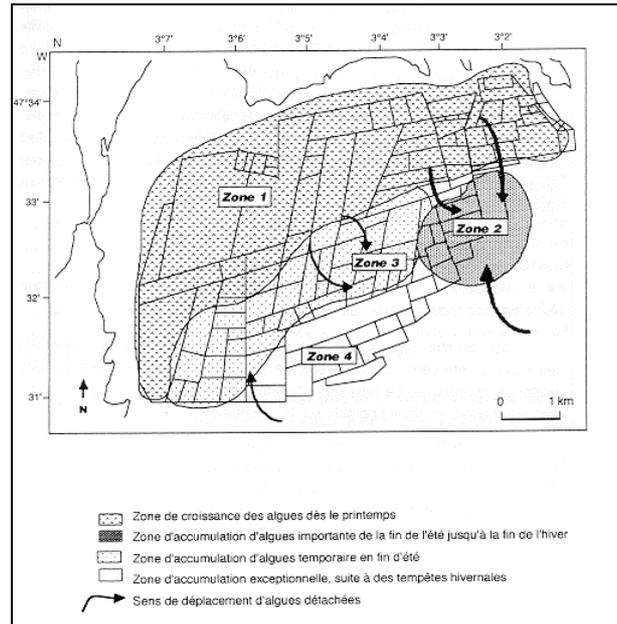


figure 47 : Zonation dynamique de la population algale de la baie de Quiberon (source Gaudey, 1994)

La **proximité du sol** est en réalité un facteur composite auquel peuvent être associés plusieurs gradients portant notamment sur la turbidité, la richesse trophique et la teneur en oxygène dissous. Jorgensen (1985) a ainsi mis en évidence (figure 48) la très forte baisse de teneur en oxygène qui peut survenir dans la couche limite au dessus d'un sédiment enrichi en matière organique, sur une épaisseur de 1 mm.

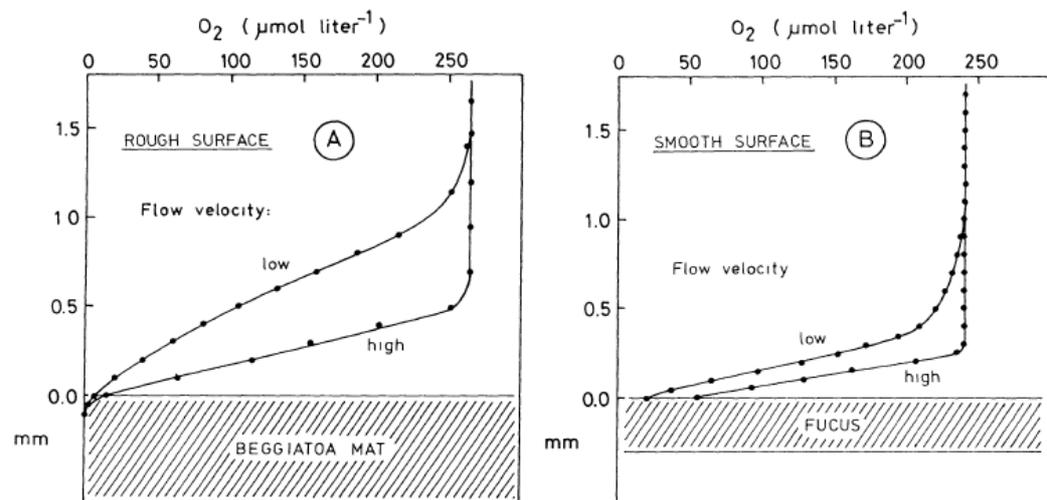


Fig. 3. Oxygen microprofiles at low and high flow velocities. A. Over a *Beggiatoa* mat lying on top of an organic-rich sediment. B. Over a decomposing fragment of *Fucus serratus* coated by bacteria.

figure 48 : microprofil d'oxygène pour des vitesses de courant lentes ou rapides. A : au-dessus d'un sédiment organique peuplé de *Beggiatoa* ; B : au-dessus d'un sédiment couvert de *fucus serratus* en décomposition.

Rôle des bactéries sulfato-réductrices et des sulfures

En conditions hypoxiques, les sulfures peuvent s'accumuler par suite de l'activité de bactéries sulfato-réductrices. Les sulfures sont toxiques pour la plupart des organismes aérobiques dont ils affectent à des doses infimes le fonctionnement d'enzymes (cytochrome C.oxidase ...), l'intégrité cellulaire et toute la physiologie. Ainsi la filtration de *C. gigas* s'arrête à des teneurs en sulfures de 20 µM/L (Le Moullac *et al.* 2008). De plus, nombre d'études ont montré que l'exposition aux sulfures augmente la sensibilité des organismes aux stress environnementaux (Bagarinao, 1992). Cependant, en comparant les mortalités induites en milieu anoxique selon que les coquillages (notamment *Cerastoderma edule*) aient été traités aux antibiotiques ou non, et selon que la sulfato-réduction ait été bloquée ou non (par du molybdate), de Zwaan *et al.* (2002) concluent que ce sont des infections par des bactéries pathogènes qui provoqueraient la mortalité, et non pas les sulfures (ou l'ammoniaque) en eux-mêmes : ces bactéries ne sont pas les bactéries sulfato-réductrices (responsables de la production de sulfures) mais des bactéries opportunistes associées aux bivalves et devenues pathogènes en conditions anaérobiques. La mortalité associée à un stress anoxique pourrait alors provenir (1) de la réduction des défenses immunitaires et (2) de la prolifération de bactéries devenues pathogènes.

On doit donc considérer que le niveau d'hypoxie auxquelles sont exposées les huîtres posées à même le sol (souvent avec la valve plate contre le sédiment) peut être sensiblement inférieur à celui calculé par extrapolation des teneurs du modèle. Le seuil léthal calculé (6.8) est donc surestimé.

3.1.2. Des ralentissements de croissance crédibles au seuil calculé

Les relations statistiques entre teneur en oxygène dissous et croissance en 2010 utilisent la croissance d'huîtres en surélévation (+ 50 cm) et la teneur moyenne en O₂ calculée par le modèle dans la 10^{ème} tranche d'eau (la plus profonde). Par 10 m d'eau (7 m de fond et 3 m de marée par exemple), la couche du fond a donc 1 m d'épaisseur et représente bien les huîtres surélevées. Une diminution de croissance significative a été observée en 2010 sur ces huîtres en surélévation quand la teneur en oxygène calculée par le modèle à ce niveau descendait en dessous de 6.8 mg/l. Ce seuil qui correspond à 87% de saturation pour une eau de mer à 35 psu de salinité et 17°C peut sembler élevé. Il apparaît pourtant crédible. En effet les simulations du modèle à ce niveau sont corroborées par les mesures, à la fois en baie de Quiberon et en baie de Vilaine (cf validation du modèle). Par ailleurs, les essais en milieu contrôlé réalisés par Le Moullac (2007), confirment qu'il peut y avoir une première **diminution de filtration dès que la teneur en oxygène descend en dessous de la saturation** (observé à 20°C, mais pas à 15°C ni à 25°C) : figure 49.

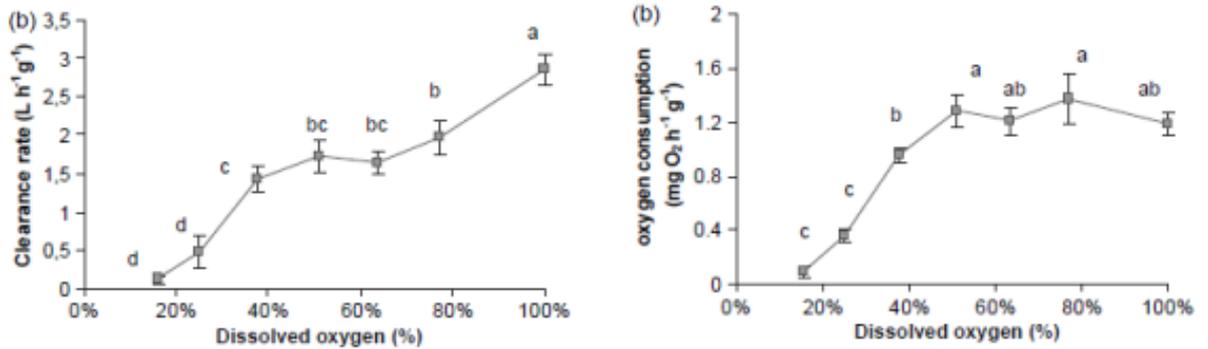


figure 49 : effet de la teneur en oxygène : sur le taux de filtration (Clearance rate) à gauche, sur la respiration à droite. Température de 20°C.

Dans ces mesures en milieu contrôlé comme dans la relation statistique exposée plus haut, la diminution de filtration²⁵ ou de croissance s'accélérent une fois franchi un deuxième seuil de « dépression métabolique » (3.4 mg/l).

Dépression métabolique

Crassostrea gigas a la capacité d'augmenter son activité de pompage pour maintenir son prélèvement d'oxygène de l'eau, quand sa concentration diminue. Cependant, en dessous d'un point critique d'oxygène (PcO₂), l'huître diminue sa respiration et sa filtration (dépression métabolique) et passe en métabolisme anaérobie (moins efficace). Ce seuil d'hypoxie critique se situe aux alentours de 3.4 mg/l à 20°C (Grieshaber *et al.*, 1988). Ce métabolisme déprimé qui peut représenter moins de 10 % du métabolisme aérobie est un mécanisme adaptatif qui favorise la survie en conditions anoxiques (De Zwaan *et al.*, 1991). Une manifestation de la dépression métabolique liée à l'hypoxie est la diminution d'ouverture des valves : en hypoxie (2mg/l O₂), l'ouverture des valves se réduit et les rythmes d'activité se désynchronisent (Le Moullac 2008). Selon Kawabe *et al.* (2010) l'exondation se traduit chez *C. gigas* par une diminution de la charge énergétique dès le deuxième jour.

Au niveau des huîtres surélevées (+ 50 cm), les teneurs en oxygène calculées et leurs effets notamment sur la croissance apparaissent crédibles.

3.2. Effets de l'hypoxie sur la croissance et la survie de différents bivalves

Gray *et al.* (2002) proposent des seuils déclencheurs de différents effets sur les peuplements benthiques : la croissance serait affectée quand la concentration en oxygène atteint de 6.0 à 4.5 mg O₂ l⁻¹; d'autres fonctions métaboliques sont atteintes

²⁵ Diminuer sa consommation alimentaire est le moyen le plus simple de restreindre sa consommation d'oxygène, pour un animal sessile.

entre 4 et 2 mg O₂ l⁻¹; la mortalité survient en-dessous de 2.0 à 0.5 mg O₂ l⁻¹. Des effets subléthaux peuvent donc se manifester au-dessus de la valeur conventionnelle de 2 mg/l retenue pour définir l'hypoxie (Bricker *et al.* (2003). Vaquer-Sunyer *et al.* (2010, 2012) rapportent (1) que la concentration létale pour 50% des mollusques avoisine 2 mg/l, après en moyenne 4 jours d'exposition à cette concentration et (2) que la présence de sulfures aggrave les effets propres de l'hypoxie. Stickle *et al.* (1989) étudiant les adaptations à l'hypoxie, en particulier chez *C. virginica* montrent que la tolérance à l'anoxie est meilleure chez les huîtres privées de nourriture. Chez cette espèce, à 20°C, la LT 50 est de 7 jours à 20 % de saturation en O₂.

Chez *C. gigas*, Kawabe *et al.* (2010) ont enregistré des temps de survie lors d'exposition à l'air fortement dépendants de la température : LT 50% (lethal time 50 %) de 47.8, 15.9 et 12.2 jours pour des températures de 4, 15 and 20 °C respectivement.

Cette étude a mis en évidence une sensibilité différente des huîtres à l'hypoxie selon la classe d'âge (huîtres de 1 an plus sensibles). Reste à préciser si ce phénomène est d'ordre physiologique ou lié à une plus grande proximité des jeunes huîtres du sol (donc exposées à des teneurs plus faibles en oxygène).

3.3. Sensibilité de la période estivale

Par l'effet de la température et de la gamétogenèse, l'été est une période particulièrement sensible pour ce qui est du risque hypoxique.

3.3.1. Effet de la température

La température a un effet direct sur la consommation d'oxygène du sédiment, Ainsi, Merceron (1986) a t'il pu mettre en évidence un doublement de cette consommation entre 10°C (17 ml m⁻² h⁻¹) et 20°C (35 ml m⁻² h⁻¹): figure 50 gauche. Cette consommation étant déterminée par l'activité bactérienne de minéralisation de la matière organique sera d'autant plus forte que la teneur en matière organique du sédiment sera élevée ; or c'est dans les secteurs où la granulométrie du sédiment est la plus fine que sa teneur organique est la plus forte (Philippon 2007 en baie de Quiberon). Au final, la respiration bactérienne du sédiment sera plus élevée en été et dans la partie profonde et envasée de la baie.

Bougrier (1995) a aussi évalué l'effet de la température sur le métabolisme de base des huîtres creuses *C. gigas* : la consommation double entre 10°C (7 J/ind/h) et 20°C (14 J/ind/h) : figure 50 droite.

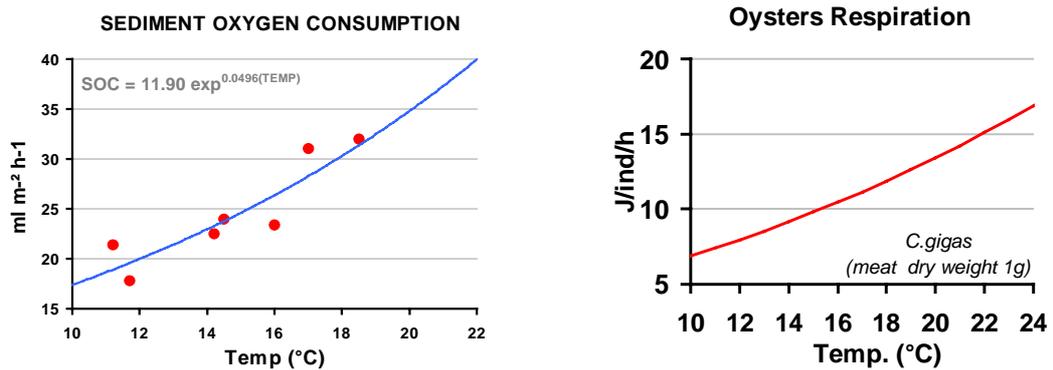


figure 50 : gauche : consommation d'oxygène du sédiment en fonction de la température (d'après Merceron, 1986). Droite : métabolisme de base de *C.gigas*, en fonction de la température. (selon Bougrier, 1995).

3.3.2. L'influence du stade de gamétogenèse

La gamétogenèse semble accroître les besoins en oxygène et donc fragiliser les huîtres en cas d'hypoxie, à l'approche de la ponte (vers septembre en baie de Quiberon) : la figure suivante l'illustre (Samain et al., 2008).

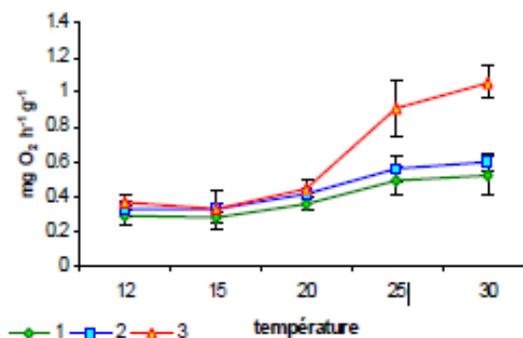


Figure 8: Effet du développement gonadique sur le métabolisme basal. Les stades 1, 2 et 3 représentent des stades visuels du développement gonadique (moyenne ± SE, n=7). (Lambert et al, 2007)

Par l'activation du métabolisme sous l'effet de la température et par l'accroissement des besoins en oxygène durant la gamétogenèse, la période estivale est une période sensible à l'hypoxie.

3.4. Effets de l'hypoxie sur la physiologie de l'huître

L'oxygène est l'un des facteurs environnementaux les plus structurants des communautés benthiques (Diaz et al., 1995). Selon son intensité, sa fréquence et sa durée, l'hypoxie peut avoir des effets sur les réseaux trophiques (diversité, biomasse, densité), notamment par les stress physiologiques induits pouvant aller jusqu'à la mortalité de communautés benthiques. Mieux que d'autres invertébrés (Theede (1973), les mollusques bivalves ont développé des adaptations métaboliques et physiologiques

qui leur permettent de survivre en zone côtière où les exondations sont quotidiennes et les hypoxies possibles, notamment à proximité du fond. Au delà d'un certain stress cependant, les fonctions sont altérées et la survie menacée. De Zwann *et al.* (2002) récapitulent les principaux mécanismes adaptatifs impliqués : le niveau de réserves, les mécanismes de contrôle de l'acidose, l'efficacité du métabolisme anaérobie et la dépression métabolique (évoquée plus haut).

Métabolisme énergétique et antioxydant

Après Greenway *et al.* (1999), chez *C. virginica*, Le Moullac *et al.* (2007) analysent chez *C. gigas* les modifications d'activités enzymatiques du métabolisme énergétique, en réponse à l'hypoxie : notamment une diminution de la GR (Glutathion Réductase) et une inhibition de la PK (Pyruvate Kinase) de l'ordre de 30%. Autre réponse adaptative en réaction au stress oxydant induits par l'hypoxie (excès de radicaux oxygénés toxiques) : une stimulation des réactions de défense antioxydante, dont l'expression génétique est analysée par Sussarellu *et al.* (2010). Ces réactions ont été à peine mises en évidence en baie de Quiberon lors du projet Riscosol (2007-2009), sans doute mesurées en dehors de périodes d'hypoxies.

La fonction immunitaire

Une diminution des fonctions immunitaires peut précéder et aggraver les effets de l'hypoxie. Ainsi, Chen *et al.* (2007) ont mis en évidence chez *Chlamys farreri* une diminution de 46% du nombre total d'hémocytes circulants, lors d'une exposition prolongée à 2.5 mg/l l'O₂. Morani *et al.* (2005) ont également montré l'influence du stress anoxique sur la réponse immunitaire de l'hémolymphe chez le clam *Chamelea gallina*. Wegeberg *et al.* (1999) mettent en évidence une mortalité accrue en situation d'hypoxie, chez des coques infestées de trématodes. Chez *C. virginica*, R S Anderson, *et al.* (1998) ont pu montrer que l'hypoxie (ou la présence de TBT) diminuait les défenses face à l'infection de *Perkinsus marinus*. En milieu appauvri en O₂, la même espèce (*C. virginica*) s'est montrée moins efficace dans l'inactivation d'une bactérie, *Vibrio campbellii* (B. M. Macey *et al.*, 2008). Cette altération des défenses sous l'effet du stress hypoxique peut ainsi favoriser en baie de Quiberon la contamination virale (huîtres de 1 an notamment) ou bactérienne (huîtres de 2 ans notamment : vibrio non analysés dans Risco).

*En cas de diminution de la teneur en oxygène dissous, les réactions physiologiques ont été bien décrites chez Crassostrea gigas, notamment par Le Moullac (2007) : au dessous d'un seuil (O₂ < 3.4 mg/l à 20°C), C. gigas réduit fortement sa filtration et sa respiration, selon le phénomène de dépression métabolique assorti d'adaptation du métabolisme oxydatif et énergétique. Les conséquences en terme de **croissance** en découlent directement.*

*L'induction de **mortalité** par l'hypoxie est moins étayée : selon Kawabe *et al.* (2010), **des conditions hypoxiques (<2 mg/l O₂) peuvent devenir létales pour les bivalves au bout de quelques jours** notamment quand les conditions*

hypoxiques de la colonne d'eau favorisent l'émission de substances toxiques du sédiment (ammoniaque, sulfure). Les stress induits pourraient aussi favoriser une dépression immunitaire et une contamination microbienne ou virale.

3.5. Eutrophisation et hypoxie en zone côtière

L'eutrophisation²⁶ est souvent la condition déclenchante d'une diminution de la teneur en oxygène pouvant aller jusqu'à l'anoxie.

Dans le monde

L'eutrophisation des zones côtières est un phénomène largement répandu. Il est déterminé par un apport excessif de nutriments qui occasionne de forts développements de phytoplancton. Le dépérissement de ces efflorescences, favorisé par l'épuisement des sels nutritifs, génère un excès de matière organique qui sédimente et est soumis à une dégradation bactérienne fortement consommatrice d'oxygène. Si une stratification thermique ou haline vient limiter les échanges air-eau, la teneur en oxygène peut diminuer (hypoxie) jusqu'à des valeurs presque nulles (anoxie). [Diaz et al. \(2008\)](#) ont ainsi recensé les principales zones exposées dans le monde à des conditions hypoxiques (< 2mg/L O₂), avec les effets délétères sur la faune benthique, et des mortalités massives en deçà de 0.5 mg/l d'oxygène.

En baie de Vilaine : hypoxies par eutrophisation

[Menesguen et Dussauze \(2011\)](#) définissent ainsi les conditions d'apparition d'hypoxie : « *Dans les zones enrichies à confinement horizontal efficace et forte stratification verticale, les intenses productions phytoplanctoniques de surface peuvent induire au fond, après sédimentation, une forte baisse des teneurs en oxygène dissous. Ce phénomène a lieu lorsque la consommation d'oxygène par dégradation bactérienne est supérieure aux apports par la photosynthèse et par la réoxygénation physique du milieu. Cela a été le cas durant l'été 1982 en baie de Vilaine où l'on a observé une grande mortalité de poissons et d'invertébrés benthiques due à un phénomène d'asphyxie (Chapelle, 1991)* ». A la suite de fortes pluies d'orage au mois de juillet 1982, des mortalités massives notamment de poissons ont été observées en baie de Vilaine. Suite à cet épisode, un programme de recherche a permis d'analyser le phénomène d'eutrophisation et les hypoxies induites (moins de 1 mg/l durant 10 jours) : [Thouvenin \(1984\)](#), qui a clairement établi le lien entre hypoxie et stratification en baie de Vilaine, [Merceron \(1986\)](#), [Chapelle \(1991\)](#).

En baie de Quiberon : des hypoxies sans eutrophisation

Si les hypoxies (saturation en oxygène < 50 %) sont fréquentes en baie de Vilaine, il n'en va pas de même en baie de Quiberon, de caractère plus oligotrophe. Pour autant, les conditions hydro-climatiques peuvent y provoquer aussi des stratifications d'origine haline en hiver et thermique en été. Par ailleurs, la biomasse susceptible de consommer de l'oxygène à proximité du fond inclut, en plus des peuplements naturels, une forte

²⁶ Eutrophe : étymologiquement « bien nourri »

densité d'huîtres en élevage au sol. Quand ces stratifications sont suffisamment fortes et proches du fond, la consommation d'oxygène dans la couche benthique semble suffire pour induire des hypoxies, sans réelle eutrophisation (objet de l'étude Risco).

*L'hypoxie (ou insuffisance d'oxygène) résulte le plus souvent de la conjonction entre **eutrophisation**, défaut de **renouvellement** horizontal et vertical, et **température** élevée. Le phénomène, largement répandu dans le monde a sévit en 1982 en baie de Vilaine et s'est manifesté en 2006 jusqu'en baie de Quiberon.*

4. Conclusion

Cette étude a révélé un facteur insoupçonné d'altération des résultats d'élevage ostréicole en baie de Quiberon (France, 56): **l'hypoxie**. Elle a ainsi fourni une explication convaincante des mortalités anormales observées sur les huîtres adultes l'été 2006.

Le **modèle biogéochimique** appliqué sur la période 2000-2006 a mis en évidence plusieurs épisodes d'hypoxie d'intensité variable selon les années, mais très géolocalisés. Parmi eux, celui de 2006 s'est avéré exceptionnel, tant par son emprise spatiale que par son intensité. L'hypoxie de 2006 résulte de la conjonction rare de plusieurs phénomènes : (a) un upwelling local généré par des vents de nord-ouest en période de morte-eau ; (b) des eaux côtières anormalement chaudes ; (c) probablement un fort bloom estival de phytoplancton. Du fait de la stratification induite, la consommation d'oxygène au niveau du fond excède alors son renouvellement. Le secteur profond et envasé, à l'est de la zone concédée, est particulièrement affecté en raison de la géomorphologie de la baie de Quiberon. L'analyse du fonctionnement hydrodynamique à l'échelle du Mor Bras montre par ailleurs qu'il n'y a pas d'importation d'eau hypoxique depuis la baie de Vilaine, ceci quel que soit le régime de vent et de marée.

En s'appuyant sur le modèle DEB (Dynamic Energy Budget) d'écophysiologie, l'étude a pu montrer que la diminution de la teneur en oxygène dissous était responsable de ralentissements de **croissance** des huîtres même en année peu hypoxique (2010). C'est probablement le facteur explicatif des déficits de croissance marqués chez les huîtres au sol (par rapport aux huîtres en surélévation). En situation d'hypoxie extrême (année 2006), les huîtres des deux classes d'âge subissent des **mortalités**. Les huîtres d'un an paraissent plus affectées par le déficit d'oxygène, tant en croissance qu'en mortalité (étude 2010).

Cette étude permet d'évaluer **le risque** d'hypoxie (sa probabilité d'occurrence, sa répartition géographique) et d'orienter les mesures préventives applicables en conchyliculture telles que la répartition des stocks en élevage ou l'entretien des parcs. L'incidence sur les peuplements naturels et les ressources exploitées, peut également être mieux prise en compte, à l'échelle du Mor Bras. Plus généralement, une meilleure connaissance des effets de l'hypoxie fournit des arguments en faveur du contrôle de l'eutrophisation (limitation des apports en nutriments par les bassins versants...).

Pour **compléter ce diagnostic**, il est envisagé d'améliorer le modèle biogéochimique (résolution verticale et horizontale, processus pris en compte...) et de simuler une période plus longue (2000-2010). Une meilleure compréhension du rôle des apports respectifs de la Loire et de la Vilaine dans ces phénomènes d'hypoxie, en baie de

Quiberon et plus largement à l'échelle du Mor Bras, sera notamment recherchée (projet Diète).

Bibliographie

Alunno-Bruscia Marianne, Bourles Yves, Maurer Daniele, Robert Stephane, Mazurie Joseph, Gangnery Aline, Gouletquer Philippe, Pouvreau Stephane (2011). A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *Journal Of Sea Research*, 66(4), 340-348. Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.008> , Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00043/15403/>

Anderson R.S., L L Brubacher, L Ragone Calvo, M A Unger and E M Burreson (1998) Effects of tributyltin and hypoxia on the progression of *Perkinsus marinus* infections and host defence mechanisms in oyster, *Crassostrea virginica* (Gmelin). *Journal of Fish Diseases* 1998, 21, 371-379.

Bernard Ismael, De Kermoisan Goulwen, Pouvreau Stephane (2011). Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: investigation through DEB theory. *Journal Of Sea Research*, 66(4), 349-360. Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.009> , Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00059/17047/>

Berthome Jean-Paul, Prou Jean, Bodoy Alain (1986). Performances de croissance de l'huître creuse, *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans le bassin d'élevage de Marennes-Oléron entre 1979 & 1982. *Haliotis*, 15, 183-192. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2967/>

Blauw, A. N., Hans F. J. L., Bokhorst, M., and Erftemeijer, P. L. A.: GEM: a generic ecological model for estuaries and coastal waters, *Hydrobiologia*, 618, 175–198, 2009.

Bricker S.B, J.G. Ferreira, T. Simas (2003) An integrated methodology for assessment of estuarine trophic status. *Ecological Modelling* 169 (2003) 39–60.

Carlsson, L., Persson, J., and Hakanson, L.: A management model to predict seasonal variability in oxygen concentration and oxygen consumption in thermally stratified coastal waters, *Ecol. Model.*, 119, 117–134, 1999.

Chapelle Annie (1991). Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : la baie de Vilaine (sud Bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. PhD Thesis, Université Paris VI. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00015/12611/>

Chapelle, A., Lazure, P., Ménesguen, A. (1994). Modeling eutrophication events in a coastal ecosystem. *Est. Coast. Mar. Sci.* 39, 529–548.

Chapelle Annie, Lazure Pascal, Souchu Philippe (2001). Modelling anoxia in the Thau lagoon (France). *Oceanologica Acta*, 24, S87-S97. [http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)01109-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784(00)01109-9)

Chen Jinghua, Kangsen Mai Hongming Ma, Xiaojie Wang, Deng Deng, Xiaowei Liu, Wei Xu, Zhiguo Liufu, Wenbing Zhang, Beiping Tan, Qinghui Ai (2007). Effects of dissolved oxygen on survival and immune responses of scallop (*Chlamys farreri* Jones et Preston). *Fish & Shellfish Immunology*. Volume 22, Issue 3, March 2007, Pages 272–281.

- David Elise, Arnaud Tanguy, Karine Pichavant, Dario Moraga (2005)** Response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia exposure under experimental conditions *FEBS Journal* Volume 272, Issue 21, pages 5635–5655.
- De Vittor C., J. Faganeli , A. Emili , S. Covelli , S. Predonzani , A. Acquavita (2012)** Benthic fluxes of oxygen, carbon and nutrients in the Marano and Grado Lagoon (northern Adriatic Sea, Italy). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* Available online 30 March 2012.
- De Zwaan A, Cortesi P, Cattani O (1995)** Resistance of bivalves to anoxia as a response to pollution-induced environmental stress. *Sci Total Environ* 171:121–125.
- De Zwaan Albertus, Jose M.F. Babarro, Marta Monari, Otello Cattani (2002).** Anoxic survival potential of bivalves: (arte)facts. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A* 131 (2002) 615–624.
- Diaz R.L., R Rosenberg (1995).** Marine benthic hypoxia: a review of its ecological effects and the behavioural responses of benthic macrofauna. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 33 (1995), pp. 245–303.
- Diaz, Robert J. and Rutger Rosenberg (2008)** Spreading Dead Zones and Consequences for Marine Ecosystems *Science* 321, 5891 pp. 926-929.
- Dussauze Morgan (2011).** Simulation de l'effet d'une variation réaliste des apports azotés et phosphorés de la Loire et de la Vilaine sur la production primaire dans la zone Loire/Vilaine. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00061/17207/>
- Eldridge Peter M. , John W. Morse (2008).** Origins and temporal scales of hypoxia on the Louisiana shelf: Importance of benthic and sub-pycnocline water metabolism. *Marine Chemistry* Volume 108, 3–4, 16 , Pages 159–171.
- Gaudey A.L. (1994).** Les macroalgues d'eau profonde de la baie de Quiberon. Distribution qualitative et quantitative. Relations avec l'activité ostréicole. Mémoire DAA Halieutique ENSA-Rennes, à l'Ifremer La Trinité, 115p.
- Gohin Francis, Druon Jn, Lampert Luis (2002).** A five channel chlorophyll concentration algorithm applied to SeaWiFS data processed by SeaDAS in coastal waters. *International Journal Of Remote Sensing*, 23(8), 1639-1661. <http://dx.doi.org/10.1080/01431160110071879>
- Gohin Francis, Trabelsi Angela, Danielou Marie-Madeleine (2010).** Mise au point de méthodes pour la surveillance du phytoplancton : Cartographie des biomasses phytoplanctoniques par télédétection. Convention 2009 Action 11. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00019/13006/>
- Gohin, F. (2011).** Annual cycles of chlorophyll-a, non-algal suspended particulate matter, and turbidity observed from space and in-situ in coastal waters, *Ocean Sci.*, 7, 705-732, doi:10.5194/os-7-705-2011, 2011. <http://www.ocean-sci.net/7/705/2011/> .
- Gray John S., Rudolf Shiu-sun Wu, Ying Ying Or (2002).** Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Mar Ecol Prog Ser* Vol. 238: 249–279.
- Greenway, Steven C, Kenneth B Storey (1999).** The effect of prolonged anoxia on enzyme activities in oysters (*Crassostrea virginica*) at different seasons. *Journal of*

Experimental Marine Biology and Ecology Volume 242, Issue 2, 15 October 1999, Pages 259–272.

Grieshaber MK, Hardewig I, Kreutzer U, Pörtner HO. (1994). Physiological and metabolic responses to hypoxia in invertebrates. *Rev Physiol Biochem, Pharmacol*, 125 : 44-147.

Barker Jørgensen and Niels Peter Revsbech (1985). Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus B, D *Limnol. Oceanogr.*, 30(1), 1985, 111-122, 1985.

Kawabe Shinya, Maiko Takada, Ryotaro Shibuya and Yoshihiro Yokoyama (2010) Biochemical changes in oyster tissues and hemolymph during long-term air exposure *Fisheries Science* 76, 5, 841-855.

Kurochkin O., A. V. Ivanina, S. Eilers, C. A. Downs, L. A. May,4 and I. M. Sokolova (2009). Cadmium affects metabolic responses to prolonged anoxia and reoxygenation in eastern oysters (*Crassostrea virginica*). *Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol* 297: R1262–R1272, 2009.

Lazure Pascal, Dumas Franck (2008). An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances In Water Resources*, 31(2), 233-250. <http://dx.doi.org/10.1016/j.advwatres.2007.06.010>

Le Moullac Gilles, Pierre-Gildas Fleury, Jean-René Le Coz, Jeanne Moal and Jean-François Samain (2007). Effect of sediment nearness on the metabolic enzyme activity and energy state of the oyster *Crassostrea gigas* *Aquat. Living Resour.* 20, 279–286.

Le Moullac Gilles, Queau Isabelle, Le Souchu Pierrick, Pouvreau Stephane, Moal Jeanne, Le Coz Jean-Rene, Samain Jean-Francois (2007). Metabolic adjustments in the oyster *Crassostrea gigas* according to oxygen level and temperature. *Marine Biology Research*, 3(5), 357-366. Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1080/17451000701635128> , Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2693/>

Le Moullac Gilles, Bacca Helene, Huvet Arnaud, Moal Jeanne, Pouvreau Stephane, Van Wormhoudt A (2007). Transcriptional regulation of pyruvate kinase and phosphoenolpyruvate carboxykinase in the adductor muscle of the oyster *Crassostrea gigas* during prolonged hypoxia. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 307A(7), 371-382. Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1002/jez.390> , Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2683/>

Le Moullac Gilles (2008). Adaptation du métabolisme respiratoire de l'huître creuse *Crassostrea gigas*. PhD Thesis, Université de Caen Basse Normandie. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4315/>

Le Moullac Gilles, Cheize Marie, Gastineau Olivier, Daniel Jean-Yves, Le Coz Jean-Rene, Huvet Arnaud, Moal Jeanne, Pouvreau Stephane, Van Wormhoudt A, Samain Jean-Francois (2008). Ecophysiological and metabolic adaptations to sulphide exposure of the oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Shellfish Research*, 27(2), 355-363. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3924/>

Macey Brett M, Ikenna O. Achilihu, Karen G. Burnett and Louis E. Burnett (2008). Effects of Hypercapnic Hypoxia on Inactivation and Elimination of *Vibrio campbellii* in the Eastern Oyster, *Crassostrea virginica*. *Appl. Environ. Microbiol.* October 2008 vol. 74 no. 19 6077-6084.

Margrethe Anne, Wegeberg, K. Thomas Jensen (1999). Reduced survivorship of *Himasthla* (Trematoda, Digenea)-infected cockles (*Cerastoderma edule*) exposed to oxygen depletion *Journal of Sea Research* 42 (1999) 325–331.

Mazurie Joseph, Foucart Marie, Langlade Aime, Bouget Jean-Francois, Fleury Pierre-Gildas, Joly Jean-Pierre, Martin Anne-Genevieve (2002). Analyse des pratiques, contraintes et performances d'élevage de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, en 2001, sur différentes concessions en eau profonde de la Baie de Quiberon : enquête auprès de 18 concessionnaires et plongées sur 18 semis d'huîtres de 2 ans, en juin et octobre 2001. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6103/>

Cugier Philippe, Menesguen Alain, Guillaud Jean-Francois (2005). Three-dimensional (3D) ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel, France). *Journal Of Sea Research*, 54(1), 104-124. <http://dx.doi.org/10.1016/j.seares.2005.02.009>

Ménesguen A., Dussauze M., 2011. Calibration/validation du modèle ECO-MARS3D sur la façade française Manche-Atlantique. Rapport IfremerRST DYNECO/EB, 91p (+annexes).

Pena M. A., S. Katsev, T. Oguz, and D. Gilbert (2010). Modeling dissolved oxygen dynamics and hypoxia. *Biogeosciences*, 7, 933–957, 2010.

Merceron Michel (1986). Etude de la matière organique et demande en oxygène des sédiments en baie de vilaine. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2666/>

Monari Marta, Valerio Matozzo, Jurgen Foschi, Maria Gabriella Marin, Otello Cattani (2005). Exposure to anoxia of the clam, *Chamelea gallina* II: Modulation of superoxide dismutase activity and expression in haemocytes *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 325 (2005) 175–188.

Pouvreau Stephane, Bellec Gwenael, Le Souchu Pierrick, Queau Isabelle, Talarmain Eric, Alunno-Bruscia Marianne, Auby Isabelle, Maurer Daniele, Barbier Claire, Tournaire Marie-Pierre, D'Amico Florence, Rumebe Myriam, Fleury Elodie, Langlade Aime, Bouget Jean-Francois, Collin Karine, Fortune Mireille, Hitier Benoist, Bedier Edouard, Robert Stephane, Guilpain Patrice, Grizon James, Seugnet Jean-Luc, Guesdon Stephane, Lagarde Franck, Le Gall Patrik, Messiaen Gregory, Roque D'Orbcastel Emmanuelle, Gohin Francis, Bryere Philippe, Quemener Loic, Repecaud Michel, Bucas Karenn, Barbot Stephane, Guillemot Anne, Nonnotte Lidwine, Duros Wenceslas, Bonnat Armel, Tarot Stephane, Mille Dominique, Geay Amelie, Bouquet Anne-Lise (2013). Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2012. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00135/24648/>

Rosenberg R., H. C. Nilsson and R. J. Diaz (2001) Response of Benthic Fauna and Changing Sediment Redox Profiles over a Hypoxic Gradient Estuarine, Coastal and Shelf *Science* (2001) 53, 343–350.

Røy Hans, Markus Hüttel and Bo Barker Jørgensen (2002). The Role of Small-Scale Sediment Topography for Oxygen Flux across the Diffusive Boundary Layer. *Limnology and Oceanography*, Vol. 47, No. 3 (May, 2002), pp. 837-847.

Samain, J. F., McCombie, H., 2008. Summer mortality of Pacific oyster *Crassostrea gigas*. The Morest Project. Quae Editions, Versailles, 379 p.

Saulquin B., Gohin, F., and Garrello, R. (2011). Regional objective analysis for merging high-resolution meris, modis/aqua, and seawifs chlorophyll-a data from 1998 to 2008 on the european atlantic shelf. *Ieee Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 49, 143-154, 10.1109 / tgrs.2010.2052813

Sobral P. and J. Widdows (1997). Influence of hypoxia and anoxia on the physiological responses of the clam *Ruditapes decussatus* from southern Portugal. *Marine Biology* (1997) 127: 455-461.

Stickle W. B., Kapper M. A., LIU L-L., Gnaiger E., and Wang S. Y. (1989) Metabolic adaptations of several species of crustaceans and molluscs to Hypoxia: Tolerance and Microcalorimetric Studies *Biol. Bull.* 177: 303-312.

Sussarellu Rossana, Fabioux Caroline, Le Moullac Gilles, Fleury Elodie, Moraga Dario (2010). Transcriptomic response of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* to hypoxia. *Marine Genomics*, 3(3-4), 133-143. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00027/13799/>

Thouvenin Benedicte (1984). Baie de Vilaine, Oxymor 1983. Modèle mathématique vertical : évolution de l'oxygène dissous au fond. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00081/19210/>

Timmermann Karen, Joanna Norkko, Urszula Janas, Alf Norkkc, Bo G. Gustafsson, Erik Bonsdorff (2012). Modelling macrofaunal biomass in relation to hypoxia and nutrient loading. *Journal of Marine Systems* (in press).

Turner, R. E., Rabalais, N. N., and Justic, D.: Gulf of Mexico hypoxia: Alternate states and a legacy, *Environ. Sci. Technol.*, 42, 2323–2327, 2008.

Vaquer-Sunyer Raquel and Carlos M. Duarte (2010) Sulfide exposure accelerates hypoxia-driven mortality. *Limnol. Oceanogr.*, 55(3), 2010, 1075–1082.

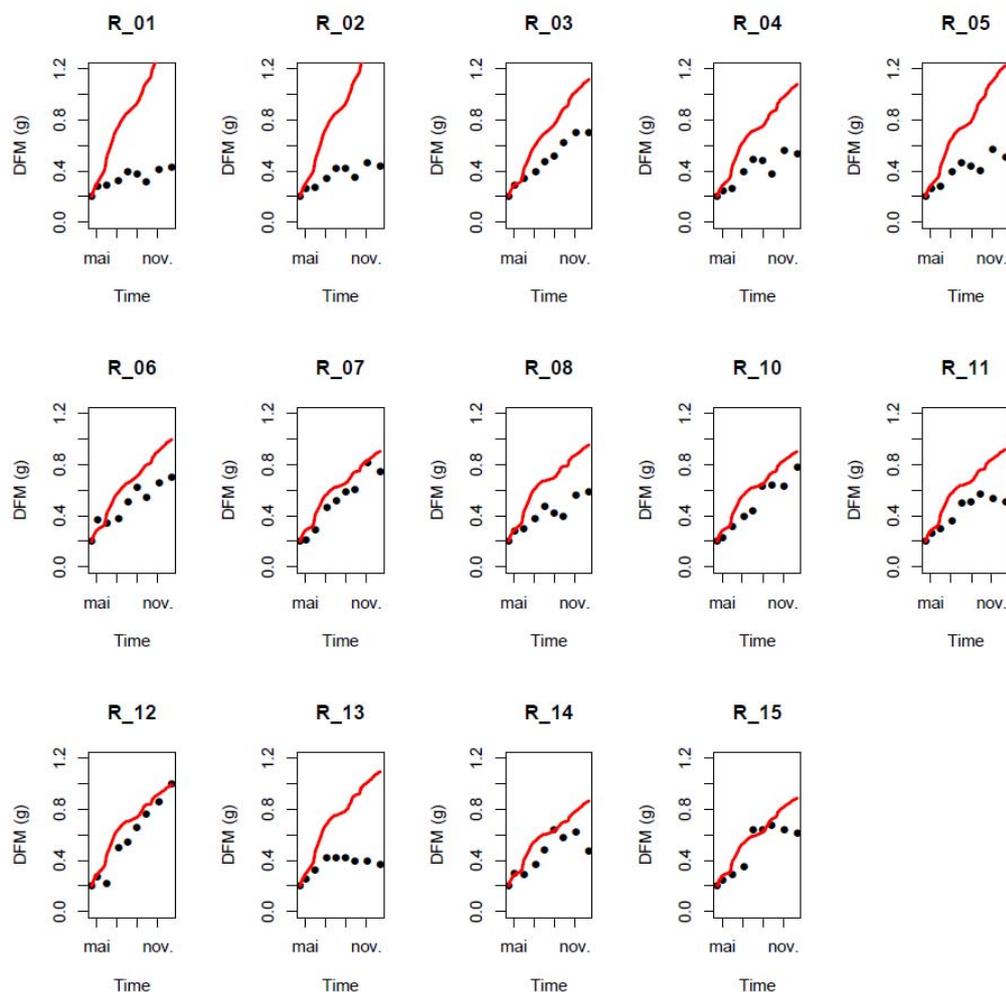
Vaquer-Sunyer Raquel and Carlos M. Duarte (2012). Thresholds of hypoxia for marine biodiversity . *Proceedings of National Academy of Science of the United States of America*.

Yakushev, E. V., Pollehne, F., Jost, G., Kuznetsov, I., Schneider, B., and Umlauf, L.: (2007). Analysis of the water column oxic/anoxic interface in the Black and Baltic seas with a numerical model, *Mar. Chem.*, 107, 388–410, 2007.

Annexes

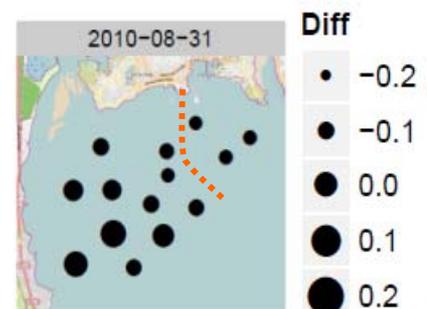
Annexe 1 : Déficients de croissance par rapport au modèle DEB

Les simulations de croissance par le modèle DEB (Dynamic Energy Budget) ont été sous-traitées à Eureka Modélisation (Ismael Bernard). La méthode ci-dessous a consisté à caler le paramètre X_k du modèle à une station non hypoxique et à appliquer ensuite ce paramètre aux 15 stations avec leurs forçages. Les croissances observées (en noir) et modélisées (en rouge) intègrent l'une et l'autre les effets de la température et de la chlorophylle mais diffèrent notamment par l'effet de l'hypoxie (également par l'effet allométrique, d'où une 2^e approche présentée dans le corps du rapport).



La carte ci-jointe met clairement en évidence une faible croissance (par rapport au modèle) dans le secteur hypoxique, au nord est

figure 51 : différence de croissance entre l'observation et le modèle



Annexe 2 : Croissance standardisée

La croissance d'une huître, en poids ou en longueur, dépend du poids, (en milieu constant) qu'elle soit exprimée en dP/dt ou $dP/P.dt$: c'est le phénomène de l'allométrie : la croissance varie selon la taille. On l'explique simplement par le fait que la filtration doit surfacique et la respiration volumique...Peut-on trouver une " métrique" de croissance indépendante du temps et du poids ? On pourrait ainsi qualifier le caractère poussant ou non d'une période ou d'une année indépendamment de la taille et comparer entre eux des lots de taille différente. On pourrait notamment représenter l'évolution interannuelle ou saisonnière de cet indicateur (pour rechercher par ex. un lien avec les facteurs d'environnement). La question revient à trouver un modèle de croissance à 1 seul paramètre qui ne dépende pas du poids, mais de seulement l'environnement.

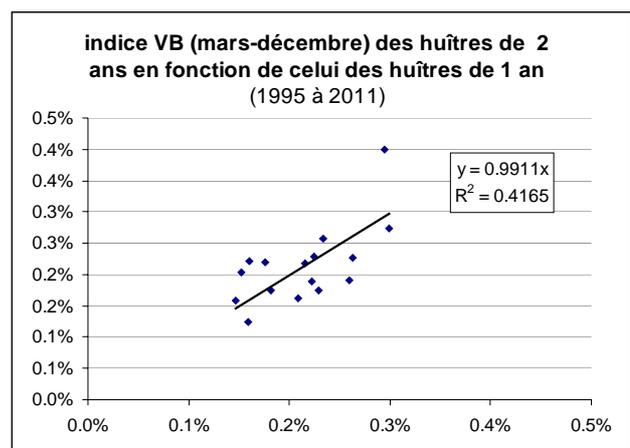
Le modèle DEB (Dynamic Energy Budget) intègre l'allométrie, mais de manière telle qu'il est difficile d'extraire cette relation ...On pourrait utiliser le DEB en calculant le paramètre X_k du modèle qui permet un ajustement parfait entre deux points : c'est ainsi le paramètre recherché mais l'outil est un peu laborieux. On peut alors d'appuyer sur des modèles empiriques de croissance (Gompertz, Von Bertalanffy...), mais ces modèles ont en général 2 paramètres (indépendants de la taille et reflets de l'environnement, ce qui fait un de trop pour notre objectif). Le modèle de croissance en longueur de Von Bertalanffy présente cependant l'avantage de concentrer dans un seul paramètre (k) (indépendant de la taille), l'essentiel des variations environnementales. ²⁷ (strictement, le deuxième paramètre L_{max} répond aussi aux effets environnementaux, mais moins...). Selon ce modèle, on peut écrire :

$L(t) = L_{max} [1 - \text{EXP}(-kt)]$, avec $L(0) = 0$. On peut extraire k de la croissance observée :

$$k = -d \ln [(L_{max} - L) / L_{max}] / dt$$

C'est le taux de décroissance journalier de l'écart entre la longueur et la longueur maximum : il s'exprime en % par jour. En supposant L_{max} connu, cet indice k se calcule à partir de longueurs ou de poids convertis en Longueur (relation L-P ci-après). On peut le calculer entre 2 dates proches ou éloignées et par exemple entre mars et décembre, si on veut un indice annuel de croissance. En admettant que L_{max} soit fixe (ou du moins peu variant en fonction des paramètres environnementaux), k constitue l'indice de croissance recherché indépendant de L et intégrant les effets environnementaux.

Une démonstration de l'efficacité de cet indice à standardiser (« isométriser) la croissance est le calcul opéré sur les croissances d'huîtres de 1 an et de 2 ans à la station de Men er Roué (Remora) : cf. figure.



²⁷ Selon Berthomé et al. (1986), « parmi les modèles mathématiques représentatifs de la croissance, le modèle de Von Bertalanffy est de loin le plus employé chez les mollusques, en dépit d'inconvénients certains (Roff, 1980). modèle de Von Bertalanffy peut s'écrire, pour L exprimé en mm et t en année : $L_t = 110,90 e^{-0.777(t-0,0002)}$ La valeur de 110,9 mm pour L_{∞} , correspond à la population étudiée pendant une de quatre ans ».

Annexe 3 : Analyse Factorielle Discriminante (AFD)

L'analyse porte sur les facteurs de différenciation des teneurs en O₂ en baie de Quiberon entre 2000 et 2006.

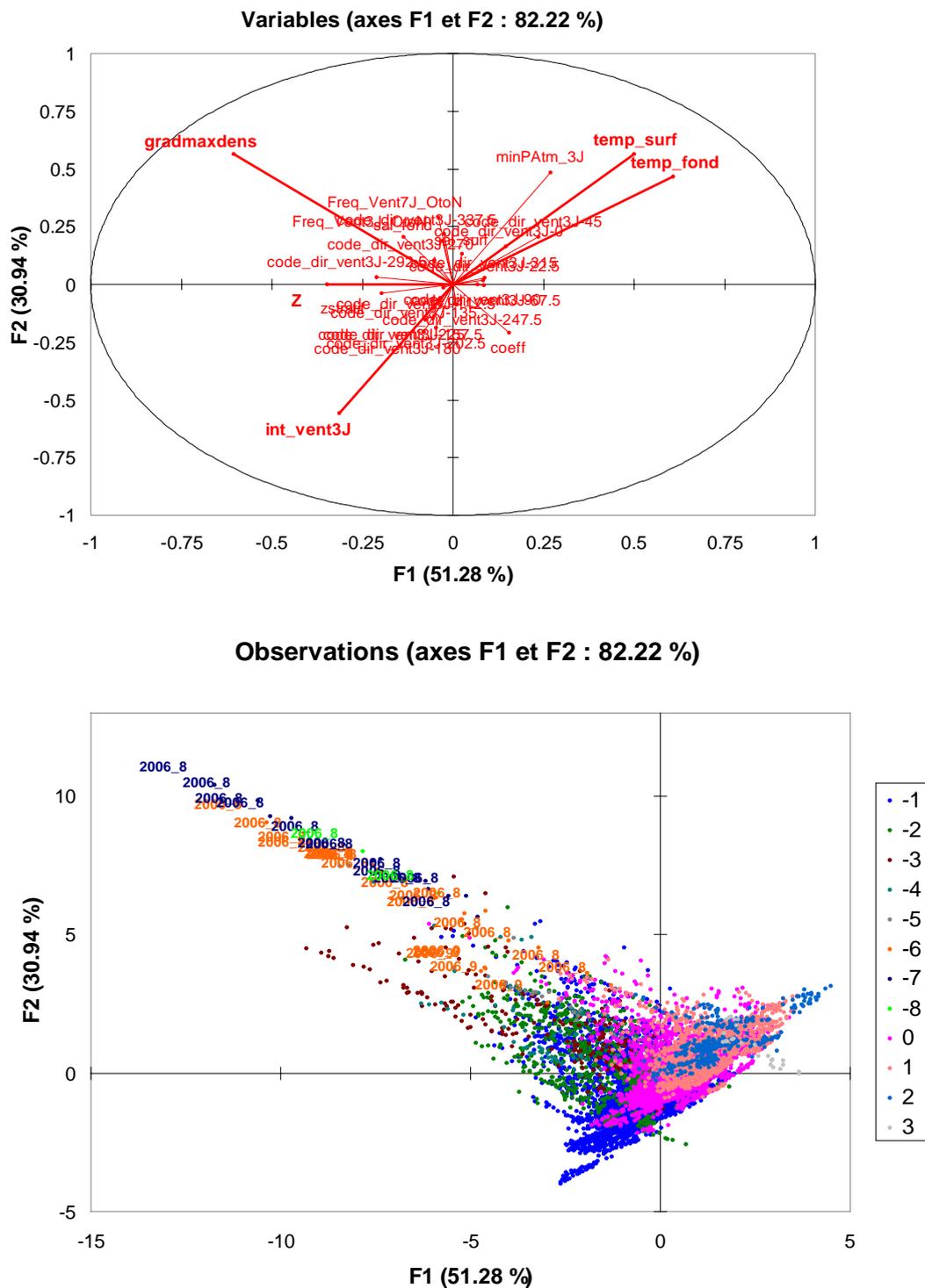


figure 52 : plan factoriel des variables et des observations, ces dernières illustrant les épisodes les plus hypoxiques depuis 2000 : août 2006

Annexe 4 : Teneurs en Oxygène et croissance sol vs surélevé

Les relations statistiques entre teneur en oxygène dissous et croissance doivent correspondre idéalement à un même niveau de la colonne d'eau. Celles présentées dans le rapport reposent ainsi sur la croissance d'huîtres en surélévation (+ 50 cm) et la teneur moyenne en oxygène calculée par le modèle dans la 10^{ème} tranche d'eau (la plus profonde) : on peut considérer la condition comme à peu près respectée.

Au niveau du sol par contre, on a pu constater la baisse de croissance et l'augmentation des mortalités sur les huîtres expérimentales par rapport aux mêmes huîtres surélevées, mais on ne dispose pas de mesure d'oxygène (difficile à ce niveau). On peut penser cependant que la teneur en oxygène est sensiblement plus basse à proximité immédiate du fond, et que ce même facteur contribue aux moindres performances à ce niveau.

En supposant que l'oxygène soit le principal facteur en cause dans la baisse de croissance au sol par rapport au surélevé, on peut même déduire la teneur probable en O₂ au niveau du sol : ainsi, c'est en enlevant 0.5 mg.l⁻¹ aux teneurs en O₂ calculées par le modèle à peu près à la hauteur des huîtres surélevées que l'on obtient le meilleur alignement des régressions sol / surélevé (figure 53) : on pourrait en déduire que la teneur en oxygène au sol est inférieure de 0.5 mg.l⁻¹ à celle présente 50 cm plus haut. Mais la décroissance de l'oxygène s'accélère très probablement à l'approche du fond. Noter que la teneur de 7.3 mg/l en surélévation est une teneur moyenne du mois (en juillet-août) et que le simple fait que l'hypoxie ne puisse survenir qu'en morte-eau permet de diviser par deux la teneur moyenne en morte-eau. Etant donnée la respiration benthique, on peut supposer des valeurs inférieures à 2 au sol, en période critique.

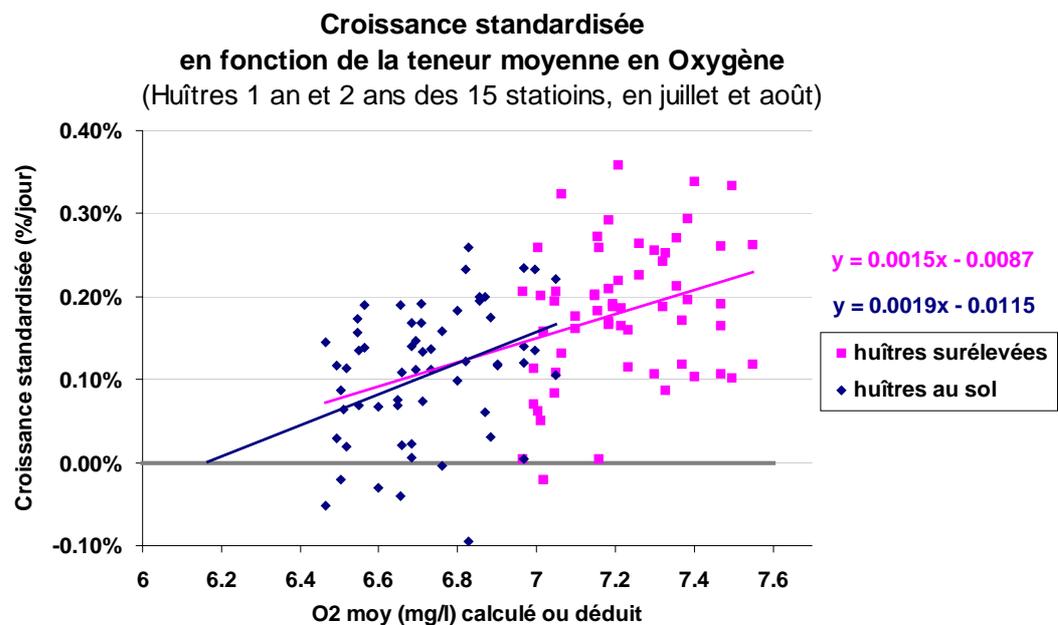


figure 53 : croissance standardisée des huîtres des 2 classes d'âge, en fonction de la teneur moyenne en O₂ : O₂ modélisé en surélévation ; O₂ déduit par soustraction de 0.5 mg/l pour les huîtres au sol.