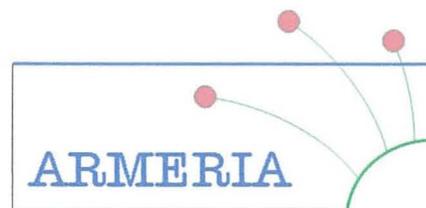




Institut Français de Recherche pour
l'Exploitation durable de la Mer

Programme Aquaculture Durable



Aquaculture Ressources Marines
Environnement : Recherche
Ingénierie Analyses

Etude épidémiologique des mortalités de naissain d'huîtres creuses observées en 2008 en France

Etude épidémiologique analytique

Rapport Final

Gwenhael Allain, novembre 2009

Sommaire

Introduction

1	Les faits : bilan de l'étude descriptive	3
1.1	Résultats	3
1.2	Hypothèses	13
2	Méthodologie proposée	14
2.1	Constitution d'une base de données élargie et calcul d'indicateurs relatifs aux mécanismes potentiels de mortalité	14
2.2	Etude des relations entre indicateurs et taux de mortalité	16
3	Mise en œuvre et premiers résultats	17
3.1	Actions engagées : récolte et traitement de données	17
3.2	Premiers résultats : analyse de données haute fréquence	19
	Relation entre apparition des mortalités et variations thermiques	
3.2.1	<i>Analyse des conditions d'apparition des mortalités 2009</i>	19
3.2.2	<i>Analyse des conditions d'apparition des mortalités 2008</i>	21
3.2.3	<i>Éléments sur les conditions d'apparition des mortalités 2007</i>	24
3.3	Actions à venir	26
3.4	Valorisation des résultats	27
4	Références bibliographiques	28

Introduction

A la suite des mortalités massives d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*) observées en France dans tous les bassins de production ostréicoles, une étude épidémiologique a été engagée. Débutée en octobre 2008, son objectif est d'aider à l'identification de la (ou les) cause(s) de ces mortalités. Elle comprend deux parties. Une première phase, descriptive, a consisté à décrire la distribution des mortalités dans le temps et l'espace, ainsi que la population touchée, puis à formuler des hypothèses concernant l'implication d'un ou de plusieurs facteurs de risque dans le phénomène observé. La seconde partie est une étude analytique dont l'objectif est de tester les hypothèses formulées lors de l'enquête épidémiologique descriptive, en étudiant l'association entre les facteurs de risque et la mortalité.

1 Les faits : bilan de l'étude descriptive

1.1 Résultats

Une base de données a été constituée à partir de 7237 déclarations de mortalité collectées par les Affaires Maritimes, les SRC et l'Ifremer (tableau 1).

Régions conchylicoles	Nombre de professionnels (CNC, 2008)	Affaires Maritimes	SRC	Divers	REPAMO	REMORA	CREAA	Total
NO	353	100	775	81	14	36		1006
BN	468	125	642	0	3			770
BS	714	161	351	0	9	24		545
PDL	405	77	36	55	4	4		176
PC	1273	3612	0	0	27	12	66	3717
AQ	455	109	157	0	9	8		283
MED	494	723	0	0	15	2		740
Total	4162	4907	1961	136	81	86	66	7237

Tableau 1 : origine des déclarations de mortalité recueillies par région conchylicole (du nord au sud) et nombre de concessionnaires par région (donnée CNC 2008).

Des unités communes d'espace (concession) et de temps (cycle morte-eau + vive-eau, soit une quinzaine de jours) ont été définies (tableau 2). Un travail important de correction, de vérification et de codage des données a été réalisé.

période	dates	période	dates
1	1-13 février	9	24 mai - 8 juin
2	14-26 février	10	9-23 juin
3	27 février - 13 mars	11	24 juin - 8 juillet
4	14-26 mars	12	9-24 juillet
5	27 mars - 11 avril	13	25 juillet - 7 août
6	12-24 avril	14	8-22 août
7	25 avril - 10 mai	15	23 août - 5 septembre
8	11-23 mai	16	6-20 septembre

Tableau 2 : périodes temporelles définies pour l'analyse des données de mortalité en 2008.

A partir de cette base déclarative, une analyse spatio-temporelle du phénomène de mortalité a été menée sous SIG. Elle fait apparaître plusieurs épisodes de mortalité touchant différents bassins d'élevage de manière quasi-simultanée (figures 1 à 5) :

- premiers cas dispersés de mortalités observés de la fin avril à la fin mai depuis la Méditerranée jusqu'en Bretagne Sud (dans l'ordre décroissant du nombre de cas : Etang de Thau, Etang de Leucate, Pertuis Breton, Baie de Bourgneuf, Bassin de Marennes-Oléron, Lac d'Hossegor, Golfe du Morbihan, Ria d'Etel, Rivière de Pénerf)
- première vague de mortalité fin mai – début juin touchant tous les secteurs précités et s'étendant à d'autres secteurs de Bretagne Sud (du Croisic à Auray) puis, au cours du mois de juin, de Bretagne Nord (premiers cas en Rade de Brest, Rivière de Penzé, Baie de Morlaix, Jaudy, Trieux, Baie de Paimpol, Cancale)
- deuxième vague de mortalité de la fin juin à la mi-juillet dans tous les secteurs précédemment cités, progression apparente vers l'ouest dans l'étang de Thau (Mèze-Marseillan), vers le sud en Charente-Maritime (Seudre, Pertuis de Maumusson, Bonne Anse), nouveaux secteurs atteints en Bretagne (Belon, Abers, Arguenon, Fresnaye, Rance) et phénomène explosif et simultané dans toute la Normandie (Ouest Cotentin, Est Cotentin, Baie des Veys, Meuvaines) où un seul cas avait été signalé précédemment (courant juin), premiers cas signalés dans le Bassin d'Arcachon
- troisième vague de mortalité, plus réduite, fin juillet - début août touchant l'Aquitaine (Bassin d'Arcachon, Hossegor) et « queue de phénomène » dans les autres secteurs
- quelques sites d'élevage ne semblent pas avoir été touchés par ce phénomène de mortalité (Trébeurden, Rivière du Goyen, Rivière de Pont-l'Abbé en Bretagne, Etang du Prévost en Languedoc-Roussillon, Etang de Diana en Corse). A l'étranger, quelques cas de mortalité ont été signalés en Irlande, au Portugal et au Maroc.

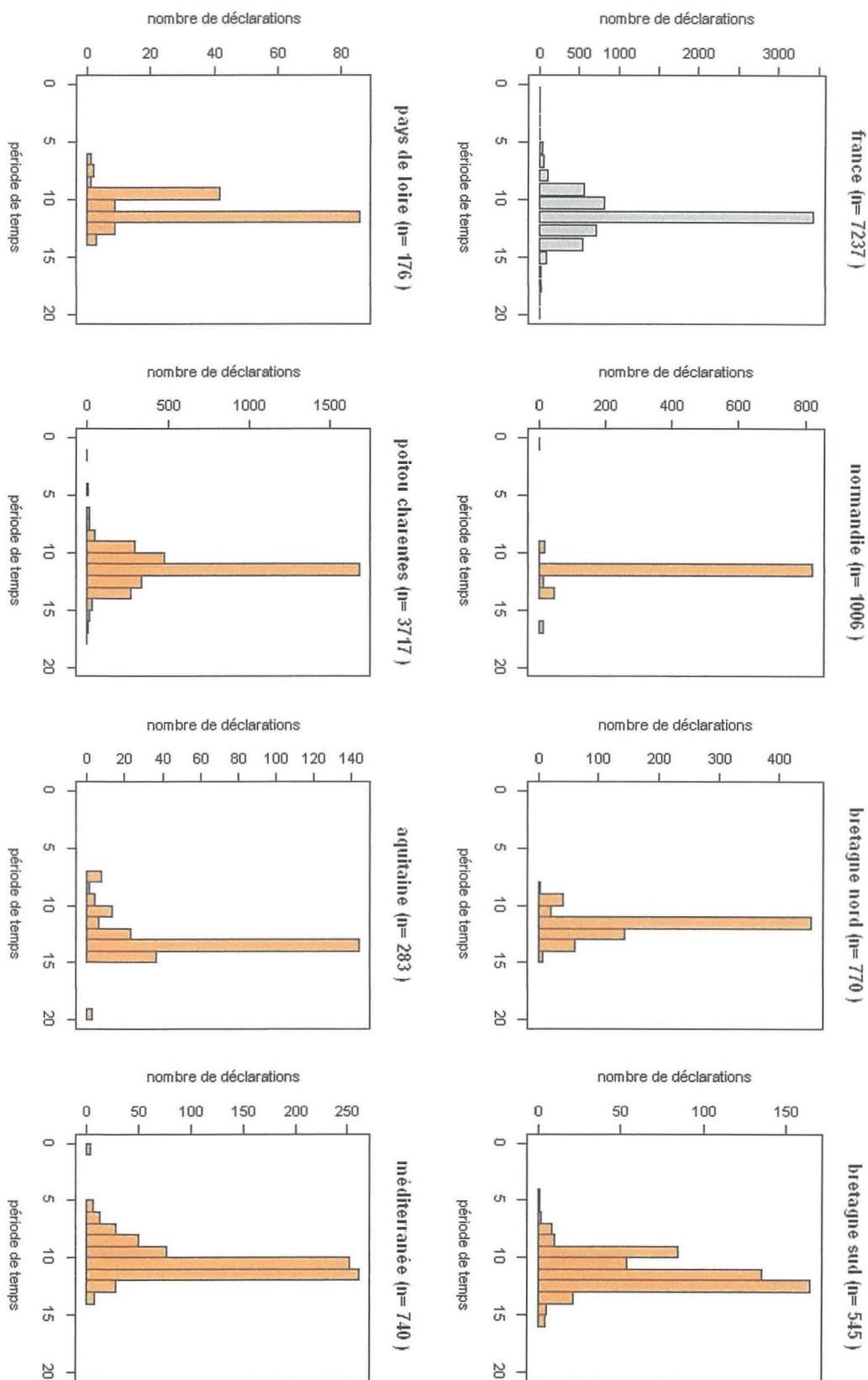


Figure 1 : Dynamique temporelle des mortalités 2008. A chaque cas de mortalité a été affectée une période de temps (unité : 1 cycle vive-eau + morte-eau, cf. tableau 2) : période de mortalité soit précisée dans la déclaration, soit attribuée par défaut comme la période unitaire précédant la date de déclaration. Le nombre de déclarations (n) est précisé pour chaque région conchylicole.

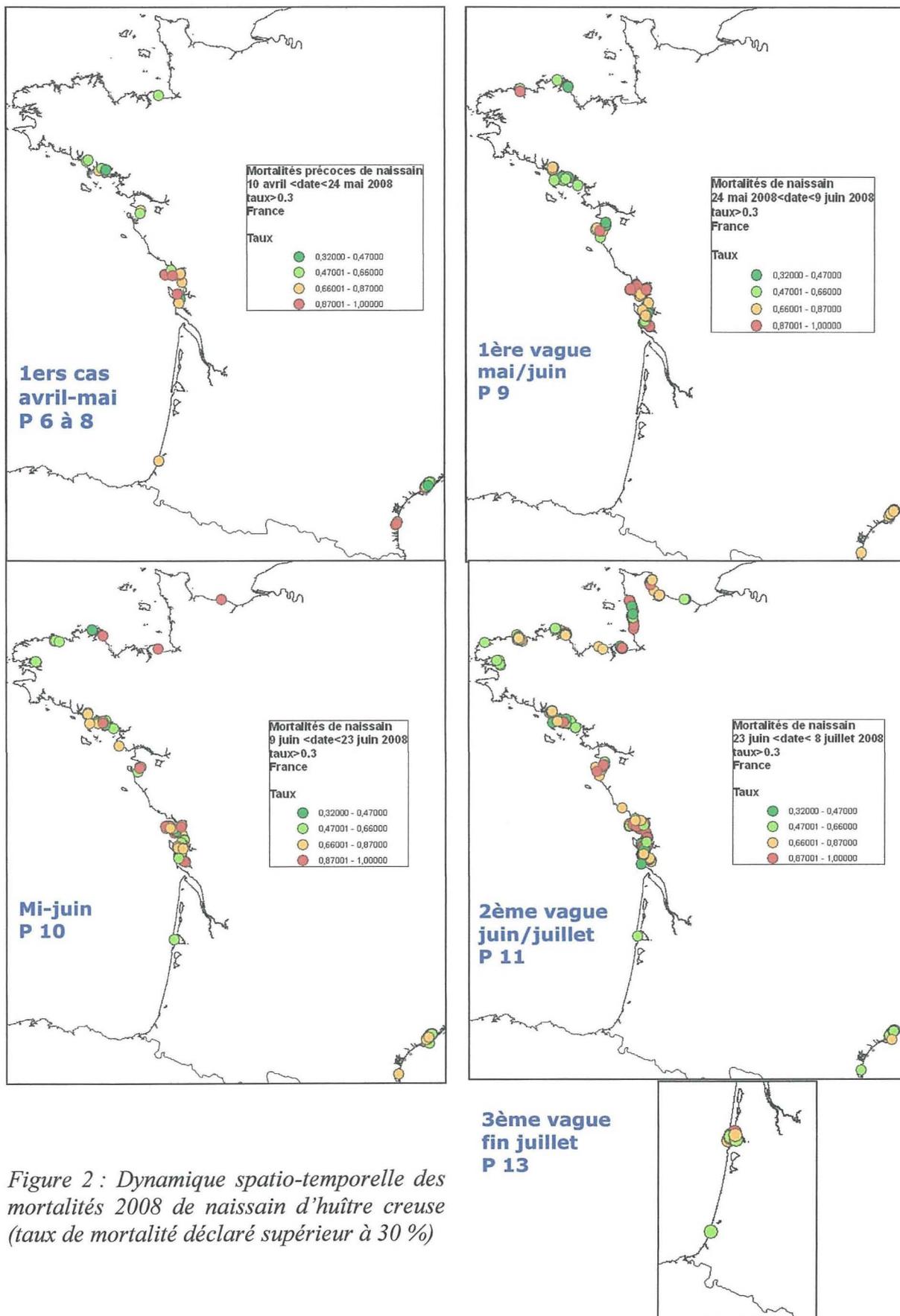
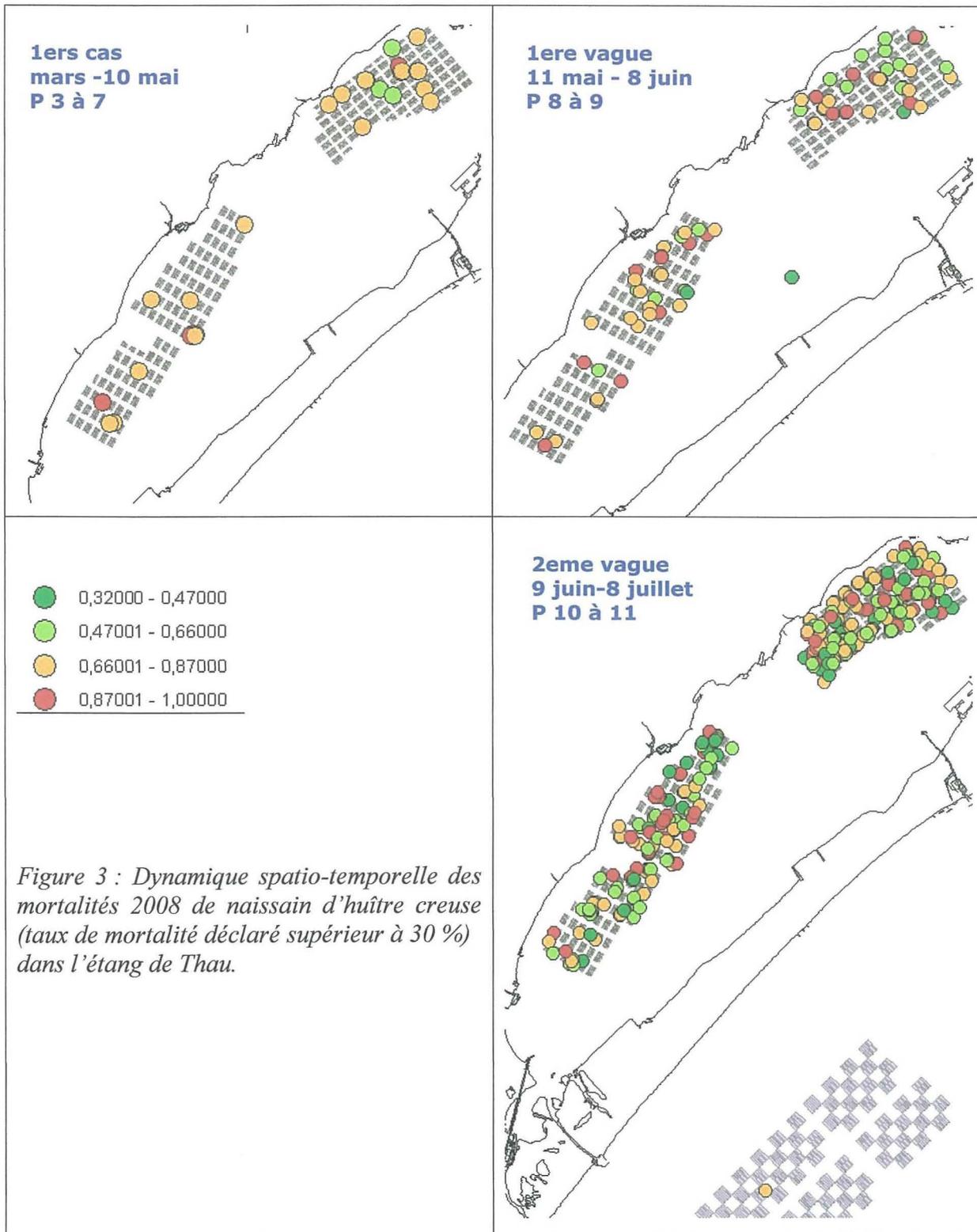
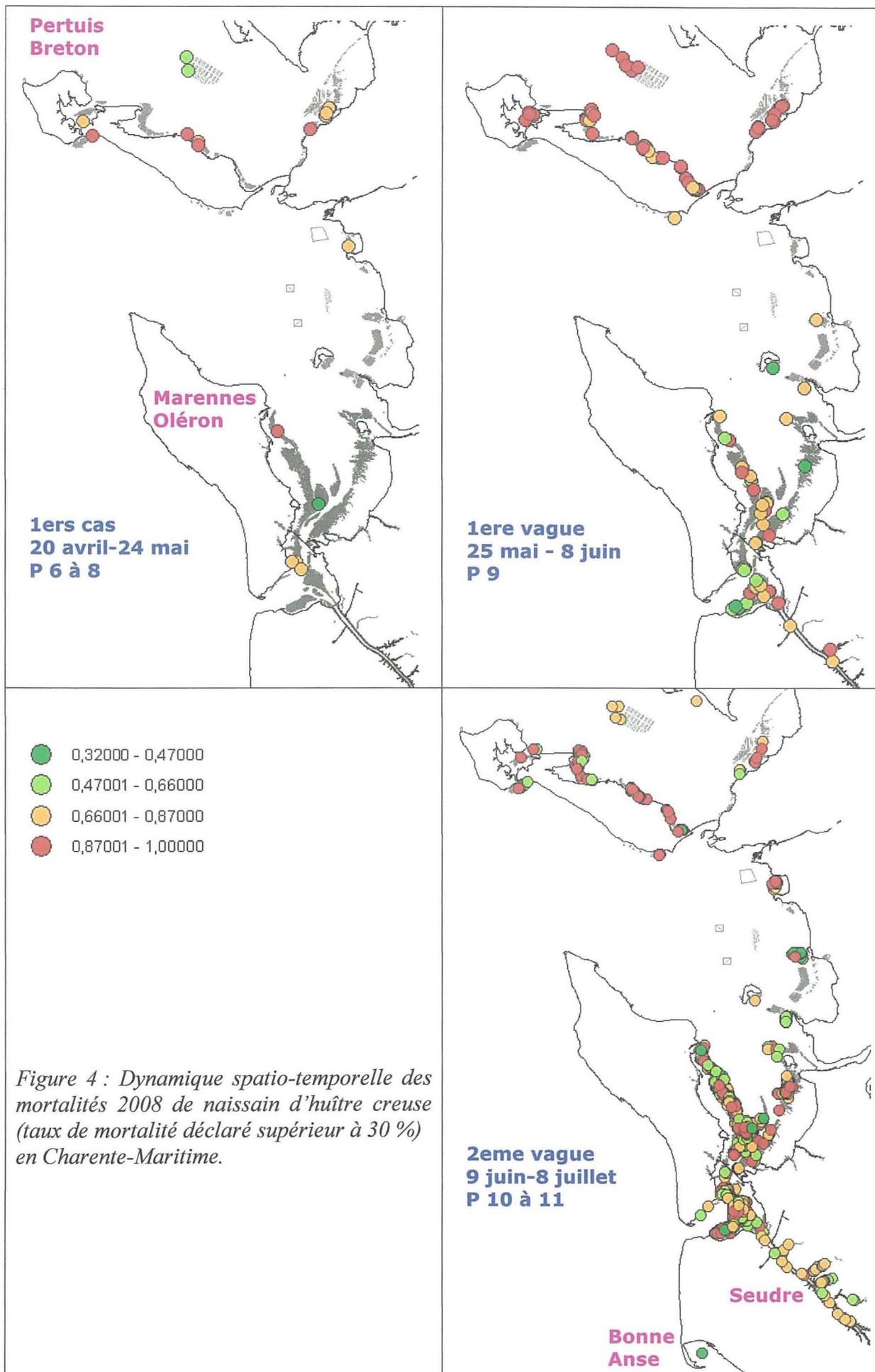


Figure 2 : Dynamique spatio-temporelle des mortalités 2008 de naissain d'huître creuse (taux de mortalité déclaré supérieur à 30 %)





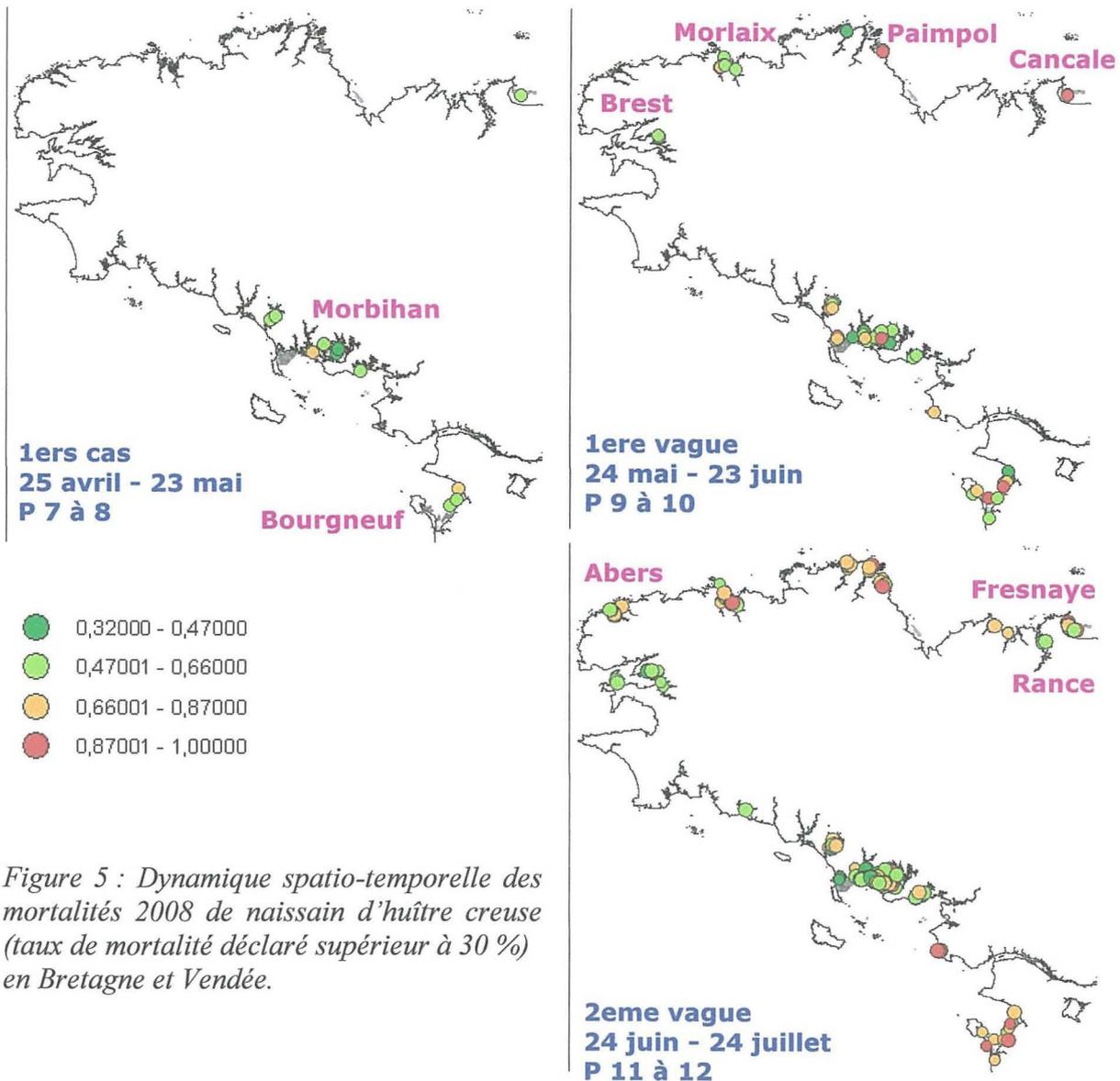


Figure 5 : Dynamique spatio-temporelle des mortalités 2008 de naissain d'huître creuse (taux de mortalité déclaré supérieur à 30 %) en Bretagne et Vendée.

Les relations entre le taux de mortalité, l'âge des individus et leur origine ont été examinées. Le naissain (huîtres de moins d'un an) présente les taux de mortalité les plus élevés, dans tous les bassins d'élevage (Fig. 6). Les naissains de captage et d'écloserie présentent des taux de mortalité comparables (Fig. 7). En outre, l'analyse ne permet pas à ce stade de mettre en évidence une précocité de la mortalité liée à l'âge ou à l'origine des lots.

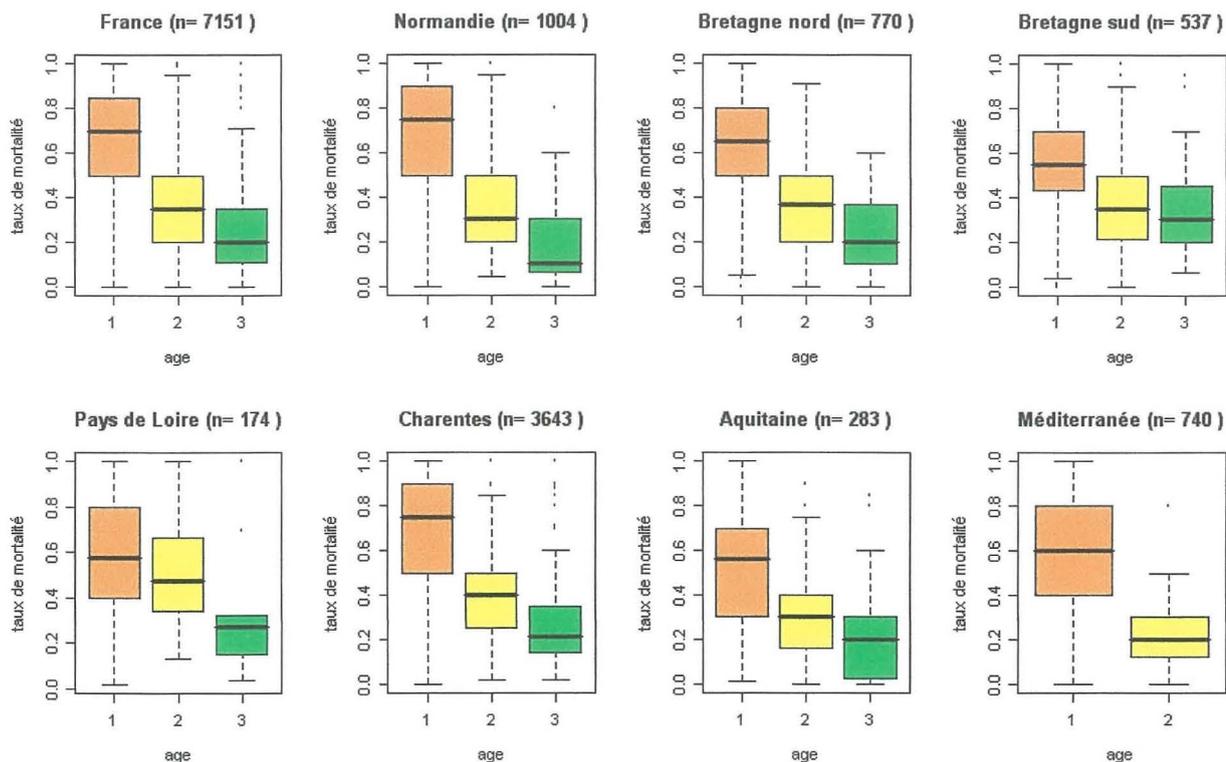


Figure 6 : Taux de mortalité en fonction de l'âge du naissain (orange : moins d'1 an, jaune : de 1 à 2 ans, vert : plus de 2 ans) dans les déclarations de mortalité 2008. Le nombre de déclarations (n) est précisé pour chaque région conchylicole.

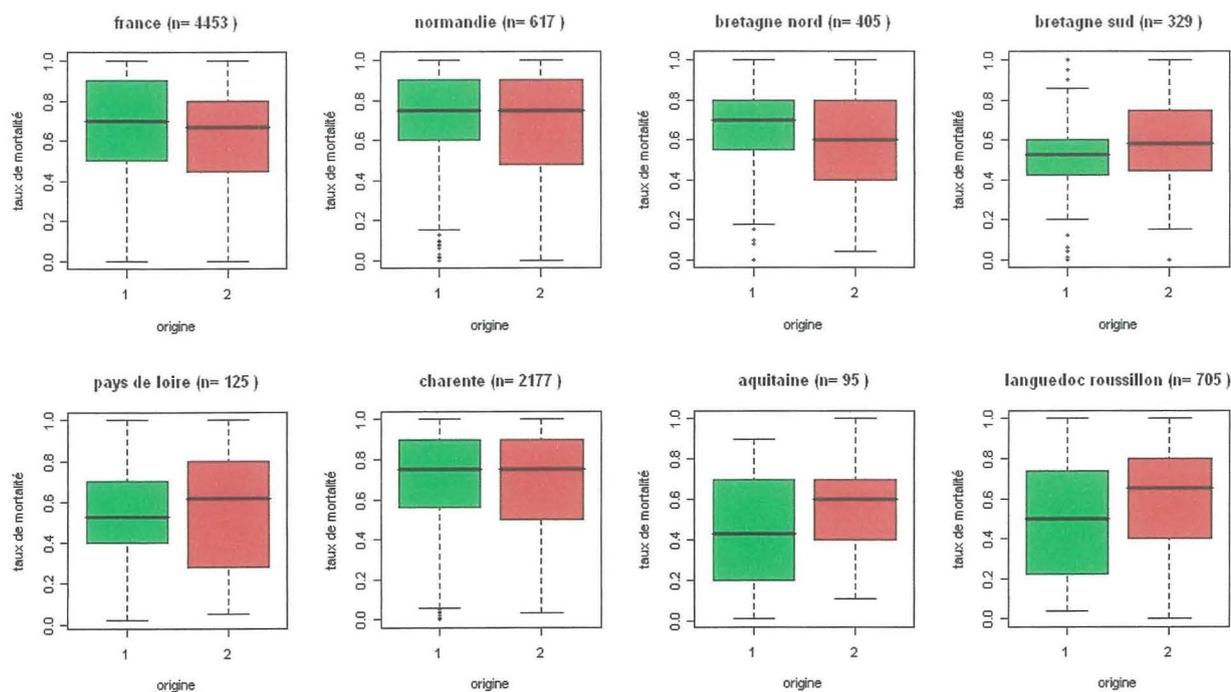


Figure 7 : Taux de mortalité en fonction de l'origine du naissain (vert : naissain de captage, rouge : naissain d'écloserie) dans les déclarations de mortalité 2008. Le nombre de déclarations (n) est précisé pour chaque région conchylicole.

La base de données déclaratives fournit, de plus, des informations sur les caractéristiques des stocks en élevage et les pratiques culturales dans les différentes régions. Les données sur les densités en élevage et les manipulations de lots sont en trop faible nombre pour pouvoir être utilisées. La dynamique des transferts de naissain (4600 cas de transferts déclarés en 2007-2008) a en revanche été examinée dans le temps (Fig. 8) et dans l'espace (Fig. 9). Le naissain provenant du captage 2007 et détroqué début 2008, a été majoritairement transféré entre mars et juin 2008. Pour le naissain d'écloserie, les transferts ont été principalement observés entre juillet et novembre 2007 (il s'agit alors du naissain produit en écloserie en 2007) et entre mars et juin 2008 (naissain d'écloserie produit en 2007 puis premiers lots de naissain produit en 2008 à partir de juin).

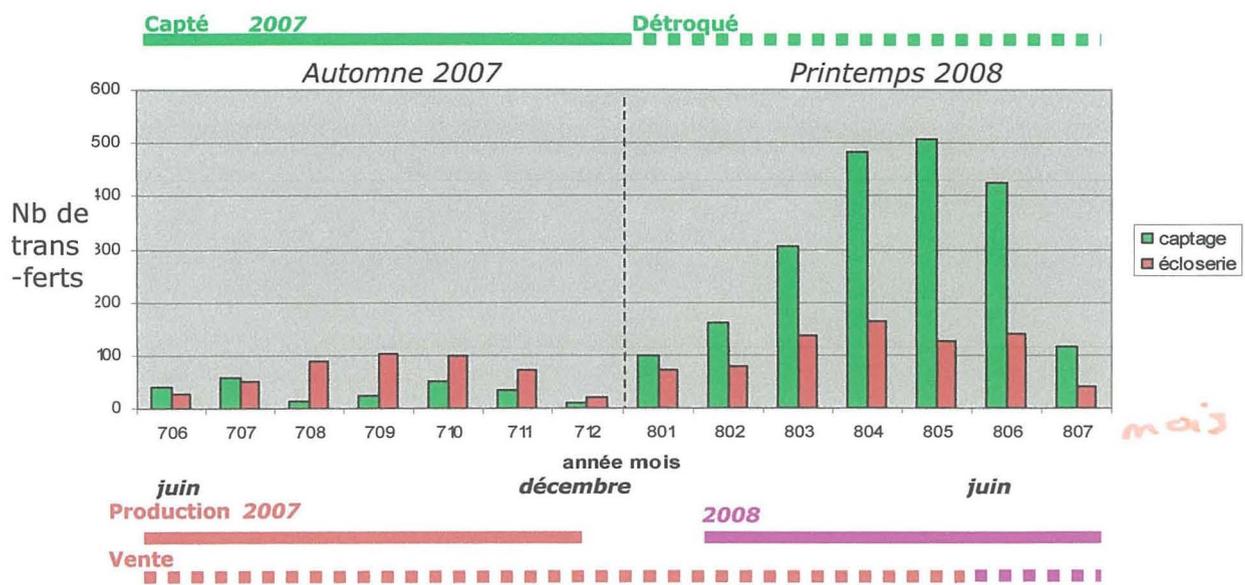


Figure 8 : Nombre de transferts de naissain par mois (vert : naissain de captage, rouge : naissain d'écloserie) signalés dans les déclarations de mortalité 2008. Les barres horizontales précisent en outre, de haut en bas : l'état du naissain de captage transféré (sur capteurs/détroqué), la période de production de naissain 2007 et 2008 par les écloseries (vide sanitaire en décembre-janvier) et la période de vente du naissain d'écloserie produit en 2007 (vendu principalement jusqu'à mai 2008) et en 2008 (vendu principalement à partir de juin 2008).

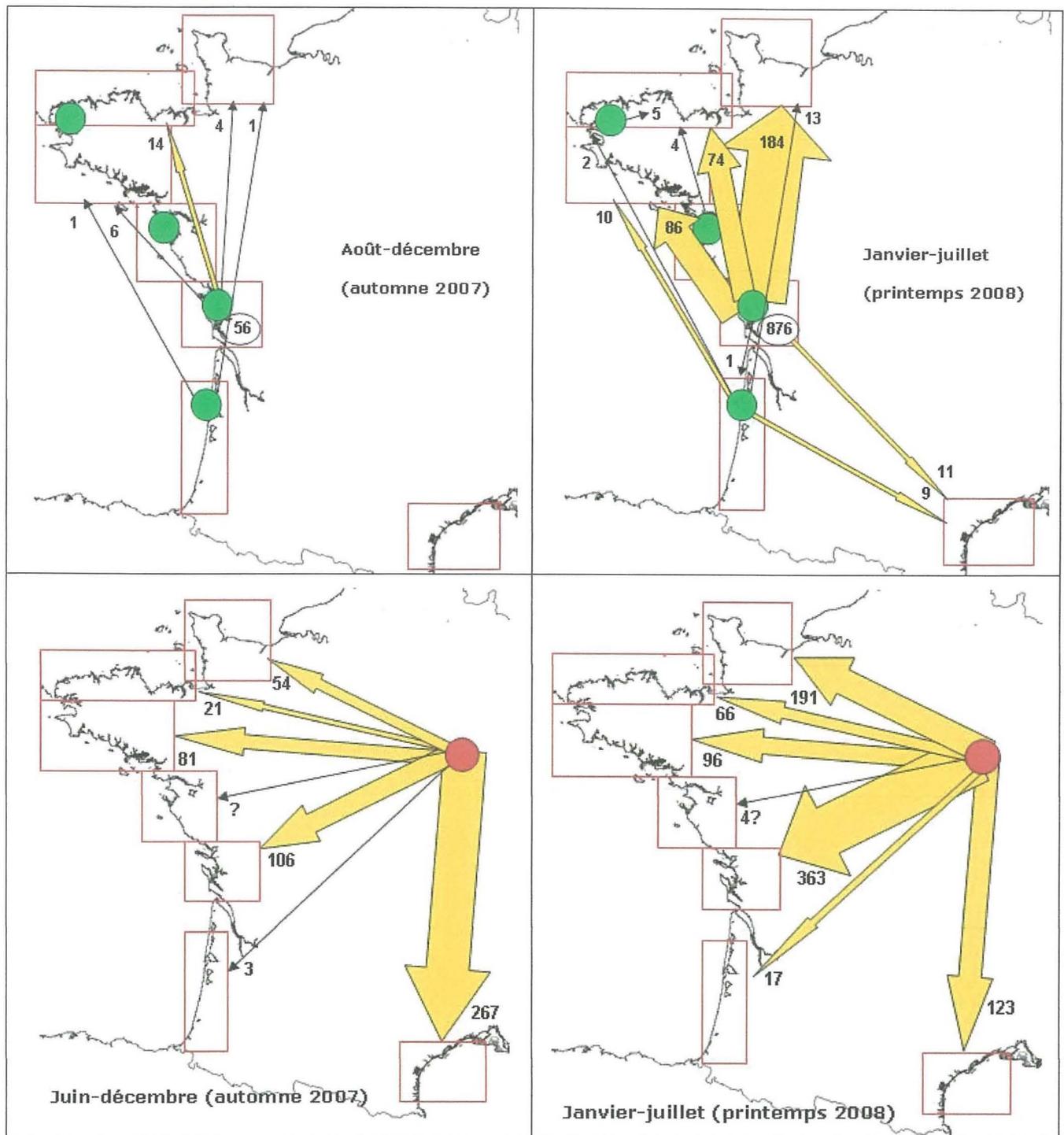


Figure 9 : Dynamique des transferts de naissain de captage (haut) et d'écloserie (bas) signalés dans les déclarations de mortalité 2008 (points verts : bassins de captage, point rouge : ensemble des sites de production et de stockage de naissain d'écloserie). Les régions conchylicoles sont encadrées en rouge. Les nombres correspondent aux transferts de naissains déclarés, sans précision du volume transféré. La taille des flèches est indicative du nombre de transferts déclarés. Les cartes de gauche correspondent au deuxième semestre 2007 et celles de droite au premier semestre 2008, conformément à la saisonnalité des transferts montrée par la figure 8.

1.2 Hypothèses

L'analyse comparée des dynamiques de transfert et de mortalité permet de *formuler des hypothèses* et *d'identifier des lacunes* à combler afin d'améliorer la compréhension du phénomène des mortalités 2008 et d'en identifier les causes.

L'analyse spatio-temporelle des mortalités en 2008 a fait apparaître plusieurs épisodes de mortalité de naissain touchant plusieurs bassins d'élevage de manière quasi-simultanée. Ces observations posent la question de l'origine du phénomène et du lien éventuel entre les cas déclarés dans différents bassins et entre les épisodes successifs. Plusieurs scénarii peuvent être envisagés afin d'expliquer les mortalités observées et leur cinétique :

- des conditions environnementales particulières en 2008 et simultanées dans plusieurs bassins ont pu fragiliser le naissain en élevage par des mécanismes écophysiologiques. Ces conditions auraient également pu favoriser la persistance et/ou la multiplication d'agents infectieux dans le milieu marin (virus OsHV-1 et *Vibrio*), conduisant à une forte probabilité d'infection des naissains fragilisés. Ce type de scénario a été proposé dans le cadre du projet Morest (2007). Cette situation aurait alors provoqué des vagues épidémiques observées simultanément dans plusieurs secteurs d'élevage (hypothèse 1).
- l'origine du phénomène pourrait être limitée géographiquement à certains sites ou bassins de production de naissain. Ce naissain, fragilisé par des causes propres à ces sites, pourrait avoir été infecté par des agents présents dans le milieu environnant ou bien passer de l'état de porteur sain d'agents infectieux à celui de malade. Les pratiques culturales (densité d'élevage, puis transfert de ce naissain au premier semestre 2008) pourraient alors avoir favorisé la dissémination des agents infectieux, via le naissain malade, vers les autres bassins d'élevage (hypothèse 2).
- Ces deux hypothèses ne sont pas exclusives, une addition des facteurs de stress et des transferts massifs pouvant contribuer à une amplification exceptionnelle des mortalités (hypothèse 3).

Le programme Morest (Samain et Mc Combie, 2007) a permis d'identifier les facteurs de risque liés aux facteurs environnementaux. Plusieurs études ont analysé ces paramètres dans le but d'expliquer les mortalités 2008, à l'échelle nationale (Pouvreau *et al*, 2008 ; Soletchnik, 2008) et à l'échelle de plusieurs bassins de production (Mazurié *et al*, 2008 ; Pernet *et al*, 2008 ; Sotetchnik *et al*, 2009 ; Ropert *et al*. sous presse ; Anon., 2009 [1] ; Anon., 2009 [2] ; Anon., 2009 [7]). Il s'agit de paramètres météorologiques (pluviométrie, températures saisonnières, ...), hydrologiques (température, salinité, ...), trophiques (chlorophylle a, succession de populations phytoplanctoniques, ...). Ces données sont disponibles dans des bases de données (données Ifremer REPHY, Previmer et données hautes fréquences, accessibles notamment dans Quadriga ; données Météo-France).

Les facteurs de risque liés aux agents infectieux ont été identifiés au travers des résultats d'analyses en pathologie réalisées dans le cadre du Réseau Pathologie et Mortalité (base de données Repamo, Anon., 2009 [5]) et d'études effectuées par le Laboratoire de Génétique et Pathologie de l'Ifremer (Anon., 2009 [3] ; Anon., 2009 [4]). Il s'agit également de données sur les pratiques d'élevage (données sur les transferts et les densités en élevage) renseignées pour partie dans la base de données déclaratives.

2 Méthodologie proposée

L'étude épidémiologique analytique se propose d'identifier les causes et les événements directement ou indirectement associés au phénomène de mortalité des huîtres creuses. L'objectif est de tester et de hiérarchiser l'influence des différents facteurs de risque potentiellement explicatifs des variations des mortalités observées.

Nous proposons, dans le cadre de l'étude analytique, de confronter les données déclaratives à d'autres sources de données, afin de tester un certain nombre de mécanismes écophysologiques et infectieux potentiellement explicatifs du phénomène. Pour évaluer l'influence de ces mécanismes sur les mortalités, nous proposons de réaliser une analyse des interactions entre des indicateurs environnementaux, des indicateurs relatifs aux pratiques d'élevage et la dynamique spatio-temporelle des mortalités mise en évidence dans l'étude descriptive.

Cette étude est structurée en deux grandes étapes.

2.1 Constitution d'une base de données élargie et calcul d'indicateurs relatifs aux mécanismes potentiels de mortalité

La base de données déclaratives, qui représente un ensemble de 7250 observations réparties sur neuf mois et sur l'ensemble du territoire national, constitue un outil précieux pour améliorer la compréhension du phénomène des mortalités 2008.

La première étape de l'étude proposée consiste à étendre la base de données actuelle en y intégrant de nouvelles informations, notamment environnementales, disponibles dans des bases de données existantes (citées ci-dessus). Ce travail correspond à la construction d'indicateurs à l'échelle des unités de temps et d'espace de la base déclarative, chaque nouvel indicateur correspondant à une nouvelle colonne de la base (chaque ligne = un cas de mortalité).

Ces indicateurs fournissent des informations correspondant à des mécanismes potentiellement explicatifs des mortalités et développés au cours de travaux de recherche (Samain et Mc Combie, 2007 ; Pouvreau *et al.*, 2008 ; Soletchnik *et al.*, 2007 ; Soletchnik, 2008 ; Mazurié *et al.*, 2008 ; Pernet *et al.*, 2008 ; Soletchnik *et al.*, 2009 ; Ropert *et al.* sous presse; Arzul et Renault, 2002 ; Binesse *et al.*, 2008 ; Farley, 1992 ; Le Roux *et al.*, 1995 ; Meyers *et al.*, 1990 ; Thompson *et al.*, 2005 ; Renault *et al.*, 1995 ; Sauvage *et al.*, sous presse ; Anon., 2009 [0] ; Anon., 2009 [1] ; Anon., 2009 [2] ; Anon., 2009 [3] ; Anon., 2009 [4] ; Anon., 2009 [5] ; Anon., 2009 [6] ; Anon., 2009 [7]).

En se basant sur une échelle temporelle, on peut les regrouper en trois types (cf. tableau ci-contre):

- **indicateurs événementiels** : calculés sur des périodes de quelques jours à quelques semaines précédant la date de mortalité, ou correspondant à la période de transfert
- **indicateurs conjoncturels** : calculés sur une période s'étendant du début de l'hiver à la date de mortalité, en se référant au(x) site(s) de présence du naissain (plusieurs si transfert)
- **indicateurs structurels** : calculés sans référence au temps

Cette base de « cas » de mortalité étant constituée, il est proposé de l'étendre aux « témoins » de mortalité, c'est-à-dire d'ajouter de nouvelles lignes à la base correspondant aux lieux (sites) et dates

(périodes d'une quinzaine de jours) pour lesquels aucune mortalité n'a été observée (taux de mortalité fixé à zéro), mais pour lesquels les indices conjoncturels et événementiels peuvent être calculés. On pourra ainsi comparer, à la date de la première vague de mortalité par exemple, les conditions (décrites au travers de la batterie d'indicateurs) correspondant à des cas (Etang de Thau, Pertuis Breton) et des témoins (Rade de Brest, Baie des Veys) encore indemnes à cette période.

Type	Numéro Code	Opérateur	Paramètre	Source	Mécanisme potentiel de mortalité
Indicateurs événementiels : calculés sur une période de quelques jours à semaines a. précédant la date de mortalité b. correspondant à la date de transfert	1.Te 2.Se 3.Pe 4.Ce 5.Oe	Variance	Température Salinité Précipitations Paramètres trophiques Oxygène dissous	Réseaux de mesures à haute fréquence (Smatch, Marel...) Rephy Quadrige Previmer, Cersat Météo France	Influence de chocs thermiques, dessalures brutales, apports de nutriments et polluants par lessivage, stress trophiques
	6.Be	Variance	Concentration en algues toxiques	Rephy Quadrige	Influence de blooms d'algues toxiques
	7.Ne	Somme	Nombre de transferts depuis différentes origines	Base déclarative Bons de transport	Facteurs de stress et/ou de contamination
	8.Tt 9.St 10.Ct	Différence	Température Salinité Paramètres trophiques	Réseaux HF Rephy Quadrige Previmer	Stress lié au contraste entre environnement de départ et d'arrivée
	11.Ts		Température de l'air	Météo France	Stress lié au transfert
Indicateurs conjoncturels : calculés sur une période de quelques mois précédant la date de mortalité, en se référant au(x) site(s) de présence du naissain	12.Tc 13.Sc 14.Pc 15.Cc	Somme cumulée	Température Salinité Précipitations Paramètres trophiques	Réseaux de mesures à moyenne fréquence : Rephy Quadrige Previmer Météo France	Influence des conditions environnementales (hiver doux, printemps pluvieux, etc.) sur les huîtres et les agents infectieux
	16.Nc	Somme cumulée	Nombre de transferts depuis différentes origines	Base déclarative Bons de transport	Facteurs de stress et/ou de contamination
Indicateurs structurels : calculés sans référence au temps	17.Bs		Bathymétrie (profondeur) du parc où une mortalité a été déclarée	Base de données bathymétriques Cadastre conchylicole (latitude-longitude)	Influence observée de la position sur l'estran (exposition à un agent, accès à la nourriture ou autre)
	18.Ns		Origine du naissain	Base déclarative	Source de contamination
	19.Ds	Densité d'élevage = Ratio	Nombre d'animaux en élevage Surface de concession	Déclarations au titre des calamités agricoles 2008	Influence de la densité (concurrence trophique, contamination favorisée ou autre)

2.2 Etude des relations entre indicateurs et taux de mortalité

Une analyse statistique de la nouvelle base de données ainsi constituée sera réalisée, afin d'examiner les relations entre les différents indicateurs et le taux de mortalité déclaré. Elle permettra de hiérarchiser ces facteurs de risque et les fenêtres de variabilité associées. Le taux de mortalité peut être considéré comme une variable aléatoire continue. Il s'agit d'une prévalence apparente ou proportion sur le nombre d'occurrences (résultat de comptage ou d'estimation portant sur une ou plusieurs poches) « d'échec » (mortalité d'un individu) ou de « succès » (survie d'un individu).

L'objectif principal est de tester et de hiérarchiser l'influence des différents indicateurs potentiellement explicatifs sur les variations de la variable « taux de mortalité » dans le temps et dans l'espace. Ces indicateurs correspondent à des variables continues ou factorielles selon les cas.

La *première approche* proposée consistera en une **analyse des correspondances** (Saporta, 1990) qui correspond en épidémiologie à une analyse de l'association entre maladie (mortalité) et facteurs de risque (Bouyer *et al.*, 1995).

Elle implique de distinguer des « cas » et des « témoins », définis selon des critères portant sur le taux de mortalité, le temps et/ou l'espace. Si l'on s'intéresse à la phase de démarrage des mortalités afin d'en caractériser les conditions d'apparition et les sources potentielles, on peut par exemple définir un groupe de « cas » correspondant aux déclarations de mortalités (lignes de la base de données) de taux supérieur à 30% survenues avant le début juin (1ers cas + 1ere vague), par opposition au groupe de « témoins » correspondant aux cas postérieurs dans le temps (*i.e.* toujours vivants au moment de la première vague).

Cette méthode requiert également de définir des facteurs de risque, sous la forme de variables dichotomiques construites à partir des indices calculés (exemples : origine du naissain x / origine du naissain non x, paramètre supérieur / inférieur à une valeur-seuil, etc.). On peut alors, pour chaque facteur de risque défini, estimer un risque relatif, c'est-à-dire le nombre par lequel le risque de mortalité est multiplié en présence de l'exposition à ce facteur de risque (associé à un intervalle de confiance). Des techniques permettent ensuite de caractériser les différentes sources de biais et d'erreurs ainsi que certaines interactions entre facteurs de risque.

Une *seconde approche* consistera à construire un **modèle de régression multivariée** (Draper et Smith, 1998 ; Bouyer *et al.*, 1995) et des analyses de variance. Cette approche permet de mieux prendre en compte les interactions entre plusieurs facteurs de risque (ou variables explicatives) et surtout de considérer directement des variables quantitatives ou factorielles (*i.e.* la plupart des indices calculés, *cf.* tableau).

Le cadre des modèles linéaires généralisés (Draper et Smith, 1998) permet, par rapport à la régression linéaire classique, de ne pas poser d'hypothèse *a priori* sur la forme de la relation entre variables explicatives et taux de mortalité. Le cadre des modèles additifs généralisés (Hastie et Tibshirani, 1990) offre encore plus de souplesse puisqu'il ne nécessite pas de spécifier cette relation de manière paramétrique *a priori*, mais l'interprétation des résultats peut se révéler plus délicate (*cf.*

Allain *et al.*, 2001 et 2007 pour des exemples d'application aux mortalités larvaires en milieu marin).

Des outils robustes de sélection « pas à pas » de modèles successifs (test exhaustif de tous les modèles à une variable, puis à deux, à trois variables combinées, etc.) permettent de hiérarchiser l'ensemble des indices explicatifs et de sélectionner un ou plusieurs modèles « optimaux », c'est-à-dire qui permettent d'expliquer une part importante des variations du taux de mortalité (caractère explicatif) à l'aide d'un nombre réduit de variables significatives (caractère économe). Le caractère réaliste ou la capacité à interpréter facilement les résultats du modèle en fonction des connaissances acquises intervient enfin dans ce processus de sélection.

La multiplicité des sites et des dates de mortalité déclarées permet d'explorer une large gamme de variabilité des conditions environnementales et culturelles. Le travail d'analyse permet de hiérarchiser les facteurs de risque et les fenêtres de variabilité associées. L'interprétation de ces résultats en termes de causalité potentielle peut servir de base de travail pour formuler une série de recommandations, relatives à l'organisation de la filière ostréicole et à des mesures d'urgence pour faire face à ce type de phénomène.

3 Mise en œuvre et premiers résultats

3.1 Actions engagées : récolte et traitement de données

La première action a consisté en la récolte de données auprès de différents interlocuteurs de l'Ifremer : données de mesures à haute fréquence (F. Pernet LERLR, S. Guesdon LERPC, JF Bougé LERMPL, S. Pouvreau DPFOM Argenton, M. Repecaud Brest, M. Ropert LERN), données de mesures à moyenne fréquence (extraction sous Quadrige2 avec Laurence Miossec), données Météo-France (F. Pernet, S. Guesdon, JF Bougé, S. Pouvreau, M. Ropert), données de l'Observatoire Conchylicole (S. Pouvreau). Des contacts ont en outre été pris avec l'équipe Dyneco/Physed de Brest pour l'obtention de données bathymétriques et sédimentaires.

La seconde action a consisté en un travail de constitution d'une base de données rassemblant les observations de mortalité et un ensemble d'indicateurs calculés à partir des données récoltées ci-dessus. Il est vite apparu que les échelles temporelles et spatiales très différentes d'obtention de ces données impliquent un traitement différencié selon le type d'indicateur étudié :

- indicateurs événementiels : une base de données regroupant les données de mesures issues d'une dizaine de sondes haute fréquence réparties sur le littoral français et les données déclaratives issues des bassins ou sites conchylicoles voisins de ces sondes (tableau 3)
- indicateurs conjoncturels : une base de données regroupant les données de mesures issues d'une quarantaine de points de mesure du réseau REPHY répartis sur le littoral français et les données déclaratives issues des bassins ou sites conchylicoles correspondants (tableau 4)
- indicateurs structurels : une base de données regroupant les données bathymétriques et/ou relatives aux densités d'élevage pour les bassins où celles-ci sont disponibles et les données déclaratives issues des bassins conchylicoles correspondants (en construction)

Bassin ou site d'élevage	Sonde de mesure à haute fréquence
Baie des Veys	Marel Estran Baie des Veys
Baie de Morlaix	Morlaix
Rivière de Penzé	Penzé
Rade de Brest	Pointe du Château (Baie de Daoulas)
Baie de Quiberon	Men er Roué
Baie de Bourgneuf	La Coupelasse
Pertuis Breton	Razlec Nord
Bassin de Marennes-Oléron	Razlec Agnas
Estuaire de la Seudre	Razlec Seudre
Bassin d'Arcachon	Le Tès
Etang de Thau	Marseillan

Tableau 3 : bassins d'élevage (et sondes de mesure HF correspondantes) utilisés pour le calcul d'indicateurs événementiels des mortalités 2008

Bassin ou site d'élevage	Point de mesure REPHY	Bassin ou site d'élevage	Point de mesure REPHY
Meuvaines	<i>Asnelles-Meuvoines</i>	Crac'h St Philibert	<i>Kerisper</i>
Baie des veys	<i>Géfosse</i>	Rivière d'Auray	<i>Kerivaud</i>
St vaast	<i>La Hougue</i>	Golfe du Morbihan	<i>Creizic</i>
Carteret	<i>Denneville</i>	Rivière de Pénerf	<i>Pointe er Fosse</i>
Gouville	<i>Pointe Agon sud</i>	Pénestin Pen Bé	<i>Ouest Loscolo</i>
Chausey	<i>Chausey</i>	Le Croisic	<i>Le Croisic (a)</i>
Cancale	<i>Cancale nord (b)</i>	Baie de Bourgneuf	<i>Bois de la Chaise (a)</i>
Rance	<i>Port Saint Hubert</i>	Côte vendéenne	<i>Anse du Piquet</i>
Arguenon fresnaye	<i>St Cast</i>	Filières Pertuis Breton	<i>Filière w</i>
Paimpol	<i>Bréhat</i>	Pertuis Breton	<i>L'Eperon (terre)</i>
Trieux	<i>Loguivy</i>	Pertuis Antioche	<i>Le Cornard</i>
Baie de morlaix	<i>Pen al Lann</i>	Bassin de Marennes	<i>Boyard</i>
Rivière de Penzé	<i>Pont de la Corde</i>	Bassin d'Arcachon	<i>Teychan bis</i>
Abers	<i>Argenton</i>	Hossegor	<i>Hossegor</i>
Rade de brest	<i>Lanvéoc</i>	Etang de Leucate	<i>Parc Leucate 2</i>
Belon	<i>Port de Bélon</i>	Thau mèze	<i>Marseillan (a)</i>
Ria d'Etel	<i>Port d'Etel</i>	Thau bouzigues	<i>Bouzigues (a)</i>
Le Pô Carnac	<i>Men er Roue</i>	Aresquiers/Marseillan	<i>Sète mer</i>

Tableau 4 : bassins d'élevage (et sondes de mesure HF correspondantes) utilisés pour le calcul d'indicateurs conjoncturels des mortalités 2008

3.2 Premiers résultats : analyse de données haute fréquence

Relation entre apparition des mortalités et variations thermiques

L'épisode de mortalité qui s'est produit au printemps-été 2009 nous a amené à réaliser une première analyse des données recueillies en adoptant une méthode comparative, ciblée sur les conditions d'apparition des mortalités.

L'étude épidémiologique analytique porte sur les mortalités 2008, dont la dynamique complexe (expansion, épisodes successifs) a été montrée par l'étude épidémiologique descriptive. Au contraire, les mortalités 2009 observées notamment via l'Observatoire Conchylicole de l'Ifremer, montrent une dynamique simple (un épisode, du sud au nord de la France).

On se place sous l'hypothèse suivante : les mortalités 2008 et 2009 sont liées au même phénomène, un nouveau facteur de mortalité (appelé « F » par commodité) apparu en 2008 et présent dans toute la France en 2009.

Sous cette hypothèse, il semble intéressant d'analyser les conditions d'apparition des mortalités en 2009, puis de tester si le même modèle s'applique en 2008.

3.2.1 Analyse des conditions d'apparition des mortalités 2009

A l'aide des mesures effectuées par l'Observatoire Conchylicole, on a donc examiné les variations des paramètres *Salinité* et *Température* (moyennes par jour) au cours des périodes d'apparition des mortalités observées (tous les 15 jours en moyenne) sur les 13 sites.

L'analyse fine de ces données (tableau 5) met en évidence *deux phénomènes communs à tous les sites* pendant les périodes d'apparition des mortalités :

1- le passage d'un **seuil thermique** : la température dépasse **16°C** au cours de cette période (ou quelques jours avant) et se maintient au-dessus de cette valeur

2- une **augmentation rapide et continue** de la température : un calcul systématique des écarts thermiques sur une durée de 1 à 15 jours pour chaque période montre que **la température augmente continûment pendant 7 jours consécutifs** sur tous les sites sauf Arcachon (où elle se stabilise après 4 jours), enregistrant en moyenne une hausse de **+2°C en 4 jours** ($1.24 < \Delta T < 3.44$) ou **+2.6°C en 7 jours** ($1.52 < \Delta T < 4.10$).

Les variations de **salinité** pendant les périodes d'apparition des mortalités sont en revanche très **variables et hétérogènes** en fonction des sites.

Ce phénomène synchrone de franchissement des 16°C (seuil + saut thermique) et d'apparition des mortalités s'observe-t-elle en 2008 ?

Site	Thau	Arcachon	Marennnes	Ile de Ré	Bouin	Pénerf	Golfe 56	Brest	Morlaix	Cancale	W Cotentin	min	max	moy.
Période apparition	28/04 - 11/05	08/05-27/05	07/05-27/05	27/05 - 10/06	26/05-24/06	26/05-03/06	27/05-09/06	27/05 - 09/06	23/06-09/07	27/05-22/06	09/06-22/06			
Taux de mortalité	0.4	0.7	0.5	0.6	0.5	0.6	0.5	0.2	0.7	0.7	0.8	0.2	0.8	0.6
T min	15.8	16.2	15.2	16.3	16.7	15.2	16.1	15.5	15.5	15.2	15.7	15.2	16.7	15.8
T max	19.9	19.2	17.6	18.8	20.8	19.3	19.1	17.7	17.1	17.6	18.1	17.1	20.8	18.7
T moy	17.7	17.7	16.1	17.8	18.9	17.4	17.8	16.8	16.3	16.5	17.2	16.1	18.9	17.3
$\Delta T1j$	0.9	0.6	0.7	1.0	1.2	1.6	0.6	0.7	0.5	0.6	0.6	0.5	1.6	0.8
$\Delta T2j$	1.7	1.2	0.8	1.5	2.2	2.2	1.0	1.3	0.8	0.9	1.2	0.8	2.2	1.3
$\Delta T3j$	1.8	1.7	1.2	2.0	3.0	2.6	1.5	1.4	1.1	1.1	1.5	1.1	3.0	1.7
$\Delta T4j$	2.1	2.0	1.4	2.1	3.4	2.9	2.0	1.6	1.2	1.4	1.6	1.2	3.4	2.0
$\Delta T5j$	2.3	1.9	1.8	2.3	3.8	3.4	2.5	1.7	1.3	1.6	1.6	1.3	3.8	2.2
$\Delta T6j$	2.6	1.9	2.0	2.4	3.0	3.9	2.8	1.8	1.4	2.0	1.9	1.4	3.9	2.3
$\Delta T7j$	2.7	2.0	2.2	2.4	4.1	4.0	3.0	2.1	1.5	2.4	2.1	1.5	4.1	2.6

Tableau 5 : Conditions thermiques pendant les périodes d'apparition des mortalités 2009 sur les sites suivis par l'Observatoire Conchylicole.

3.2.2 Analyse des conditions d'apparition des mortalités 2008

On dispose de données haute fréquence à proximité de zones d'élevage ostréicole pour les 8 bassins suivants en 2008 : Baie des Veys, Morlaix-Penzé, Rade de Brest, Baie de Bourgneuf, Pertuis Breton, Marennes Oléron, bassin d'Arcachon et étang de Thau, bassins pour lesquels de nombreuses observations de mortalité sont également disponibles (base de données déclaratives).

Pour chaque site, on relève la date de franchissement durable des 16°C (1). On observe un saut thermique (2, +2°C en 4 à 7 jours) autour de cette date dans tous les sites, sauf la Baie des Veys. En ce qui concerne les mortalités, on considère en première approche comme période d'apparition des mortalités, la première période (d'environ 15 jours, cycle morte-eau + vive-eau, cf. étude descriptive) au cours de laquelle au moins 10 cas de mortalité ont été enregistrés (pour la distinguer du « bruit de fond » de quelques cas de mortalité relevés par période). Après analyse, cette période correspond pour tous les sites à une multiplication par 4.7 (Brest) à 25 fois (Baie des Veys) du nombre de déclarations de mortalité par rapport à la période précédente.

L'évolution conjointe de la température et du nombre de mortalités déclarées dans ces 8 bassins d'élevage est représentée sur la figure 10. L'apparition des mortalités est synchrone, comme en 2009, avec le franchissement des 16°C dans 3 sites (Thau, Pertuis Breton, Baie des Veys). Un décalage d'une période (Marennes, Bourgneuf, Morlaix) à plusieurs périodes (Brest, Arcachon) s'observe pour les autres sites (figures 11 et 12).

Une interprétation possible de ces faits est que le facteur F était déjà présent en 2008 au moment du passage du seuil thermique dans les 3 premiers sites, et qu'il est apparu dans un second temps dans les autres sites. Ce seuil est franchi fin avril à Thau, mi-mai en Charente et fin-juin en Normandie.

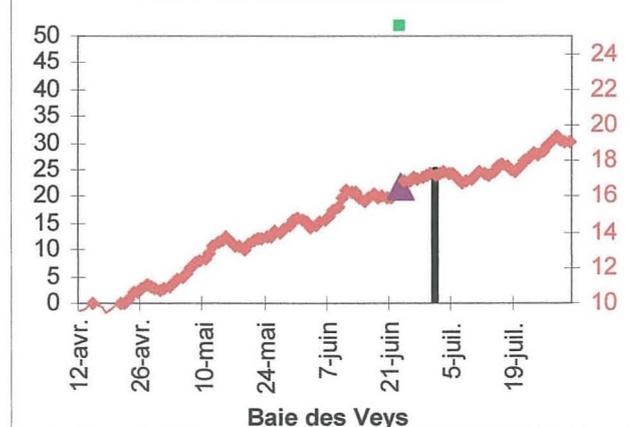
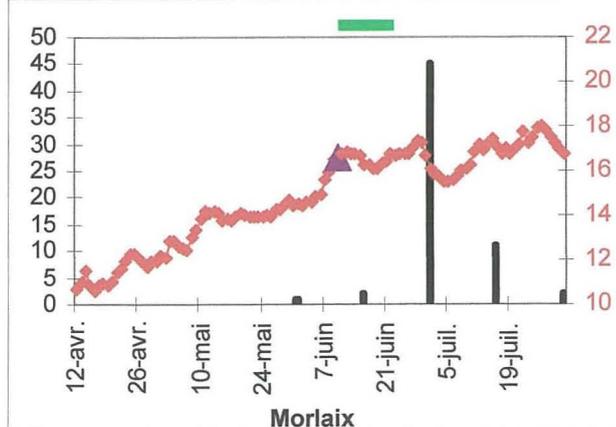
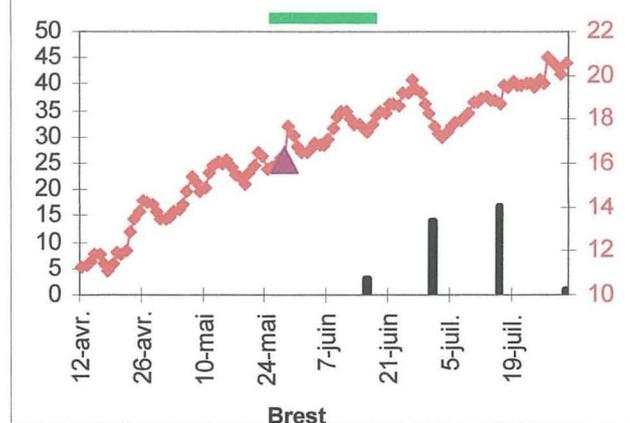
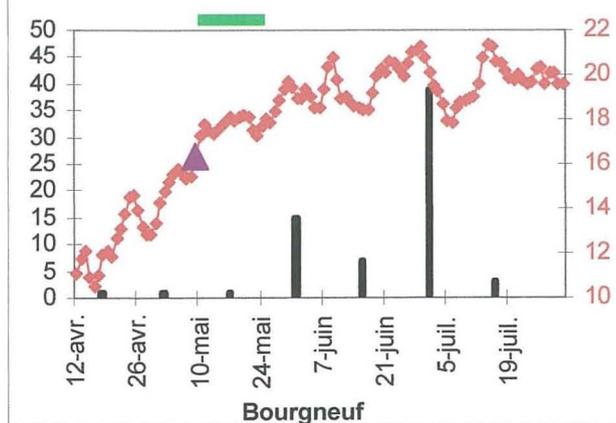
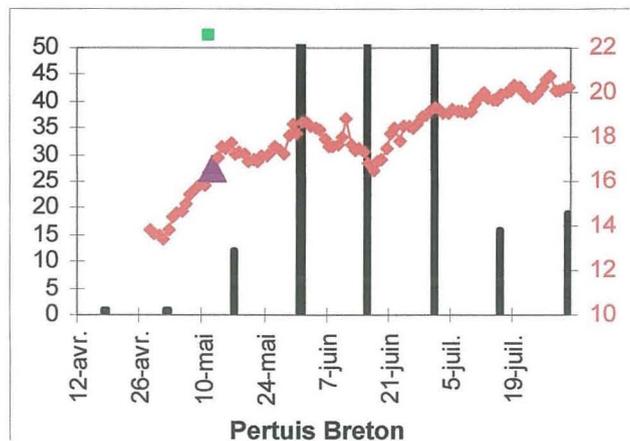
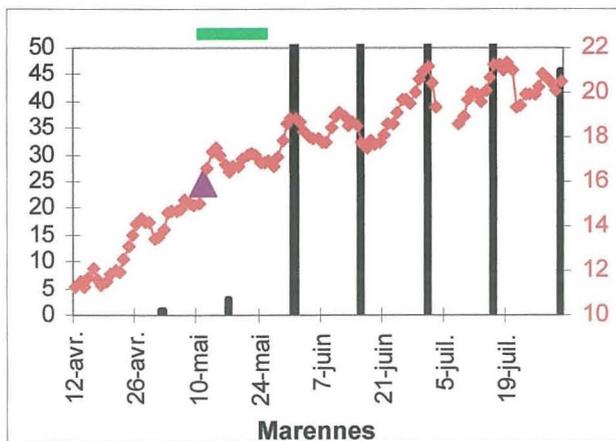
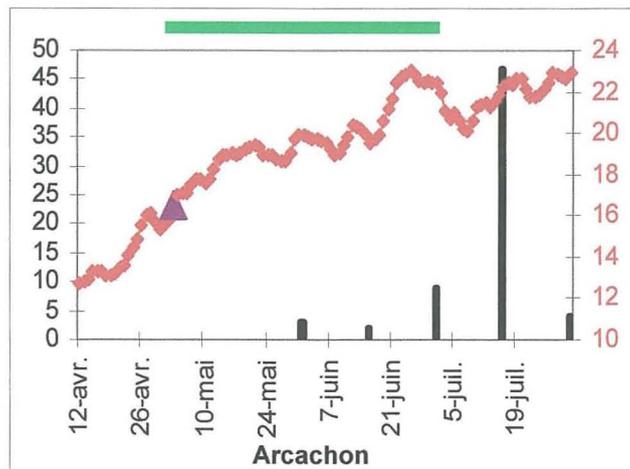
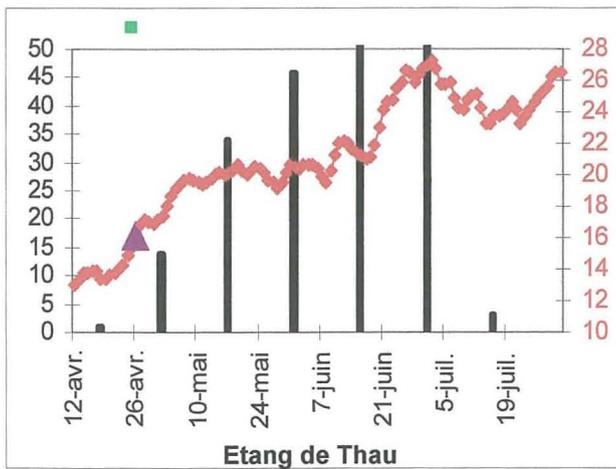
Si l'on se réfère à la base de données déclaratives (et aux figures 8 et 9) :

- les transferts de naissain en provenance de Thau sont très rares (aucun cas)
- la majorité du naissain est transférée au printemps entre mars et juin 2008, à partir de la Charente-Maritime et des écloséries

Le seuil thermique est donc franchi en Normandie après la période de transferts massifs de naissain au printemps (pouvant transporter le facteur F). Sur les deux autres sites (Thau et Pertuis Breton), on peut en revanche penser que le facteur F était déjà présent au début du printemps 2008.

La dynamique des transferts au printemps 2008 (Fig. 9) rend possible la contamination de l'ensemble des bassins conchylicoles à partir de la Charente-Maritime. Le faible nombre de transferts en direction du Bassin d'Arcachon, ainsi que la faible densité de naissain suite à un mauvais captage en 2007, peuvent contribuer à expliquer l'apparition tardive des mortalités dans ce bassin d'élevage.

Figure 10 (page suivante) : Evolution des températures (courbes rouges, échelle en °C en ordonnée droite des figures) et du nombre de mortalités déclarées (barres verticales noires, échelle en ordonnée gauche des figures, bornée à 50 pour faciliter la comparaison visuelle entre les sites) du 12 avril au 25 juillet 2008 (périodes 6 à 12, cf. tableau 2) dans 8 bassins d'élevage conchylicole (de la Méditerranée à la Manche). La date de franchissement durable des 16°C, associée à un saut thermique de +2°C en 4 à 7 jours (sauf en Baie des Veys), est signalée sur chaque courbe de température par un triangle violet. La durée du décalage temporel entre cette date et la période d'apparition des mortalités est indiquée par une barre verte horizontale représentée au-dessus de chaque figure.



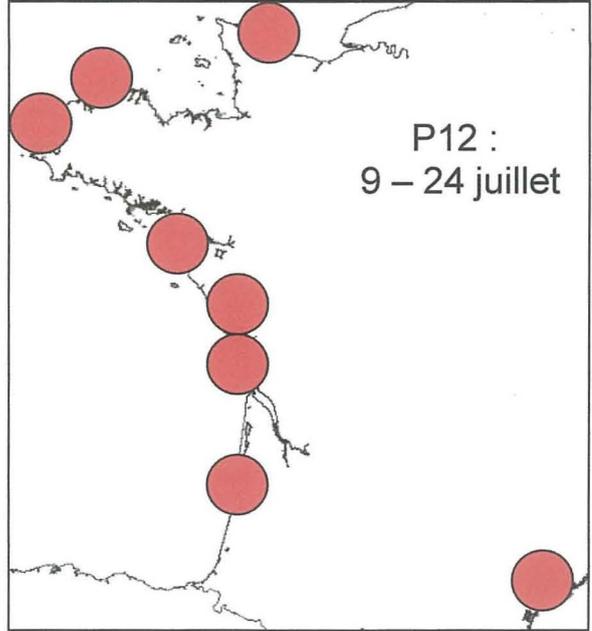
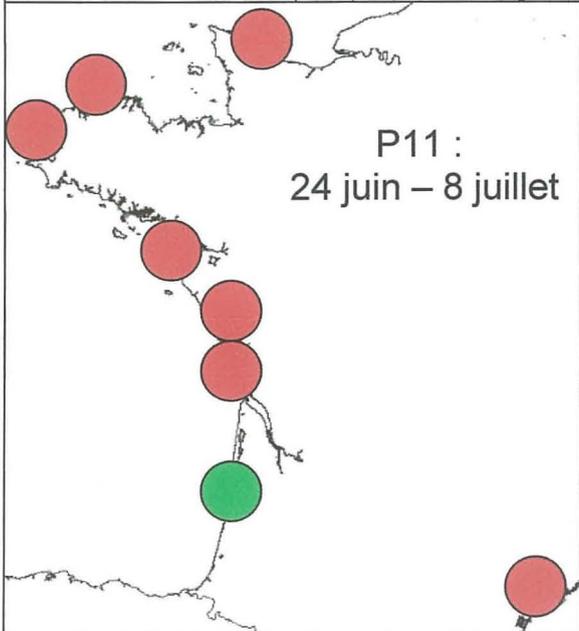
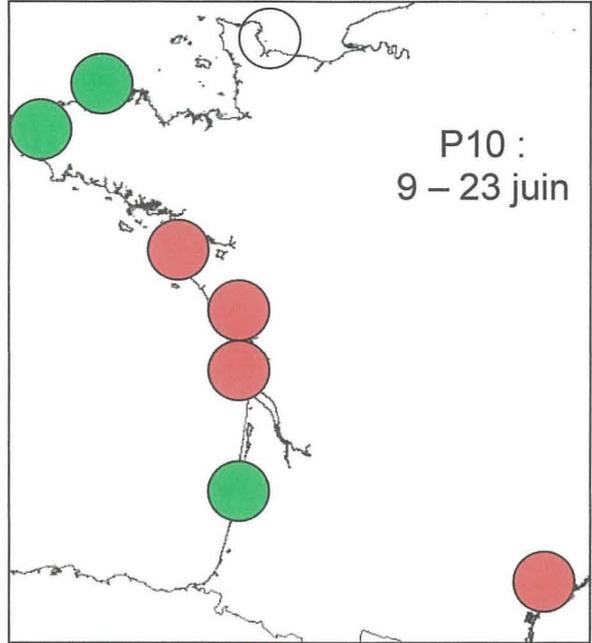
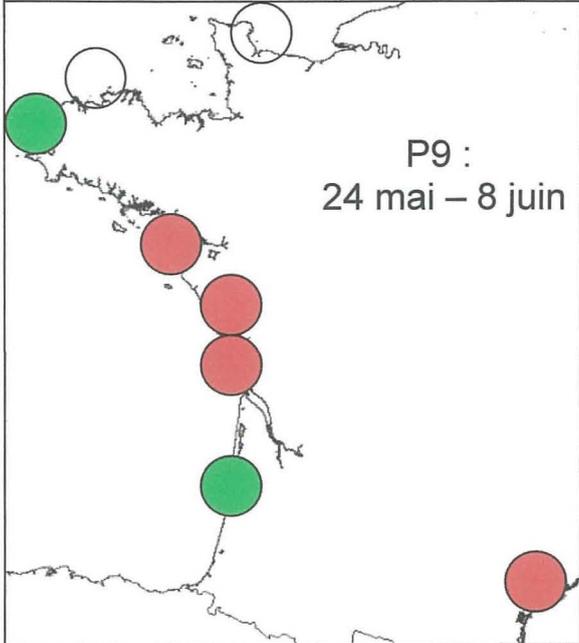
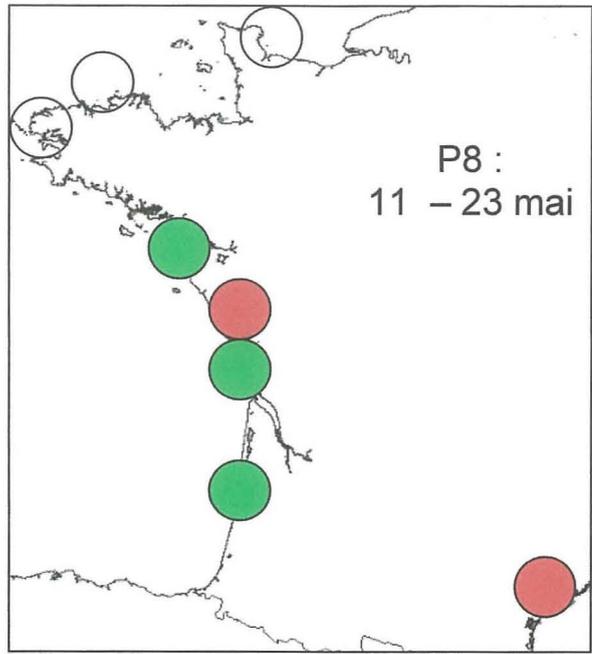
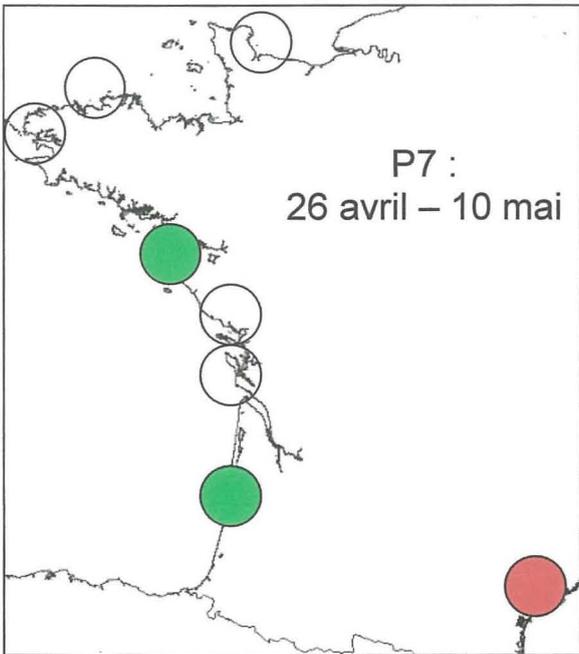


Figure 11 (page précédente) : Evolution de la température et apparition des mortalités dans 8 bassins d'élevage d'avril à juillet 2008. Chaque figure représente une période unitaire de temps (cf. tableau 2). Les bassins d'élevage étudiés sont représentés par des cercles. Les disques transparents représentent les sites pour lesquels la température est inférieure à un seuil de 16°C sur la période considérée. Les disques verts correspondent aux sites pour lesquels la température a franchi durablement le seuil des 16°C (+ saut thermique, sauf en Baie des Veys) et les mortalités ne sont pas apparues (moins de 10 déclarations sur la période). Les disques rouges correspondent aux sites pour lesquels la température a franchi durablement le seuil des 16°C (+ saut thermique, sauf en Baie des Veys) et les mortalités sont apparues (plus de 10 déclarations sur la période ou multiplication par 5 à 25 du nombre de déclarations par rapport à la période précédente).

Période	6	7	8	9	10	11	12
Baie des Veys						Red	Red
Morlaix				Green	Green	Red	Red
Brest			Green	Green	Green	Red	Red
Bourgneuf		Green	Green	Red	Red	Red	Red
Pertuis Breton			Red	Red	Red	Red	Red
Mareennes			Green	Red	Red	Red	Red
Arcachon		Green	Green	Green	Green	Green	Red
Etang de Thau		Red	Red	Red	Red	Red	Red

Figure 12: Représentation schématique de l'évolution de la température et de l'apparition des mortalités dans 8 bassins d'élevage d'avril à juillet 2008. Chaque colonne représente une période unitaire de temps (cf. tableau 2). Les cases blanches représentent les sites pour lesquels la température est inférieure à un seuil de 16°C sur la période considérée. Les cases vertes correspondent aux sites pour lesquels la température a franchi durablement le seuil des 16°C (+ saut thermique, sauf en Baie des Veys) et les mortalités ne sont pas apparues (moins de 10 déclarations sur la période). Les cases rouges correspondent aux sites pour lesquels la température a franchi durablement le seuil des 16°C (+ saut thermique, sauf en Baie des Veys) et les mortalités sont apparues (plus de 10 déclarations sur la période ou multiplication par 5 à 25 du nombre de déclarations par rapport à la période précédente).

3.2.3 Eléments sur les conditions d'apparition des mortalités 2007

On a alors recherché si des évènements de mortalité de naissain avaient été observés avant le printemps 2008 et si on pouvait établir un lien éventuel avec l'évolution de la température.

En 2007, des mortalités importantes de naissain ont été reportées :

- sur l'étang de Thau (Fig. 13), principalement en mai (116 déclarations, d'après un rapport du LER-LR/DIDAM, Anon. 2007). Ces mortalités, qualifiées d' « anormales » et non liées à des « malègues », ont également touché les étangs d'Ingril et de Leucate. 87% des lots déclarés présentaient des taux de mortalité supérieurs à 30 % et 30% des lots un taux de mortalité supérieur ou égal à 80 %. Les épisodes de mortalité ont duré de 1 à 4 semaines et les analyses zoosanitaires ont noté une présence importante d'herpès virus OsHv-1. On peut noter que le passage du seuil de 16°C a eu lieu fin avril avec un réchauffement de + 4°C en 7 jours et + 8.5°C en 3 semaines (données REPHY).
- sur les filières du Pertuis Breton (Cultures Marines, mars 2008) : « 2 épisodes massifs de mortalité de naissain en 2007 », « 2 fois 60 millions de naissain ont été perdus » à l'automne 2007, associés à une forte présence d'herpesvirus OsHv-1 (com. pers.)
- en Baie de Bourgneuf (SMIDAP, com. pers.) : un épisode bref au printemps, touchant le naissain naturel juste après une arrivée massive d'eau douce dans le milieu.

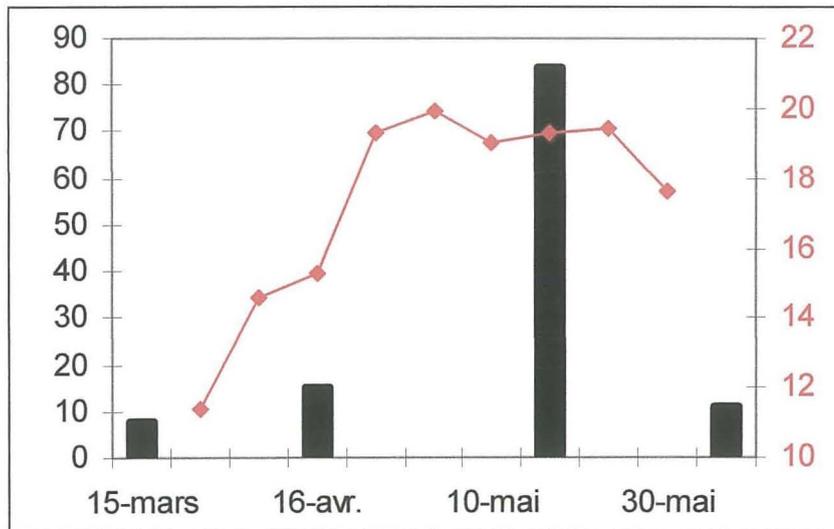


Figure 13: Evolution des températures (courbe rouge, échelle en °C en ordonnée droite) et du nombre de mortalités déclarées par mois (barres verticales noires représentées au quinze de chaque mois, échelle en ordonnée gauche) de mars à juin 2007 dans l'étang de Thau. Données REPHY 2007 et rapport LERLR-DIDAM, Anon. 2007.

Les épisodes de mortalité, au moins en ce qui concerne Thau et le Pertuis Breton, présentent des similitudes avec les mortalités 2008-2009 (mortalités soudaines et massives de naissain, brusque réchauffement des eaux à Thau, présence d'OsHv-1).

On peut en outre remarquer que les sites touchés par ces mortalités en 2007 (Etang de Thau et Pertuis Breton) sont aussi les deux sites de présence probable du facteur F dès le début du printemps 2008, d'après l'analyse menée sur les températures en 2008 (ce qui renforce ce résultat).

Des recherches complémentaires sont nécessaires pour remonter vers un lieu d'apparition du facteur F (forte probabilité d'une source unique en amont, d'après les lois épidémiologiques). Cette source a vraisemblablement contaminé les étangs de Thau, Ingril et Leucate entre l'automne 2006 et le début du printemps 2007. L'hypothèse d'une contamination secondaire du Pertuis Breton à partir de la Méditerranée entre le printemps et l'été 2007 ne peut être exclue, mais elle est peu probable du fait de l'absence de transfert connu dans cette direction. L'hypothèse d'un lieu d'apparition du facteur F en 2006, source contaminant en parallèle les secteurs de Thau et du Pertuis Breton en 2007, apparaît plus vraisemblable.

3.3 Actions à venir

L'analyse des données à haute fréquence montre le grand intérêt d'une approche conjointe des mortalités 2008 (année de propagation du facteur F, dynamique complexe) et 2009 (année d'expression du facteur F, dynamique simple) - voire 2007 pour quelques sites - pour analyser les conditions d'apparition et d'évolution des mortalités d'huîtres creuses. Nous avons donc adopté la même approche pour l'analyse, en cours, des données à moyenne fréquence : sur les 38 bassins d'élevage définis (tableau 4) pour l'année 2008, sur les 13 sites suivis par l'Observatoire Conchylicole et points REPHY associés pour l'année 2009 (en l'absence pour le moment d'une base de données déclaratives pour 2009).

Les analyses des correspondances et modèles multivariés développés dans la suite de l'étude seront grandement enrichis par la prise en compte d'une plus large gamme de cas et de variabilité. La relation entre épisodes 2008 et phénomène 2009 sera approfondie afin de conforter ou de rejeter les hypothèses avancées aujourd'hui.

L'interprétation des résultats obtenus pourra servir de base de travail pour formuler une série de recommandations visant à :

- diminuer l'impact des mortalités liées au facteur F au moyen de pratiques d'élevage adaptées
- réduire le risque d'apparition et de dissémination d'un nouveau facteur de mortalité similaire.

3.4 Valorisation des résultats

Le bilan de l'étude épidémiologique descriptive et la présentation de l'étude épidémiologique analytique ont fait l'objet de deux réunions :

- à La Trinité sur Mer le 30 juillet 2009, en présence de G. Allain, E. Bédier, A.G. Martin et L. Miossec
- à Nantes le 9 septembre 2009 en présence de Gwenhael Allain, Isabelle Arzul (LGP La Tremblade), Edouard Bédier (LER MPL, La Trinité sur mer), Joseph Mazurié (LER MPL, La Trinité sur mer), Laurence Miossec (LM- LGP La Tremblade), Michel Ropert (MR - LER N, Port en Bessin), Patrick Soletchnik (LER PC, La Tremblade), Tristan Renault (LGP La Tremblade).

Les premiers résultats de l'étude épidémiologique analytique ont été présentés le 19 octobre 2009 à La Tremblade en présence de Gwenhael Allain (société ARMERIA), Isabelle Arzul (LGP La Tremblade), Angus Cameron (Ausvet), Cyrille François (LGP, La Tremblade), Laurence Miossec (LGP La Tremblade), Tristan Renault (LGP La Tremblade).

Cette réunion (20 octobre) a eu également pour objet l'examen des causes possibles des mortalités 2008 et 2009, sous l'hypothèse d'une origine commune de ces mortalités, et une évaluation de leur caractère plus ou moins plausible au stade actuel des connaissances. La tableau 6 correspond à une synthèse de cet exercice.

La prochaine réunion du groupe de travail constitué aura lieu le 7 janvier 2010. Un premier document regroupant les résultats de l'étude épidémiologique descriptive sera soumis au journal Preventive Medecine en vue de publication.

Causes envisagées	Arguments (pour/contre)	Probabilité
Maladie génétique	Seul le naissain d'écloserie serait touché	faible
Dérive génétique du stock naturel résultant des pratiques culturales sélectionnant les individus les plus poussants / qui se reproduisent vite	On observerait une augmentation progressive des mortalités de naissain sur les 10 dernières années. Dans le cas présent, caractère brutal du phénomène : rupture entre avant et après 2008	faible
Changement de technique fin 2007 pour produire les 4n pour l'écloserie	Le phénomène de mortalité se reproduit en 2008 et 2009	faible
Influence de l'haneuploïdie	Ne touche que quelques % de la population	faible
Naissain tardif/précoce	Ce n'est pas propre aux années 2008 et 2009 en particulier	faible
Pratiques de la production, notamment d'écloserie, favorisant l'augmentation du nombre d'individus S dans la population, qui développent alors une maladie, qui touche secondairement le naissain naturel	Deux éléments nécessaires : une population fragilisée et un agent infectieux	moyenne, en association avec une infection
Agent toxique à action lente (induction de cancer)	Pas d'observation de néoplasie (multiplication de cellules en amas)	faible
Agent toxique d'origine agricole nouvellement apparu	Toucherait les autres bivalves (et les huîtres sauvages) Devrait être répandu dans toute la France et l'Irlande	faible
Agent toxique d'origine algale ou bactérienne	Pas d'évidence au niveau national en 2008 (même s'il en existe par bassin) Relation temporelle problématique : prolongation dans le temps des mortalités en 2008 (différent d'un bloom ponctuel) Nécessité d'une présence dans toute la France en 2009	faible
Mécanismes écophysiologiques (épuisement par croissance ou reproduction « trop fortes » liées à des conditions environnementales particulières)	Deux années de mortalité très différentes sur le plan environnemental 2008 : hiver doux, printemps pluvieux 2009 : hiver et printemps « moyens »	faible à moyenne, en association possible avec une infection
Autre cause environnementale	Nécessite de toucher l'ensemble de la France deux années consécutives	faible
Déformations de coquille	Signe de réaction de défense à une agression Phénomène non généralisé	
Agent infectieux de type champignon	Pas d'observation	faible
Agent infectieux de type parasite	Observations dans la normale	faible
Agent infectieux de type bactérien	<i>Vibrio harveyi</i> : beaucoup en 2008 mais peu en 2009 <i>Vibrio tapetis</i> : nouveau en 2009 (Méditerranée + Aquitaine) <i>Vibrio aestuarianus</i> : plus en 2008 qu'en 2009 <i>Vibrio splendidus</i> : beaucoup en 2009	faible à moyenne
Agent infectieux de type viral	Observations d'anomalies nucléaires (signe viral) Nouveau génotype d'OsHV1 décrit en 2008, présent dans 47% des échantillons 2008 et dans 100% des échantillons 2009 Premiers cas d'infection létale par simple contact (2008)	forte

00

ou forte

Tableau 6 : Examen des causes possibles des mortalités d'huîtres creuses en 2008 et 2009 (sous l'hypothèse d'une origine commune de ces mortalités).

4 Références bibliographiques

Allain, G., Petitgas, P., Lazure, P. and Grellier, P. (2001) The influence of mesoscale ocean processes on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay estimated with a three-dimensional hydrodynamic model. *Fisheries Oceanography*, 10: 151-163.

Allain, G., Petitgas, P. and Lazure, P. (2007) Biophysical modelling of larval drift, growth and survival for the prediction of anchovy (*Engraulis encrasicolus*) recruitment in the Bay of Biscay (NE Atlantic). *Fisheries Oceanography* 16:6, 489-505.

Anon. (2007) Mortalités anormales d'huîtres creuses *Crassostrea gigas* dans les étangs de Thau, d'Ingril et de Leucate. Printemps 2007. IFREMER Laboratoire Environnement Ressources Languedoc-Roussillon Direction Inter Départementale des Affaires Maritimes de l'Hérault et du Gard, 19 p.

Anon. (2009) [0] La mortalité de naissain d'huître creuse *Crassostrea gigas* au cours de l'été 2008 sur le littoral français. Bilan des connaissances en mars 2009. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 0, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [1] Bilan du projet MOREST (mortalités estivales de l'huître creuse). Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 1, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [2] Les causes environnementales (version du 25 septembre 2008). Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 2, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [3] Virus de type herpès et coquillages. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 3, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [4] Vibrions infectant les coquillages. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 4, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [5] REPAMO réseau de surveillance des mollusques marins sur les maladies infectieuses. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 5, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [6] Climat et phénomènes de mortalités d'huîtres creuses : approche à partir d'indices météorologiques de grande échelle. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 7, Ifremer, mars 2009.

Anon. (2009) [7] Bilan Mortalités estivales : les pistes génétiques. Mortalités anormales d'huîtres creuses en 2008, Fiche 8, Ifremer, mars 2009.

Arzul I., T. Renault (2002). Herpèsvirus et bivalves marins. *Virologie*, 6 : 169-74.

Binesse J., C. Delsert, D. Saulnier, M-C Champomier-Vergès, M. Zagorec, H. Munier-Lehmann, D. Mazel, F. Le Roux (2008). Metalloprotease Vsm is the major determinant of toxicity for extracellular products of *Vibrio splendidus*. *App. Envir. Microbiol.*, 74, 23, p. 7108-7117.

Bouyer J., Hémon D., Cordier S., Derriennic F., Stücker I., Stengel B., Clavel J. (1995) Epidémiologie : principes et méthodes quantitatives, Ed. INSERM, 487 pages.

Draper N.R., Smith H. (1998) *Applied Regression Analysis*. Ed. Wiley & Sons, New York.

Farley, C.G., 1992. Mass mortalities and infectious lethal diseases in bivalve molluscs and association with geographic transfers of populations. In: Rosenfield, A., Mann, R. (Eds.), *Dispersal of living organisms into aquatic ecosystems*. Maryland Sea Grant Publishers, College Park, Maryland, pp. 139-155.

- Hastie T.J., Tibshirani R.J. (1990) *Generalized Additive Models*. Ed. Chapman & Hall, London.
- Le Roux, F., Gay, M., Lambert, C., Waechter, M., Poubalanne, S., Chollet, B., Nicolas, J.L., Berthe, F., 2002. Comparative analysis of *Vibrio splendidus* related strains isolated during *Crassostrea gigas* mortality events. *Aquat. Living Resour.* 15, 251–258.
- Mazurié J., E. Bedier, A. Langlade, S. Claude, J. Chauvin, J-P. Allenou (2008). Les mortalités de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, en élevage en Bretagne sud, au cours de l'été 2008. : *Évaluation et tentative d'explication*, R. INT.DOP-LER/LER-MPL/2008-13, 29 pages.
- Meyers, T.R., Short, S., Eaton, W., 1990. Summer mortalities and incidental parasitisms of cultured Pacific oysters in Alaska. *J. Aquat. Anim. Health* 2, 172–176.
- Pernet F. et al, (2008). Etat d'avancement des connaissances sur le phénomène des mortalités 2008 sur l'étang de Thau, note interne Ifremer, septembre 2008, 10 pages.
- Pouvreau S. et al. (2008). Mortalités d'huîtres 2008, les causes environnementales aggravantes, Bilan national. Note interne Ifremer, 12 août 2008, 32 pages.
- Renault, T., Le Deuff, R.M., Cochennec, N., Chollet, B., Maffart, P., 1995. Herpes-like viruses associated with high mortality levels in larvae and spat of Pacific oysters, *Crassostrea gigas*: a comparative study, the thermal effects on virus detection in hatchery-reared larvae, reproduction of the disease in axenic larvae. *Vet. Res.* 26, 539–543.
- Roport M. et al. Synthèse environnementale Normandie, document interne Ifremer, 28 pages, sous presse.
- Samain J-F et Mc Combie H. (2007). Mortalités estivales de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, Défi Morest. Ed. Ifremer/Quae, 332 p.
- Saporta G. (1990) *Probabilités, analyse des données et statistique*. Ed Technip, Paris.
- Sauvage C., J-F Pépin, S. Lapègue, P. Boudry, T. Renault (sous presse). Ostreid herpes virus 1 infection in families of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, during a summer mortality outbreak: Difference in viral DNA detection and quantification using real-time PCR. *Virus Research*, 7 pages.
- Soletchnik P., Roport M., Mazurié J., Fleury P.G., Le Coz F. (2007) Relationships between oyster mortality patterns and environmental data from monitoring databases along the coasts of France. *Aquaculture* 271 (2007) 384–400
- Soletchnik P. (2008). Les mortalités estivales d'huîtres creuses en France, note interne Ifremer 23 août 2008, 5 pages.
- Soletchnik P., Le Moine O., Robert S. (2009). Les mortalités d'huîtres creuses en 2008 dans les Pertuis Charentais, Contrat Plan Etat Région 2008-2013, 71 pages.
- Thompson J. R., M. A. Randa, L. A. Marcelino, A. Tomita-Mitchell, E. Lim, M. F. Polz (2004). Diversity and dynamics of a North Atlantic coastal *Vibrio* community. *App. Envir. Microbiol.*, 70, 7, p. 4103-4110.