

Département 'Ressources Biologiques et Environnement' - RBE
Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR)
UMR 6539 CNRS/UBO/IRD/Ifremer
E. Fleury, S. Petton, V. Le Roy, I. Queau, M. Huber, P. Le Souchu,
C. Corporeau, F. Pernet, L. Delisle, C. Quéré, B. Petton, S. Pouvreau
Unité 'Santé, Génétique et Microbiologie des Mollusques - SG2M
Laboratoire 'Sécurisation des Productions en Conchyliculture' - LSPC
H. Palvadeau

Département 'Océanographie et Dynamique des Ecosystèmes' - ODE
Unité 'Laboratoires Environnement Ressources' - LER

Laboratoire 'Environnement-Ressources Arcachon' - LER AR
I. Auby, D. Maurer, F. D'Amico, C. Barbier, M.P. Tournaire, L. Rigouin, M. Rumèbe
Laboratoire 'Environnement-Ressources Morbihan Pays de Loire' - LER MPL
J.F. Bouget, N. Cochenec-Laureau
Laboratoire 'Environnement-Ressources Poitou-Charentes' - LER PC
P. Geaireon, S. Robert, J. Grizon, J.L. Seugnet, J.M. Chabirand, O. Le Moine, S. Guesdon
Laboratoire 'Environnement-Ressources Languedoc-Roussillon' - LER LR
F. Lagarde, S. Mortreux, P. Le Gall, G. Messiaen, E. Roque d'Orbcastel

Centre Régional Expérimentation et Application Aquacole - CREAA
AL. Bouquet, A. Geay, M. Bechade, D. Mille

Armeria
G. Allain

Cochet environnement
H. Cochet

Réf : R.INT.BREST RBE/PFOM/PI 2017-2



L'huître creuse, sentinelle de l'état de santé des écosystèmes côtiers exploités du littoral français



- Rapport annuel ECOSCOPA 2016 -

Coordination - Rédaction : E. Fleury, C. Corporeau et S. Pouvreau

Mars 2017

Convention DPMA 2016 - IFREMER Réf. 16/1212569

Résumé

Occupant une place de premier ordre dans nos paysages côtiers, l'ostréiculture est le premier contributeur de la filière aquacole française avec une production estimée à 85 000 tonnes ces dernières années. Véritable espèce ingénier, l'huître creuse joue aussi un rôle essentiel sur le plan écologique dans les écosystèmes qui l'abritent.

Pourtant, depuis plusieurs années, l'ostréiculture subit une baisse de production et les bancs naturels, garants de la diversité génétique, sont mis en danger. Ces phénomènes sont la conséquence directe de l'épizootie causée par OsHV-1 μ Var frappant les naissains et des mortalités d'adultes associées à la bactérie *Vibrio aestuarianus*. Ces épisodes de mortalités accrues ne sont pas nouveaux mais leur récurrence et leur intensité nous amènent à élaborer des outils plus complets permettant de mesurer objectivement, par différents moyens et à plusieurs échelles, l'état de santé des huîtres, leur susceptibilité aux infections et l'impact des variations environnementales et/ou anthropiques sur leur cycle de vie (reproduction, écologie larvaire, recrutement, croissance). Ces outils doivent permettre de mieux évaluer sur le long terme les risques biologiques encourus par la filière (risques associés aux transferts, aux évolutions des pratiques culturelles, ainsi qu'à l'émergence potentielle de nouvelles maladies).

Dans la mesure où l'élevage de l'huître creuse est, pour la quasi-totalité du cycle, réalisé en milieu naturel, ces outils font nécessairement appel à des systèmes organisés d'observation sur le long terme et à grande échelle (afin d'appréhender la diversité des écosystèmes exploités).

L'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de continuer à consolider le dispositif d'observation actuel sur 6 écosystèmes, créé antérieurement par les projets RESCO et Velyger, et d'y ajouter progressivement une série de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux pertinents, contribuant à une analyse plus fine des écosystèmes conchylicoles et leur évolution en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.

Le rapport ci joint présente donc de façon successive : (1) les suivis 2016 des paramètres environnementaux sur 6 sites ; (2) les données du réseau Velyger sur la reproduction de l'huître sur ces mêmes sites et (3) le développement d'un nouveau descripteur : la mesure de la protéine VDAC, appliquée sur des animaux sentinelles du projet.

Concernant les facteurs environnementaux et le cycle de reproduction 2016, on retient les faits majeurs suivants :

- Sur le plan hydro-climatique, cette année se caractérise par **un hiver doux et un printemps dans les normales, suivis d'un été là aussi très proche des normales** à une exception près : la rade de Brest qui a bénéficié d'une température de l'eau supérieure aux normales dès le début de l'été. Compte tenu d'une pluviométrie plutôt excédentaire, les concentrations en phytoplancton sont restées à des niveaux assez élevés de la rade de Brest aux pertuis charentais et toujours déficitaires dans le bassin d'Arcachon et la lagune de Thau.
- En terme de biologie, ces conditions hydro-climatiques se sont traduites, chez les populations d'huîtres adultes, par des indices de condition, proxy de la fécondité, assez élevés, avec toujours l'existence d'un gradient nord-sud observé chaque année, corrélativement à la concentration en phytoplancton. En outre, **l'absence d'excédent thermique au printemps et en début d'été n'a pas permis de pontes précoces** (à l'exception de la lagune de Thau), elles ont même été plutôt tardives (e.g. bassin d'Arcachon) et plutôt asynchrones. **Les quantités de jeunes larves sont donc restées faibles** (pic < 100 000 larves/1,5m³) sur les écosystèmes étudiés.
- Sur la façade atlantique, les températures de l'eau lors du développement larvaire des principales cohortes ont été tout justes dans les normes, voire un peu faible en août. En conséquence, il y a donc eu **peu de larves grosses dans l'eau à l'exception des secteurs rade de Brest et lagune de Thau** : avec, en moyenne sur l'été, moins de 10 larves grosses/1,5m³, certains secteurs enregistrent leur score le plus faible depuis le début des suivis.
- La **lagune de Thau fait aussi figure d'exception** : les températures élevées tout au long de l'été ont permis une concentration moyenne de larves 'grosses' modérée (243 larves/1,5m³). Cependant, les méthodes et les techniques de captage sont encore en cours d'optimisation sur ce secteur et cette année, malgré la présence de larves grosses, le captage est resté faible (< 10 naissains par coupelle à l'automne).
- En conséquence, **l'année 2016, se caractérise par un captage globalement « faible à modéré »** dans tous les secteurs s'échelonnant autour de 1 naissain/coupelle en baie de Bourgneuf à plus de 114 naissains/coupelle dans certains secteurs de rade de Brest (secteur de Landévennec-Poulmic).

Concernant le développement d'un nouveau descripteur physiologique, les analyses présentées ici ont permis de développer un protocole de quantification d'un biomarqueur de l'effet Warburg de l'huître et d'étudier la corrélation entre ce biomarqueur et les mortalités d'huître *in situ*. L'effet Warburg, bien détaillé chez les Vertébrés, correspond au mauvais état de santé de l'huître lorsqu'elle est susceptible au virus OsHV-1, peu de temps avant qu'elle n'y succombe. Le biomarqueur développé ici semble prédictif de la mortalité ou non par infection virale *in situ*. Nos recherches futures viseront à étudier comment le contenu de VDAC est régulé par les facteurs environnementaux, facteurs qui sont certainement très variables en fonction des sites ECOSCOPA.

Sommaire

1	Introduction générale	5
2	Matériel et méthode	7
2.1	Mise en œuvre du dispositif national	7
2.1.1	Sites étudiés	7
2.1.2	Paramètres suivis	7
2.2	Gestion et Analyse des données	12
3	Suivis des conditions environnementales 2016	14
3.1	Conditions climatiques générales	14
3.1.1	Température de l'air	14
3.1.2	Pluviométrie	16
3.2	Données hydrologiques	17
3.2.1	Température de l'eau de mer	17
3.2.2	Salinité	20
3.2.3	Concentration en phytoplancton	21
3.2.4	pH et acidification de l'océan	22
4	Données du réseau Velyger	24
4.1	Maturation et indice de condition	24
4.1.1	Comparaison spatio-temporelle de la maturation	24
4.1.2	Indice de condition 2016	25
4.1.3	Facteur d'explication : la biomasse en phytoplancton	26
4.2	Date de ponte	27
4.2.1	Valeurs 2016	28
4.2.2	Phénologie de la ponte	28
4.3	Abondance, développement et survie des larves	30
4.3.1	Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire	30
4.3.2	Survie larvaire	33
4.3.3	Larves grosses et intensité du captage	35
4.4	Estimation du recrutement à l'automne	37
4.4.1	Comparaison à l'échelle nationale	37
4.4.2	Structuration géographique du recrutement	39
5	Synthèse sur la reproduction 2016	40
5.1	Schéma général et caractéristiques majeures 2016	40
5.2	Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction	41
5.2.1	La fécondité et la ponte des adultes	41
5.2.2	L'abondance et la survie des larves	43
5.2.3	Larves grosses et recrutement	45
6	Développement d'un nouveau descripteur physiologique	46
6.1	Rappel sur les mortalités 2016	46
6.2	Validation du biomarqueur de l'état de santé de l'huître	46
6.2.1	Choix du biomarqueur	46
6.2.2	Quantification du biomarqueur VDAC	47

6.3	Biomarqueur VDAC et mortalités d’huître <i>in situ</i>	48
6.3.1	Suivis sur le terrain	48
6.3.2	Quantification du biomarqueur <i>in situ</i>	49
7	Conclusion et recommandations	52
8	Références bibliographiques	54

1 Introduction générale

Occupant une place de premier ordre dans nos paysages côtiers, l'ostréiculture est le premier contributeur de la filière aquacole française avec une production estimée à 85 000 tonnes ces dernières années. Véritable espèce ingénier, l'huître creuse joue aussi un rôle essentiel sur le plan écologique dans les écosystèmes qui l'abritent.

Pourtant, depuis plusieurs années, l'ostréiculture subit une baisse de production et les bancs naturels, garants de la diversité génétique, sont mis en danger. Ces phénomènes sont la conséquence directe de l'épizootie causée par OsHV-1 μ Var frappant les naissains et des mortalités d'adultes associées à la bactérie *Vibrio aestuarianus*. Ces épisodes de mortalités accrues ne sont pas nouveaux mais leur récurrence et leur intensité nous amènent à élaborer des outils plus complets permettant de mesurer objectivement, par différents moyens et à plusieurs échelles, l'état de santé des huîtres, leur susceptibilité aux infections et l'impact des variations environnementales et/ou anthropiques sur leur cycle de vie (reproduction, écologie larvaire, recrutement, croissance). Ces outils doivent permettre de mieux évaluer sur le long terme les risques biologiques encourus par la filière (risques associés aux transferts, aux évolutions des pratiques culturelles, ainsi qu'à l'émergence potentielle de nouvelles maladies).

Dans la mesure où l'élevage de l'huître creuse est, pour la quasi-totalité du cycle, réalisé en milieu naturel, ces outils font nécessairement appel à des systèmes organisés d'observation sur le long terme et à grande échelle (afin d'appréhender la diversité des écosystèmes exploités).

L'objectif général du projet ECOSCOPA est donc de continuer à consolider le dispositif d'observation actuel, créé antérieurement par les projets RESCO et Velyger, et d'y ajouter progressivement une série de nouveaux indicateurs physiologiques et environnementaux pertinents, contribuant à une analyse plus fine des écosystèmes conchylicoles et leur évolution en lien avec les pressions climatiques et anthropiques.

Pour ce faire, le projet propose d'intégrer, des suivis réguliers de croissance et de mortalité d'huîtres sentinelles positionnées au sein de 6 grands écosystèmes d'intérêt commun, contrastés, hérités de l'expérience acquises lors des projets antérieurs, à savoir :

- La Lagune de Thau
- Le Bassin d'Arcachon
- Les Pertuis Charentais
- La Baie de Bourgneuf
- La Baie de Vilaine
- La Rade de Brest

et de corrélés à ces suivis l'acquisition de données sur l'environnement, la physiologie et la reproduction de l'huître creuse.

Sur le plan des huîtres sentinelles, ces suivis sont adossés aux suivis de données acquises dans le cadre du réseau RESCOII, intégré dans le dispositif national de surveillance de la santé des mollusques marins (Convention DGAI 2016).

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

Sur le plan de la physiologie de l'huître, plusieurs études ont montré que la reproduction est une fonction physiologique intégratrice clé. Or, le suivi de la reproduction et du recrutement de cette

espèce a fait l'objet d'un travail d'importance depuis 2008 au travers du réseau national VELYGER (e.g. Pouvreau et al., 2014) et les 6 écosystèmes choisis dans cette action sont justement les sites étudiés par Velyger. L'objectif de l'action ECOSCOPA est donc ici de poursuivre la consolidation de ce réseau d'observation tout en réduisant au maximum son coût grâce à un effort accru de mutualisation et de simplification. Il s'agira notamment de poursuivre : (1) l'acquisition des données en partenariat avec les bureaux d'étude et les centres techniques précédemment impliqués dans le réseau Velyger, (2) la centralisation et la bancarisation des données à l'Ifremer via l'outil Quadrigé2 et (3) la gestion, à l'échelle nationale, via le site Internet Velyger.

Enfin, et de façon novatrice, l'action ECOSCOPA se propose aussi chaque année de développer de nouveaux critères permettant de mieux évaluer l'état physiologique de l'huître dans ces différents écosystèmes ostréicoles. Pour 2016, un effort particulier a été porté sur la mesure d'une protéine clé : la porine VDAC. En 2014, une première étude portant sur l'analyse globale du profil d'expression protéique a été réalisée afin d'étudier la réponse cellulaire de l'huître face à l'infection par OsHV-1 (Corporeau et al., 2014). Cette étude démontre que pendant les stades précoces de l'infection (2 jours après injection d'une dose virale dans les animaux), plusieurs voies métaboliques sont modulées chez l'hôte. En effet, les huîtres infectées par l'Herpes virus présentent une glycolyse accrue et une importante accumulation de la protéine Voltage dependant anion channel (VDAC) dans leurs tissus, qui pourrait refléter un "effet Warburg" (Corporeau et al., 2014). La glycolyse a pour but de transférer et de libérer une partie de l'énergie du glucose. L'effet Warburg détecté chez les huitres infectées représente ainsi un état métabolique favorable à une infection virale. En effet, il entraîne dans les cellules une production d'énergie simultanée à une synthèse de composés cellulaires (Pedersen, 2007; Vander Heiden et al., 2009). Cet état métabolique est favorable aux virus puisque l'énergie produite par les cellules permet de maintenir en vie l'hôte pendant que la production accrue de composés cellulaires est détournée pour la production de particules virales jusqu'à leur émission. Au vu de ces études, la protéine VDAC pourrait être un indicateur de santé de l'huître creuse, et plus particulièrement un marqueur d'intérêt de l'infection précoce de l'huître par OsHV-1. Des études ont donc été réalisées pour (1) produire et valider un anticorps spécifique dirigé contre la protéine VDAC de *C. gigas* (2) analyser l'expression tissulaire spécifique de VDAC et ses profils électrophorétiques à l'aide de cet anticorps, et enfin (3) de quantifier la protéine VDAC dans des huitres exposées à OsHV-1 sur le terrain lors d'un épisode infectieux, afin d'approfondir le rôle de cette protéine dans la réponse de l'huître à l'infection.

Le rapport ci joint présente ainsi de façon successive : (1) le suivi 2016 des paramètres environnementaux ; (2) les données du réseau Velyger sur la reproduction de l'huître et (3) le développement d'un nouveau descripteur : la mesure de la protéine VDAC.

2 Matériel et méthode

2.1 Mise en œuvre du dispositif national

2.1.1 Sites étudiés

Le dispositif est mis en place sur plusieurs sites ateliers de la côte française, assez espacés sur un plan latitudinal, afin de couvrir une large gamme de conditions hydro-climatiques.

Ces sites sont : (1) soit des sites traditionnels de captage pour lesquels la reproduction de l'huître creuse a eu lieu dès son implantation (bassin d'Arcachon et pertuis Charentais) ; (2) soit des sites plus récents en terme de recrutement de l'espèce et donc d'activité de captage (rade de Brest, baie de Bourgneuf) ; soit des sites pour lesquels une activité de captage professionnel est envisagé par les Centres Régionaux Conchylicoles (baie de Vilaine et lagune de Thau)

La carte présentée sur la 1 permet de localiser les différentes zones d'étude et pour chacune d'elles, les différents points de suivis proposés dans le cadre de ce réseau.

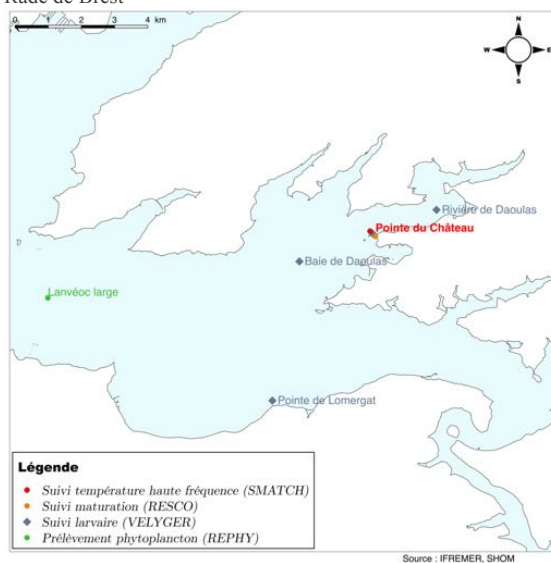
2.1.2 Paramètres suivis

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

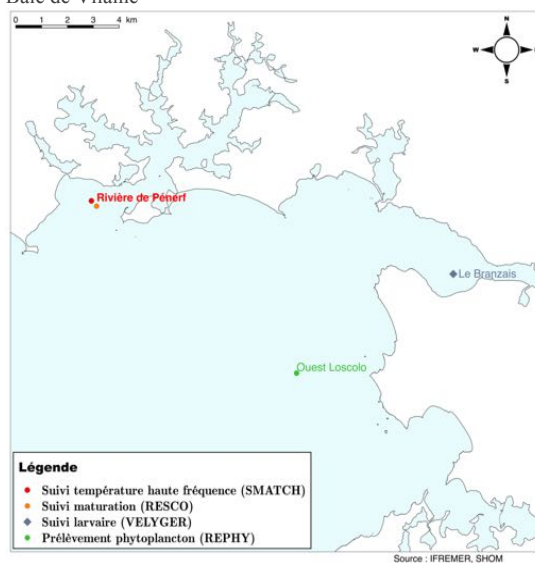
Tableau 1 : Descripteurs suivis sur chaque site atelier.

Paramètres suivis	Description	Période et Fréquence d'échantillonnage	Méthode
<u>Descripteur A</u>	<i>Suivi annuel de la croissance et de la maturation d'un lot d'huîtres sentinelles</i>	Mensuel à bi-mensuel en été	Prélèvement aléatoire puis dissection & biométrie en laboratoire (protocole Remora)
<u>Descripteur B</u>	<i>Suivi estival de l'abondance et du développement larvaires</i>	hebdomadaire à bi-hebdomadaire de Juin à Septembre	Pompage 1.5 m ³ d'eau sur filet plancton (40 µm) puis analyse et comptage (protocole Velyger)
<u>Descripteur C</u>	<i>Estimation automnale du captage sur collecteur professionnel</i>	En Octobre-Novembre	Prélèvement aléatoire sur parcs puis estimation de la densité de naissain (Cf Maurer et al., 2009b)
<u>Descripteur D</u>	<i>Suivi annuel des paramètres environnementaux (Température-Phytoplancton-Salinité)</i>	Suivi en continu et prélèvement discret (REPHY)	Utilisation de flotteurs smatch temps réel ou de sondes temps différé - visite mensuelle et prélèvement REPHY

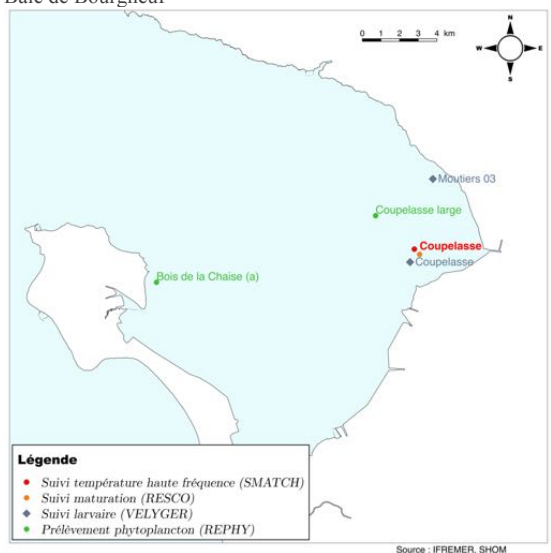
Rade de Brest



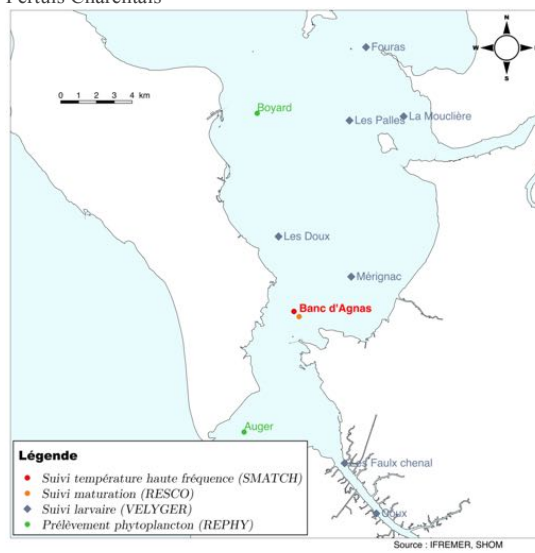
Baie de Vilaine



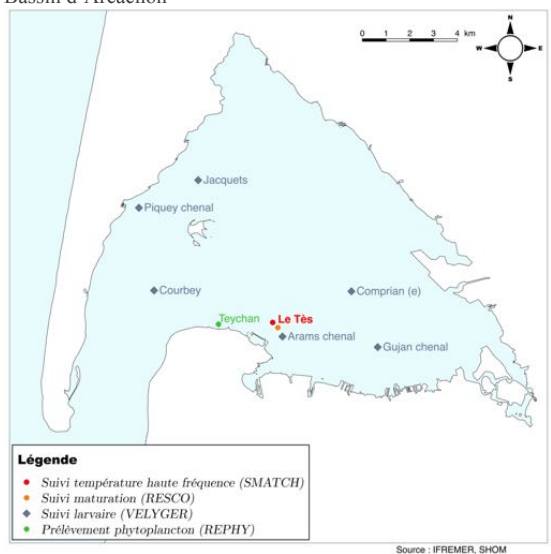
Baie de Bourgneuf



Pertuis Charentais



Bassin d'Arcachon



Lagune de Thau

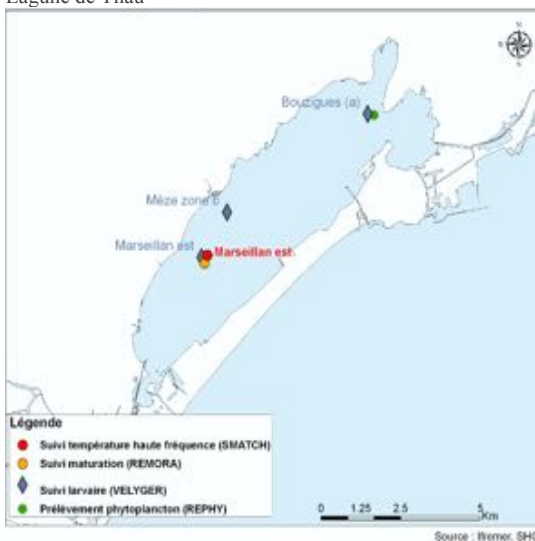


Figure 1 : Présentation des 6 sites étudiés. Le secteur de la baie de Vilaine fait l'objet de suivis partiels sur la reproduction de l'huître et est intégré pour ces raisons dans le réseau.

2.1.2.1 Reproduction des adultes

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

- proximité d'un stock important d'huîtres adultes;
- station bien documentée en termes d'hydrologie (point REPHY complet en vert sur la 1) et de ressources biologiques (point de suivi RESCOII national);
- facilité d'accès, permettant un prélèvement tous les 15 jours.

Pour la rade de Brest, il s'agit du site de 'la pointe du Château', pour la baie de Vilaine, il s'agit du site de Pénéf, pour la baie de Bourgneuf, il s'agit du site de 'la Coupelasse', pour les pertuis Charentais, il s'agit du site 'Agnas', pour le bassin d'Arcachon, il s'agit du site du 'Tés' et enfin pour la lagune de Thau, il s'agit du site de 'Marseillan'. Ces points sont signalés en orange sur la 1.

Chaque année et pour chaque site atelier, le protocole de mise en place du lot 'sentinelle' est identique et suit la méthodologie mise en œuvre initialement par le réseau REMORA-RESCO : (1) la mise en place a lieu fin février-début mars sur un parc qui émerge à partir d'un coefficient de marée de 75; (2) la population est constituée d'huîtres âgées de 18 mois (calibrées entre 20 et 30g); (3) sur chaque site, la population est constituée de 900 huîtres réparties dans 3 poches (triplicat); (4) ces huîtres ont toujours la même origine (Naissain produit en éclosérie à la station expérimentale d'Argenton).

Chaque population est suivie toute l'année en termes de taux de survie et de biométrie sur prélèvements à raison d'un échantillonnage mensuel en automne et en hiver et bimensuel au printemps et en été. L'augmentation de la fréquence d'échantillonnage pendant la période clé de la reproduction permet d'avoir une description satisfaisante de la fécondité et de la période de la ponte principale.

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

2.1.2.2 Abondance et survie larvaire

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

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

L'évaluation des abondances larvaires se fait par l'intermédiaire de prélèvements de plancton (« les pêches de larves ») réalisés 2 fois par semaine tout au long de l'été. Ces « pêches de larves » se font par pompage (Figure 2) selon la méthode décrite dans Auby *et al.* (2002).

Selon l'étendue géographique des sites atelier, 2 à 7 stations font l'objet de prélèvements (losange bleuté sur la Figure 1).

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



Le comptage disponible sous 48 h indique le nombre de larves d'huîtres creuses pour chaque stade de développement (Figure 3). Les valeurs sont exprimées, pour des raisons historiques, en nombre de larves par 1,5 m³. Ces pêches sont aussi le moyen de mieux caractériser, le cas échéant, l'hydrologie, sur chaque site, par des prélèvements discrets d'eau pour mesure de la température et de la salinité.

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

- Au laboratoire, pré-tamassage sur 500 µm puis double tamassage sur mailles de 132 puis sur 40 µm (excepté pour le site d'Arcachon pour lequel le double tamassage est réalisé sur 125 µm et 40 µm). Le refus du tamis de 500 µm, contenant les macro-algues et débris, est éliminé. Les refus des deux autres tamis sont récupérés séparément dans des éprouvettes de 100 mL. Pour chaque station, on dispose donc de deux fractions qui sont traitées de la même manière : (1) une fraction >125 µm, contenant plutôt les stades âgés et (2) une fraction > 40 µm, contenant plutôt les stades jeunes.
- Chaque fraction est mise à décanter dans une éprouvette graduée de 100 mL afin de mesurer la hauteur du culot. Puis, on ajuste le volume d'eau surnageant en vidant l'éprouvette de manière à ne conserver que 4 fois le volume du culot (approximativement). Pour les échantillons trop concentrés, les dilutions sont réalisées à l'eau de mer filtrée (Cochet-environnement et Armeria) ou à l'eau distillée, voire du robinet (Creaa et LER Arcachon). Dans tous les cas, le volume total de l'échantillon (v) est mesuré.
- Cet échantillon est ensuite homogénéisé directement dans l'éprouvette à l'aide d'un agitateur muni d'un disque perforé à son extrémité. Deux aliquotes (1 et 2) de 0,5 mL sont prélevés à la micropipette et transférés sur deux cellules de numération quadrillées (Sedgewick rafter cell - Ref 02C00415). Les larves de *C. gigas* y sont identifiées, comptées et classées dans les différents stades présentés sur la planche ci-joint (LARVST1 à 5, Figure 3).
- Compte tenu des risques de confusion avec d'autres espèces, les larves dont la hauteur est inférieure à 70 µm ne sont pas prises en compte pour l'instant.
- Ainsi, pour une fraction donnée, le nombre N de larves d'un stade donné pour un volume de 1,5 m³, est calculé de la façon suivante :

$$N=1,5*(n1+n2)* v/V, \text{ avec :}$$

n1 et n2, le nombre de larves d'un stade donné respectivement compté dans les aliquotes 1 et 2 de 0,5 mL

v, le volume (en mL) de l'échantillon dilué

V, le volume pompé (généralement proche de 1,5 m³).

- Pour chaque stade larvaire, le résultat retenu est la somme des valeurs dénombrées dans les deux fractions. Les concentrations sont exprimées pour 1,5 m3 et le seuil de détection est de 20 à 100 larves/1,5 m3 selon la dilution utilisée pour la lecture.
- L'ensemble des données est ensuite saisi et archivé dans la base nationale Quadrigé sous 24 h, permettant la mise à disposition de l'information sur le site Internet de Velyger dans les 48 h suivant la sortie en mer.

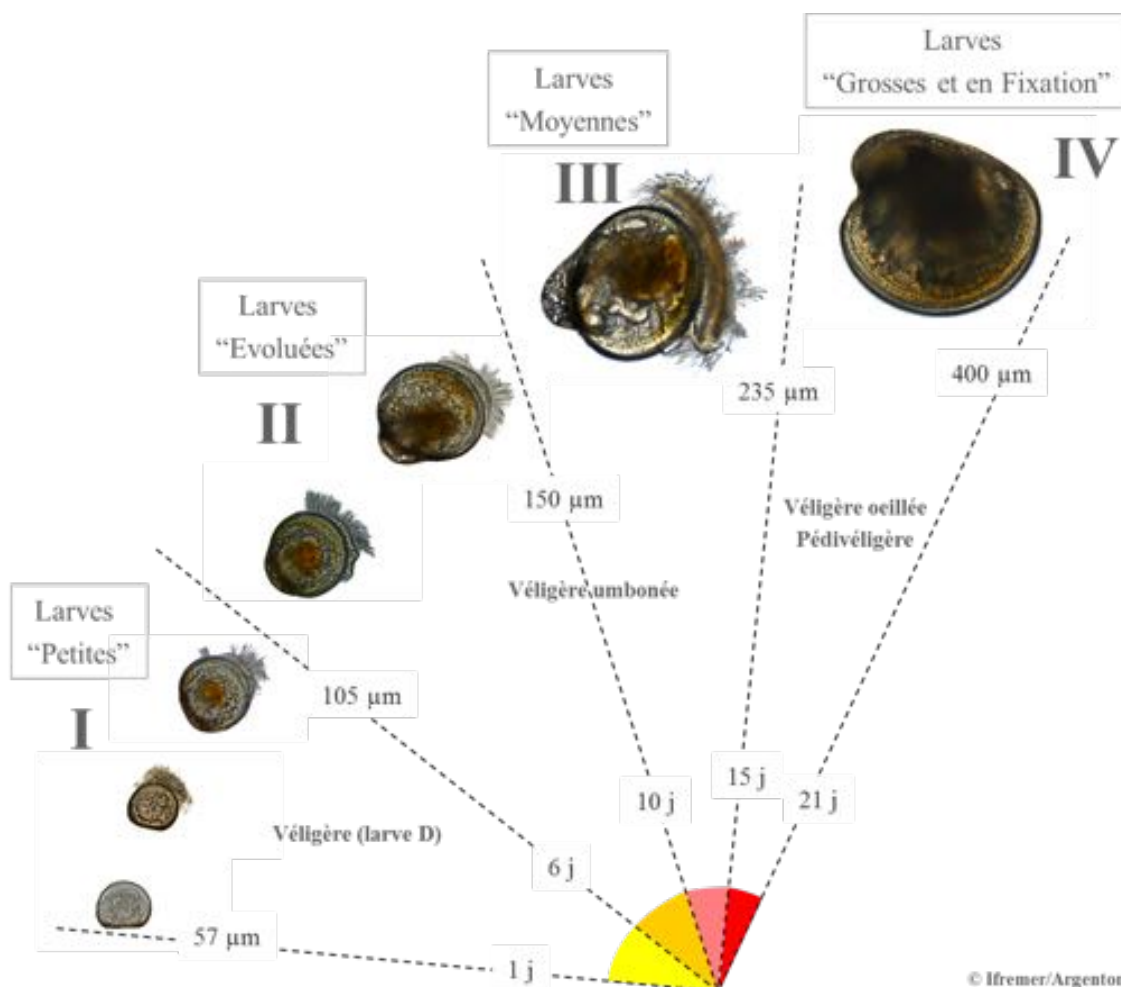


Figure 3 : Planche de détermination des stades larvaires chez l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, d'après Le Pennec (1978) et His (1991). Certains laboratoires (e.g. Ifremer Arcachon) distinguent un stade V pour les larves grosses 'en fixation'. Pour les autres sites, ce stade n'est pas identifié et ces larves sont répertoriées dans le stade IV. L'âge est donné à titre indicatif, il est fonction de la température et de la concentration en nourriture. Légende : H est la hauteur (mesurée de l'extrémité de la charnière au bord opposé de la coquille, cette mesure correspond aussi à la largeur, e.g. Le Pennec, 1978). La hauteur (=largeur) et la longueur sont précisées en µm sur les photos. Photos : © Ifremer/Argenton.

2.1.2.3 Estimation automnale du captage

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

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

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

2.1.2.4 Paramètres hydro-climatiques

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

- Température et salinité tout au long de l'année en haute fréquence (une acquisition toutes les 30 minutes), en temps différé ou en temps réel. Les sites sont équipés de sondes (Température, Salinité et Pression) d'enregistrement en continu de type Smatch (© Ifremer-NKE). Ce type de sonde présente l'avantage d'envoyer ses données en temps réel sur un serveur public consultable sur Internet par les professionnels¹. La mesure se fait directement à proximité des poches contenant les huîtres 'sentinelles'. Ces points sont en rouge sur la Figure 1).
- Température et salinité, en été, par prélèvement discret lors des sorties en mer au cours des pêches de larves (2 fois par semaine en période estivale). La mesure se fait à pleine mer (+/- 2 heures) à 1 m sous la surface, au moment des pêches de larves.
- Biomasse en phytoplancton (*via* le proxy chlorophylle *a*), abondance et composition du phytoplancton tout au long de l'année (tous les 15 jours, en période de production primaire active, et tous les mois hors période productive) dans la mesure du possible à proximité des populations d'huîtres adultes, soit sur les sites nationaux de 'Flore totale' du réseau REPHY ou soit sur des sites ajoutés (*e.g.* l'analyse des points suivis à la pointe du Château en rade de Brest et sur le banc d'Agnes dans le bassin de Marennes Oléron sont assurés par le bureau d'étude AEL plancton). Les méthodes de prélèvement et d'analyse sont détaillées dans Grossel (2006) et Daniel (2009).
- Conditions climatologiques fournies par Météo-France², dans le cadre d'un contrat d'accès à leur climathèque, notamment les paramètres température de l'air, pluviométrie et ensoleillement qui sont connus pour jouer un rôle, de façon directe et/ou indirecte sur le phytoplancton, la croissance, la reproduction des adultes, le développement et la survie des larves.

2.2 Gestion et Analyse des données

Les données issues de tous ces suivis sont archivées dans la base nationale publique Quadrigé³ au sein des programmes Velyger et RESCOII. Cette action s'accompagne d'une standardisation des procédures et favorise une homogénéité progressive des méthodes entre les sites. Elle permet en outre une extraction aisée des données et facilite ensuite leur exploitation.

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

¹ <http://www.ifremer.fr/co-en/>

² <http://france.meteofrance.com/>

³ <http://www.ifremer.fr/envlit/resultats/quadrigé>

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

Il est ainsi fait appel à :

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

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

- la valeur minimale et la valeur maximale de la série, définissant les extrémités des « moustaches » en deçà d'une limite égale au troisième (respectivement premier) quartile plus (respectivement moins) 1,5 fois la distance interquartile (différence entre le 3ème et le 1er quartile).
- l'intervalle interquartile, définissant les limites de la boîte contenant 50% des valeurs de la série comprises entre le premier Q1 et le troisième quartile Q3.
- la médiane, définie comme la valeur qui partage la série de données en deux groupes de taille égale.

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

3 Suivis des conditions environnementales 2016

3.1 Conditions climatiques générales

La biologie de l'huître creuse, notamment sa reproduction, est sous la dépendance directe des facteurs hydrologiques, eux-mêmes forcés par les conditions climatiques du moment voire de la saison écoulée (e.g. Auby et Maurer, 2004 ; Bernard 2011 ; Pouvreau et al., 2011). Sur ces écosystèmes côtiers, la température de l'air influence directement la température de l'eau. La pluviométrie influence le débit des rivières et les apports en sels nutritifs et contrôle indirectement la salinité et les efflorescences phytoplanctoniques.

3.1.1 Température de l'air

La Figure 4 présente, de façon synthétique, les variations de la température de l'air en 2016 (moyenne journalière relevée par Météo-France à proximité des points de suivis du Réseau Velyger) et son degré d'anomalie par comparaison à la normale calculée sur les 50 dernières années (depuis 1960).

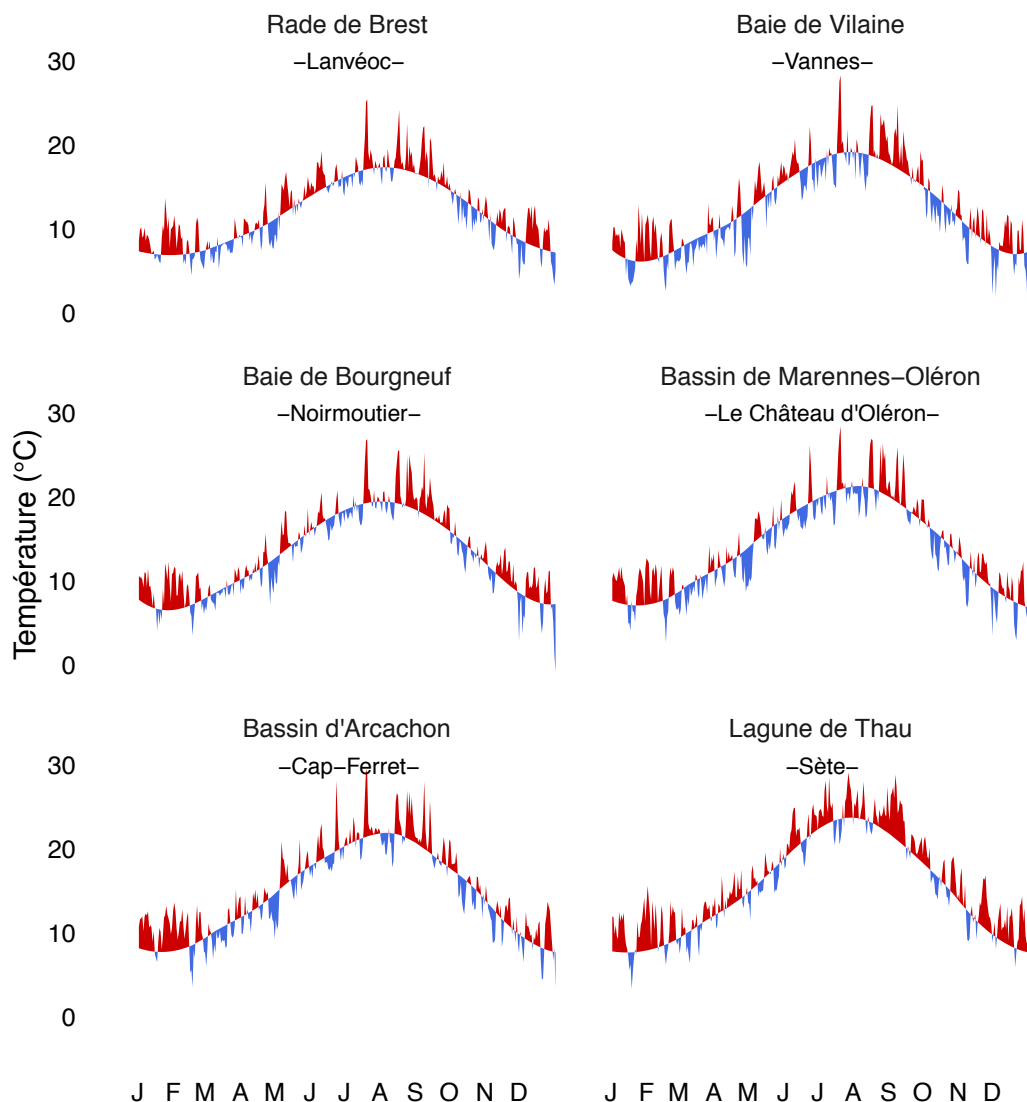


Figure 4 : Température moyenne journalière de l'air et anomalies par rapport à la normale des 50 dernières années pour les 6 sites (© Météo-France). Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu.

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

- L'hiver a été marqué par des températures supérieures aux normales en janvier et février et plutôt proches des normales en mars. Aucune période significative de froid intense n'a donc été observée au cours de l'hiver 2015-2016, à l'exception de quelques journées en février et mars caractérisées par des valeurs inférieures aux normales.
- Le printemps est marqué par des températures proches des normales, avec des alternances entre des périodes plus froides et plus chaudes de courtes durées.
- La situation est plus contrastée en été des périodes pour lesquelles la température de l'air est supérieure aux normales sur des périodes assez longues notamment en fin d'été. Le mois de septembre présente par exemple des valeurs supérieures aux normales sans discontinuité sur la plupart des sites. Cette situation estivale en période reculée est souvent observée ces dernières années.
- Enfin, la situation redevient proche des normales à l'automne à l'exception du mois de décembre qui présente à nouveau des valeurs supérieures aux normales quasiment tout au long du mois.

En complément, la Figure 5 présente l'évolution, depuis 1960, de l'anomalie annuelle de la température de l'air sur chacun des sites du réseau. Cette figure montre que l'année 2016 s'inscrit toujours dans la tendance au réchauffement enregistrée depuis les années 1990 et présente une anomalie positive, en moyenne sur l'année, de 0,5 à 1,0°C du nord au sud.

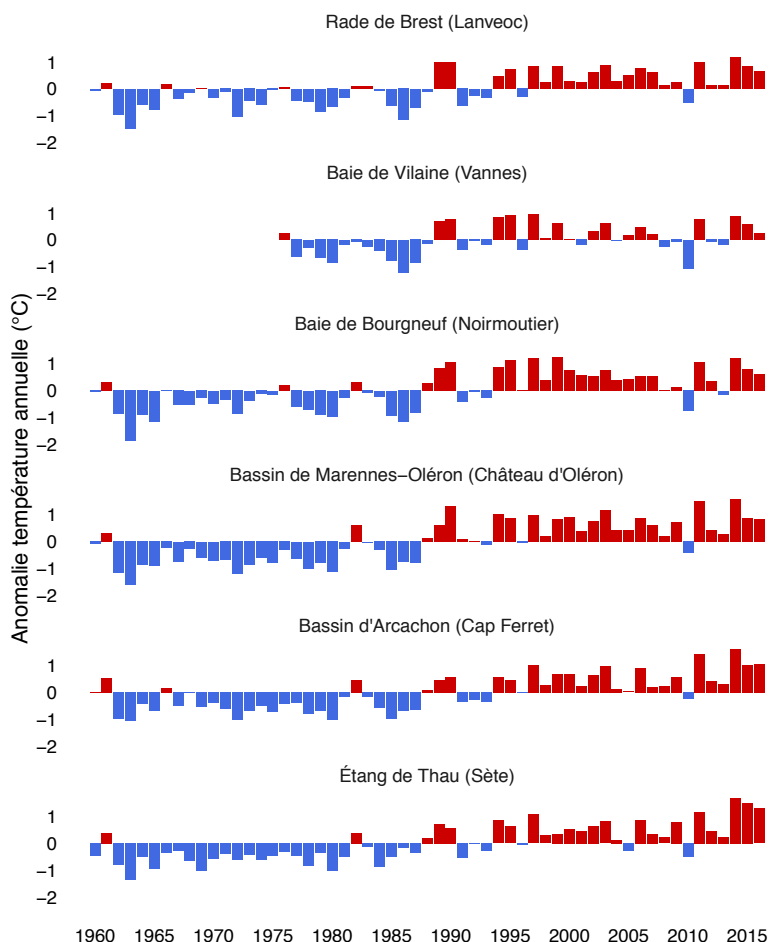


Figure 5 : Anomalies de température de l'air (moyenne annuelle en °C) pour chaque site d'étude depuis 1960, à l'exception de la station Météo de Vannes, pour laquelle les données ne sont disponibles qu'à partir de 1976 (Source des données : Météo-France).

Ainsi, de façon assez similaire à l'année 2015, l'année 2016 apparaît comme une année plutôt chaude avec un hiver et une deuxième partie de l'été nettement au dessus des normales. A noter un été contrasté avec un mois de juillet tout juste dans les normales et un mois d'août plutôt chaud.

3.1.2 Pluviométrie

La Figure 6 présente, de façon synthétique, les cumuls mensuels de pluie relevés en 2016 et fournit une comparaison avec les normales (calculées sur les 50 dernières années). L'analyse de cette figure révèle, d'une façon plus ou moins marquée selon les sites, les points suivants :

- L'hiver se caractérise à nouveau par des conditions pluviométriques plutôt excédentaires, à l'exception de la lagune de Thau.
- Au printemps, les cumuls de pluie se situent plutôt dans les normales sur l'ensemble des secteurs.
- En été, les cumuls mensuels deviennent déficitaires et ce jusqu'à la fin octobre, à l'exception de la lagune de Thau pour laquelle des épisodes de pluies orageuses et de phénomènes cévenoles entraînent un excédent pluviométrique sur cette période.
- En automne, si le mois de novembre se positionne dans la norme, les cumuls deviennent à nouveau systématiquement inférieurs aux normales en décembre dans tous les sites.

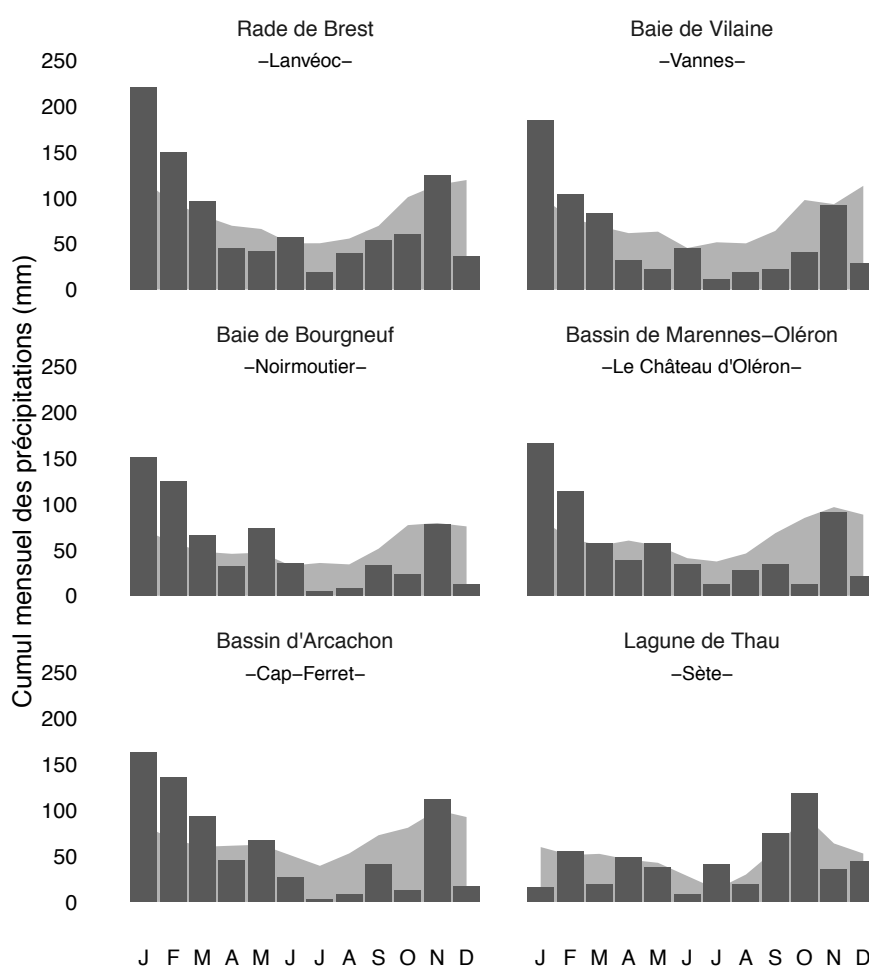


Figure 6 : Cumul pluviométrique mensuel pour l'année 2016 et normale des 50 dernières années pour les 6 sites (données issues des stations Météo-France les plus proches des points de suivis).

En complément, la Figure 7 présente l'anomalie annuelle 2016 de pluviométrie pour chacun des sites du réseau et permet de la comparer avec celles enregistrées depuis 1960. Cette figure montre que l'année 2016 s'inscrit au final comme une année proche des normales voire légèrement déficitaire.

Contrairement aux années précédentes, l'année 2016 ne montre pas l'existence d'un gradient nord-sud marqué sur le plan des anomalies de pluviométrie, gradient très fréquent depuis une dizaine d'années.

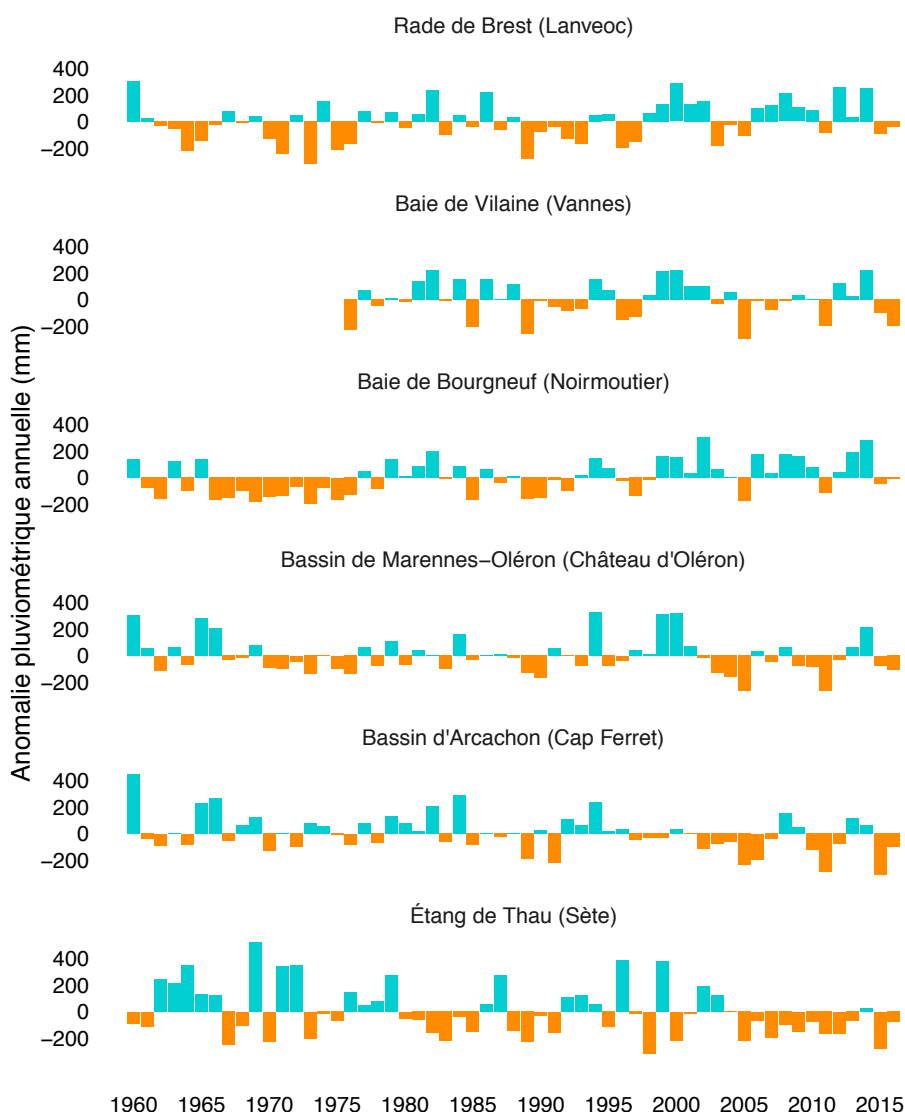


Figure 7 : Anomalies annuelles de pluviométrie (mm) depuis 1960 pour chaque site d'étude, à l'exception de la station Météo de Vannes, pour laquelle les données ne sont disponibles qu'à partir de 1976 (Source des données : © Météo-France).

3.2 Données hydrologiques

3.2.1 Température de l'eau de mer

La température de l'eau de mer constitue un paramètre clé pour la reproduction de l'huître creuse en modulant la vitesse de la maturation des géniteurs et celle du développement des larves (en jouant indirectement sur leur survie, *e.g.* Auby et Maurer, 2004).

En outre, les forts contrastes thermiques agissent aussi comme un déclencheur de l'émission des gamètes et favorisent le synchronisme des pontes sur un bassin (*e.g.* Bernard et al., 2016 ; Thomas et al., 2016).

La figure 8 et 9 présentent, de façon synthétique, la température de l'eau de mer (respectivement moyenne journalière calculée à partir de données hautes fréquences et moyenne mensuelle calculée à partir de données ponctuelles) et son degré d'anomalie par comparaison à la normale. L'année 2016 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les faits suivants :

- L'hiver est marqué par une longue période pendant laquelle la température de l'eau est restée supérieure aux normales, sur certains secteurs, des anomalies de l'ordre de +3°C. Il n'y a donc eu aucune période pour laquelle les valeurs ont été inférieures aux normales, même sur de courte durée.
- Le printemps présente des valeurs très proches des normales sur toute la durée avec même quelques anomalies négatives de -0.5°C sur de courte période. Ce n'est qu'à partir de fin juin que la tendance s'inverse.
- Sur une majeure partie de l'été, il n'y a pas de réelles anomalies sur de longues périodes, à l'exception de la rade de Brest qui présente des valeurs supérieures aux normales tout au long de l'été de 1°C voire 2°C. Le mois d'août présente même des valeurs inférieures aux premiers quartiles sur les sites de la côte atlantique. La fin de l'été (septembre) par contre se caractérise sur l'ensemble des sites par une période plutôt chaude avec des anomalies thermiques proches des 2°C sur tout le mois de septembre.
- L'automne et le début de l'hiver se positionnent, dans leur intégralité, autour des normales, à l'exception de la lagune de Thau qui conserve des valeurs de températures d'eau supérieures aux normales.

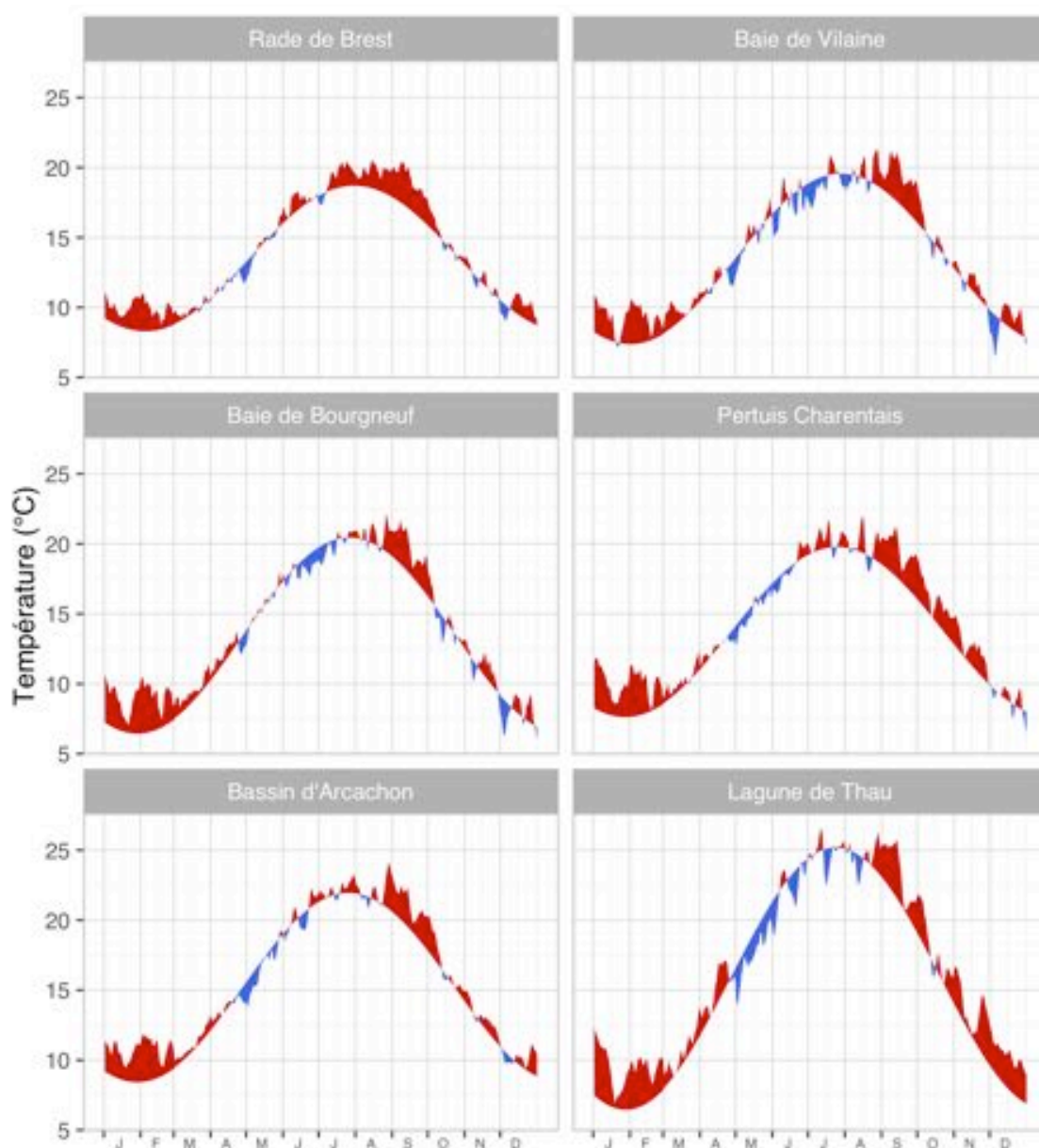


Figure 8 : Température moyenne journalière de l'eau de mer en 2016 et anomalies par rapport à la normale recalculée des 30 dernières années pour les 6 sites (© Ifremer). Les périodes à anomalie thermique positive apparaissent en rouge, celles à anomalie thermique négative en bleu.

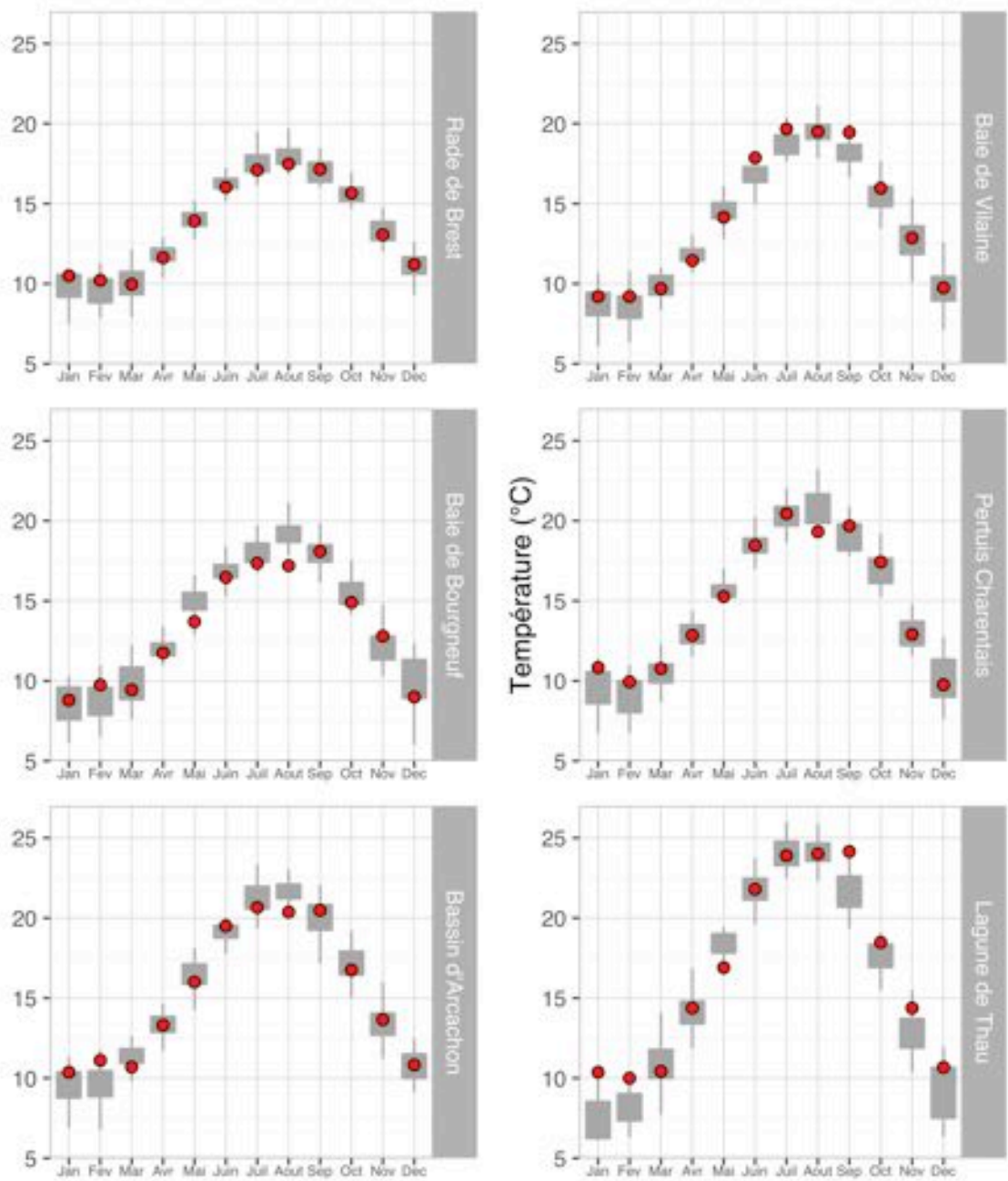


Figure 9 : Valeurs moyennes mensuelles 2016 (points rouge) de température (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (boîtes à moustache grisées) pour chacun des 6 écosystèmes étudiés. Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Lanvéoc en rade de Brest, Ouest Loscolo en baie de Vilaine, Bois de la chaise en baie de Bourgneuf, Boyard dans le bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY.

3.2.2 Salinité

La salinité joue un rôle indirect sur le succès de la reproduction de l'huître creuse : c'est un indicateur du débit des fleuves et rivières et donc un proxy⁴ des apports de sels nutritifs entrant dans le système et régulant, en partie, le niveau de production primaire et les efflorescences phytoplanctoniques.

La Figure 10 présente la salinité de l'eau de mer (moyenne et dispersion). L'année 2016 se caractérise, de façon plus ou moins importante selon les sites, par les résultats suivants :

- L'hiver est marqué par des valeurs proches des normales exceptées en février où l'on note quelques dessalures surtout dans les sites les plus nord. La lagune de Thau présente par contre des valeurs au dessus des normales sur toute la période.
- Le printemps présente aussi des valeurs proches des normales avec occasionnellement quelques valeurs plus faibles notamment en juin.
- L'été mais surtout l'automne et le début de l'hiver se caractérisent par des valeurs plutôt élevées souvent positionnées dans les quartiles supérieurs des observations antérieures, dans un schéma similaire à l'année 2015.

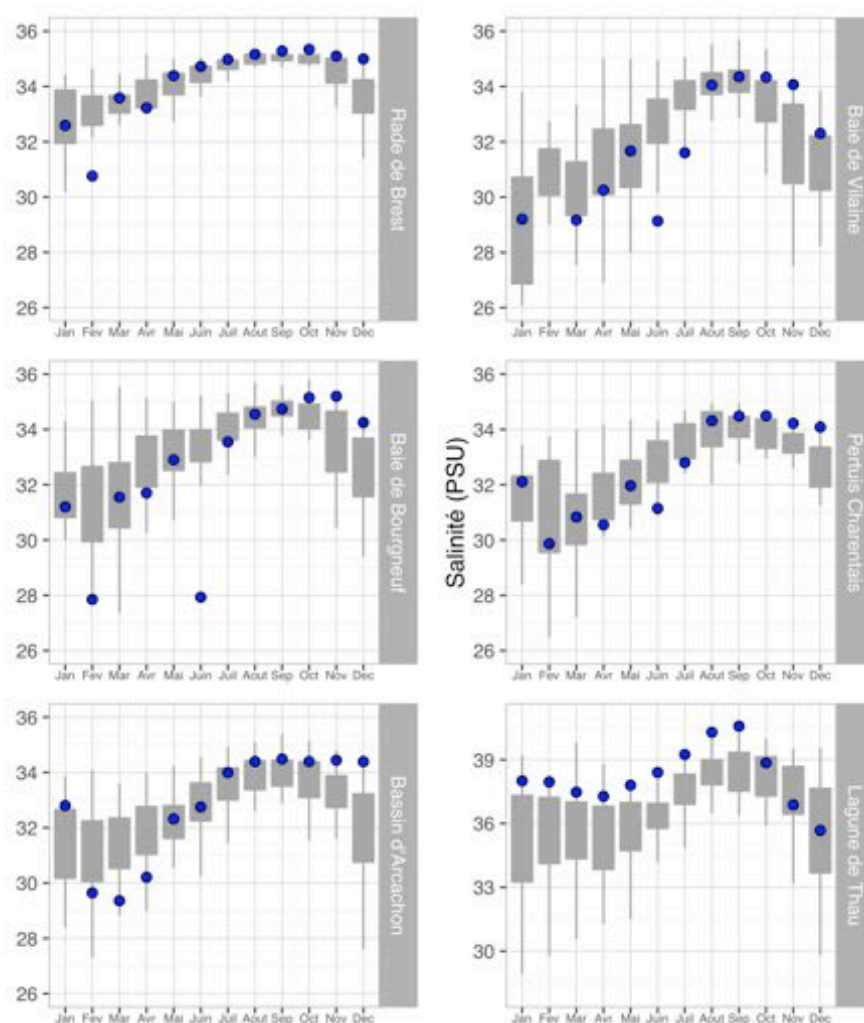


Figure 10 : Valeurs moyennes mensuelles 2016 (points bleu) de salinité (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 20 dernières années (boîtes à moustache grisées) pour chacun des 6 écosystèmes étudiés. Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Lanvéoc en rade de Brest, Ouest Loscolo en baie de Vilaine, Bois de la chaise en baie de Bourgneuf, Boyard dans le bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY.

⁴ Proxy = Outil, indicateur permettant une quantification, une semi-quantification ou une estimation d'une (ou plusieurs) variable(s) biotique(s) ou abiotique(s) d'un écosystème donné. Traceur d'un paramètre environnemental.

3.2.3 Concentration en phytoplancton

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

La Figure 11 présente, de façon synthétique, la concentration en chlorophylle *a* de l'eau de mer mesurée à pleine mer (moyenne mensuelle issue du Réseau REPHY) et son degré d'anomalie par comparaison à la distribution des moyennes des 20 dernières années.

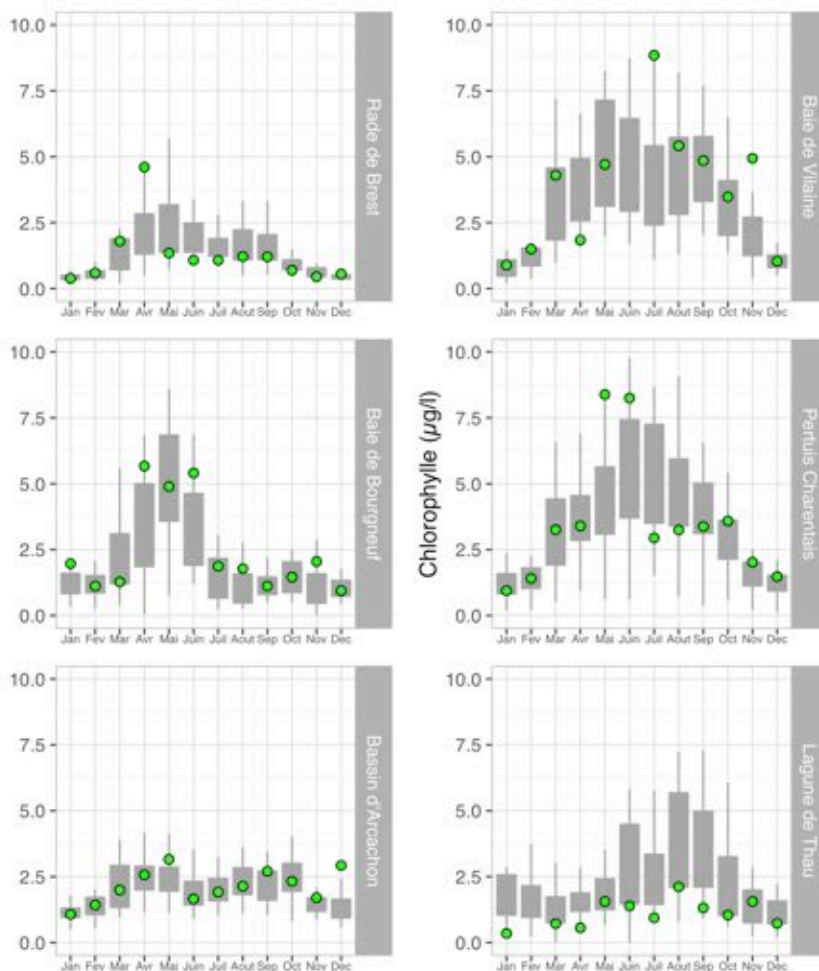


Figure 11 : Valeurs moyennes mensuelles 2016 de concentration en chlorophylle *a* de l'eau de mer (mesurée à pleine mer) comparées à la distribution des valeurs des 15 dernières années (pour chacun des 6 écosystèmes étudiés). Ces graphes utilisent les données issues du suivi des points de référence du réseau REPHY (Lanvéoc en rade de Brest, Ouest Loscolo en baie de Vilaine, Bois de la chaise en baie de Bourgneuf, Boyard dans le bassin de Marennes Oléron, Teychan dans le bassin d'Arcachon et Bouzigues dans la lagune de Thau). © Ifremer/ REPHY. A noter que le point Lanvéoc en rade de Brest est un site historique du REPHY pour lequel nous disposons de séries historiques mais il est resté sous influence océanique.

D'une façon générale, il apparaît que la concentration en chlorophylle *a*, au cours de l'année 2016, se caractérise par des valeurs proches des normales souvent situées dans l'intervalle interquartile. Sur certains sites et pour quelques mois, on peut observer ponctuellement de fortes valeurs, mais on retiendra que l'année 2016 se caractérise par une concentration de phytoplancton dans les normes à relier aux caractéristiques pluviométriques présentées précédemment. Notons que, comme les dernières années, la lagune de Thau présente des valeurs très faibles qui se positionnent dans les quartiles inférieurs quasiment tout au long de l'année.

3.2.4 pH et acidification de l'océan

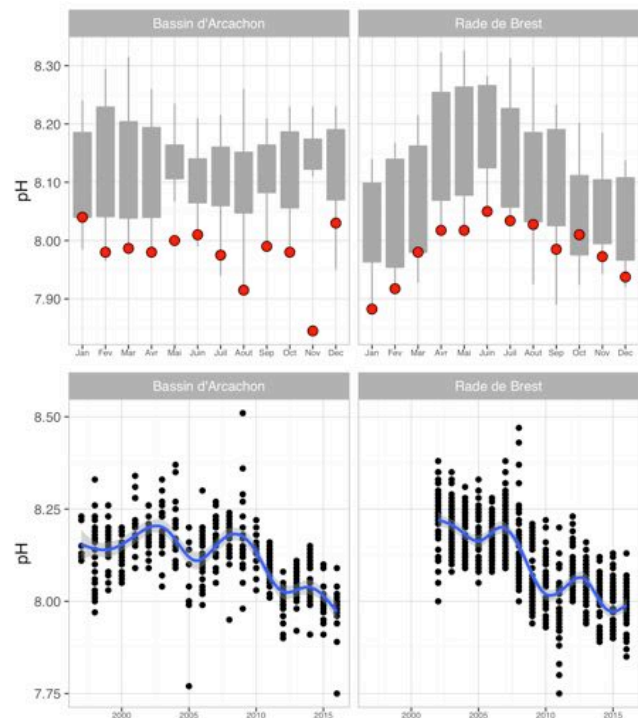
Outre l'augmentation de température, l'un des changements majeurs d'ici la fin de ce siècle réside dans l'acidification des océans liée à l'augmentation progressive des rejets de CO₂ (Anonyme, 2011). Sur nos côtes, le pH de l'eau de mer est, en moyenne, compris entre 8.1 et 8.2. Mais il y a énormément de variabilité spatiale dans la chimie carbonatée de l'océan et la prédiction, à l'échelle régionale, de l'évolution du pH au cours de ce siècle est particulièrement incertaine.

Chez l'huître creuse, le stade larvaire est le plus sensible à une diminution du pH : plusieurs études montrent qu'à partir d'un pH de 7.6, la croissance larvaire est affectée et la survie diminue (e.g. Kurihara et al., 2007). Des expérimentations récentes, réalisées en 2011 dans le cadre du projet Velyger, ont montré que pour un pH de 7.2 et une température de 20°C, la croissance larvaire était ralentie de moitié et la métamorphose compromise (Bagusche et al., 2012). Actuellement, le suivi du pH sur nos côtes est assuré par le réseau SOMLIT⁵ du CNRS.

3.2.4.1 Suivi du deux secteurs du réseau dans le cadre du réseau SOMLIT

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

Figure 12 : Haut : Valeurs moyennes mensuelles 2016 du pH de l'eau de mer (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée du bassin d'Arcachon (site « Eyrac ») et de la rade de Brest (site « Portzic»). Ces valeurs 2016 sont comparées à la distribution des valeurs des 15 dernières années. Bas : Evolution du pH (moyenne annuelle +/- ECT) depuis les années 1998 (© CNRS-INSU/SOMLIT) à l'entrée de la rade de Brest et du bassin d'Arcachon. Ces graphes ont été obtenus à partir des données acquises par le Service d'Observation en Milieu Littoral, mis en œuvre par l'INSU-CNRS (Réseau SOMLIT). Pour en savoir plus : <http://somalit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>



On constate que les données 2016 s'inscrivent, pour ces deux secteurs, dans une tendance à la diminution avec des valeurs se situant dans la gamme inférieure des observations enregistrées depuis le début des années 2000 par le réseau SOMLIT (Figure 12). Pour l'instant, les valeurs moyennes annuelles du pH sur l'année 2016 sont proches de 8.00 que ce soit en rade de Brest ou dans le bassin d'Arcachon (la moyenne établie sur les 15 dernières années sur les deux sites étant de 8.15). Ces moyennes annuelles restent toujours supérieures au seuil de 7.6 - valeur considérée comme problématique pour la vie larvaire de l'huître creuse. Cependant, ce paramètre hydrologique (ainsi que le suivi de la lysocline⁶) mérite, sans conteste, une attention accrue dans les années à venir.

⁵ <http://somalit.epoc.u-bordeaux1.fr/fr/>

⁶ La lysocline est la profondeur dans l'océan à partir de laquelle la solubilité du calcaire (CaCO₃), sous sa forme calcite ou aragonite, augmente fortement. L'aragonite est plus soluble que la calcite et donc la lysocline de l'aragonite survient à des profondeurs moins élevées. Dans certains environnements particuliers, il arrive que la lysocline atteigne les eaux côtières (e.g. Anonyme, 2011).

3.2.4.2 Déploiement d'un nouveau capteur en rade de Brest

Après une étude comparative des différentes solutions techniques de mesure du pH *in-situ*, notre choix s'est porté sur les capteurs ISFET (Ion Sensitive Field Effect Transistor) qui équipent la sonde SeaFET (sonde utilisée par le laboratoire d'océanologie de Villefranche-Sur-Mer de UMPC, référent sur cette mesure). Ce capteur a donc été acheté courant 2016 et mis en place récemment en rade de Brest, à proximité du site atelier.

En outre, le seul déploiement de la sonde sur le terrain ne suffit pas pour obtenir des valeurs stables dans le temps. Pour avoir une précision de l'ordre du ± 0.005 pH, il faut régulièrement effectuer un prélèvement d'eau au niveau de la sonde lors d'une mesure, puis analyser ce prélèvement avec une mesure de spectrophotométrie (Dickson et al., 2007) afin de corriger régulièrement les mesures brutes de la sonde (Martz et al., 2015).

La sonde a été déployée, le 24 mars 2017, dans l'Anse du Roz en rade de Brest à proximité du site Velyger (cf photo ci-dessous). Une première série temporelle devrait être disponible dans le prochain rapport annuel.



4 Données du réseau Velyger

4.1 Maturation et indice de condition

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

Cet **indice de condition maximal, noté IC**, est un indicateur ou proxy qui permet de caractériser simplement la fécondité potentielle d'une population d'huîtres pour une année et un site donnés. Il présente l'avantage d'être aisé à obtenir et d'être indépendant de la taille ou de l'âge, contrairement aux valeurs directes de masses de chair. Le **taux de croissance printanier standardisé** (corrigé de la température) est aussi un indicateur qui peut servir d'indicateur du niveau d'investissement vers la reproduction.

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

Parmi les différents forçages environnementaux, le phytoplancton (en quantité et qualité) constitue l'un des facteurs permettant d'expliquer la variabilité spatio-temporelle de l'indice de condition et de la fécondité observés (e.g. Pouvreau et al., 2011).

4.1.1 Comparaison spatio-temporelle de la maturation

La mise en place chaque année et le suivi régulier de la croissance d'une population 'sentinelle' placée dans chaque écosystème en fin d'hiver permet d'étudier la variabilité inter-annuelle et inter-bassin de la croissance et de la dynamique printanière de l'indice de condition ainsi que la valeur maximum de cet indice juste avant la ponte, proxy de la fécondité. Tous les graphes de croissance et d'indice de condition par site, par bassin et par année sont disponibles sur le site Internet du réseau Velyger : <http://www.ifremer.fr/Velyger>, dans la rubrique : accès aux données. Nous ne présentons, dans cette partie, que des graphes de synthèse concernant l'indice de condition et permettant de comparer aisément l'année en cours par rapport aux années antérieures ou par rapport aux autres sites et de détecter d'éventuelles tendances de moyen terme sur ces indices.

A cette fin, la Figure 13 fournit un récapitulatif de l'ensemble des suivis menés depuis le début du réseau Velyger et permet d'apprécier la variabilité interannuelle et inter-site de la maturation et de l'indice de condition. Chaque courbe se caractérise par une dynamique temporelle similaire : un gain d'indice au cours du printemps, lié à la maturation, suivie d'une chute plus ou marquée de cet indice au cours de l'été correspondant à la ponte.

Sur le plan géographique, il ressort, indépendamment des années, que les sites les plus au nord présentent les valeurs d'indices plus fortes. Par contre, aucune tendance temporelle ne se dégage sur les 8 années de suivis : certaines années présentent des valeurs systématiquement plus faibles (e.g. 2011) ou très fortes (e.g. 2016).

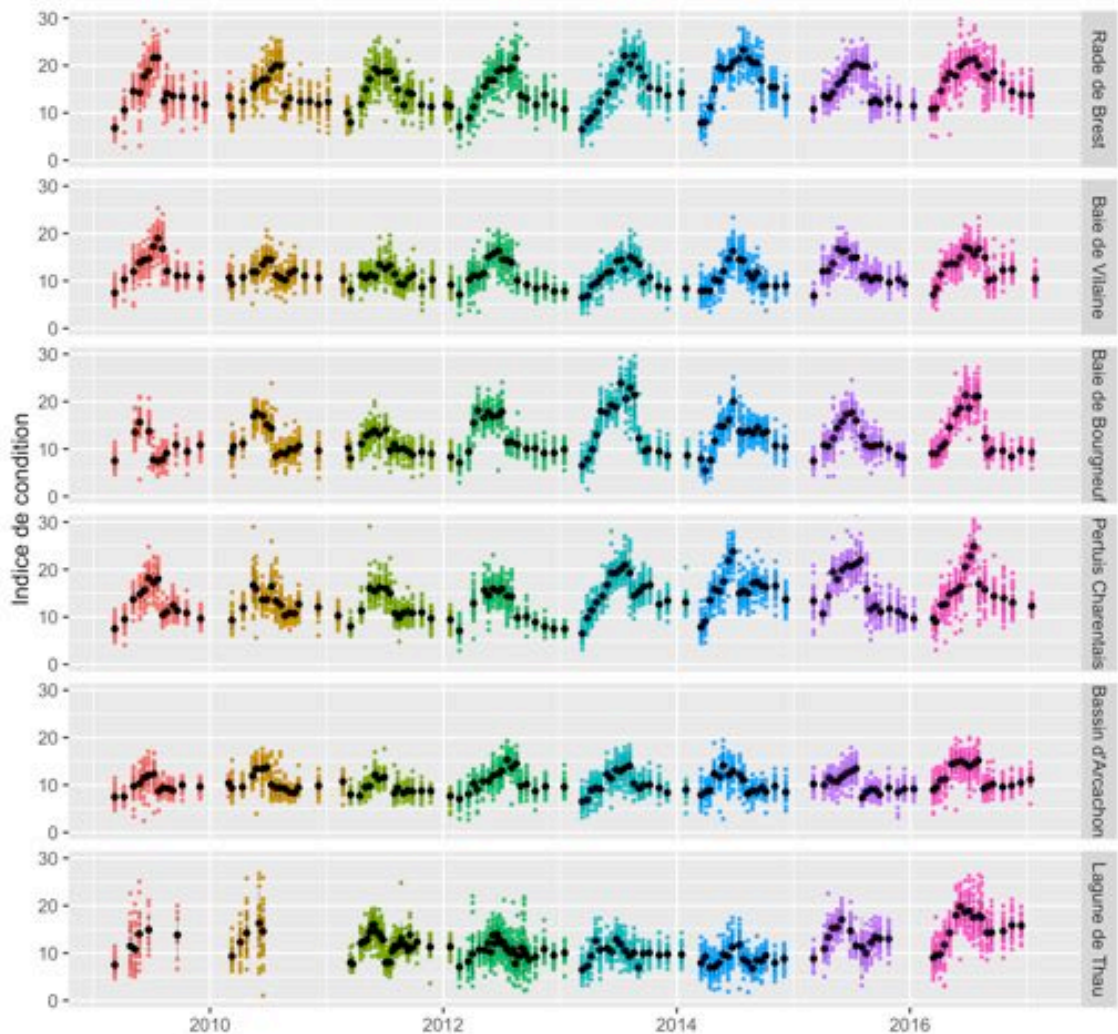


Figure 13 : Evolution et variabilité inter-annuelle et inter-site de l'indice de condition d'une population d'huîtres sentinelles placée dans chaque secteur en début d'année. L'indice de condition avant ponte est un bon proxy de la fécondité potentielle de l'huître creuse.

4.1.2 Indice de condition 2016

En complément, la Figure 14 fournit, par secteur, les valeurs maximales de l'indice de condition observées juste avant la ponte pour l'année 2016 et les compare aux valeurs des années antérieures. Pour chacun des sites d'études, on relève, en 2016, les valeurs maximales suivantes :

- Rade de Brest : **IC = 21,4** (contre 23,3 en 2014 et 20,1 en 2015)
- Baie de Vilaine : **IC = 17,1** (contre 15,0 en 2014 et 16,3 en 2015)
- Baie de Bourgneuf : **IC = 21,4** (contre 20,0 en 2014 et 17,7 en 2015)
- Pertuis Charentais : **IC = 24,8** (contre 23,7 en 2014 et 22,0 en 2015)
- Bassin d'Arcachon : **IC = 15,2** (contre 14,1 en 2014 et 13,5 en 2015)
- Lagune de Thau : **IC = 19,8** (contre 11,7 en 2014 et 17,0 en 2015)

Ces valeurs, un peu supérieures aux valeurs de l'année précédente, rejoignent la gamme des valeurs enregistrées en 2014. En termes de variabilité inter-sites, cette année se caractérise, à nouveau, par des valeurs d'indice de condition plutôt élevées dans les écosystèmes nord (rade de Brest, baie de Bourgneuf et pertuis charentais) et plutôt faibles dans les écosystèmes sud (bassin d'Arcachon et lagune de Thau). Ce constat est souvent le même chaque année (e.g.

Pouvreau et al., 2011) avec, tout de même, une gamme de valeurs plus restreinte que pour les années précédentes.

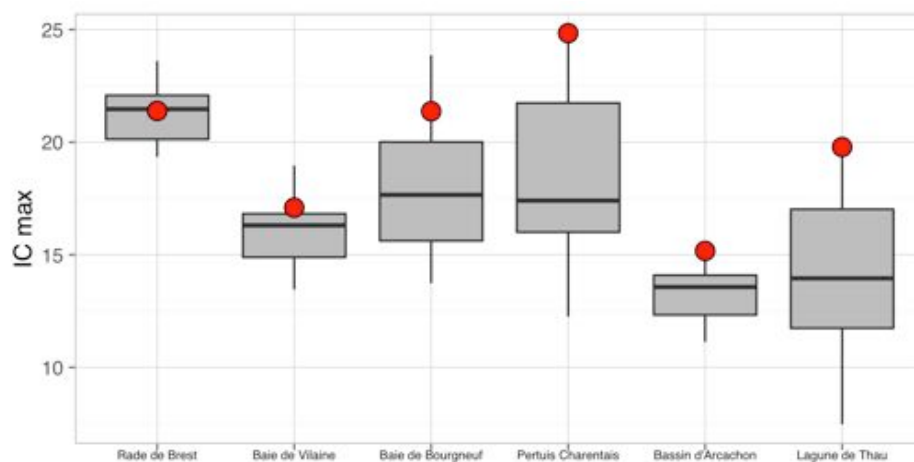


Figure 14 : Valeurs maximales de l'indice de condition sur l'année 2016 et comparaison avec les valeurs antérieures pour chaque site Velyger. L'indice de condition avant ponte est un bon proxy de la fécondité potentielle de l'huître creuse.

4.1.3 Facteur d'explication : la biomasse en phytoplancton

La

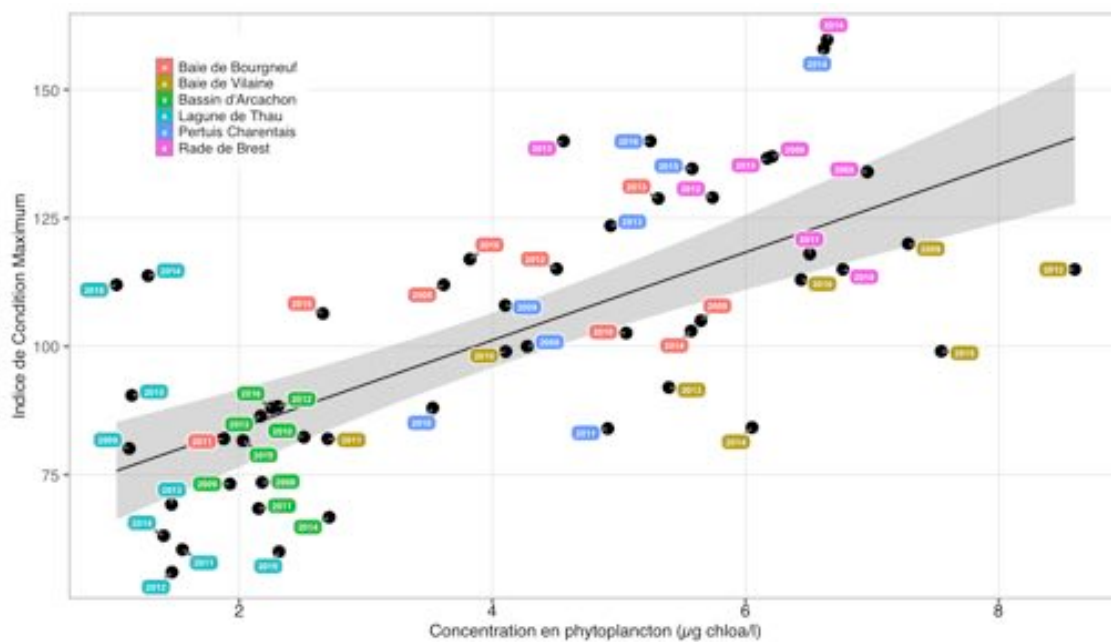


Figure montre les relations actualisées pour 2016, pour chacun des sites, entre la concentration en phytoplancton (ici l'abondance phytoplanctonique en $\mu\text{g chloa.L}^{-1}$, enregistrée tout au long de la maturation et à proximité des populations sentinelles) et les paramètres physiologiques liés à la maturation (ici l'indice de condition maximal des huîtres mesuré en juillet juste avant la ponte).

D'une façon générale, les couples sites-années, caractérisés par de faibles valeurs de d'abondance phytoplanctonique associés à de faibles valeurs de maturation, concernent plus particulièrement les sites sud (bassin d'Arcachon et lagune de Thau). A l'opposé, les secteurs plus au nord (baie de Vilaine, rade de Brest) présentent systématiquement les valeurs les plus

élevées d'abondance phytoplanctonique associées à de fortes valeurs d'indice de condition. Ce schéma démontre clairement l'existence du gradient nord-sud discuté précédemment et le relie à la concentration en phytoplancton.

Plus particulièrement, pour l'année 2016, l'analyse du nuage de points montre que :

- La rade de Brest se caractérise toujours par de très fortes valeurs d'indice de condition associées à de fortes valeurs de concentration phytoplanctonique, mais, en 2016, c'est aussi le cas pour les pertuis charentais cette année (tout comme l'année précédente).
- La baie de Bourgneuf ainsi que le secteur baie de Vilaine se positionnent plutôt dans la partie centrale du nuage de points: c'est notamment le cas en 2016.
- Le bassin d'Arcachon présente, de façon analogue aux autres années, des valeurs plutôt faibles, du même niveau que celles enregistrées dans la lagune de Thau.
- Et d'une façon générale, on distingue toujours le très fort gradient entre la lagune de Thau et la rade de Brest qui s'explique au moins en partie grâce à la biomasse phytoplanctonique de ces secteurs.

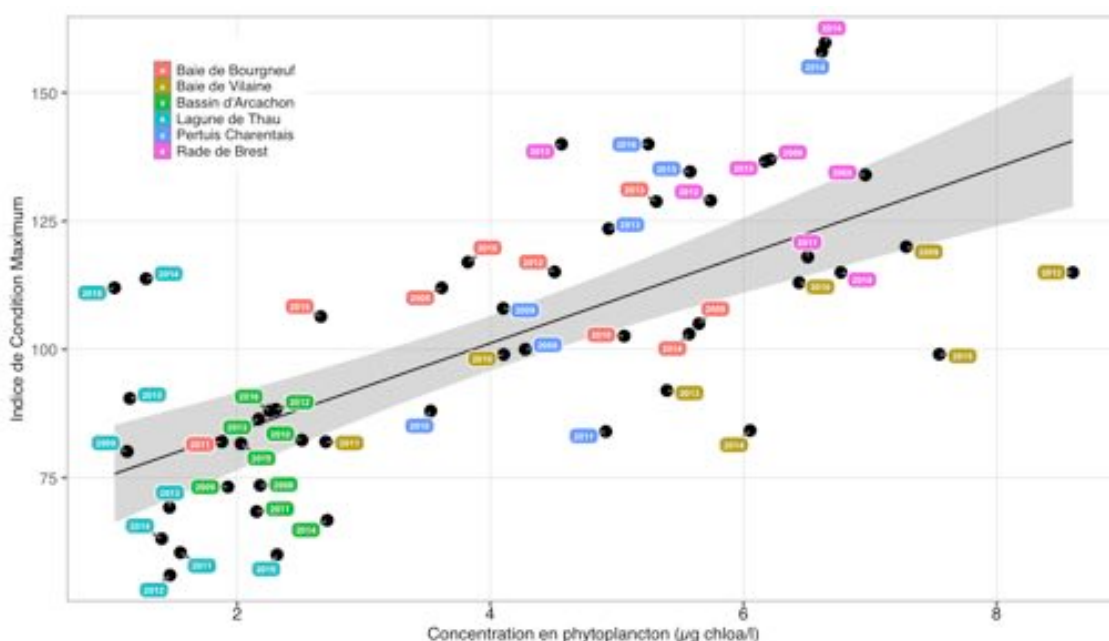


Figure 15 : Relation entre la concentration en phytoplancton ($\mu\text{g chloa.L}^{-1}$) et l'indice de condition (indice de Lawrence et Scott maximal mesuré avant la ponte) des huîtres sentinelles placées dans chaque bassin depuis 2008. Les données de phytoplancton pour la rade de Brest sont obtenues en utilisant les données satellites de couleur de l'eau (e.g. Thomas et al., 2016).

4.2 Date de ponte

En début d'été, une fois la gamétogenèse achevée, l'émission des gamètes (ou frai), communément appelée ponte, a lieu, après un laps de temps généralement de quelques jours permettant à l'huître d'entrer dans une phase instable, phase pendant laquelle elle devient très sensible aux stimuli de ponte (His, 1976). L'étude de l'effet des facteurs environnementaux stimulant l'émission des gamètes a fait l'objet de travaux assez anciens (His, 1976), ré-analysés récemment par Bernard et al. (2016).

Il en ressort que les fortes amplitudes thermiques journalières associées aux marées de vives-eaux apparaissent comme deux conditions favorisant des pontes massives et synchrones sur un même bassin. A l'inverse, des conditions thermiques moins contrastées entraînent un retard de ponte, voire des pontes asynchrones et/ou partielles (tous les individus d'un même banc ne pondent pas en même temps et certains n'émettent que partiellement leurs gamètes). En termes prévisionnels, les températures moyennes de l'eau de mer en début d'été constituent un bon proxy de la date de ponte (e.g. Auby et Maurer, 2004 ; Pouvreau et al., 2011).

Dans la perspective du changement climatique, nombres de phénomènes périodiques risquent d'être perturbés dans le monde du vivant : l'étude de ces phénomènes périodiques s'appelle la phénologie. La date de ponte est un évènement phénologique d'intérêt car il va conditionner la période et les conditions de la vie larvaire et donc en partie le succès du recrutement. L'évolution temporelle de cette date de ponte fait l'objet d'une analyse particulière.

4.2.1 Valeurs 2016

La Figure 16 montre la relation, actualisée pour 2016, entre la température moyenne de l'eau de mer en début d'été (calculée sur les 20 premiers jours de l'été) et le jour d'observation de la ponte principale ($R^2 = 0,56$). On constate que les données 2016 se positionnent au cœur du nuage de point et de façon logique corrélativement à la température: tardive pour les écosystèmes au nord (rade de Brest, baie de Vilaine et baie de Bourgneuf), milieu d'été pour les pertuis charentais et le bassin d'Arcachon, précoce pour la lagune de Thau.

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

- La lagune de Thau présente toujours les pontes les plus précoces ;
- A l'opposé, la rade de Brest et la baie de Vilaine présente les pontes les plus tardives ;
- La baie de Bourgneuf, les pertuis Charentais, le bassin d'Arcachon occupent des positions intermédiaires avec une variabilité interannuelle importante, liée en partie à la température

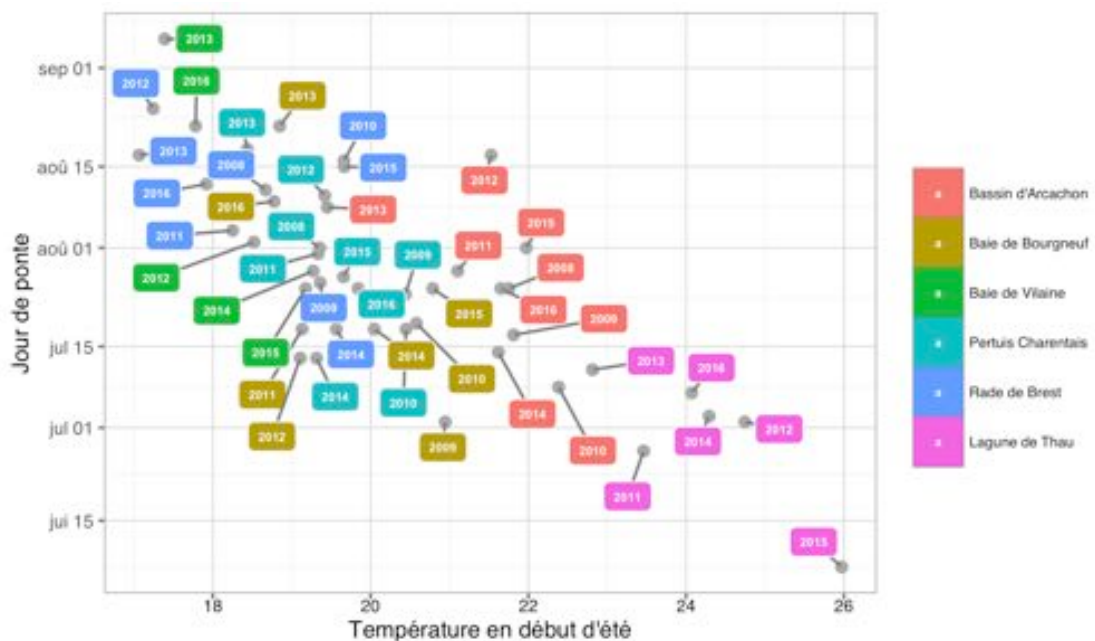


Figure 16 : Relation entre la température de l'eau en début d'été (moyenne issue des données journalières de sonde haute fréquence sur la période 21 juin-10 juillet) et la date d'émission principale des gamètes, tous sites et années confondus. La date d'émission des gamètes est obtenue à partir du suivi des populations sentinelles de chaque site conforté par le suivi des abondances de larves.

4.2.2 Phénologie de la ponte

En complément, au travers de séries biologiques acquises depuis plusieurs années, il devient possible de dégager d'éventuelles tendances de moyen terme. La Figure 17 présente conjointement les cinq séries historiques de phénologie de la ponte principale de l'huître creuse, démarrées depuis les années 1980 à Arcachon et Marennes Oléron et plus récemment en baie de Bourgneuf, en rade de Brest et dans la lagune de Thau.

On constate que, pour ces trois secteurs, la ponte principale de l'année 2016 se situe dans des valeurs normales pour les pertuis charentais ou un peu tardive comme en baie de Bourgneuf,

rade de Brest ou bassin d’Arcachon. Il convient d’ailleurs de noter que, pour le bassin d’Arcachon, la ponte 2016 à nouveau tardive s’inscrit dans la tendance décennale, observée depuis les années 1995, caractérisée par un progressif retard de la période de ponte principale sur ce secteur. Ce constat constitue un fait marquant essentiel contre-intuitif qui fait l’objet d’une analyse détaillée soumise pour publication (David et al., *submitted*).

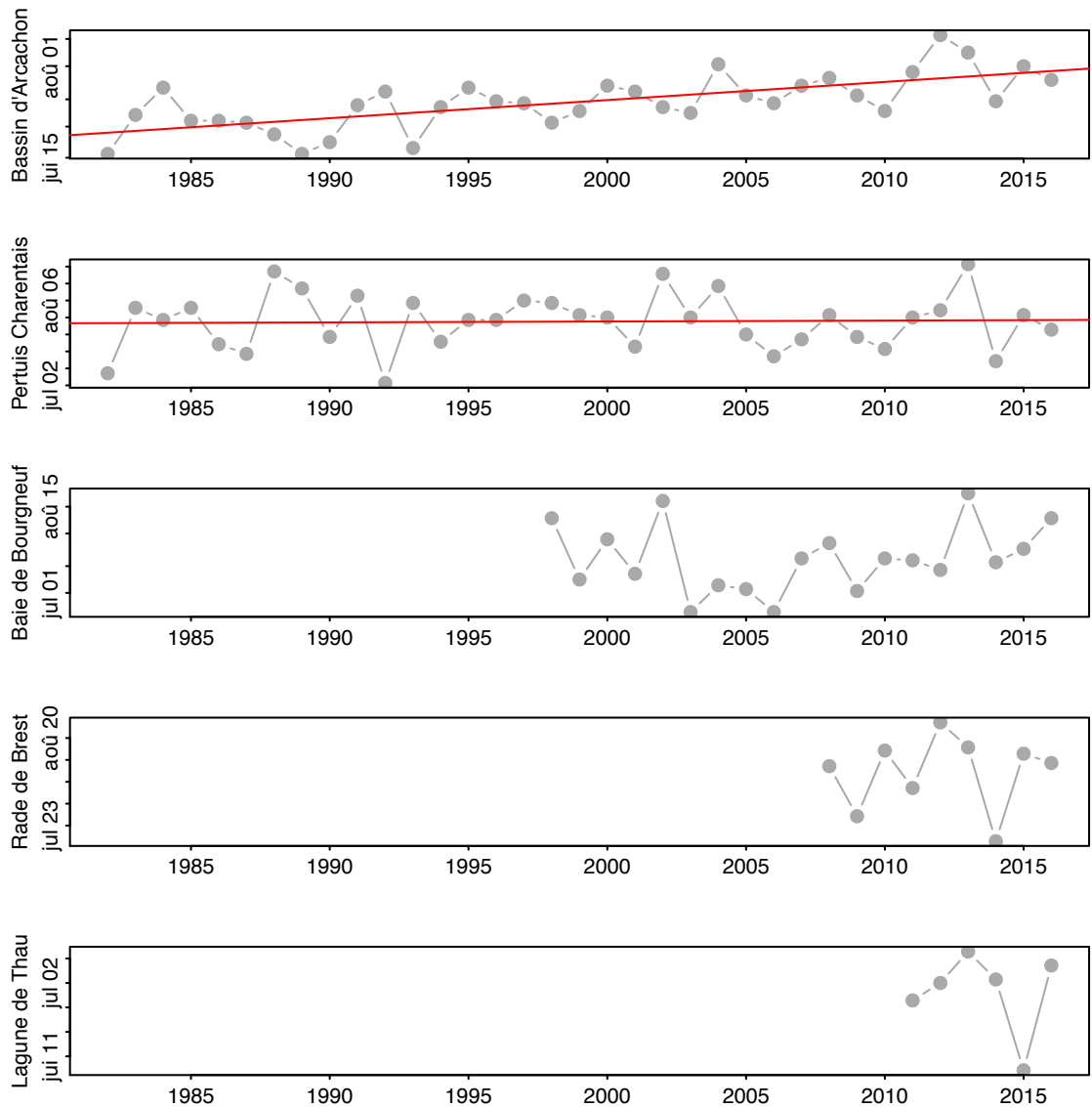


Figure 17 : Evolution pluri-décennale de la date de ponte principale dans le bassin d’Arcachon (Secteurs Est et Ouest), le bassin de Marennes Oléron (secteur Seudre) et la baie de Bourgneuf (secteur nord). La date de ponte est estimée ici à partir des pics d’abondances de larves au stade « petites » relevés sur chacun des secteurs et des pertes de masse de chair enregistrées dans les populations sentinelles d’huîtres placées dans chaque écosystème. Dans le cas de la baie de Bourgneuf, la date de ponte de 1998 à 2008 a été rétro-calculé à partir d’un modèle bioénergétique de type DEB (*e.g.* Thomas et al., 2016).

4.3 Abondance, développement et survie des larves

Après l'émission des gamètes et la fécondation, les larves se développent et leur concentration diminue de façon exponentielle tout au long de la vie larvaire en fonction de 2 facteurs majeurs (e.g. Lewin, 1986):

(1) la durée du développement larvaire, communément appelée « PLD » (Pelagic Larval Duration), liée à la température de l'eau et aux conditions nutritives (cf précédents rapports Velyger);

(2) la « survie » générale de la cohorte (plus précisément ici le rendement entre le pic de larves grosses et le pic de larves petites pour une cohorte donnée, notée S) liée aux conditions hydrodynamiques (forcées par les coefficients de marée et les régimes de vent régnant sur le secteur), aux conditions trophiques (en liaison avec la compétition), à la prédation, à la présence de pathogènes et de xénobiotiques.

En ce qui concerne le recrutement de l'huître creuse sur les côtes françaises, Auby et Maurer (2004) puis Pouvreau et al. (2011) ont montré que ni la prédation, ni la compétition, ni la présence d'agents pathogènes ne semblaient influencer de façon significative les variations d'abondance larvaire. Dans ce contexte, nous nous intéressons donc ici aux seuls effets des facteurs hydrologiques, notamment celui de la température, considéré comme dominant par ces auteurs.

4.3.1 Variabilité spatio-temporelle de l'abondance larvaire

L'ensemble des graphes d'abondance larvaire, par stade, par site, par bassin, par année est disponible depuis 2008 sur le site Internet de Velyger : <http://www.ifremer.fr/Velyger>, dans la rubrique : accès aux données.

Nous ne présentons, dans cette partie, que des graphes de synthèse permettant (1) de comparer aisément l'année en cours par rapport aux années antérieures et (2) de présenter l'évolution sur le moyen terme. En fin de paragraphe, une figure traite de la relation entre le stade 'évoluées' et le stade 'grosses'. Pour cette relation, on privilégie les données de larves au stade 'évoluées' plutôt qu'au stade 'petites' (ce dernier présente parfois un biais d'échantillonnage liés à la dynamique spatio-temporelle très rapide d'apparition de ce stade).

Dans un premier temps, la Figure 18 permet d'analyser les concentrations larvaires moyennes observées sur l'été 2016 par rapport à celles des années antérieures sur chacun des secteurs Velyger. Il ressort que :

- Pour le premier stade (« petites »), les secteurs de rade de Brest et lagune de Thau présentent des valeurs plutôt fortes (se situant dans le quatrième quartile), des valeurs normales dans les pertuis Charentais (proches de la médiane) et des valeurs faibles (se situant dans le premier quartile) pour la baie de Bourgneuf et le bassin d'Arcachon ;
- Cette distribution évolue au cours du développement larvaire, mais les secteurs de rade de Brest et lagune de Thau conservent des larves grosses en plus grande concentration que les autres secteurs. Ces derniers présentent au final des valeurs très faibles : les plus faibles scores enregistrés depuis le début des suivis (inférieures à 10 larves/1,5m³).

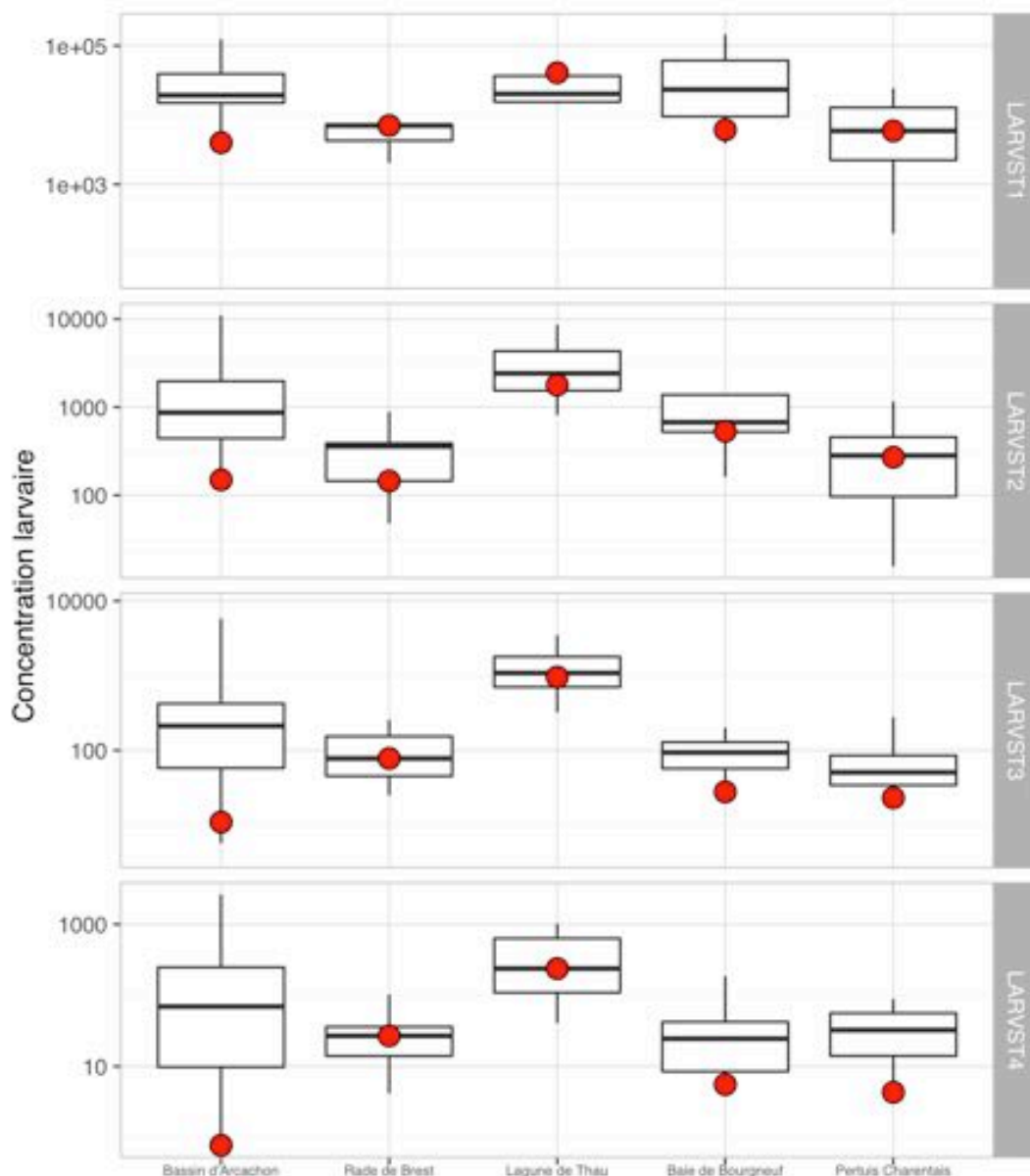


Figure 18 : Abondance larvaire moyenne (Nb larves évoluées/1,5 m³) sur l'année 2016 (point rouge) pour chaque secteur Velyger et pour chaque stade d'évolution larvaire et comparaison avec celles des années antérieures (boîte à moustaches). Pour rappel : LARVST1= Stade « petites », LARVST2= Stade « évoluées », LARVST3= Stade « moyennes », LARVST4= Stade « grosses ».

En complément, la Figure 19 montre l'évolution sur le long terme des abondances larvaires, pour chaque stade de développement et chaque secteur. Il ressort de l'analyse de cette figure :

- Une tendance à la diminution de l'abondance de larves sur le bassin d'Arcachon depuis une quinzaine d'années. Cette diminution est générale sur le bassin, mais elle est plus marquée dans le secteur Est que le secteur Ouest. L'année 2016 se place dans cette évolution décroissante et présente les valeurs moyennes les plus faibles depuis les années 2000. Ces faibles valeurs contrastent, d'un facteur 10, avec les bonnes performances encore enregistrées récemment (2012-2014).
- Les pertuis Charentais (site pour lequel nous disposons d'une série assez longue aussi) présentaient jusqu'à récemment des concentrations larvaires plutôt stables, et ce pour chaque stade. En 2016, ces valeurs sont plus faibles que précédemment, mais on ne peut pas encore parler de tendance. Ce point mérite une attention particulière pour les années à venir (avec une distinction à respecter entre le secteur Seudre et le secteur Charente).

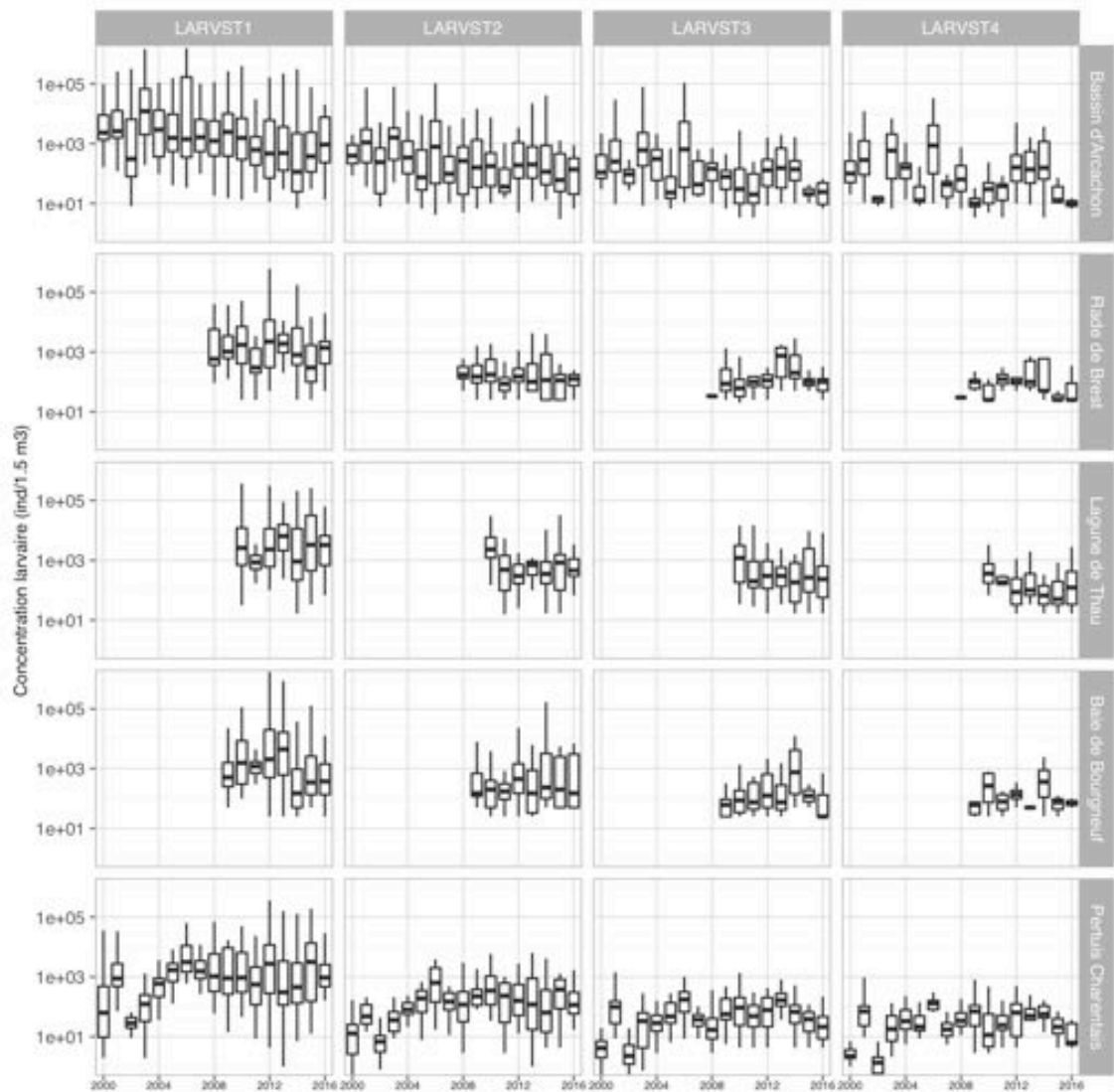


Figure 19 : Evolution des abondances moyennes de larves sur l'été pour chaque stade et pour chaque secteur Velyger. Pour rappel : LARVST1= Stade « petites », LARVST2= Stade « évoluées », LARVST3= Stade « moyennes », LARVST4= Stade « grosses ».

Enfin, en complément de cette description de la variabilité spatio-temporelle de l'abondance de larves, la Figure 20 montre, tous sites et toutes années confondus, la relation qui existe entre l'abondance de larves évoluées et l'abondance de larves grosses, et permet, là aussi, de positionner 2016 par rapport aux années antérieures. L'analyse détaillée de cette figure révèle les points suivants :

- Pendant de nombreuses années, le bassin d'Arcachon se distinguait très nettement des pertuis Charentais par des concentrations en larves (évoluées et grosses) nettement supérieures avec des années record (comme 2003, 2006). A l'opposé, les pertuis pouvaient présenter de très mauvaises années (2000, 2002). Et, d'une façon générale, les nuages de points pour ces 2 sites étaient bien distincts : les valeurs des pertuis occupant la partie inférieure, celles pour le bassin d'Arcachon occupant la partie supérieure.
- Mais, depuis les 10 dernières années, ces deux nuages se rejoignent: certaines années d'Arcachon présentent des valeurs inférieures à celles des pertuis. C'était notamment le cas des années 2011 et 2015 à Arcachon, qui se positionnait au milieu du nuage des points des pertuis Charentais. C'est à nouveau le cas en 2016 : cette année se positionne dans la limite la plus basse du nuage de points

pour Arcachon, ce qui contraste avec des années encore récentes (2013 et 2014) pour lesquelles les valeurs étaient normales (positionnées au barycentre des observations sur ce secteur).

- Le site rade de Brest se positionne plutôt au cœur du nuage avec des concentrations modérées de larves (c'est le cas en 2016) et au final une variabilité interannuelle faible.
- De façon contrastée, la baie de Bourgneuf présente généralement des valeurs très variables d'une année à l'autre et les observations s'éparpillent dans le nuage. L'année 2016 fait partie des années présentant les plus faibles scores pour ce secteur et se positionne en limite basse du nuage de points.
- Enfin, la lagune de Thau présente des valeurs qui se positionnent généralement dans le cadran supérieur du nuage de points proches des bonnes années sur Arcachon. C'est à nouveau le cas en 2016.

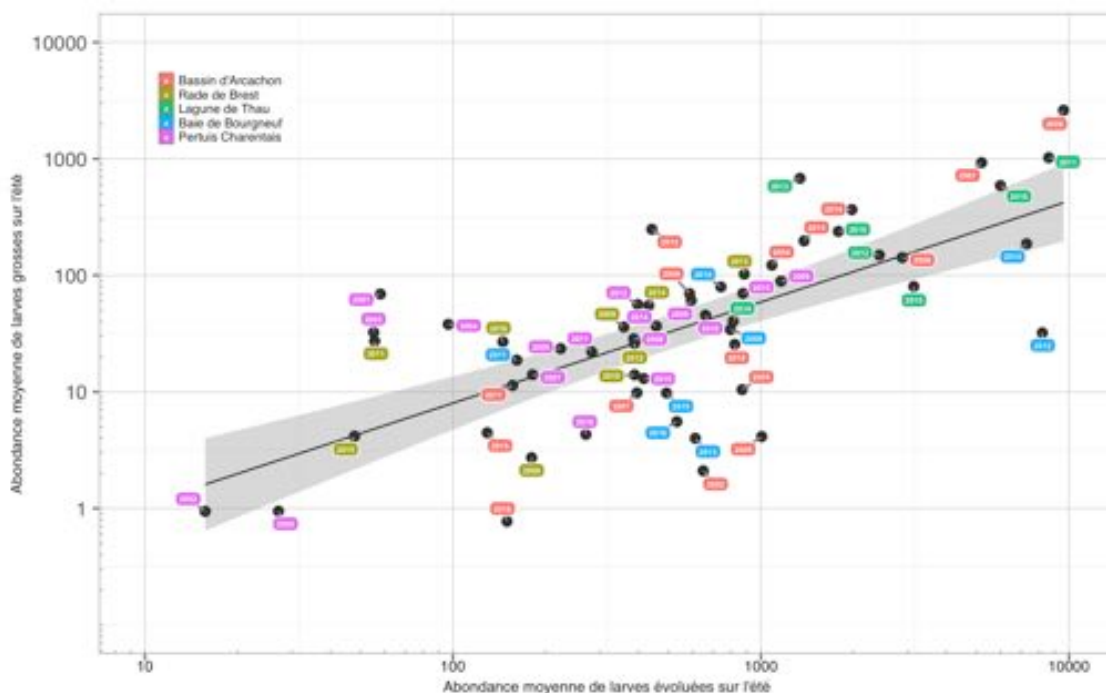


Figure 20 : Relation entre l'abondance de larves évoluées et l'abondance de larves grosses pour les 5 sites du réseau Velyger toutes années confondues. L'année 2016, tous sites confondus, se positionne un peu dans la partie inférieure du nuage de points. Notez que la régression établie sur ce nuage de points présente un coefficient de détermination R^2 de 0,60 et permet d'évaluer une survie moyenne de l'ordre de 10% entre ces deux stades. Certaines années (points projetés dans la partie inférieure du nuage) présentent des survies moyennes nettement inférieures, il s'agit pour la plupart d'entre elles d'années caractérisées par des conditions fraîches lors de l'évolution larvaire (2002, 2005, 2009, 2016 pour le bassin d'Arcachon, 2008 pour la rade de Brest ainsi que 2012, 2013, 2016 pour la baie de Bourgneuf).

4.3.2 Survie larvaire

La survie larvaire peut être approchée, en partie, par le calcul du rendement entre l'abondance de larves grosses et l'abondance de larves petites sur l'été. Ce rendement est avant tout fonction des caractéristiques physiques du bassin (temps de résidence, conditions hydrodynamiques, volume moyen) mais aussi des conditions environnementales moyennes lors de la présence des larves. La Figure 21 montre les valeurs moyennes obtenues pour chaque écosystème et permet de positionner l'année 2016 par rapport aux années antérieures.

Il ressort, pour l'année 2016, que :

- Le bassin d'Arcachon, les pertuis Charentais présentent des valeurs de rendement très faibles (inférieures à 0,1 %) se positionnant dans le quartile inférieur de la distribution ;
- La survie observée en baie de Bourgneuf est généralement plus faible que sur les autres secteurs, et cette année la valeur de survie moyenne pour 2016 se positionne sur la médiane mais reste là aussi inférieure à 0,1 % ;

- La rade de Brest et la lagune de Thau présente des valeurs 10 fois supérieures s'approchant de 1 % et se positionnant dans la norme des observations pour ces secteurs.

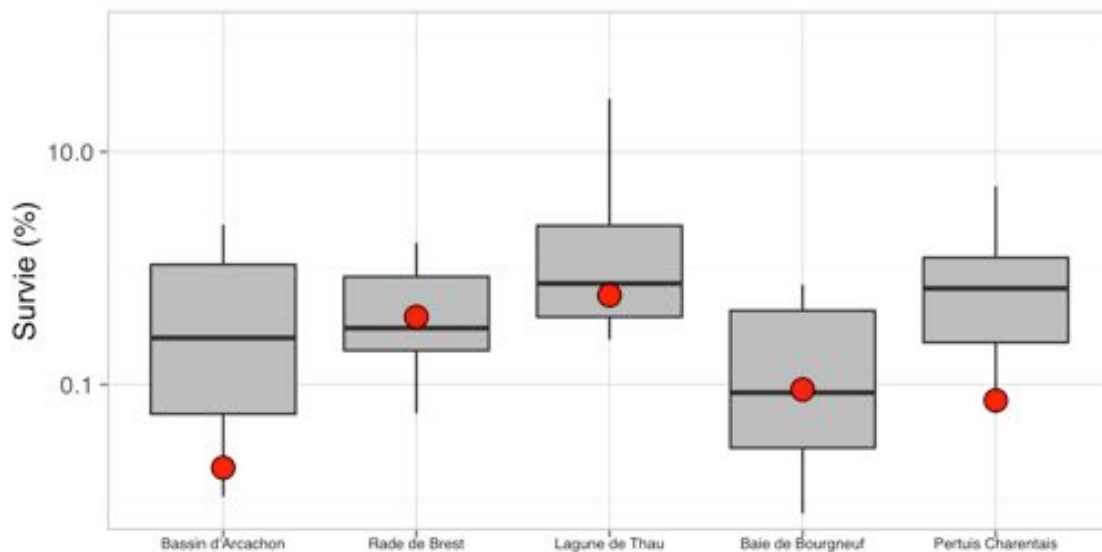


Figure 21 : Rendement larvaire (S, %) pour les principales cohortes observées en 2016 dans chaque écosystème Velyger.

De façon plus détaillée, pour le bassin d'Arcachon, site pour lequel nous disposons du maximum de données et site pour lequel les cohortes larvaires sont aisément identifiables chaque année, il se dégage une relation assez nette entre la température de l'eau (°C) et le taux de survie larvaire (S, %) pour chacune des cohortes repérées sans ambiguïté sur ce secteur depuis 2001 (Figure 22). La relation, actualisée pour 2016, démontre les résultats majeurs suivants :

- D'une façon générale, il existe une forte différence interannuelle (pouvant atteindre un facteur 1000) entre la survie larvaire mesurée par cohorte chaque année ;
- Il ressort une relation significative entre la température de l'eau et la survie larvaire: la survie est inférieure à 0.01% en dessous de 22°C et augmente exponentiellement avec la température pour atteindre plus de 1% au-dessus de 25°C ;
- En 2014, on notait une survie particulièrement forte (1,7 %) pour la principale cohorte observée sur Arcachon en relation avec les températures favorables (> 23,5°C) enregistrées au moment de la vie larvaire ;
- En 2015, on notait une survie particulièrement faible (0,002 %) pour la principale cohorte observée sur Arcachon. Cette faible survie est à mettre en relation avec les températures très basses pour ce secteur (> 21,5°C) enregistrées au moment de la vie larvaire.
- En 2016, la survie (pour la seule petite cohorte observée sur Arcachon) est dans les normes (0,2 %) corrélativement à la température moyenne enregistrée sur cette période (22.7°C).

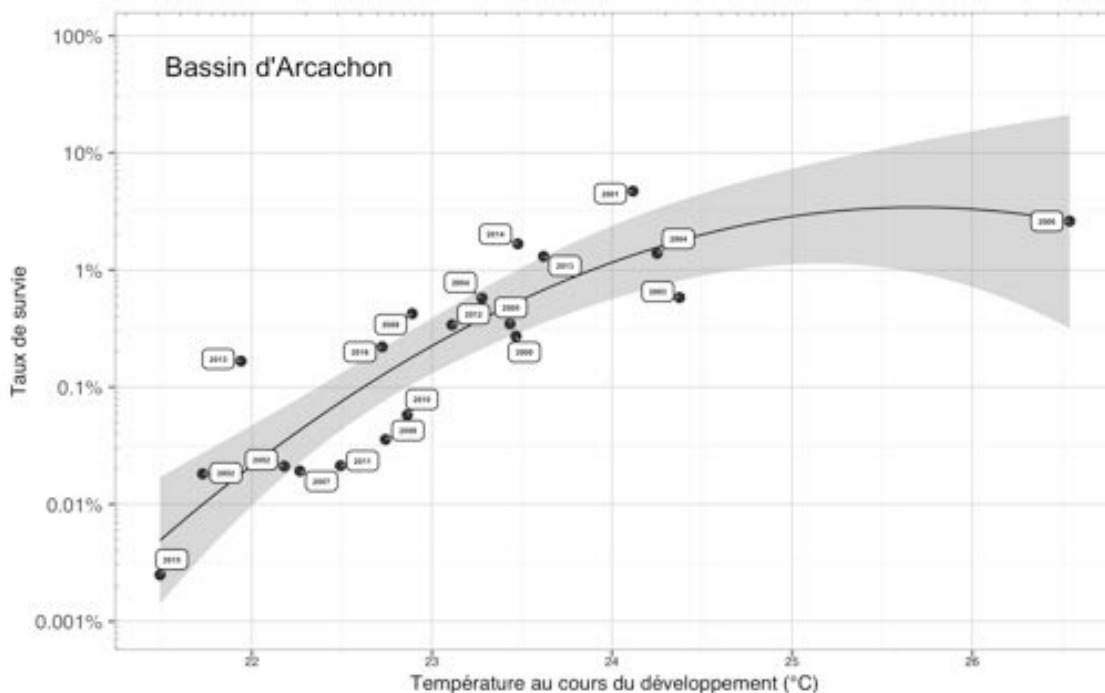


Figure 22 : Relation entre la température de l'eau (°C) au cours du développement larvaire et le taux de survie larvaire (%) pour chacune des cohortes larvaires repérées sans ambiguïté sur le bassin d'Arcachon depuis 2001.

4.3.3 Larves grosses et intensité du captage

Pour terminer cette série d'analyse sur les données larvaires, il convient de s'intéresser à la relation entre l'abondance de larves grosses mesurée tout au long de l'été et le captage (cumulé) obtenu à l'automne sur les collecteurs posés au cours de l'été.

Pour se faire, seuls les secteurs faisant l'objet d'une estimation du captage la plus optimisée possible (Maurer *et al.*, 2009b) ont été utilisés : le secteur de la Seudre a été écarté, car trop faiblement échantillonné et les résultats encore expérimentaux obtenus sur le captage dans la lagune de Thau limitent l'intérêt de les représenter sur ce graphe.

La Figure 23, présente la relation entre la concentration moyenne en larves au stade « Grosses » obtenue à la fin de l'été pour un secteur donné et l'intensité du recrutement cumulé (sur coupelle) estimé à l'automne sur ce même secteur (nombre total de naissain incluant individus morts et vivants). Cette relation, actualisée pour l'année 2016, se caractérise toujours par un fort coefficient de corrélation ($R^2 = 0,60$) et reste indépendante des secteurs étudiés (au moins pour ceux de la façade atlantique). Elle permet, en outre, d'établir, dès la fin de l'été, une prévision du captage à l'automne. Cette forte relation entre abondance de larves grosses et recrutement montre aussi qu'il n'y a vraisemblablement pas de verrous biologiques clés, chez cette espèce, au moment de la métamorphose et de la fixation.

Par contre, dans la lagune de Thau, cette relation n'est pour l'instant pas démontrée et cette exception prouve que le problème lié à la variabilité du captage dans la lagune de Thau trouve son explication dans une cause différente de celles rencontrées sur la façade atlantique. Des travaux sont menés au LER LR sur ces aspects (Lagarde et al, submitted).

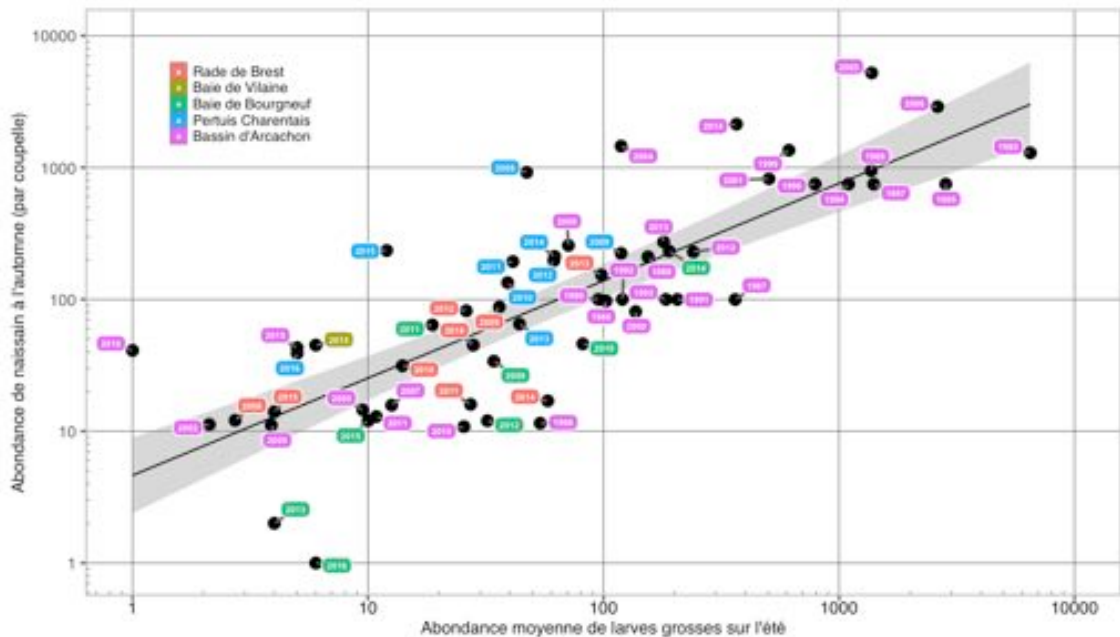


Figure 23 : Relation entre l'abondance moyenne de larves grosses au cours de l'été (pour 1,5 m³) et l'intensité du captage estimé à l'automne (nombre total de naissain exprimé en équivalent coupelle, R²=0,60 sans les données de la lagune de Thau). NB : Les valeurs pour la lagune de Thau ne sont pas représentées sur ce graphe, car pour ce secteur la variabilité du recrutement reste encore lié à la pratique du captage par les professionnels (technique et calendrier de pose des collecteurs, méthode d'exondation, durée d'immersion totale).

En outre et de façon schématique, nous pouvons établir, sur la base de cette figure (et à l'exception de la lagune de Thau), les correspondances suivantes :

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

Ainsi, pour l'année 2016, les résultats sont contrastés selon les secteurs :

- Dans le bassin d'Arcachon, la très faible abondance de larves grosses mesurées sur l'été (1 larves/1,5m³ / valeur la plus faible depuis le démarrage du réseau Velyger) s'est traduite par un captage modéré situé entre 28 et 54 naissains/coupelle selon les secteurs.
- En baie de Bourgneuf et dans les pertuis Charentais, là aussi, la faible concentration de larves grosses de l'été 2016 (respectivement entre 5 à 6 larves/1,5m³) s'est traduite par un captage faible à modéré, variant de 1 à 39 naissains/coupelle selon les secteurs.
- En rade de Brest, les abondances de larves grosses mesurées sur l'été (28 larves/1,5m³), un peu plus élevés que dans les secteurs précédents, ont permis un captage modéré variant entre 45 à 60 naissains/coupelle selon les secteurs.
- Enfin, dans la lagune de Thau, la pratique du captage reste encore expérimentale et les performances obtenues dépendent totalement des techniques mises en œuvre par les professionnels. Cela dit, la moyenne sur l'été de larves grosses a été de 243 larves/1,5m³. Dans ce contexte, le captage aurait pu être excellent sur certaines zones. Les résultats obtenus ne donnent que des valeurs faibles inférieures à 8 naissains/coupelle.

4.4 Estimation du recrutement à l'automne

4.4.1 Comparaison à l'échelle nationale

Chaque année, des campagnes d'échantillonnage sont effectuées, en période automnale (octobre-novembre) dans chaque bassin afin d'estimer, sur les parcs de captage, l'abondance moyenne du recrutement. La méthodologie utilisée sur chaque site est adaptée de Maurer et al. (2009b).

Ces résultats restent néanmoins indicatifs et n'ont pas vocation à quantifier l'abondance de naissain au détroquage l'année suivante. Mais, étant réalisées chaque année de la même façon et à la même période, ces campagnes permettent des comparaisons inter-sites et interannuelles dès la fin d'année.

Notons qu'il existe plusieurs types de collecteurs (tuile, coupelle, tube crénelé, plénos) et les bassins n'utilisent pas forcément le même type. Dans le cadre du réseau Velyger et dans un souci d'inter-comparaison, le collecteur choisi comme référence a été la coupelle (car elle est utilisée dans chaque bassin). Cependant, à titre d'indication, les précédents rapports Velyger fournissent des éléments de corrélation permettant d'établir des équivalences entre types de collecteurs.

La Figure 24 synthétise, pour chaque secteur, sur une cartographie, les résultats de la campagne 2016 d'estimation du captage et permet de comparer ces résultats avec les années antérieures. Il ressort clairement que, pour l'année 2016 :

- La rade de Brest est caractérisée par **un captage modéré**, avec des valeurs moyennes comprises entre 45 et 114 naissains par coupelle. Ces résultats sont supérieurs à ceux enregistrés en 2014 et 2015.
- La baie de Vilaine a été suivie pour la seconde année consécutive par le bureau d'étude Cochet-environnement. Sur ce secteur, le captage y est **faible** avec en moyenne 9 naissains par coupelle et inférieur à l'année précédente.
- La baie de Bourgneuf est caractérisée par **un captage faible voire nul** avec des valeurs comprises entre 0 et 1 naissain par coupelle. Ces résultats contrastent très fortement avec les résultats des deux années précédentes et sont similaires aux résultats de l'année 2013.
- Les pertuis charentais sont caractérisés par **un captage faible à modéré**, avec des valeurs moyennes selon les secteurs comprises entre 7 et 58 naissains par coupelle. Exceptionnellement cette année, le secteur Charente n'enregistre pas les meilleurs scores sur ce bassin.
- Le bassin d'Arcachon est caractérisé par **un captage modéré**, avec des valeurs moyennes comprises entre 28 à 54 naissains par coupelle selon les secteurs. Ces résultats contrastent très fortement avec les résultats record de l'année 2014 et sont comparables avec ceux de l'année précédente.
- La lagune de Thau est caractérisée par **un captage faible** avec des valeurs moyennes comprises entre 1 et 14 naissains par coupelle. Ce mauvais résultat, malgré une abondance élevée en larves grosses, tient, en partie, à la pratique zootechnique encore incertaine. Dans les années à venir, l'optimisation puis la maîtrise de cette pratique devrait permettre d'obtenir de meilleurs résultats dans cet écosystème sans marée (comme ceux obtenus en 2010 ou 2013).

En résumé, l'année 2016 est comparable pour de nombreux secteurs à l'année 2015 et constitue une année avec un captage faible à modéré : certains secteurs présentent des meilleurs scores (rade de Brest), d'autres des valeurs très basses (baie de Bourgneuf). Ces résultats très différents d'une année et d'un site à l'autre montrent, à nouveau, toute la complexité de la chaîne de facteurs à l'origine du recrutement de l'huître creuse en France.

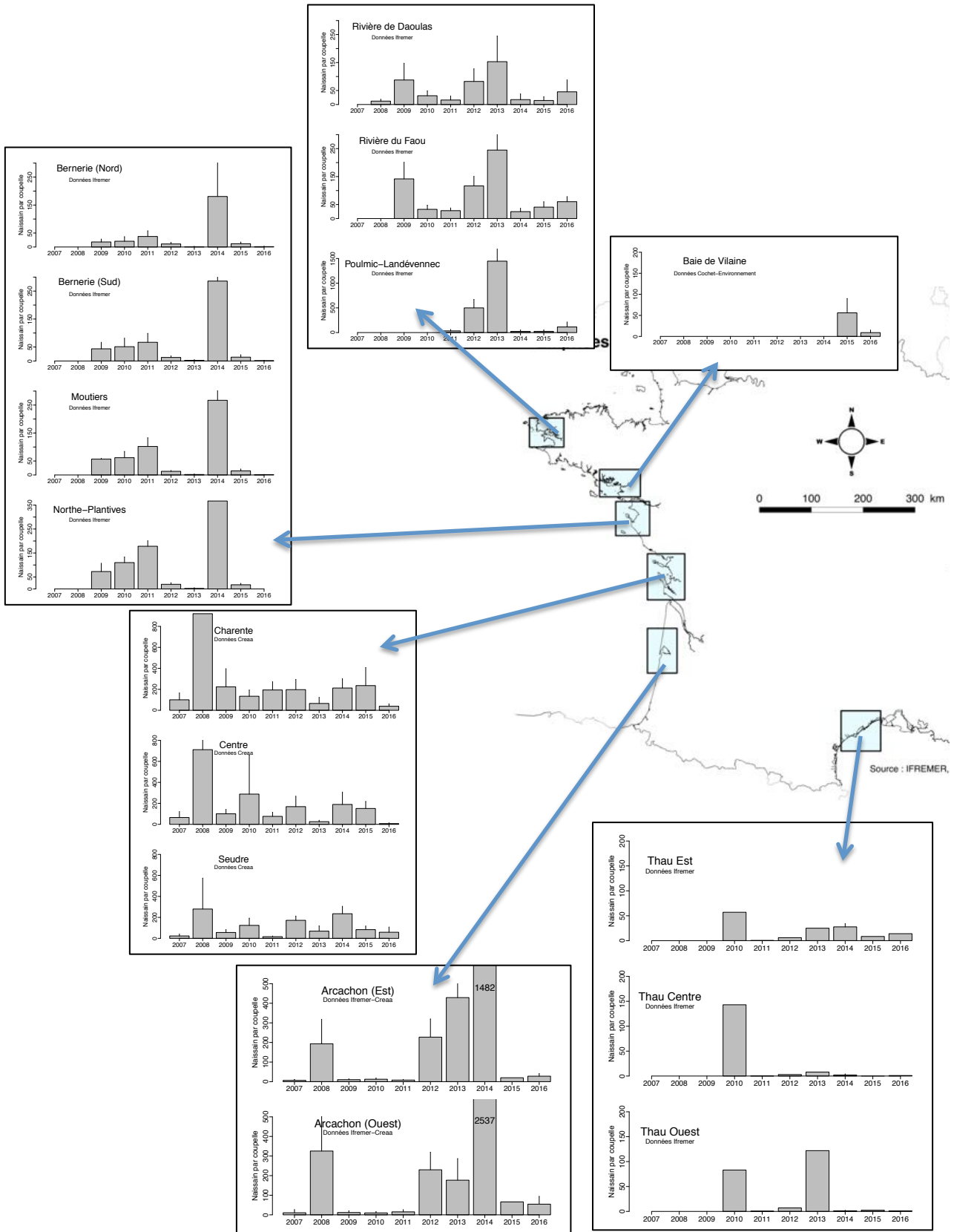


Figure 24 : Abondance moyenne du captage en France par secteur: nombre moyen de naissains par couplelle (vivants et morts) en 2016 et comparaison aux années antérieures (Source des données : Ifremer – Creaa – Cochet environnement)

4.4.2 Structuration géographique du recrutement

Au sein de chaque bassin, le recrutement est plus ou moins corrélé entre les sites étudiés. La Figure 25 fournit les corrélations géographiques les plus significatives qui se dégagent au fur et à mesure des suivis du réseau Velyger.

En rade de Brest, le recrutement obtenu dans la rivière du Faou est corrélé au recrutement obtenu en rivière de Daoulas ($R^2=0.98$) en y étant systématiquement supérieur. En baie de Bourgneuf, le recrutement est corrélé entre les différents sites suivis, avec un gradient croissant du nord vers le sud. La figure montre la corrélation ($R^2=0.95$) entre le secteur le plus au nord (Bernerie Nord) et le secteur le plus au sud (Moutiers). Dans les pertuis Charentais, seuls les secteurs Charente et Centre sont corrélés ($R^2=0.87$), la Seudre présente systématiquement un recrutement différent sans relation avec les deux autres secteurs du bassin. Dans le bassin d'Arcachon, les deux secteurs Ouest et Est présentent toujours des performances de recrutement corrélés ($R^2=0.95$), avec des valeurs souvent supérieures sur la partie Ouest. Enfin, aucune tendance ne se dégage dans la lagune de Thau.

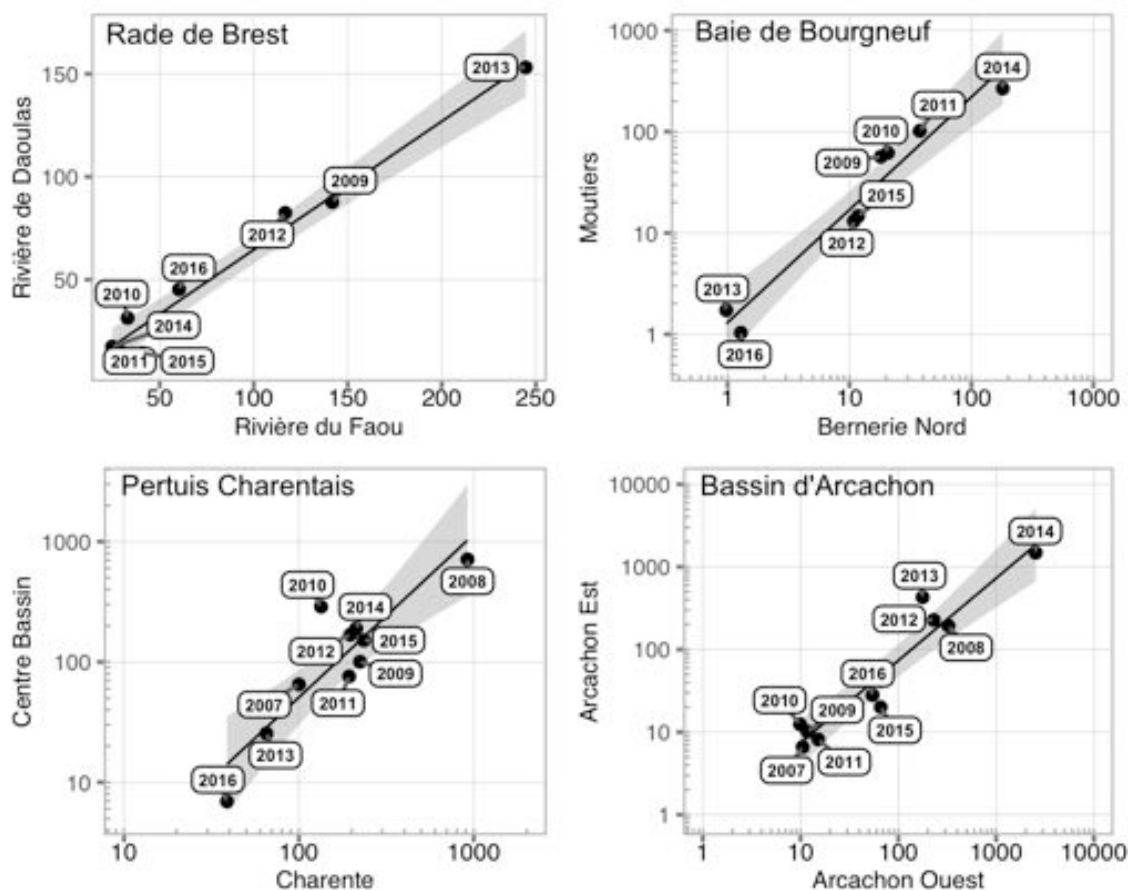


Figure 25 : Relation géographique entre les intensités de captage obtenues dans les différents sites au sein de chaque bassin étudié dans le réseau Velyger. Les sites présentant peu de corrélations spatiales entre eux n'ont pas été représentés : il s'agit de la Seudre dans les pertuis Charentais et des différents sites suivis dans la lagune de Thau.

5 Synthèse sur la reproduction 2016

5.1 Schéma général et caractéristiques majeures 2016

Sur la base des résultats antérieurs obtenus par le réseau Velyger depuis sa création (e.g. Pouvreau et al., 2016) et des nouvelles données acquises au cours de l'année 2016 présentées tout au long de ce rapport, il nous est possible de proposer un schéma général pour expliquer la variabilité spatio-temporelle 2016 de la reproduction de l'huître creuse en France. Ce schéma, que l'on peut construire comme une chaîne de facteurs, est résumé sur la Figure 26 et s'organise de la manière suivante :

- (1) L'abondance printanière en phytoplancton agit quantitativement sur la maturation et détermine les niveaux maximums d'indice de condition et de fécondité de début d'été. Cette abondance en phytoplancton est en partie sous la dépendance des apports d'eau douce hivernaux et printaniers. En 2016, sur le plan hydrique, l'hiver a été excédentaire, le printemps dans les normes et l'été plutôt déficitaire, en conséquence, **les concentrations en phytoplancton sont restées plutôt élevées ou proches des normales et les indices de maturation ont été eux aussi plutôt élevés ou proches de la médiane.**
- (2) La température moyenne de l'eau en début d'été détermine en partie la date de ponte. Sur la façade atlantique, en raison d'un printemps tout juste dans les normes, la température de l'eau est restée elle aussi normale avec peu d'anomalie positive en début d'été. Dans ce contexte, **la ponte principale en 2016 est survenue soit normalement soit avec un peu de retard** pour chaque secteur de la façade atlantique. A noter que pour le secteur d'Arcachon, on constate de plus en plus fréquemment un retard dans la date de ponte. Ce point important est discuté ultérieurement. En outre, comme chaque année, sur la lagune de Thau, les températures printanières généralement beaucoup plus élevées que sur les sites de la façade atlantique ont permis une ponte précoce, en conformité avec le modèle thermique proposé dans le rapport.
- (3) La quantité de jeunes larves présentes dans l'eau dépend de l'abondance et de la localisation des stocks d'huîtres adultes contribuant au captage, de leur fécondité individuelle et du synchronisme de leur ponte, ce synchronisme étant favorisé par les forts contrastes thermiques (e.g. Bernard et al., 2011). En 2016, **les pontes ont été plutôt asynchrones et les abondances de jeunes larves ont été plutôt faibles (pic ~10 000 larves/1.5 m³).**
- (4) Une fois les larves émises, leur vitesse de développement et leur abondance à chaque stade (i.e. leur survie) dépendent directement de la température de l'eau lors du développement. Une température basse rallonge la durée de la vie larvaire (PLD), ce qui favorise une dispersion plus importante et une survie plus faible. Cette survie peut varier **d'un facteur 1000** (i.e. de 0,01 % à presque 10 %) selon les sites et la température. **En 2016, la durée de vie larvaire dans les normes a été conforme au modèle thermique** proposé dans les précédents rapports.
- (5) La quantité de larves grosses dépend directement de l'abondance de jeunes larves (étape 3) et de leur survie (étape 4). **En 2016, la première étape a été plutôt défavorable.** Ainsi, cela aboutit en moyenne sur la façade atlantique à des abondances de larves « grosses » faibles à modérées, comprises entre 1 larve/1,5 m³ (dans le bassin d'Arcachon) à plus de 240 larves/1,5 m³ (dans la lagune de Thau).
- (6) Enfin, une relation de proportionnalité directe existe entre l'abondance moyenne de larves grosses (étape 5) au cours de l'été et le recrutement observé à l'automne sur les collecteurs. Cette relation permet une prédiction du captage dès la fin de l'été. **En 2016, le captage a donc été faible à modéré selon les secteurs (conformément aux abondances de larves grosses).**
- (7) Seule exception à cette règle de proportionnalité : la lagune de Thau qui malgré des abondances de larves « grosses » plutôt élevées présente chaque année un captage souvent faible. Une pratique zootechnique adaptée à ce secteur sans marée devrait permettre à terme d'assurer un bon captage systématique (cf projet régional PRONAMED, Lagarde et al., 2013).

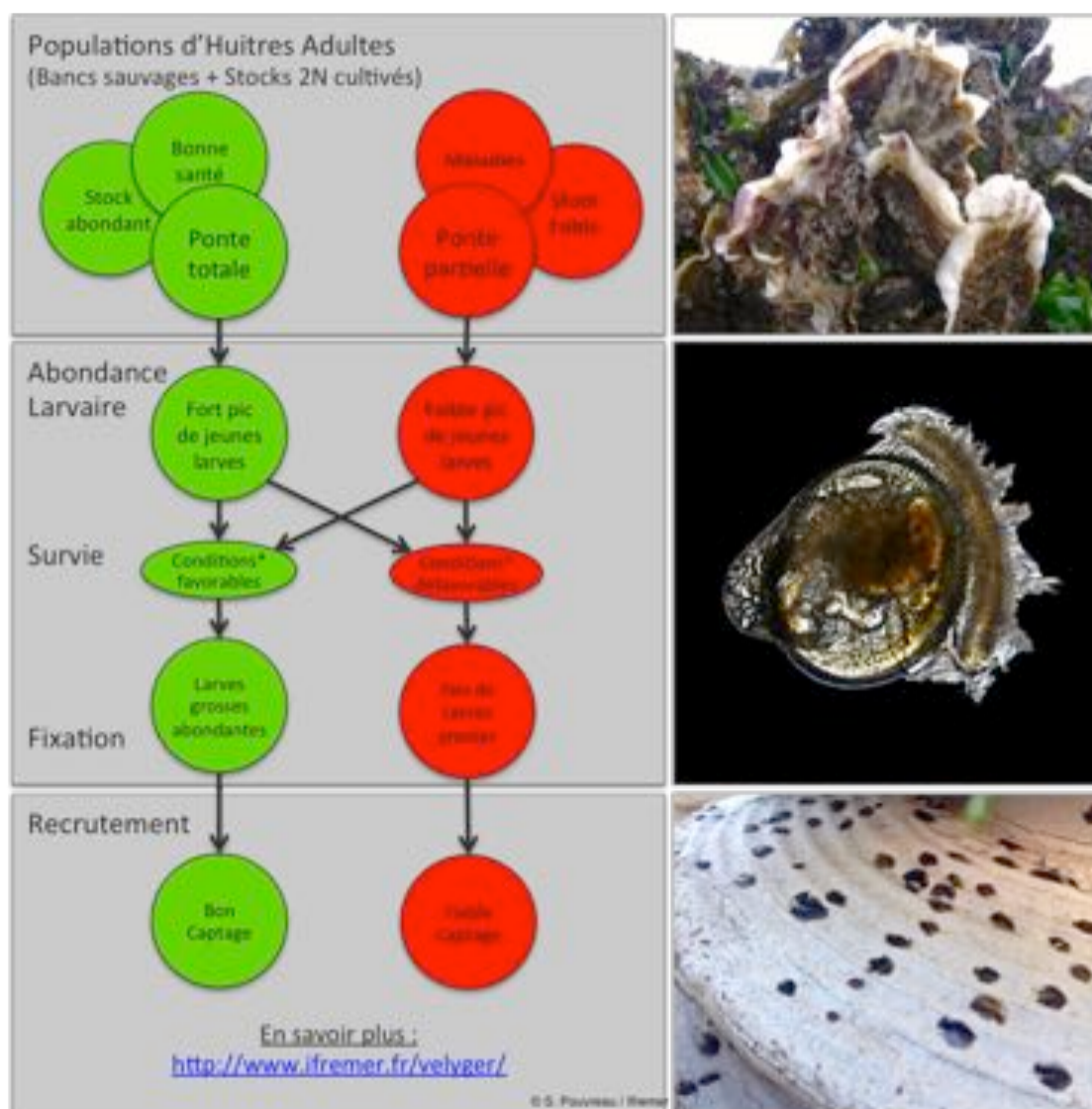


Figure 26 : Schéma récapitulatif expliquant les grands traits de la variabilité du recrutement et du captage de l'huître creuse sur les côtes françaises. Légende : * la température estivale est le facteur majeur influençant la survie des larves, mais les facteurs contrôlant le temps de résidence des masses d'eau (hydrodynamique du secteur, coefficient de marée, régime de vent) ainsi que les conditions trophiques (petit phytoplancton) jouent aussi un rôle déterminant.

5.2 Les principaux verrous biologiques du cycle de reproduction

Depuis 2008, le réseau Velyger suit les grandes étapes du cycle de reproduction de l'huître creuse dans les différents écosystèmes côtiers de la rade de Brest à la lagune de Thau. Ce réseau s'intéresse plus spécifiquement aux étapes suivantes : fécondité des adultes, phénologie de la ponte, abondance larvaire et intensité du recrutement (mesuré à l'automne). Il ressort progressivement de ces suivis différents résultats essentiels qui sont synthétisés ci-dessous.

5.2.1 La fécondité et la ponte des adultes

Chez l'huître creuse, la gamétogenèse se déroule tout au long du printemps à la faveur du réchauffement des eaux et des blooms de phytoplancton. Cette étape conduit à un gain de chair (relativement à la croissance en coquille) qui se traduit par une augmentation progressive de

l'indice de condition, celui-ci devenant maximal juste avant la ponte. Cet indice de condition maximal constitue un proxy de la fécondité potentielle d'une population d'huîtres pour une année et un site donnés.

Ensuite, en été, généralement à la faveur d'un choc thermique, l'huître émet ces gamètes lors du frai (appelé communément « ponte »). La quantité de gamètes émis par un reproducteur, et notamment la quantité d'ovocytes, peut être un facteur déterminant dans l'abondance de jeunes larves. De plus, tous les bancs d'huîtres n'émettent pas forcément leurs gamètes de façon synchrone, la localisation géographique de ces différents bancs de reproducteurs au sein de chaque bassin constitue donc aussi un élément très important dans l'approvisionnement en jeunes larves. Ces stocks et leur nature (localisation, sauvages, cultivés, 2N/3N, niveau bathymétrique) restent très mal connus et le réseau fait l'hypothèse d'une relative stabilité d'une année à l'autre. Mais, sur le long terme, des tendances aux effets difficiles à évaluer sont probablement à l'œuvre : augmentation des densités de triploïdes dans les élevages, mortalités inconnues sur les stocks sauvages... Le réseau Velyger recommande une évaluation décennale de ces stocks par bassin.

Néanmoins, depuis 2008, la fécondité des huîtres adultes et la période de ponte sont mesurées au sein du réseau Velyger et les variations de ces indices d'un site à l'autre, d'une année à l'autre donnent de réelles indications sur les atouts de chaque secteur et les verrous biologiques qui peuvent être rencontrés à certaines occasions.

Tout d'abord, il ressort du réseau que **la fécondité individuelle des huîtres adultes est relativement élevée dans les sites situés plus au nord, de la rade de Brest aux pertuis Charentais**. C'est encore le cas en 2016. Seuls les sites plus au sud (bassin d'Arcachon et lagune de Thau) présentent des valeurs d'indices de condition plus faibles et donc une fécondité potentielle plus restreinte. Ce gradient « Nord-Sud » est quasiment récurrent chaque année et il convient de surveiller ce point pour les années à venir pour les deux secteurs les plus faibles, car il pourrait constituer un facteur limitant du recrutement certaines années.

Le deuxième point très important qui ressort du réseau Velyger concerne la date de la ponte principale dans chaque secteur. Il semble que **cet événement « fugace » mais majeur qui se déroule sur quelques heures constitue une clé importante dans l'intensité du recrutement** de l'année (Bernard et al., 2016). Avec presque 10 ans de suivis, le réseau Velyger met en évidence des résultats assez marqués par secteurs :

- Sur les secteurs « Nord », de la rade de Brest à la baie de Bourgneuf, la date de ponte est très variable d'une année à l'autre. Cette variabilité est notamment très forte en baie de Bourgneuf : sur ce secteur, la date de ponte principale **peut varier entre le début juillet et la fin août** selon les années. En rade de Brest, la ponte est souvent tardive (généralement en août) et il y a des années pour lesquelles localement certaines « populations » d'huîtres ne pondent pas du tout (on parle de ponte asynchrone). Pour ces secteurs, l'abondance larvaire et *in fine* le recrutement semble vraiment dépendre du synchronisme et de la précocité de la ponte. Les années à ponte tardive et asynchrone entraînent généralement un mauvais recrutement. *A contrario*, un été chaud (associé à un printemps chaud) devrait permettre des pontes synchrones, de fortes abondances de jeunes larves, une survie élevée et un captage 'bon à excellent'.
- Sur le secteur des pertuis Charentais, la date de ponte principale semble plus stable et a lieu généralement **dans la deuxième quinzaine de juillet** (éventuellement début août). Cette relative stabilité entraîne généralement un recrutement (au moins pour le secteur Charente) toujours significatif. Depuis 2008, le recrutement sur secteur présente, en effet, la plus faible variation inter-annuelle et en moyenne les meilleurs rendements français, même si c'est moins le cas en 2016.

- Sur le secteur du bassin d'Arcachon, la date de ponte se révèle être **de plus en plus tardive** et une tendance décennale se détecte spécialement sur ce secteur. Avant les années 2000, la ponte principale avait généralement lieu début juillet, désormais elle peut survenir au delà du 15 août. Ce décalage phénologique de plus d'un mois a des conséquences directes : les jeunes larves peuvent apparaître lors des vives eaux du mois d'août avec le risque d'être plus rapidement dispersées hors du bassin. Cette tendance pourrait expliquer en partie l'augmentation de la variabilité interannuelle du captage observée depuis les années 2000.
- Enfin pour la lagune de Thau, les pontes y sont **généralement très précoces** mais aussi asynchrones. Elles ont lieu systématiquement avant les autres secteurs de la façade atlantique, généralement entre le 15 juin et le 15 juillet. Et on peut désormais affirmer que les déficits de recrutement sur ce secteur ne sont vraisemblablement pas liés à cette étape de la reproduction.

5.2.2 L'abondance et la survie des larves

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

Tout d'abord, l'abondance en jeunes larves est complètement sous la dépendance de la nature des pontes : les pontes totales et synchrones se traduisent par des pics élevés de jeunes larves ($> 100\ 000$ larves/ $1.5\ m^3$) alors que des pontes peu synchrones se traduisent par des faibles pics de jeunes larves ($< 10\ 000$ larves/ $1.5\ m^3$). L'année 2016 est justement une année au cours de laquelle les pics de jeunes larves ont été plutôt faibles ($\sim 10\ 000$ larves/ $1.5\ m^3$) en raison de pontes peu synchrones, ce qui contrastent avec les années précédentes. La dynamique d'apparition de ces jeunes larves et notamment la taille de ces pics est une caractéristique très variable d'une année à l'autre mais il ne se dégage pas de tendance sur le long terme, à l'exception du bassin d'Arcachon. Pour ce dernier, il s'avère que, la quantité de petites larves tend à diminuer ces dernières années (depuis les années 2005). Cette diminution trouve en partie une explication dans une fécondité restreinte des reproducteurs, qui elle-même est à relier aux abondances phytoplanctoniques plutôt modérées sur ce secteur (Bernard et al., 2014).

Une fois les jeunes larves émises, la température et le temps de résidence des masses d'eau sur chaque secteur au moment du développement larvaire constituent vraisemblablement les autres clés du recrutement, au moins pour les secteurs de la façade atlantique. Or, chaque secteur de recrutement présente des caractéristiques physiques, notamment hydrodynamiques, qui lui sont propres.

La partie Est de la rade de Brest présente probablement **les temps de résidence les plus longs** des secteurs Velyger (à l'exception de la lagune de Thau). Il s'agit aussi d'un site pour lequel les durées de vie larvaire sont généralement longues (20-25 jours), compte tenu des températures toujours un peu plus faibles dans ce bassin septentrional. Dans ces conditions, si les températures de l'eau sont favorables, le recrutement y est généralement bon. Les larves sur ce

secteur sont présentes généralement en août et on montre effectivement que le recrutement y est particulièrement corrélé à la température des masses d'eau au mois d'août (Figure 27).

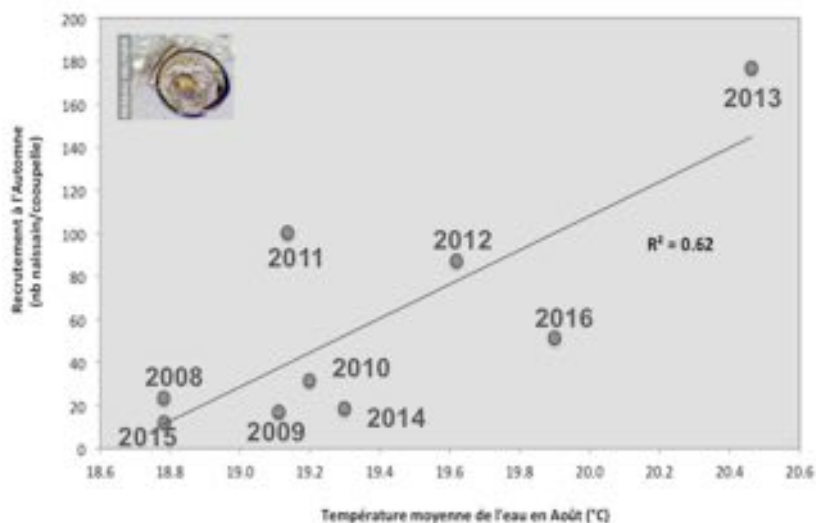


Figure 27 : Relation entre la température moyenne de l'eau au mois d'août et le recrutement à l'automne en baie de Daoulas (rade de Brest).

Sur le secteur de la baie de Bourgneuf, beaucoup d'éléments acquis depuis le début du réseau Velyger laissent penser que **la circulation hydrodynamique de ce système relativement ouvert pourrait être un facteur défavorable à la survie larvaire** surtout lors d'étés frais ou tout juste dans les normes. La mise en oeuvre d'un modèle hydrodynamique reste une étape à envisager dans les années à venir si l'on souhaite mieux comprendre la dynamique du recrutement dans ce secteur particulier. Il ressort en tout cas que la survie larvaire y est très variable d'une année à l'autre et cela décide ensuite de l'efficacité du recrutement.

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



Figure 28 : Carte simplifiée des liens privilégiés entre les bancs potentiels d'émission de larves et les zones de captage dans les pertuis Charentais, d'après Bernard (2011)

Cette complexité est à relier à la circulation hydrodynamique ouverte de cet écosystème proposé par Bernard *et al.*, (2010). Ces travaux montrent que selon les conditions hydro-climatiques de l'été, les secteurs au nord (Charente) peuvent bénéficier d'apports allochtones de larves et les secteurs au sud (Seudre) présentent un risque accru d'export de larves (Figure 28). Dans ce contexte, la préservation des stocks sauvages de reproducteurs en amont de ces zones constitue, sans aucun doute, une garantie d'avenir pour la pérennité du captage dans les pertuis Charentais.

Pour le bassin d'Arcachon, il ressort que la température de l'eau lors du développement des cohortes est un critère décisif pour la survie : pour des températures inférieures à 21.5°C, la survie larvaire devient très basse (< 0,01%) et le captage irrémédiablement faible. Par contre, en cas d'été favorable, les températures élevées garantissent une bonne survie (> 1%) et assurent un captage satisfaisant voire excellent.

Enfin, en ce qui concerne la lagune de Thau, les températures de l'eau sont toujours très élevées lors du développement larvaire (> 25°C) et par conséquent les durées de vie larvaire sont les plus courtes des sites Velyger (PLD ~12 j) et les survies toujours favorables (> 1%). Dans ces conditions, les concentrations moyennes de larves 'grosses' sont souvent modérées à fortes et constituent généralement les meilleurs scores sur le plan national.

5.2.3 Larves grosses et recrutement

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

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

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

- Les sites atlantiques les plus au nord (Rade de Brest - pertuis Charentais) présentent des concentrations en larves grosses généralement moins variables et comprises selon les années entre 5 et 200 larves/1.5 m³. Cette caractéristique leur confère généralement des performances de captage généralement significatives mais sans excès.
- Le bassin d'Arcachon, par contre, peut présenter des valeurs beaucoup plus variables comprises entre 1 et 2000 larves/1.5 m³. Cette caractéristique est à l'origine de l'extrême variabilité du captage enregistré ces dernières années (de faible à exceptionnel).
- La lagune de Thau présente toujours des concentrations en larves grosses importantes, comprises entre 100 et 1000 larves/1.5 m³. Le captage devrait donc y être bon systématiquement, mais il reste généralement faible. Sur ce secteur, le verrou biologique du recrutement se situe justement au niveau de la fixation et de la métamorphose. Ce problème très spécifique à la lagune de Thau a été pris en charge dans le cadre du projet PRONAMED II (2013-2014) puis dans le cadre d'une thèse actuellement en cours (F. Lagarde).

6 Développement d'un nouveau descripteur physiologique

6.1 Rappel sur les mortalités 2016

L'action RESCO II (Lupo et al., 2017) propose une description détaillée des mortalités enregistrées sur les côtes françaises. Nous rappelons ici les résultats principaux concernant les 6 sites ciblés dans l'action ECOSCOPA.

D'une façon générale, le lot naissain NSI déployé simultanément sur l'ensemble des sites présente différentes vagues de mortalités. En ce qui concerne les lots sentinelles de 18 mois et 30 mois, il n'a pas été détecté sur ces sites de hausse significative de mortalité, mais une augmentation lente et progressive des taux de mortalité tout au long de l'année. Plus précisément, il ressort que :

- Les moyennes des taux de mortalité sur les différents sites ateliers à la fin de suivis (février 2017) sont de $67,5\% \pm 7,9$ pour le NSI, $17,3\% \pm 18,5$ pour les lots 18 mois, et $11,1\% \pm 11,4$ pour les lots de 30 mois.
- Pour le lot de naissain NSI, les hausses significatives de mortalité ont débuté vers la fin du mois de mai, sur plusieurs sites simultanément (Marseillan, Tes, Agnas, et Pénerf) et ces mortalités se sont ensuite poursuivies jusqu'à la fin du mois de juin sur les autres sites situés plus au Nord (Rade de Brest).
- Pour les lots adultes (18 mois et 30 mois), il est à noter que les taux de mortalité cumulée finaux sont significativement plus élevés sur certains sites, par rapport à la moyenne nationale : c'est notamment le cas des sites de Pointe du Château, Pénerf et d'Agnas, pour lesquels des taux de mortalité cumulés supérieurs à 20% sont observés. A l'inverse, le site du Tes (Arcachon) présentent des taux de mortalité cumulés inférieurs à 5%.
- Ces résultats continuent donc de refléter d'une part, que les tendances de mortalité observées sur un site pour une classe d'âge donnée ne sont pas extrapolables à la classe d'âge supérieure, et d'autre part, qu'il subsiste de fortes variabilités inter-sites des taux de mortalité observés pour une classe d'âge donné.

6.2 Validation du biomarqueur de l'état de santé de l'huître

6.2.1 Choix du biomarqueur

Nous avons démontré expérimentalement au laboratoire qu'une huître va être sensible à l'infection par OsHV-1 lorsqu'elle utilise un mode de fonctionnement métabolique particulier qui est nommé « l'effet Warburg » (Corporeau et al., 2014). L'effet Warburg correspond au mauvais état de santé de l'huître quand elle est susceptible au virus OsHV-1 et qu'elle va en mourir (Corporeau et al., 2014). **Notre hypothèse de travail** est que si l'huître présente un effet Warburg dans son environnement, alors elle sera sensible à OsHV-1 et en mourra. **Notre objectif** est de définir un biomarqueur de l'effet Warburg pour prédire si l'huître est sensible ou non à l'infection par OsHV-1 en fonction de son environnement.

Pour le projet ECOSCOPA, nous avons choisi d'étudier un biomarqueur qui permettra de quantifier si l'huître présente un effet Warburg ou non, afin de prédire sa survie ou non lors de l'infection par OsHV-1 dans le milieu. Ce biomarqueur est une protéine que nous avons choisie parmi le protéome global de l'huître *C. gigas* qui a été caractérisé lors d'une infection expérimentale par OsHV-1 en conditions contrôlées (Corporeau et al. 2014). Ce biomarqueur est la **protéine VDAC** (Voltage-Dependent Anion Channel) qui joue un rôle majeur dans l'effet Warburg de l'huître (Corporeau et al., 2014). VDAC est fortement surexprimée lorsque l'huître présente un effet Warburg et meurt de l'infection par OsHV-1 en conditions expérimentales (Corporeau et al. 2014). Notre hypothèse est que la mesure de son abondance dans l'huître *in situ* pourrait permettre de prédire la mortalité par OsHV-1 dans le milieu.

A l'échelle de la cellule, VDAC est un constituant du pore de la membrane externe de la mitochondrie, nommé le Pore Mitochondrial de Transition de Perméabilité (PMTP) (Figure 28). Ce pore régule le transit des ions, de l'ATP et de l'ADP entre la matrice mitochondriale et le

cytoplasme pour la production d'énergie disponible pour la cellule. Plusieurs protéines sont associées et régulent la fonction de VDAC et du pore, telles que la Peripheral Benzodiazepine Receptor (PBR), l'Hexokinase (HK) ou la Créatine Kinase (CK) (Puyraimond-Zemmour and Vignot, 2013).

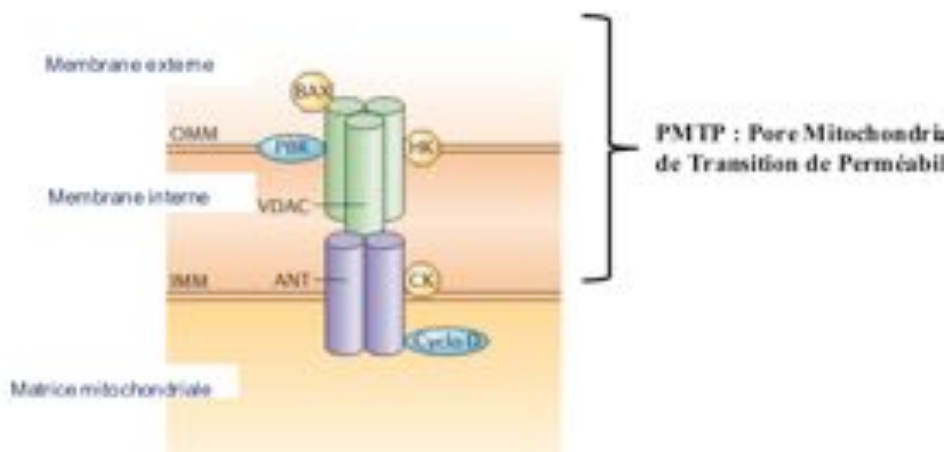


Figure 28 : VDAC est un constituant du pore PMTP de la membrane externe de la mitochondrie, un organe intracellulaire.

VDAC est une protéine clé qui contrôle la mise en place de l'effet Warburg et la mort cellulaire (Lemasters and Holmuhamedov, 2006). Dans la littérature, de récentes publications montrent que la protéine VDAC est dosée pour quantifier l'effet Warburg et la mortalité due aux infections virales chez d'autres invertébrés marins, telle que la crevette (Chen et al., 2011), chez les poissons (Lü et al., 2007), ou chez les mammifères (Galluzzi et al., 2008).

6.2.2 Quantification du biomarqueur VDAC

Nous avons développé un protocole pour le dosage quantitatif du contenu en VDAC dans l'huître *C. gigas*. Pour cela, nous avons produit un anticorps spécifique dirigé contre la protéine VDAC de l'huître *C. gigas*. Cet anticorps a été validé au laboratoire afin d'être utilisé pour quantifier le contenu en VDAC dans l'huître.

Le protocole a été mis au point à partir de chairs d'huîtres poolées (Figure 29). Les quantités de protéines déposées s'échelonnent de 10µg à 40 µg pour deux pools. La bande qui correspond à VDAC est rapidement détectée à la taille attendue de la protéine à 30 kDa. Deux dilutions d'anticorps anti-VDAC ont été testées (1/1000 et 1/5000). Le meilleur résultat est obtenu pour un dépôt de 20µg de protéines et pour une dilution d'anticorps au 1/5000ème. Ce protocole est celui qui sera utilisé pour la quantification de VDAC pour toutes nos analyses futures.

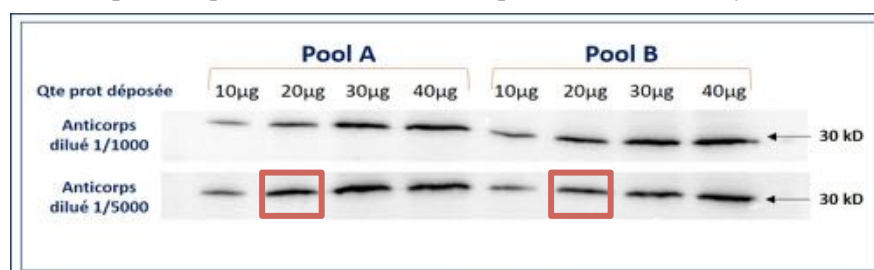


Figure 29 : Validation de l'anticorps anti VDAC

Nous avons validé la technique de western-blot et le protocole d'utilisation de l'anticorps dirigé contre VDAC. Nous avons montré que nous pouvons quantifier le contenu en VDAC dans des échantillons d'huître de différente nature : des échantillons de tissus d'huître (rendant possible un échantillonnage de type biopsie Figure 30), des animaux entiers (rendant possible l'analyse d'individus trop petits pour être disséqués), et des pools d'animaux (rendant possible l'analyse

de groupes d'individus). Grâce à ces analyses en western-blot, nous pouvons quantifier par imagerie le contenu en VDAC dans chaque échantillon d'huître (exemple de résultat de quantification Figure 30).

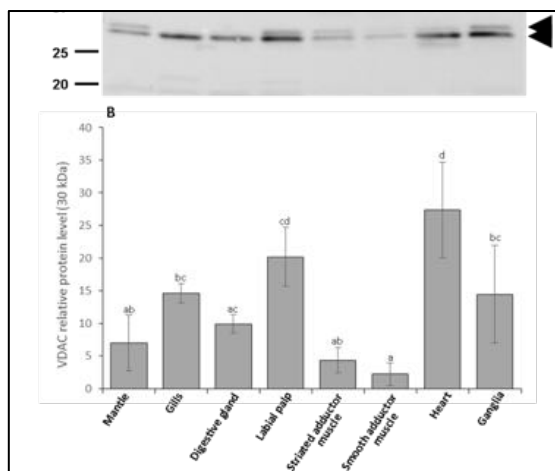


Figure 30 : Quantification de VDAC (flèches noires) dans des échantillons de tissus d'huître *C. gigas*. Image représentative du western-blot de quantification.

6.3 Biomarqueur VDAC et mortalités d'huître *in situ*

Notre hypothèse est que la mesure de l'abondance de VDAC dans l'huître pourrait permettre de prédire sa mortalité par OsHV-1. Ainsi, tout facteur environnemental qui permettrait de contrôler l'abondance de VDAC pourrait devenir un facteur qui permettrait de contrôler l'effet Warburg et donc la mortalité par OsHV-1.

Grâce au protocole que nous avons développé dans le projet ECOSCOPIA, nous avons quantifié le biomarqueur VDAC qui témoigne de l'effet Warburg dans le naissain d'huître déployé sur le terrain. Notre objectif a été d'étudier la corrélation entre le niveau d'expression de VDAC dans l'huître et la mortalité, afin de définir si le contenu en VDAC peut être prédictif de la mort de l'animal induite par l'infection virale *in situ*.

6.3.1 Suivis sur le terrain

Dans le cadre du projet ANR Gigassat, des animaux NSI ont été suivis sur le terrain du printemps à l'automne dans 6 stations de la baie de Penerf dans le Morbihan (figure 4). Les stations 37 et 39 sont localisées dans la rivière de Penerf, à proximité de la côte ; les stations 32 et 33 sont situées au large ; les 36 et 38 sont en position intermédiaire. Sur ces stations, les paramètres conchylicoles sont suivis jusqu'au mois d'octobre et permettent de définir les stations selon la mortalité enregistrée: stations 37 et 39 où les mortalités apparaissent tôt (le 4 juin ; « early mortality »), stations 33 et 38 où les mortalités seront tardives (au mois de septembre ; « late mortality ») et stations 32 et 36 où aucune mortalité n'est enregistrée tout au long du suivi (« no mortality »).

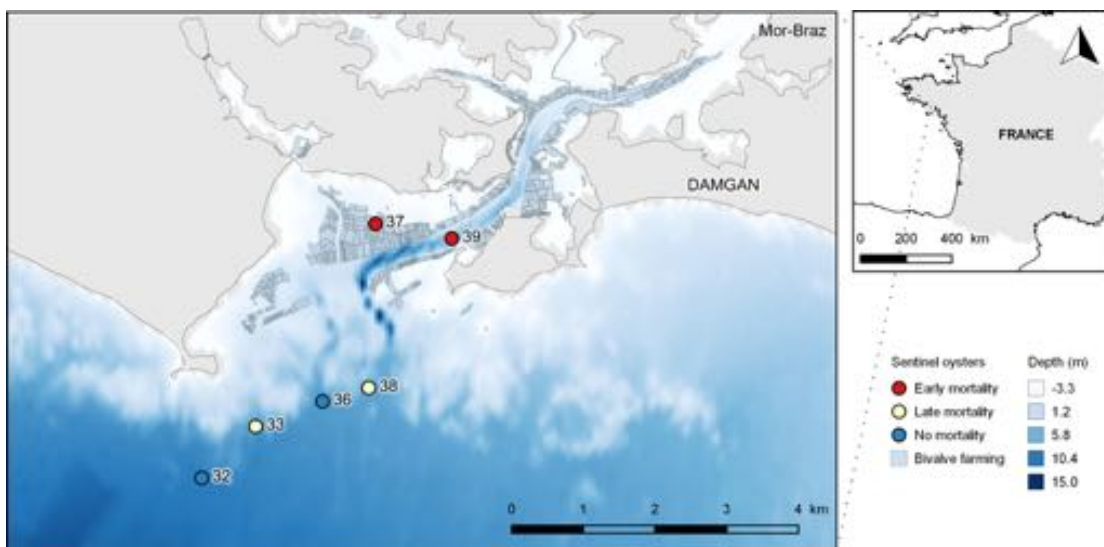


Figure 31 : Localisation des six stations étudiées

Les performances conchylicoles des groupes d'animaux sont mesurées de façon hebdomadaire au cours du suivi. Les paramètres environnementaux ont été obtenus à l'aide de la télédétection et de la modélisation éco-systémique : température, nutriments, turbidité, phytoplancton. Régulièrement, les huîtres (pool d'animaux entiers) sont prélevées pour les analyses physiologiques: la présence d'OshV-1 est évaluée par épreuve thermique en laboratoire (ETL) et la quantification du biomarqueur VDAC est réalisée par western Blot. Pour les analyses en laboratoire, nous avons échantillonné les huîtres prélevées du printemps jusqu'au début de l'été, du 30 avril au 20 juin (figure 5).

6.3.2 Quantification du biomarqueur *in situ*

La quantification *in situ* du contenu en VDAC dans les huîtres déployées sur le terrain a permis d'étudier comment varie VDAC en fonction de l'environnement de l'huître du 30 avril au 20 juin (Figure 32). Le suivi quantitatif de VDAC s'est arrêté lors des mortalités sur le terrain à la date du 20 juin, car nous cherchons à définir un biomarqueur pour prédire la mortalité et non pas pour étudier les animaux survivants/résistants.

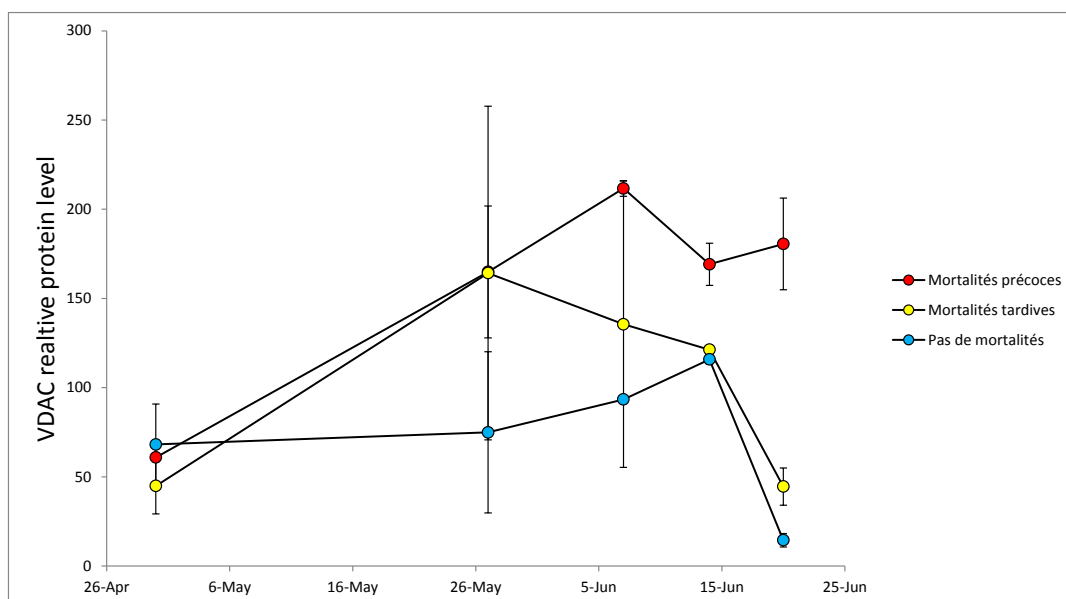


Figure 32 : Quantification du contenu en VDAC dans les huîtres des 6 stations étudiées au cours du suivi.

Au temps 0, l'ensemble des animaux des 6 stations expriment dans leurs tissus une même quantité de protéine VDAC. Au fil du temps et de l'augmentation de la température de l'eau de mer qui dépasse le seuil critique de 16 °C le **6 juin**, trois groupes de stations se forment :

- Les stations 37 et 39 (●) où les mortalités se déclarent tôt, le **6 juin** (mortalité précoce ou « early mortality »). Les huîtres montrent un VDAC qui augmente rapidement au cours du temps et qui est maintenu élevé quand les mortalités arrivent de façon précoce (figure 5). Ces animaux des stations 37 et 39 rencontrent le virus en premier vers le 4 juin (ETL positive : cercles rouges), elles meurent entre le 14 et le 20 juin. Jusqu'à leur mort, la quantité de VDAC reste élevée. Nous pouvons conclure que quand le biomarqueur VDAC est fortement sur-exprimé, les animaux vont mourir de l'infection.
- Les stations 33 et 38 (●) où les mortalités sont apparues tardivement, le **14 juillet** (mortalité tardive ou « late mortality »). Les huîtres modifient leur contenu en VDAC de façon moins rapide que les stations à mortalités précoces et le niveau de VDAC diminue quand le milieu devient infectieux (figure 5). Nous pouvons conclure que quand le biomarqueur VDAC est modulé faiblement, les huîtres vont mourir mais plus tardivement.
- Les stations 32 et 36 (●) où aucune mortalité n'est enregistrée (« no mortality » ; figure 4). Les huîtres gardent tout au long de l'expérience un VDAC bas et équivalent au seuil de départ. Nous pouvons conclure que quand le biomarqueur VDAC est maintenu à un niveau faible, les huîtres ne mourront pas.

Pour la première fois, nous pouvons faire une corrélation entre le niveau d'un biomarqueur dans l'animal sur le terrain, la protéine VDAC, et les mortalités précoces ou l'absence de mortalités *in situ* (Figure 33).

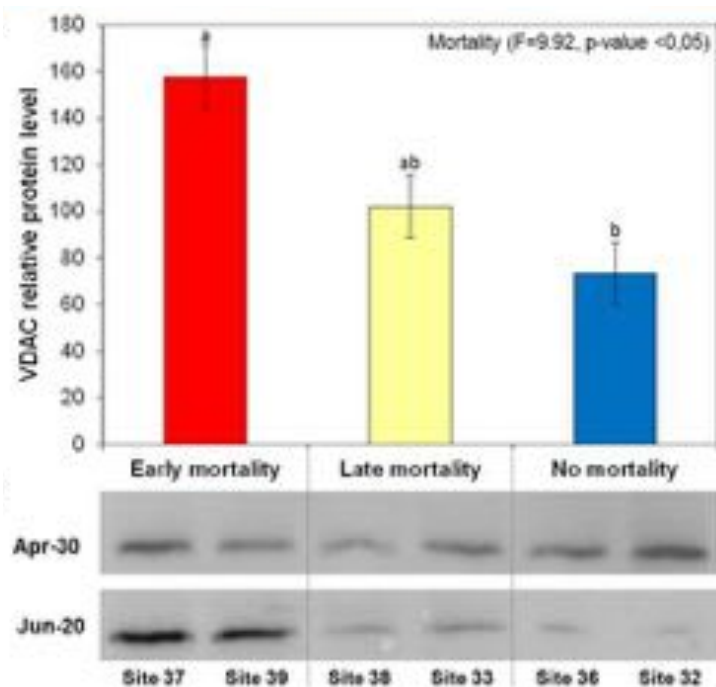


Figure 33 : Quantité de VDAC dans l'huître en fonction des mortalités précoces, tardives ou en absence de mortalités *in situ*. Image représentative du western-blot de quantification pour deux dates de prélèvements en début et fin d'analyses au laboratoire (30 avril et 20 juin).

Le protocole de quantification de VDAC dans l'huître *in situ* par western-blot permet de montrer que le niveau de VDAC dans l'animal semble prédictif des mortalités induites ou non quand le milieu est infectieux, en fonction de son environnement.

Tous ces résultats permettent de définir que le niveau maintenu élevé de VDAC dans l'huître est corrélé à une mortalité précoce *in situ* lorsque le milieu est infectieux, et l'on confirme que les huîtres qui ne meurent pas ont un niveau de VDAC qui est maintenu à un niveau bas. Nos recherches futures viseront à étudier comment le contenu de VDAC est régulé par les facteurs environnementaux, facteurs qui sont certainement très variables selon les stations que nous avons étudiées dans le cadre de ce projet.

7 Conclusion et recommandations

Le rapport ci joint a présenté de façon successive : (1) le suivis 2016 des paramètres environnementaux ; (2) les données du réseau Velyger sur la reproduction de l'huître et (3) le développement d'un nouveau descripteur : la mesure de la protéine VDAC.

Sur le plan des facteurs environnementaux et de la reproduction de l'huître sur les 6 secteurs du projet ECOSCOPA, il ressort, pour l'année 2016, les grandes tendances suivantes :

- Sur le plan hydro-climatique, cette année se caractérise à nouveau par **un hiver doux, un printemps dans les normales et un été là aussi très proches des normales au moins sur la première moitié** (à exception près de la lagune de Thau qui affiche tout au long de l'été des températures excédentaires). Compte tenu d'une pluviométrie plutôt excédentaire (en hiver), les concentrations en phytoplancton sont restées à des niveaux relativement élevés de la rade de Brest aux pertuis charentais mais plutôt déficitaires dans le bassin d'Arcachon et la lagune de Thau.
- En termes de biologie, ces conditions hydro-climatiques se sont traduites, chez les populations d'huîtres adultes, par des indices de condition relativement élevés, avec toujours l'existence d'un gradient nord-sud observé chaque année, corrélativement à la concentration en phytoplancton. En outre, l'absence d'excédent thermique au printemps et en début d'été n'a pas favorisé de ponte précoce (à l'exception de la lagune de Thau) ni synchrone, elle a même été plutôt tardive dans le bassin d'Arcachon et la baie de Bourgneuf. Cela s'est traduit par des abondances réduites en jeunes larves.
- Sur la façade atlantique, les températures de l'eau lors du développement larvaire des principales cohortes ont été justes dans les normes et les rendements larvaires aussi. Mais compte tenu, des faibles apports en jeunes larves, il y a eu généralement peu de larves grosses dans l'eau.
- En conséquence, l'année 2016, se caractérise par **un captage globalement « faible à modéré »** dans tous les secteurs s'échelonnant autour de 1 naissains/coupelle (baie de Bourgneuf) à plus 60 naissains/coupelle en rade de Brest. Les secteurs traditionnels (pertuis Charentais, Bassin d'Arcachon) présentent un captage médiocre.
- Une exception tout de même à ce schéma établi: dans la lagune de Thau, les températures toujours élevées tout au long de l'été permettent des concentrations moyennes de larves 'grosses' modérées à fortes. Cependant, les méthodes et les techniques de captage sont encore en cours d'optimisation sur ce secteur, et cette année, malgré cette présence de larves grosses, le captage est resté faible (< 14 naissains par coupelle).

En termes de recommandations potentielles, les points suivants sont à prendre à considération:

- Pour la rade de Brest, les résultats 2016 confortent la conclusion émise dans les rapports précédents (e.g. Pouvreau et al., 2015) : le facteur limitant du recrutement sur ce secteur réside dans la température estivale (et printanière). Un été chaud (associé à un printemps chaud) devrait permettre des pontes synchrones, de fortes abondances de larves, une survie élevée et un captage 'bon à excellent'. La température du mois d'août semble être le meilleur proxy pour le recrutement de cette espèce dans ce secteur « nord » : idéalement il faut qu'elle soit proche ou supérieure de 21°C. En outre, le rôle des algues toxiques importantes au cours de l'été depuis 2012 sur le recrutement est une aussi question qui mérite d'être approfondie (thèse J. Castrec en cours au LEMAR).
- Pour le secteur de la baie de Bourgneuf, la préservation des stocks sauvages devrait permettre d'assurer un captage généralement modéré, tant que les conditions hydro-climatiques du printemps et de l'été restent favorables. Lorsque les étapes s'enchaînent parfaitement (fécondité élevée, ponte précoce, été chaud), comme cela a été le cas en 2014, le captage sur ce secteur peut être pléthorique. Mais dans les cas de ponte tardive (printemps frais) avec un développement larvaire dans une eau trop fraîche, le captage devient faible comme ce fut le cas en 2013, en 2015 et aussi en 2016. Cette très forte variabilité inter-annuelle est peut être aussi à relier aux temps de résidence des masses d'eau dans ce secteur relativement ouvert. A l'avenir, la mise en œuvre d'un modèle hydrodynamique sur cet écosystème pourrait permettre de mieux comprendre cette variabilité.
- Les pertuis charentais ont la particularité de présenter une forte variabilité spatiale sur le plan du recrutement. En sortie de Charente, le recrutement y est peu variable et ces dernières années, il est très souvent modéré (voire excellent). Ce secteur est supposé dépendre d'apport de larves émises par des bancs naturels situés plus du nord (Bernard, 2011). Les bancs sauvages au nord sont donc à

préserver. En 2016, pour la première fois depuis le début des suivis, le captage y est faible : ce point mérite une attention particulière dans les années à venir. A l'opposé, la Seudre, semble se comporter différemment et présente des similarités avec le captage à Arcachon. C'est un secteur qui peut exporter ses larves (Bernard, 2011). La préservation des stocks sauvages en amont dans la Seudre est donc peut-être un point à aborder.

- Pour les secteurs Est et Ouest d'Arcachon, l'année 2016, permet de confirmer que lorsque les conditions climatiques estivales sont trop limites (ici ponte peu synchrone, un peu tardive et développement dans une eau plutôt fraîche), le captage est amoindri. La faiblesse de la fécondité (thèse S. Gasmi en cours et Bernard et al., 2014) et le décalage progressif de la date de ponte (David et al., *submitted*) font partie des questions en cours d'analyse concernant ce secteur.
- Pour la lagune de Thau, la fécondité est toujours un peu faible (liée à une diminution de la concentration en phytoplancton depuis quelques années), mais les performances de la vie larvaire sont généralement très bonnes grâce aux températures élevées. Le succès du recrutement est donc plutôt lié, dans ce secteur, aux pratiques zootechniques nécessairement spécifiques à cet écosystème sans marée. Il semble qu'une localisation judicieuse des zones de collectage associée à une émergence périodique des collecteurs permettent d'optimiser réellement le captage (*e.g.* Lagarde et al., 2013, 2014).

Concernant le développement d'un nouveau descripteur physiologique, les analyses présentées ici ont permis de développer un protocole de quantification d'un biomarqueur de l'effet Warburg de l'huître et d'étudier la corrélation entre ce biomarqueur et les mortalités d'huître *in situ*. L'effet Warburg correspond au mauvais état de santé de l'huître quand elle est susceptible au virus OsHV-1 et qu'elle va en mourir. Le biomarqueur développé ici semble prédictif de la mortalité ou non par infection virale *in situ*. Nos recherches futures viseront à étudier comment le contenu de VDAC est régulé par les facteurs environnementaux, facteurs qui sont certainement très variables en fonction des sites ECOSCOPA.

8 Références bibliographiques

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

Auby I., Maurer D. (2004) Etude de la reproduction de l'huître creuse dans le bassin d'Arcachon. Rapport Final de Contrat. Rapport Interne Ifremer DEL/AR 04-05.203 p + annexes. <http://www.ifremer.fr/delar/reprodhuitre.htm>

Auby I., Maurer D., Connes C., Barbier C., Rumebe M., Rigouin L., Tournaire MP., Simmonnet B., Navarro R. (2012). Reproduction de l'huître creuse dans le bassin d'Arcachon. Année 2012. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00118/22920/>

Auby I., Maurer D., Valvason M.L., Guegen C., Guillard F. (2002) Mise au point d'une nouvelle méthode de suivi de la reproduction de l'huître creuse. Comparaison avec la méthode traditionnelle. Rapport Interne RST.DEL/02.01/ARCACHON, 22 p. <http://www.ifremer.fr/delar/reprodhuitre.htm>

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

Bernard I. (2011) Ecologie de la reproduction de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, sur les côtes françaises : vers une explication de la variabilité du captage. Th. Univ. La Rochelle 193 p. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00040/15155/12492.pdf>

Bernard I., Allain G., Auby I., Plus M., Drean T., Gasmi S., David V., Pouvreau S., Maurer D. (2014) Etude de la fécondité de l'huître creuse dans le bassin d'Arcachon en 2013 en lien avec la qualité de l'eau. Compte-rendu final du programme FeLiBA. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00179/29002/>

Bernard I., Le Moine O., Stanisière J.Y., Pouvreau S., Gouletquer P., Dumas F. (2010) Site selection for stock replenishment using a hydrodynamic model: Example of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* culture in the pertuis charentais. ICES CM2010/A:18, 12p.

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

Cassou, C. (2004). Du changement climatique aux régimes de temps : l'oscillation nord-atlantique. La Météorologie, 45, 21-32.

Chen IT, Aoki T, Huang YT, Hirono I, Chen TC, Huang JY, Chang GD, Lo CF, Wang HC (2011). White Spot Syndrome Virus Induces Metabolic Changes Resembling the Warburg Effect in Shrimp Hemocytes in the Early Stage of Infection. J. Virol. 85, 12919-12928. doi:10.1128/JVI.05385-11

Corporeau C, Tamayo D, Pernet F, Quéré C, Madec S (2014). Proteomic signatures of the oyster metabolic response to herpesvirus OsHV-1 μ Var infection. J Proteomics. Sep 23;109:176-87.

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

David V., Maurer D., Neaud-Masson N., Auby I., Gasmi S., Salvo F., Bernard I., Cassou C., Savoye N., Del Amo Y., Bachelet G., Lesur-Irichabeau G., Péreau J.-C., Pouvreau S. (2017).

Oysters facing climate change: reproduction anomalies caused by food quality alteration. *Submitted to Global Change Biology*

Dickson, A.G., Sabine, C.L. and Christian, J.R. (2007) Guide to Best Practices for Ocean CO₂ Measurements. PICES Special Publication 3, 191 pp.

Galluzzi, L., Brenner, C., Morselli, E., Touat, Z., Kroemer, G., 2008. Viral control of mitochondrial apoptosis. *PLoS Pathog* 4, e1000018.

Geay A., Bouquet A.L. (2009) Suivi du recrutement de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Charente-maritime en 2009 : Rapport de synthèse. Rapport de contrat Creaa-SRC Poitou Charentes, 32 p + annexes. <http://www.creaa.fr/>

Geay A., Mille D. (2004) Comparaison de deux méthodes utilisées pour le suivi de la reproduction de l'huître creuse. Rapport interne Creaa 2004. <http://www.creaa.fr/>

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. <http://www.ocean-sci.net/7/705/2011/os-7-705-2011.html>

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

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

His E. (1991) Biologie et écotoxicologie des véligères de *Crassostrea Gigas* (Thunberg) dans le bassin d'Arcachon. PhD Thesis, Université Bordeaux I. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3347/>

<http://dx.doi.org/10.1002/ln0.10240>

Kuhihara H., Kato S., Ishimatsu A. (2007) Effects of increased seawater pCO₂ on early development of the oyster *Crassostrea gigas*. *Aquat. Biol.* 1: 91-98. <http://dx.doi.org/10.3354/ab00009>

Lagarde F., Roque D'Orbecastel E., Perignon A., Mortreux S., Fuhrmann M., Le Gall P., Leurion A., Chiantella C., Bec B., Roques C., Bonnet D., Cochet H., Boj M., Gervasoni E., Miron G., Fiandrino A., Pouvreau S., Pernet F. (2013) Larval recruitment of *Crassostrea gigas* in a french Mediterranean lagoon. 40th CIESM Congress, 28 October - 1 November 2013, Marseille. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00165/27653/>

Lagarde F., Roque d'orbcastel E., Ubertini M., Mortreux S., Bernard I., Fiandrino A., Chiantella C., Bec B., Roques C., Bonnet D., Miron G., Richard M., Pouvreau S., Lett C. Recruitment of the Japanese oyster (*Crassostrea gigas*) in a shellfish exploited Mediterranean lagoon: Spatial pattern and favorable environmental window. *Submitted to MEPS*

Lemasters JJ and Holmuhamedov E (2006). Voltage-dependent anion channel (VDAC) as mitochondrial governor—Thinking outside the box. *Biochim. Biophys. Acta BBA - Mol. Basis Dis.* 1762, 181–190. doi:10.1016/j.bbadis.2005.10.006

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

Lü, A.-J., Dong, C.-W., Du, C.-S., Zhang, Q.-Y., 2007. Characterization and expression analysis of *Paralichthys olivaceus* voltage-dependent anion channel (VDAC) gene in response to virus infection. *Fish Shellfish Immunol.* 23, 601–613. doi:10.1016/j.fsi.2007.01.007

Lupo C., Canier C., Fleury E., François C., Normand J., Osta Amigo A., Robert S. (2017) Bilan 2016 du dispositif national de surveillance de la santé des mollusques marins. Convention DGAL/IFREMER 16/1212709

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

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

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

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

Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4747/>

Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00009/11996/>

Pernet F, Barret J, Le Gall P, Corporeau C, Degremont L, Lagarde F, Pepin JF, Keck N (2012). Mass mortalities of Pacific oysters *Crassostrea gigas* reflect infectious diseases and vary with farming practices in the Mediterranean Thau lagoon, France. *Aquaculture Environment Interactions*, 2(3), 215-237.

Pernet F, Lagarde F, Jeannée N, Daigle G, Barret J, Le Gall P, Quere C, D'orbcastel ER (2014) Spatial and temporal dynamics of mass mortalities in oysters is influenced by energetic reserves and food quality. *PLoS One*, 9(2):e88469.

Pouvreau S., Bernard I., Le Souchu P., Huvet A., Talarmain E., Auby I., Maurer D., Barbier C., Tournaire MP., D'Amico F., Rumebe M., Neaud-Masson N., Bedier E., Martin AG., Claude S., Langlade A., Bouget JF., Hitier B., Stanisiere JY., Breerette S., Robert S., Guilpain P., Seugnet JL., Guesdon S., Soletchnik P., Le Moine O., Dumas F., Quemener L., Barbot S., Repecaud M., Mille D., Geay A., Bouquet AL. (2011) Projet Velyger (2008-2010) : Observer, Analyser et Gérer la variabilité du recrutement de l'huître creuse en France.
<http://archimer.ifremer.fr/doc/00054/16489/>

Pouvreau S., Maurer D., Auby I., Lagarde F., Le Gall P., Cochet H., Bouquet AL, Geay A., Mille D. (2016). VELYGGER Database: The Oyster Larvae Monitoring French Project. SEANOE.
<http://doi.org/10.17882/41888>

Pouvreau S., Petton S., Queau I., Haurie A., Le Souchu P., Alunno-Bruscia M., Palvadeau H., Auby I., Maurer D., D'Amico F., Passoni S., Barbier C., Tournaire MP., Rigouin L., Rumebe M., Fleury E., Fouillaron P., Bouget JF., Robert S., Pepin JF., Grizon J., Seugnet JL., Chabirand JM., Le Moine O., Guesdon S., Lagarde F., Mortreux S., Le Gall P., Messiaen G., Roque D'Orbcastel E., Quemener L., Repecaud M., Mille D., Geay A., Bouquet AL. (2015). Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2014. <http://dx.doi.org/10.13155/38990>
Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.04.018>
Publisher's official version : <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.10.054>

Puyraimond-Zemmour D and Vignot S. (2013). Le métabolisme de la cellule tumorale : l'effet Warburg. *Oncologie* 15, 435–440. doi:10.1007/s10269-013-2318-2

Rayner N.A., Parker D.E., Horton E.B., Folland C.K., Alexander L.V., Rowell D.P., Kent E.C., Kaplan A. (2003) Global analyses of sea surface temperature, sea ice, and night marine air temperature since the late nineteenth century *J. Geophys. Res.* Vol. 108, No. D14, 4407, 29 pp. <http://dx.doi.org/10.1029/2002JD002670>

Rayssac, N., Pérignon, A., Gervasoni, E., Pernet, F., Le Gall, P., & Lagarde, F. (2011) Projet PRONAMED 2010-2011: Évaluation du potentiel d'approvisionnement naturel en naissains d'hûîtres creuses en Méditerranée. Rapport final de contrat. 88 p.

Rico-Villa B., Bernard I., Robert R., Pouvreau S. (2010) A Dynamic Energy Budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 305 (1-4), 84-94.

Rico-Villa B., Pouvreau S., Robert R. (2009) Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 287 (3-4), 395-401.

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