

*Effet du CHANGEMENT GLOBAL sur la
BIOLOGIE de l'huître creuse (C. gigas)
dans le Bassin de Marennes-Oléron.
Résultats, hypothèses et discussion*



Numéro d'identification du rapport : Diffusion : libre : <input checked="" type="checkbox"/> restreinte : <input type="checkbox"/> interdite : <input checked="" type="checkbox"/> Validé par : Bruneau Audrey Version du document :	date de publication : mai 2018 nombre de pages : 70 pp bibliographie : oui / illustration(s) : oui langue du rapport : français
<i>Effet du CHANGEMENT GLOBAL sur la BIOLOGIE de l'huître creuse (C. gigas) dans le Bassin de Marennes-Oléron. Résultats, hypothèses et discussion</i>	
Contrat n°	Rapport intermédiaire <input type="checkbox"/> Rapport définitif <input checked="" type="checkbox"/>
<i>Soletchnik Patrick, Polsenaere Pierre, Le Moine Olivier</i>	Organisme/Direction/Service/laboratoire IFREMER/ODE/UL/LER-PC
<p>Résumé : Historiquement, les pêches de larves de l'huître creuse (<i>C. gigas</i>) ont lieu en six stations du BMO depuis les années 70, de début juin à la première semaine de septembre. La comparaison des captures saisonnières et hebdomadaires entre les périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) montre un ajustement de la distribution des captures de larves à un modèle polynomiale d'ordre 4 pour P1 ($R^2 = 0,77$), puis d'ordre 2 pour P2 ($R^2 = 0,86$). Les modèles de distribution des captures montrent que la saison de reproduction a doublé entre les deux périodes. Elle s'étend aujourd'hui de juin à septembre. Devant l'extension de la saison de reproduction, la saison de pêche expérimentale est aujourd'hui trop réduite. Toutefois, le pic d'abondance des captures n'a pas changé et reste centré sur la période mi juillet-mi août. Une campagne d'inter calibration (Creaa www.creaa.fr), entre les deux techniques de pêche de larves qui se sont succédées dans le BMO, montre que l'effectif de larves échantillonné par unité d'effort de pêche a été multiplié par un facteur 3 entre les deux périodes de l'étude et par un facteur 6 en en prenant en compte le modèle. Ce résultat est discuté. L'augmentation des concentrations du phytoplancton (échelon primaire, proxy chlorophylle <i>a</i>), dans le BMO en hiver et en automne (en particulier) ne semble pas déterminante pour comprendre ou expliquer l'évolution du cycle de reproduction de l'huître. La température, par contre est bien le premier facteur qui détermine l'évolution phénologique de la reproduction de l'huître. Les auteurs discutent des évolutions concomitantes des paramètres hydroclimatiques et biologiques (échelle primaire et secondaire) de l'écosystème estuarien et conchylicole du Bassin de Marennes-Oléron. A la lumière des nouveaux résultats (shift thermique des années 1985-95, évolutions phénologiques à l'échelon primaire et secondaire) les auteurs « revisitent » les études des années 1990-2000 sur les mortalités d'huîtres et montrant des dysfonctionnements physiologiques. Durant ces années, dans le contexte du changement global, l'huître creuse a pu être confrontée à des conditions environnementales stressantes ayant éprouvées sa robustesse et sa fitness. Cet aspect est discuté par les auteurs. Cette étude soulève la question de l'adaptabilité contemporaine de l'huître, <i>C. gigas</i>, dans un bassin ostréicole en pleine évolution.</p> <p>Mot clés : Huître, <i>C. gigas</i>, changement global, réchauffement climatique, reproduction, larve, mortalité, phénologie, ostréiculture, Bassin de Marennes-Oléron, phytoplancton, chlorophylle <i>a</i>, température</p>	

*Effet du CHANGEMENT GLOBAL sur la BIOLOGIE de
l'huître creuse (C. gigas) dans le Bassin de Marennes-
Oléron.*

Résultats, hypothèses et discussion

Unités et Réseaux partenaires de l'Ifremer

LER-PC- Laboratoire Environnement Ressources des Pertuis Charentais, l'Houmeau et La Tremblade, (<https://wwz.ifremer.fr/lerpc/>)

REPHY- Réseau de surveillance et d'observation du phytoplancton
(http://envlit.ifremer.fr/surveillance/phytoplancton_phycotoxines/presentation)
<http://doi.org/10.17882/47248/> / <http://www.seanoe.org/data/00361/47248/>

REMORA - REseau MOllusques des Rendements Aquacoles
(<http://www.ifremer.fr/remora/>)

RESCO II- RESeau d'Observation Conchylicoles
(https://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole/)

Institut technique régional

Creaa – Centre Régional d'Expérimentation et d'Application Aquacole
(<http://www.creaa.fr/>)

SOMMAIRE

Sommaire	7
I. INTRODUCTION	8
II. MATERIEL ET METHODES	12
II. 1. Pêches de larves et présentation des sites	12
II. 2. Matériel biologique et variables de l'étude.....	13
II.2.1. Matériel biologique.....	13
II.2.2. Variables de la reproduction de <i>C. gigas</i>	14
II. 3. Méthodologie d'analyse	15
II. 4. Analyses statistiques	15
III. RESULTATS	16
III.1. Descripteurs de la ponte.....	16
III.1.1. Inter calibration de la variable : abondance des captures	16
III.1.2. Evolution spatiale des descripteurs de pontes	17
III.1.3. Evolution temporelle des descripteurs de pontes	19
III.2. Relation entre les variables de ponte et les paramètres hydroclimatiques	28
IV. DISCUSSION.....	35
IV.1. Evolution des descripteurs de ponte	35
IV.2. Reproduction de l'huître et hydrologie	37
IV.3. Conséquences du réchauffement climatique sur la « santé » de l'huître	42
V. CONCLUSION	48
Résumé	48
Conclusion	50
REFERENCES	52
Liste des Figures et Tableaux	58
ANNEXES.....	61

I. INTRODUCTION

Présentation du Bassin de Marennes Oléron (BMO)

L'huître creuse, *C. gigas* a été introduite en France en 1967 (Grizel et Héral 1991). Sur la côte Atlantique, le Bassin de Marennes-Oléron (BMO) est le premier Bassin ostréicole européen avec un stock d'huîtres de 110 000 tonnes pour une production annuelle de 30 000 à 40 000 tonnes (Héral et al. 1986, Soletchnik et al. 1998b). En 2012, la production annuelle est toujours de 37 000 tonnes (Agreste 2014) malgré une diminution d'environ 25% des exploitants entre 2001 et 2012 du fait : (i) d'une épidémie virale (OsHV-1) qui impacte le naissain depuis 2008, et (ii) d'un déplacement de l'activité conchylicole des Pertuis Charentais vers la mytiliculture. Si la production semble se maintenir¹ les stocks semblent bien avoir considérablement diminués, de 80 000 à 100 000 tonnes dans les années 90 (Héral et al. 1986, Caryo 1991) à seulement 35 000 tonnes en 2012 (Geairon com. pers).

Les Instituts Scientifiques et l'aide à la « production »

Après la guerre, entre 1950 et 1954, l'ISTPM² développe une technique d'échantillonnage par pêches, au filet tracté, des larves de *Gryphea angulata* (Trochon 1955). L'objectif est alors de prévenir la profession des pontes en cours, afin qu'elle prépare la pose des collecteurs dans le milieu naturel (télécaptage). La technique mise en œuvre à cette époque a perduré dans le BMO pour l'huître creuse, du début des années 70 jusqu'en 2005 (Geay et Mille 2004). A partir de cette période, une technique par pompage est mise en œuvre dans le bassin d'Arcachon (Auby et al. 2002), appliqué 3 ans plus tard au BMO (Geay et Mille 2004).

Le contexte hydroclimatique est au réchauffement global

A l'échelle de la planète, le réchauffement global fait aujourd'hui consensus (Ebbesmeyer et al. 1991, Hugues 2000, Schröter et al. 2005 ; GIEC 2007, Pachauri et al. 2015) de l'hémisphère nord (Goberville et al. 2014) au Pacifique (Hare et Mantua 2000). Les années 2000 marquent l'essor de cette thématique de recherche avec une série d'études marquantes (Hughes 2000, Parmesan et Yohe 2003, Parmesan 2006, Mc Carty 2001, Beaugrand et al. 2002, Walther et al. 2002 d'après Chevillot 2016). Aujourd'hui, les écosystèmes marins littoraux et notamment les estuaires sont de plus en plus exploités par l'homme. Leur grande vulnérabilité face à ces changements résulte en grande partie de leur position à l'interface océan-continent (Hoegh-Guldberg et al. 2010, Hénocque and Denis 2001, d'après Chevillot 2016). Le changement global a des effets sur les espèces et l'organisation des écosystèmes qui relèvent de quatre processus majeurs (Hugues 2000, d'après Chevillot 2016 : (i) de modifications physiologiques ; (ii) de processus d'adaptation (sur du long terme) ; (iii) de modifications des aires de

¹ Qu'en est-il maintenant du fait des mortalités qui touchent la mytiliculture depuis 2014 ?

² Institut Scientifique et Technique des Pêches Maritimes

distribution et (iiii) des modifications phénologiques (Bell et Collins 2008). En lien avec le changement global, de nombreuses études montrent des évolutions phénologiques, du règne végétal et animal, se traduisant par des décalages des cycles biologiques saisonniers (Root et al. 2003, Parmesan 2006, Post et al. 2008a d'après Nakazawa et Doi 2012) (Both et al. 2009 d'après Nakazawa et Doi 2012) (Dijkstra et al. 2011). L'impact le plus documenté à ce jour est celui d'un décalage biologique allant dans le sens d'une précocité de la reproduction des espèces (d'après Chevillot 2016). Cette avance s'explique par un décalage des variables hydroclimatiques et en particulier de la précocité d'apparition des conditions printanières ; phénomène observé dans l'étude hydroclimatique du BMO (Soletchnik et al. 2017). Ces évolutions phénologiques peuvent s'orienter dans le sens d'une meilleure synchronisation entre proies-prédateurs (« match »), soit dans le sens d'une moins bonne synchronisation (« mismatch ») (Nakazawa et Doi 2012). A l'échelle des océans et de la planète, le changement global aurait plutôt tendance à réduire la biomasse phytoplanctonique, même si les tendances d'évolution sur le long terme sont variables d'un océan à un autre (Boyce et al. 2010, Martinez et al. 2009). Au niveau des écosystèmes côtiers, cette variabilité n'est pas toujours facile à appréhender. En effet le développement d'algues micro planctoniques, à l'intérieur des bassins ou des baies est dépendant de l'incubation par l'amont (rivières) ou par l'aval (l'océan). En conditions favorables, une production autochtone de diatomées benthiques se développe sur les vasières et contribue significativement à la ressource alimentaire des mollusques (Guarini et al. 2000). Les températures mesurées dans l'hémisphère nord à partir des années 1980 sont les plus fortes jamais enregistrées depuis deux siècles (Philippart et al. 2012) et la température moyenne des eaux marines de surface a augmenté de 0,23°C par décennie entre 1977 et 2007 dans l'Atlantique nord est (Goikoetxea et al. 2009). Celle du BMO a augmenté de plus de 1°C entre 1985 et 1995 et se maintient depuis les années 2000 à des valeurs médianes de plus de 2°C par rapport à la fin du 20^{ème} siècle (Soletchnik et al. 2017). La diminution des débits des fleuves de l'ordre de 15% et l'élévation de la salinité de plus d'une unité, sont les conséquences du changement global sur l'hydroclimat du BMO (Soletchnik et al. 2017). La présence de phytoplancton (proxy chlorophylle *a*) a également évolué et les concentrations ont augmenté d'environ 45-50 % entre les deux périodes principalement en automne, hiver et au début du printemps.

Des effets perçus au niveau de l'ostréiculture

Les biologistes pensaient que l'huître creuse, *C. gigas*, importée en France à la fin des années 60, ne franchirait pas l'embouchure de la Loire. Aujourd'hui, elle se reproduit sur les cotes du Danemark (Dutertre et al. 2010, Thomas et al. 2016). D'été favorable, en été favorable (température > 19-20°C), l'exportation larvaire a pu progressivement impacter les îles scandinaves (Dutertre et al. 2010). Ce processus de « migration » aurait précisément démarré en 1995 (Cognie et al. 2006). Cette année marque bien la fin d'une période d'élévation thermique significative, entre 1985 et 1995 (Soletchnik et al. 2017). Cet « échappement » de l'huître vers de plus hautes latitudes, à partir du milieu des

années 90, est également concomitant avec des dysfonctionnements de reproduction et des mortalités « estivales » perçues durant la fin du 20^{ème} siècle (Soletchnik et al. 2001b, 2002, 2005a, 2005b, Faury et al. 2001, Ropert et al. 2007, Lambert et al. 2007, Samain et Mc Combie 2007).

Le contrôle de la maturation par la température et la ressource trophique

Le cycle biologique de reproduction des mollusques bivalves, et de *C. gigas* en particulier, comprend le développement des lignées germinales, la gamétogénèse, la ponte, la vie larvaire et le recrutement. Les « degrés-jours » ont été développés sur *C. gigas* par Mann (1979) et Héral et al. (1990) pour évaluer un cumul de température nécessaire à l'huître pour atteindre un stade de maturation avancée, avec des gamètes prêts à être émis (au-delà d'une température de 10,5°C, Mann 1979). Le seuil à atteindre varie selon les auteurs, selon qu'il s'agisse d'études conduites dans le milieu naturel (Muranaka et Lannan 1984, Héral et al. 1986, Lubet 1991) ou en éclosérie (Mann 1979, Soletchnik et al. 1997).

Les variables de ponte

Dans cette étude, les auteurs prennent en compte des variables de pontes mises en œuvre dans une première étude (Soletchnik 2000). Dans cette précédente étude, l'auteur montre que les deux variables : « début de ponte » (DP) et « pic de ponte » (PP) sont corrélées aux conditions de température hivernales et au rayonnement/insolation du mois de mai.

Le modèle de croissance de *C. gigas*

L'huître adulte peut perdre, en période de reproduction, jusqu'à 70% de son poids lors de la libération des gamètes. L'énergie requise pour cette production, au cours du cycle reproducteur est sous la dépendance de deux paramètres principaux : la température et la ressource trophique. Dans le cadre du changement global, l'évolution de ces paramètres est indissociable de l'étude de l'évolution de la reproduction de l'huître. L'évolution hydroclimatique du BMO a fait l'objet d'une étude particulière (Soletchnik et al. 2017). Dans le cadre de l'étude présentée ici, température et ressource trophique seront étudiés comme les deux variables forçantes principales du modèle biologique (Raillard 1991, Pouvreau et al. 2006, Bacher et Gangnery 2006, Bernard et al. 2011, Sara et al. 2013, Thomas et al. 2016). Un premier objectif de cette étude est de tenter de comprendre dans quelle mesure ces deux variables sont en mesure (ou pas) d'expliquer une éventuelle évolution du cycle de reproduction de *C. gigas*.

Objectifs de l'étude

L'étude réalisée sur l'huître creuse (*C. gigas*) dans le BMO en 2000 avait comme principal objectif de tenter de comprendre quels facteurs environnementaux pouvaient contrôler le déterminisme de la reproduction et en particulier la forte variabilité des

captures de larves (facteur 1 à 20) selon les années (Soletchnik 2000). La période de l'étude (1973-1999) correspond à celle qui précède et couvre ensuite celle de l'élévation forte de température (shift thermique) dans le BMO entre 1983 et 1997 (Soletchnik et al. 1998a). En 40 ans, entre deux périodes : (1977-1991) et (2000-2015), l'évolution de l'hydroclimat du BMO se caractérise par : (i) une expansion des caractéristiques estivales à des mois de printemps et d'automne ; (ii) un « shift thermique de plus de 1°C entre 1983 et 1997 ; (iii) une élévation de la salinité de +(0,6-0,9) pour l'année et de +(1,2-1,5) en juin, en lien avec une diminution de 15% des apports des fleuves (d'après *hydro.eaufrance.fr/*) (Soletchnik et al. 2017). La chlorophylle *a* a augmenté de 45-50% sur les deux sites entre les périodes étudiées et les nutriments (N, P, S) de +25% à +50% dans le sud du BMO (site d'Auger). Dans le nord par contre (site de Boyard), la concentration en nutriments n'a pas évolué de façon significative entre les deux périodes (-6% à + 8% selon les nutriments)³ (Soletchnik et al. 2017). Par rapport à la précédente étude (Soletchnik 2000), la « nouvelle étude » prend en compte une période d'une quinzaine d'années supplémentaires (2000-2015), qui fait suite au « shift thermique ». Aujourd'hui, presque 20 ans après, la question est de tenter de comprendre si la « rupture » thermique mise en évidence dans le BMO a conduit (ou pas) à une évolution du cycle de reproduction de *C. gigas* dans le BMO.

³ Cette différence spatiale reste à expliquer

II. MATERIEL ET METHODES

II. 1. PÊCHES DE LARVES ET PRÉSENTATION DES SITES

La technique de pêches de larves au filet à plançon tracté est mise au point par Boury au début du 20^{ème} siècle (Boury 1928) (Figure 1). Elle est ensuite adaptée par Trochon (1955), puis Gras (Gras et al. 1971). Le dénombrement des larves par pompage d'eau « à poste fixe » est proposé par His (His et al. 1987). Cette méthodologie va être développée et mise en œuvre progressivement dans les deux bassins « naisseurs » de la côte Atlantique ; dans le Bassin d'Arcachon en 2002 (Auby et al. 2002) puis dans le BMO en 2005 (Geay et Mille 2004). Les pêches de larves sont effectuées depuis la fin des années 1948 à l'aide filets bongo dans l'embouchure de la Seudre (station de Faux et Coux), d'abord, pour évaluer les stocks de larves de *C. angulata*, puis de *C. gigas* (Figure 2). Par la suite, d'autres stations d'échantillonnage par pêche ont été rajoutées pour suivre la reproduction des huîtres, plus au centre du Bassin (Doux et Merignac), puis, plus tard encore, dans l'estuaire externe de la Charente, là où le télécaptage de *C. gigas* est important (Figure 3).

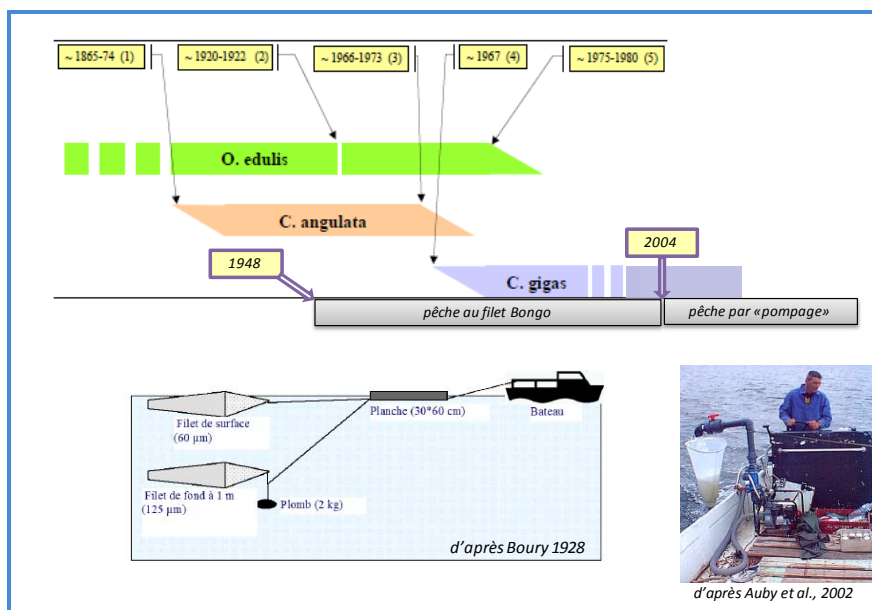


Figure 1. Succession des espèces d'huîtres dans le BMO et évolution de la technique de comptage des larves entre 1948 et aujourd'hui

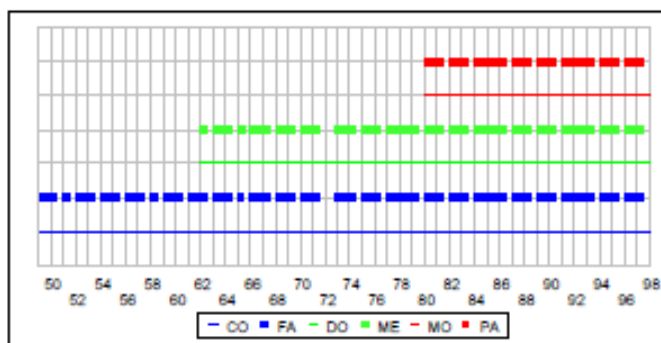


Figure 2. Evolution spatio-temporelle de l'échantillonnage des larves dans le BMO. Les stations de pêche et d'observation sont : Coux (CO) Faux (FA), Doux (Do), Merignac (ME), Moulière (MO) et les Palles (PA) (Soletchnik 2000, 2001a)

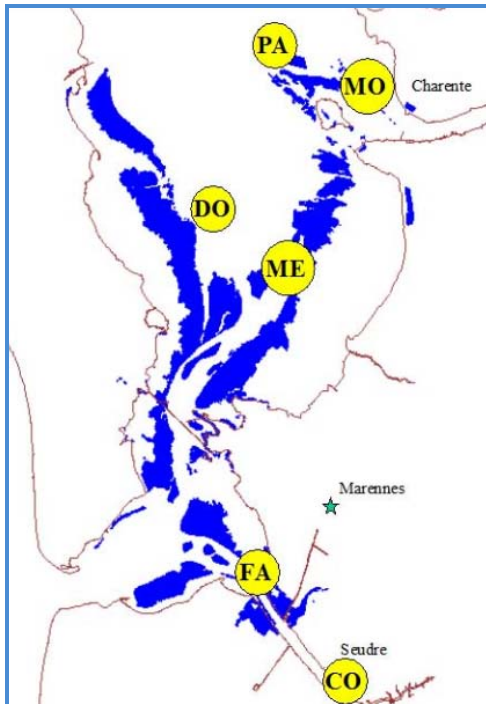


Figure 3. Le Bassin de Marennes-Oléron (BMO). Stations d'échantillonnage de larves à la Mouclière (MO) et aux Palles (PA) dans l'estuaire externe de la Charente, à Coux (CO) et Faux (FA), en rivière Seudre et aux Doux (DO) et Mérignac (ME) à l'Ouest et à l'Est du BMO (Soletchnik 2000, 2001a)

Les larves sont « historiquement » pêchées entre début juin (semaine 23) et début septembre (semaine 36) (Tableau 1). C'est là le cadre « saisonnier » de l'étude. Une campagne d'observation des pontes s'étale ainsi sur 14 semaines. Chaque semaine, 1 à 2 pêches sont réalisées sur chaque site. Pour cette raison, chaque année le nombre de pêches est compris entre 14 et 28 pour chaque site (Annexe 1). Il est de 100 à 160 pour l'ensemble des sites.

Tableau 1. Saison de pêches expérimentales de *C. gigas* dans le BMO et référence des semaines (0-52) de l'année concernée.

semaines	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
mois	juin				juillet				août				sept	

II. 2. MATÉRIEL BIOLOGIQUE ET VARIABLES DE L'ÉTUDE

II.2.1. MATÉRIEL BIOLOGIQUE

La technique de pêche de larves, le comptage volumétrique et le dénombrement a subi des évolutions depuis le début du 20^{ème} siècle. La technique de pêche au filet bongo tracté par un bateau était utilisée par Boury en 1928 ; le classement des larves : « petites » (<200 µm), « moyennes » (200-300 µm) et « grosses » (>300 µm) était déjà en cours en 1955 (Trochon 1955). Il perdurait en 1971 (Gras et al. 1971). Aujourd'hui, le

premier stade, catégorie « petite », a une taille inférieure à 100-120 μm et est âgée de 0 à 5 jours (d'après Soletchnik 2011a, Bernard 2011). Ce stade, le plus abondant dans les captures, sert de « proxy » de ponte et de reproduction au cours de cette étude.

II.2.2. VARIABLES DE LA REPRODUCTION DE *C. GIGAS*

La première variable de l'étude est l'effectif des larves (0-5 jours), compté dans un « trait de pêche » « standard » (en durée, vitesse et profondeur) (Trochon 1955). C'est donc un « nombre de larves (n) par unité d'effort de pêche (UEP)» (ILu, Tableau 2), avec transformation logarithmique pour certaines analyses ou représentations. Cette variable est également utilisée pour représenter la distribution de fréquence des captures, semaine après semaine au cours d'une saison de ponte. C'est alors un pourcentage relatif hebdomadaire de capture (ILu %, pour les semaines 23 à 36, Tableau 2). Ce pourcentage relatif est représenté par la courbe grisée (Figure 4).

Tableau 2. Variables de pontes

Description	abréviation	Unité
Distribution de fréquence des larves pêchées (semaine après semaine) au cours d'une année (de début juin à début septembre)	ILu (%)	n et log(n) / semaine
Nombre de larves pêchées / par unité d'effort de pêche (nombre de pêches réalisées dans l'année)	ILu	n et log(n) / année
Semaine de Début de Ponte	DP	Semaine (1 → 52)
Semaine du Pic principal de Ponte	PP	Semaine (1 → 52)
Nombre de semaines avec capture de larves (= Etalement de la Ponte)	EP	n
Nombre de pic de Pontes	NP	n
Semaine au cours de laquelle 50% des captures de l'année sont réalisées	S50	Semaine (1 → 52)

Les autres descripteurs apparaissant sur cette figure sont : l'« Etalement de la Ponte » (EP), le Début de Ponte (DP) (quand $n \geq 5\%$ des captures de la saison), le Nombre de Pontes significatives ($n \geq 5\%$ de l'ensemble des captures sur la saison) (NP) et la date du Pic de ponte Principale (semaine calendaire) (PP) (Figure 4). A ces variables, se rajoute la Semaine au cours de laquelle 50% des captures de l'année sont réalisées (S50, Tableau 2).

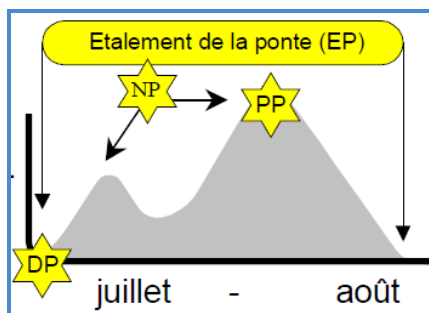


Figure 4. Variables de le ponte de *C. gigas* : pourcentage relatif de pontes par unité d'effort de pêche et par semaine (courbe grisée), DP : début de ponte ($n \geq 5\%$ des captures de la saison); NP : nombre de pontes « significative » ($n \geq 5\%$) durant la saison ; PP date (semaine calendaire) du pic de ponte principale; EP : étalement de la ponte (nombre de semaines) (Soletchnik 2000)

II. 3. MÉTHODOLOGIE D'ANALYSE

Entre 1982-83 et 1997-99, le nord du BMO (site de Boyard) s'est réchauffé de 1,5°C en moyenne (13,7 à 15,2 °C) (Figure 5), d'après Soletchnik et al. 2017). L'étude présentée ici, reprend les mêmes périodes : 1977-1991 (P1) et 2000-2015 (P2) situées autour de la période de forte élévation de température et vise à comparer la reproduction de *C. gigas* durant les deux périodes, avec les descripteurs présentés dans le Tableau 2.

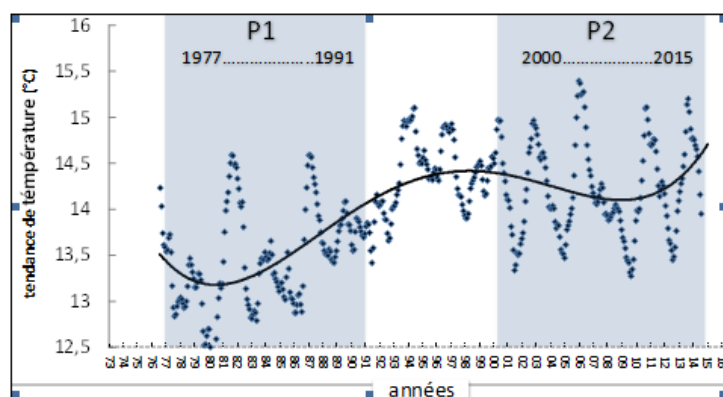


Figure 5. Evolution de la température de l'eau du BMO entre 1977 et 2015. Les périodes comparées autour de l'élévation forte de température sont P1 et P2 (en grisé) (Soletchnik et al. 2017)

II. 4. ANALYSES STATISTIQUES

Les analyses statistiques sont réalisées au moyen du logiciel Statgraphics, Centurion V5. Elles mettent en œuvre des tests non paramétriques de Kruskal-Wallis, des analyses de médianes, des analyses en composantes principales, des matrices de corrélation, de la modélisation linéaire et polynomiale.

III. RESULTATS

III.1. DESCRIPTEURS DE LA PONTE

III.1.1. INTER CALIBRATION DE LA VARIABLE : ABONDANCE DES CAPTURES

La première variable de ponte est l'abondance des captures par unité d'effort de pêche et par année (ILu). Deux méthodologies se sont succédées entre 1977 et 2015 : (i) la technique de pêche par filet tracté et une technique par « pompage », mise en place en 2014 (Figure 6). On observe une « rupture » (shift) très nette lors du changement de méthodologie en 2004, avec une première période (1975-2003), bien distincte de la suivante (2005-2016) dont les effectifs sont plus élevés (Figure 6). Le rapport capture par unité d'effort de pêche selon la technique pompe/filet est de 1,21 (en log) (Tableau 3). Il correspond à un rapport d'effectifs de larves de 4,57 entre les deux méthodes de pêche, à l'avantage de la technique par « pompage » (d'après Tableau 3).

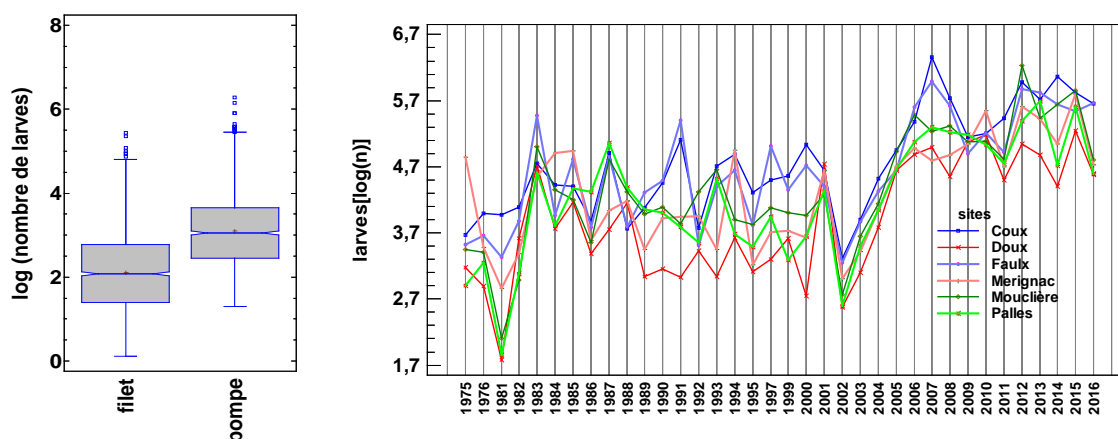


Figure 6. Abondance des captures de larves au stade 1 (0-4 jours) dans le BMO [en log (effectif)] par unité d'effort de pêche], à partir de deux techniques de pêche (Figure 1) (avant intercalibration des méthodes de pêche)

La variable « abondance de pêche de larves » est homogénéisée (Figure 7) après calibration des deux techniques de pêche qui se sont succédées entre 1975 et 2016 : la pêche au « filet » entre 1975 et 2004, et par « pompage » à partir de 2005. La campagne d'inter calibration a lieu en 2004 (Geay et Mille, 2004). Dans ce cadre, soixante-sept pêches expérimentales sont réalisées sur les sites traditionnels de Coux (CO), Faulx (FA), Mérignac (ME), Doux (DO) et la Moulière (MO). Le rapport logarithmique (pompe/filet) de 1,22, montre combien la pêche au filet, dans les Pertuis Charentais, sous estimait le nombre de larve de 0-4 jours dans les captures (Tableau 3). C'est un rapport inverse qui

apparaît dans le bassin d’Arcachon, où la pêche au filet surestimait nettement la concentration présente de larves (Tableau 3, d’après Auby et al, 2002).

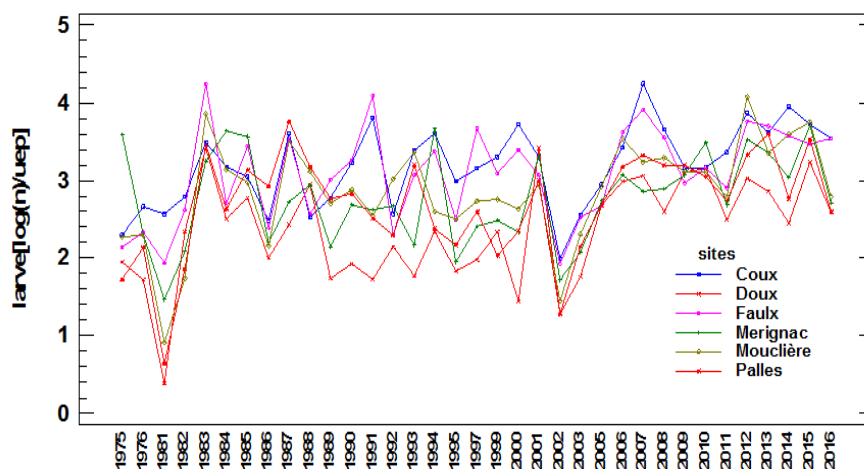
Tableau 3. Inter calibration des captures de larves selon la méthode au filet tracté (filet) ou par technique de pompage (pompe)

Site	Méthode	Périodes	Technique	Rapport des médianes : (Log ILu _{pompe} /Log ILu _{filet})
BMO	Comparaison de périodes	1975-2003 2005-2015	filet pompe	Log.n/UEP 1,21
BMO (Geay et Mille 2004)	Inter calibration Creaa	En 2004	pompe/filet	Log.n 1,22
Arcachon (Auby et al. 2002)	Inter calibration Ifremer (LER-AR)	En 2002	pompe/filet	Log.n 0,71

Le modèle d’inter calibration établi (Annexe 2) est le suivant :

$$N_{filet} = \sqrt{(-0,7519 + 0,7525 \times N_{pompage}^2)}, \text{ avec } R^2 = 69,1$$

Figure 7. Abondance des captures de larves au stade 1 (0-4 jours) dans le BMO [en log (effectif) par unité d’effort de pêche]. (après intercalibration des méthodes de pêche)



III.1.2. EVOLUTION SPATIALE DES DESCRIPTEURS DE PONTES

Parmi les descripteurs spatiaux de la reproduction, seuls l’abondance des captures par unité d’effort de pêche (ILu), la semaine de début de ponte (DP / entre 1 et 52) et la semaine de pic de ponte (PP / semaine entre 1 et 52) sont détaillées site par site et année par année. Dans tous les cas, la variabilité liée aux sites est plus faible que celle liée aux années (Figure 8). Elle est de 3,5 fois plus faible pour ILU et 19 fois plus faible avec PP. Les autres descripteurs : étalement de la ponte (EP) et nombre de pic de pontes (NP) sont analysés pour l’ensemble de sites.

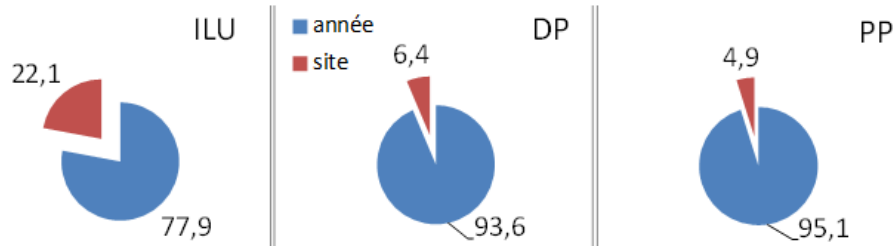


Figure 8. Comparaison de la variance expliquée par l'effet site et l'effet année pour les trois variables de ponte : ILU, DP et PP

L'effet « site » est significatif au seuil de 1% pour les pêches de larves (test de Mood, $p = 0,0047$) plus abondantes sur les stations de Coux (dans la rivière Seudre) que sur les autres stations du Bassin de Marennes-Oléron, quelle que soit la période d'analyse [1977-2015 ; 1977-1991 (P1) ou 2000-2015 (P2)] (Figure 9, pêche par UEP). Il n'en est pas de même pour les variables DP et PP, pour lesquelles il n'existe pas de différence significative entre les sites (test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,263$ et $p = 0,454$, respectivement pour les deux variables).

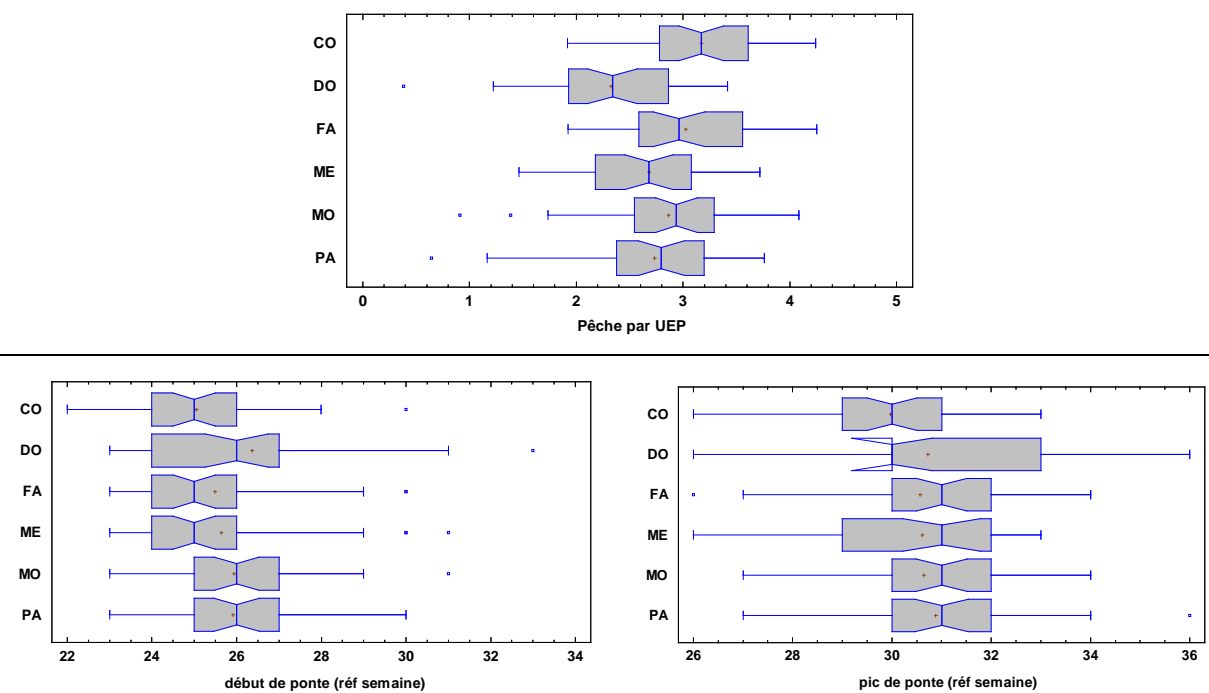


Figure 9. Comparaison spatiale des variables de ponte : effectifs par unité d'effort de pêche (figures du haut ; ILU, log), début de ponte (DP) et pic de ponte (PP) (en bas). Pêches sur 6 stations entre 1975 et 2016

III.1.3. EVOLUTION TEMPORELLE DES DESCRIPTEURS DE PONTES

DISTRIBUTION DE FRÉQUENCE DES CAPTURES DE LARVES

Il s'agit ici de décrire le profil saisonnier d'évolution des captures, semaine après semaine, au cours d'une année et d'une saison de pêche de larves dans le BMO. Le nombre de pêches par site et par année est compris entre 14 et 28 (Annexe 1). La variable est l'effectif relatif de pêches de larves au stade par semaine et saison de pêche, pour chaque site de pêche (Tableau 2, Figure 4). La variable est normalisée par transformation en logarithmes décimaux. Des équations polynomiales, ajustées à l'abondance saisonnière de captures des larves (*C. gigas*) nouvellement écloses montrent des profils différents selon les deux périodes d'étude : 1977-1991 ou 2000-2015 (Figure 10). En effet, l'équation polynomiale la mieux ajustée au profil est d'ordre 4 pour la période 1977-1991 :

$$\rightarrow [y = (0,001) x^4 - (0,126) x^3 + (5,686) x^2 - (112,16) x + 817,37 \text{ et } R^2 = 0,773]$$

Elle est d'ordre 2 seulement pour la période 2000-2015 :

$$\rightarrow [y = -(0,053) x^2 + (3,1987) x - 44,99 \text{ et } R^2 = 0,864]$$

Quelle que soit la période (P1 ou P2), les pontes restent centrées sur ½ juillet–½ août et plus précisément sur les semaines 30 et 31 (fin juillet-début août). Toutefois, la saisonnalité d'abondance des captures s'est considérablement élargie entre mi-juin et fin août-début septembre depuis le début du 21^{ème} siècle, alors que la représentation des captures était faible en juin et durant la deuxième quinzaine d'août au cours de la première période d'étude (1977-1991) (Figure 10).

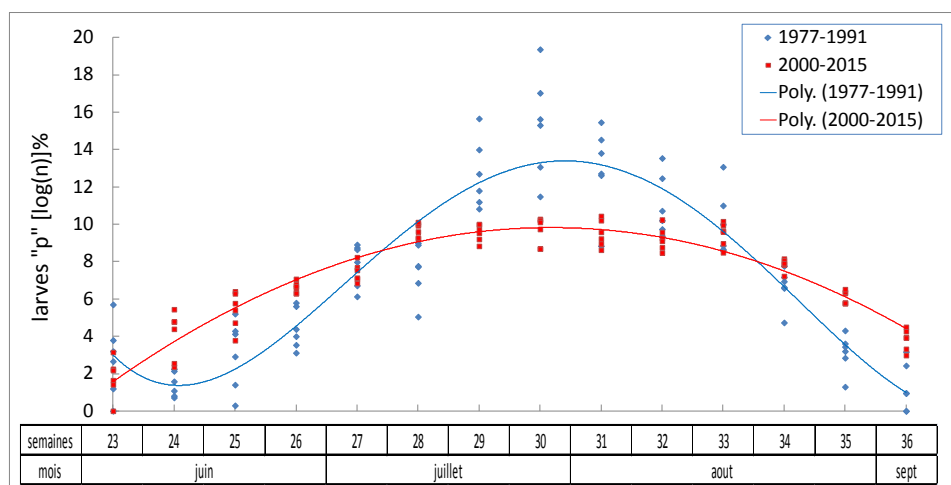


Figure 10. Saisonnalité de captures de larves de *C. gigas*, de 0-4 jours (*p*) dans les Pertuis Charentais sur les six sites de pêche. Comparaison des périodes 1977-1991 (P1) et 2000-2015 (P2). Abondance relative sur la saison [en % du log.n (effectif)]

La comparaison relative de la saisonnalité de ponte est réalisée, semaine après semaine entre les périodes P1 et P2 (test de Kruskal-Wallis) (Figure 11). La comparaison des valeurs relatives de captures (%) confirme bien une extension de la période de ponte des huîtres en juin (semaines 24, 25, 26) et durant la deuxième semaine de juillet (semaine 28) (Figure 11, Tableau 4). L'extension de la saison de reproduction a lieu également les semaines 34, 35 et 36, soit durant la deuxième quinzaine d'août et la première de septembre. L'analyse confirme que la reproduction (ponte et présence de jeunes larves), en 1977-1991 (P1) était plus centrée sur la deuxième semaine de juillet et la première d'août (semaines 29-32) (Figure 11). L'abondance relative de larves y est plus réduite durant la période P2 (Figure 11, Tableau 4).

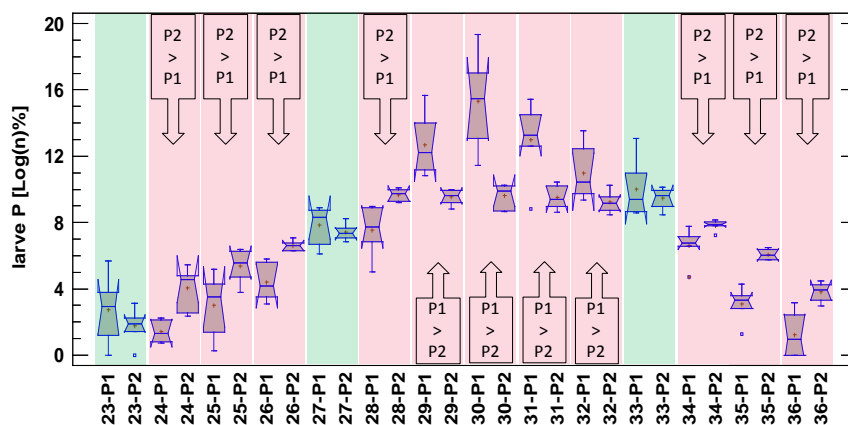


Figure 11. Comparaison des captures relatives de pêches de larves (0-4 jours) (% du logarithme décimal des captures) pour les deux périodes de l'étude : P1 = (1977-1991) et P2 = (2000-2015) de chacune des semaines de pêches de larves dans le BMO (six sites de capture)

période	1977-1991			2000-2015		
semaine	médiane	IC inf	IC sup	médiane	IC inf	IC sup
23	0	0	1,272	0	0	2,009
24	0	0	0	0,842	0	1,937
25	0	0	0,602	1,875	1,071	2,178
26	0	0	0,804	2,359	1,842	2,668
27	0,879	0	1,899	2,827	2,261	3,075
28	0,653	0	1,199	3,306	2,640	3,645
29	2,260	1,422	2,604	3,349	2,842	3,713
30	2,407	1,499	2,793	3,187	2,952	3,433
31	2,159	1,262	2,503	3,352	2,970	3,603
32	2,366	0,291	2,735	3,047	2,708	3,307
33	1,322	0	2,408	3,017	2,746	3,248
34	0	0	1,859	2,764	2,324	3,119
35	0	0	0	2,224	1,950	2,522
36	0	0	0	1,322	0	1,812

Tableau 4. Médianes des taux de captures hebdomadaires (semaine 23 à 36) durant les périodes 1977-1991 et 2000-2015. Intervalle de Confiance (IC) au seuil de 5%

ABONDANCE LARVAIRE (ILU)

L'inter calibration réalisée permet d'homogénéiser la série d'abondance larvaire (ILu) entre 1977 et 2015 (de Figure 6 à Figure 7). Une analyse de variance de cette variable montre que la variance expliquée par le facteur site est 3,5 fois plus faible que celle expliquée par le facteur année. La variabilité interannuelle des pêches de larves (sur quatre stations échantillonnées à partir de 1977) est contrastée (Figure 12). Elle peut être de 40-50 larves par pêche en 1981 et 2022 (moyenne annuelle) ($\text{Log}(n) \sim 1,6-1,7$). D'autres années, par exemple en 1983, 2012 et 2015, les valeurs atteignent 3500-3700 ($\text{Log}(n) \sim 3,5-3,6$) (Figure 12)⁴.

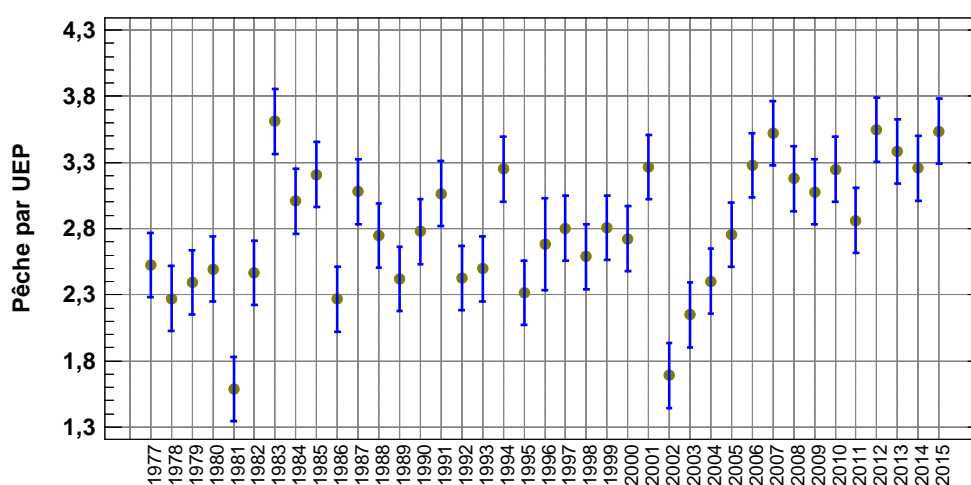


Figure 12. Variabilité interannuelle de l'abondance moyenne de captures de larves (stade 1) dans le BMO (4 stations échantillonnées depuis 1977 : Coux CO, Faux FA, Doux DO et Mérignac ME). Variable = ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)

Un modèle linéaire montre une tendance significative d'augmentation des captures entre 1977 et 2015 : $ILu = 0,0202 \times (\text{ans}) - 37,51$ ($p=0,0044$; $R^2 = 0,20$) (Figure 13). Ainsi, avec ce modèle, les captures moyennes passeraient de 2,3 à 3,1 entre les années 70 et les années 2010 (Figure 13), correspondant en fait à un effectif de 200 à 1260 (environ), montrant que l'effectif de captures par unité d'effort de pêche serait 6 fois plus élevé aujourd'hui, qu'il ne l'était dans les années 70. Toutefois, les médianes des captures (ILu) pour les deux périodes (1977-1991) et (2000-2015) ne sont pas significativement différentes ($p = 0,072$; test de Kruskal-Wallis) (Figure 14). La variabilité interannuelle des captures est forte ; Ainsi par exemple, en 1981 et en 2002 les pêches de larves sont seulement de 50 à 80 larves par UEP. Le rapport d'effectifs pêché entre P2 et P1 est égal à 3 (à comparer au facteur 6 entre les années 70 et 2010).

⁴ Larves pêchées (par UEP) variant dans un rapport de 1 à 90 entre les années extrêmes

Figure 13. Evolution des captures moyennes (sur la saison) par unité d'effort de pêche entre 1977 et 2015 sur les stations de pêche expérimentale du BMO. ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)

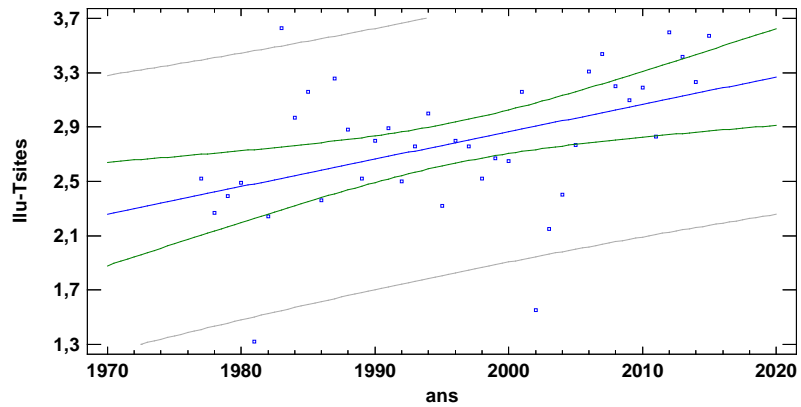
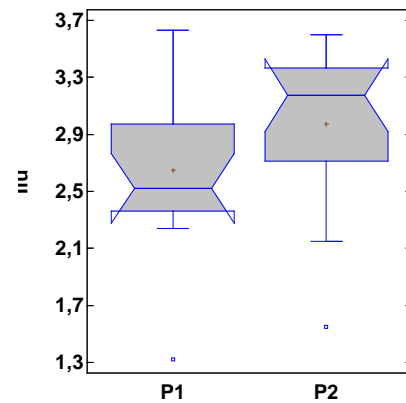


Figure 14. Comparaison des médianes des pêches de larves des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,072$). ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)



DÉBUT DE PONTE (DP)

Durant la saison de pêches expérimentales (semaines 23 à 36), la première semaine de ponte peut être la semaine 23 (1^{ère} semaine de juin) pour les années 1982, 2014, 2015, ou la première semaine d'août (semaine 31) comme en 1981 (Figure 15).

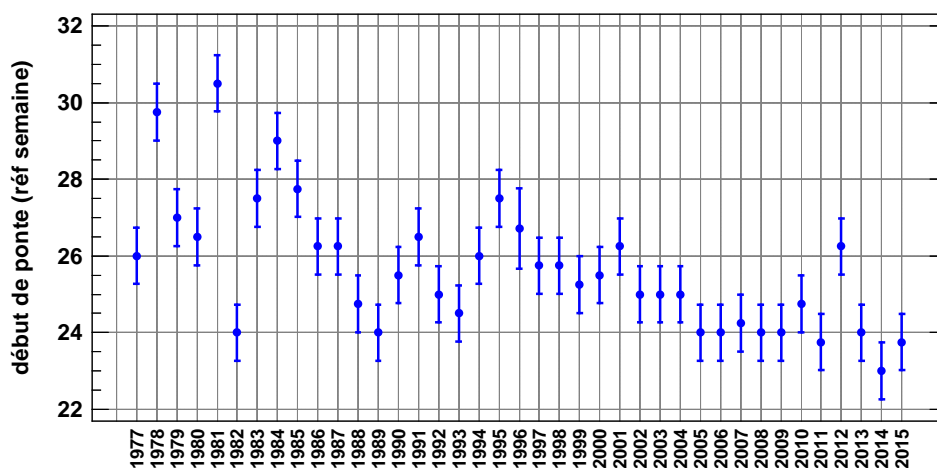


Figure 15. Variabilité interannuelle de la première semaine de capture des larves (stade 1) de *C. gigas* dans le BMO. DP = Début de Ponte

Le début de ponte (DP) est corrélé positivement aux années, selon un modèle de régression linéaire décroissant : $DP = -0,092 \times (ans) + 208,7$ (Figure 16). Ainsi, la médiane de début de ponte passe-t-elle de 26,5 (fin juin, début juillet) pour P1, à 24 (2^{ème} semaine de juin) pour P2 (Figure 17). Cette « progression », significative au seuil de 1‰ (Kruskal-Wallis, $p < 0,001$) représente une avance de 2-3 semaines du début de ponte de *C. gigas*, dans le BMO entre P1 et P2 (Figure 17).

Figure 16. Evolution de la semaine de début de ponte (DP) (proxy captures des larves de 0-4 jours) entre 1977 et 2015 sur les stations de pêches expérimentales du BMO ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,39$)

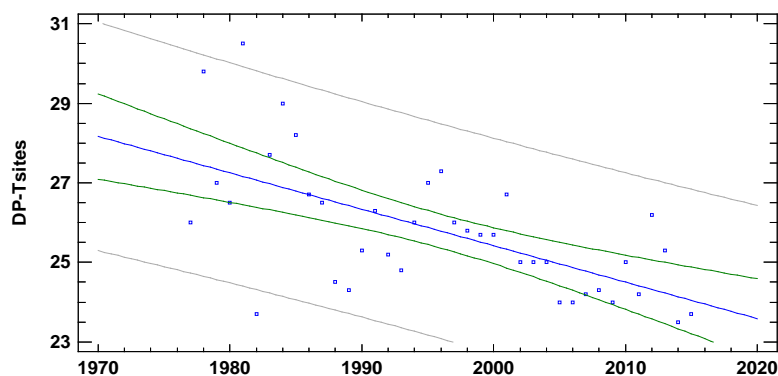
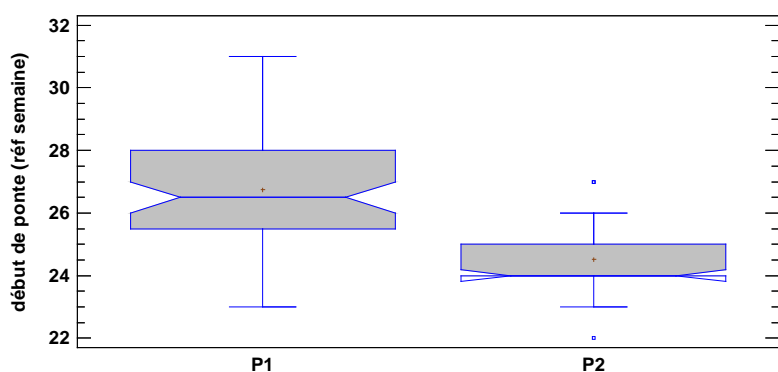


Figure 17. Comparaison de la semaine médiane de début de ponte (DP) des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p < 0,0001$)



ETALEMENT DE LA SAISON DE PONTE (EP)

L'étalement de la ponte (EP = nombre de semaines) augmente de façon significative dans le BMO entre 1977 et 2015. Le modèle de régression linéaire est le suivant : $EP = 0,1894 \times (ans) - 367,06$ ($p=0,0000$; $R^2 = 0,62$) (Figure 18). La période d'étalement des pontes passe de 9 semaines (valeur médiane) à 13 semaines entre P1 et P2, marquant ainsi une très nette et très significative évolution phénologique de la ponte de *C. gigas* dans le BMO avec le temps (Figure 19).

Figure 18. Evolution de l'étalement de la ponte (EP) entre 1977 et 2015 dans le BMO ($p=0,0000$ et $R^2 = 0,62$)

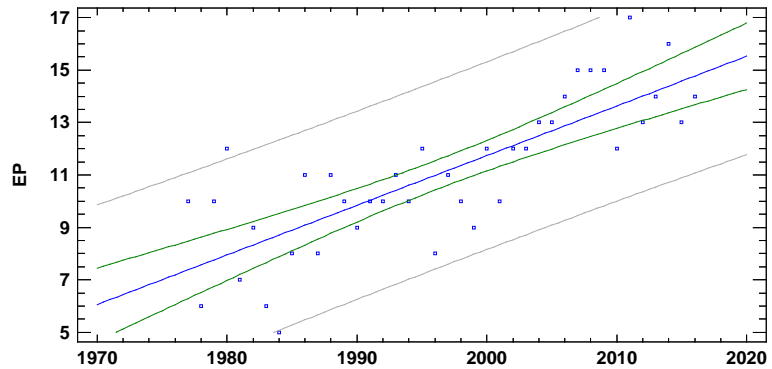
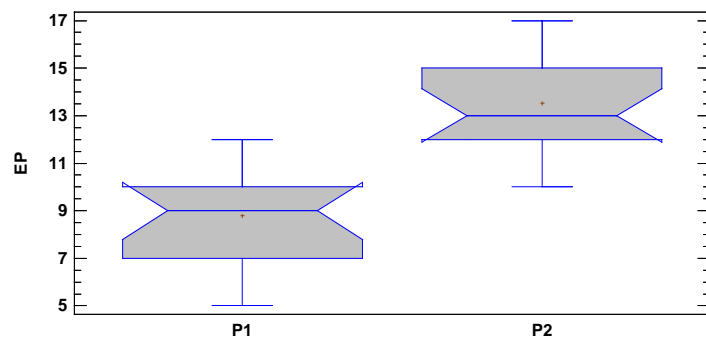


Figure 19. Comparaison des médianes du nombre de semaines de pontes (étalement) entre les deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (Test de Kruskal-Wallis ; $p < 0,0001$)



PIC DE PONTE (PP)

La semaine du pic de ponte (PP) varie de la 2^{ème} quinzaine de juillet (semaine 28) (années 1982, 2005, 2010) à la fin août (semaine 33) (années 1981, 1986, 1988, 1995, 2002, 2012). Aucune évolution significative de cette variable n'apparait au cours du temps (modèles non significatifs ; $p = 0,19$ dans le cas d'un modèle linéaire) (Figure 20). Les deux semaines médianes du pic de ponte sont la première semaine d'août (semaine 31) pour P1 et la dernière semaine de juillet (semaine 30) pour P2. La différence des médiane n'est pas significative (test de Kruskal-Wallis : $p = 0,13$) (Figure 21).

Figure 20. Variabilité interannuelle de la semaine du principal pic de ponte (PP) de *C. gigas* dans le BMO

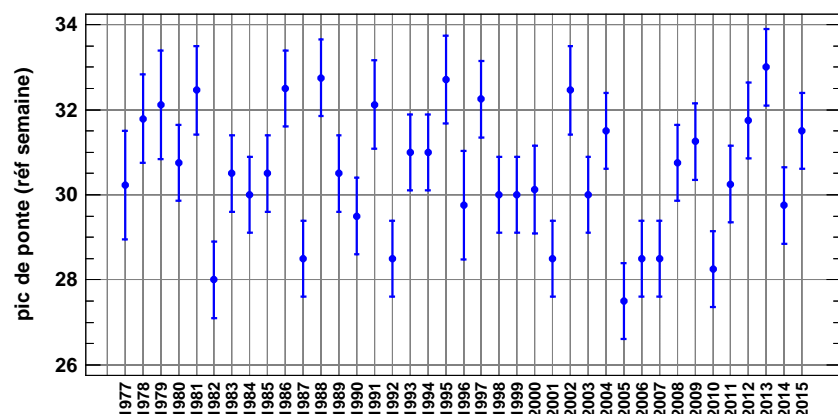
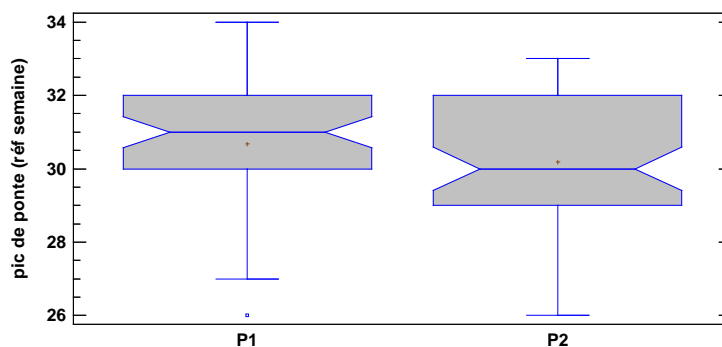


Figure 21. Comparaison des semaines médianes du pic de ponte (PP) des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,13$



SEMAINE DE 50% DES PONTES DE LA SAISON (S50)

La semaine au cours de laquelle 50% des captures sont atteintes durant la saison de pêche (S50) ne présente pas de tendance significative au cours du temps ($p = 0,65$ pour un modèle linéaire de régression simple) (Figure 22). La comparaison de médianes entre P1 et P2 ne montre pas de différences significatives ($p = 0,31$; test de Kruskal-Wallis) (Figure 23). Comme pour la variable « pic de ponte » (PP), les deux médianes (S50) sont situées en première semaine d'août (semaine 31) pour P1 et en dernière semaine de juillet (semaine 30) pour P2.

Figure 22. Variabilité interannuelle de la semaine au cours de laquelle 50% des captures ont eu lieu (S50)

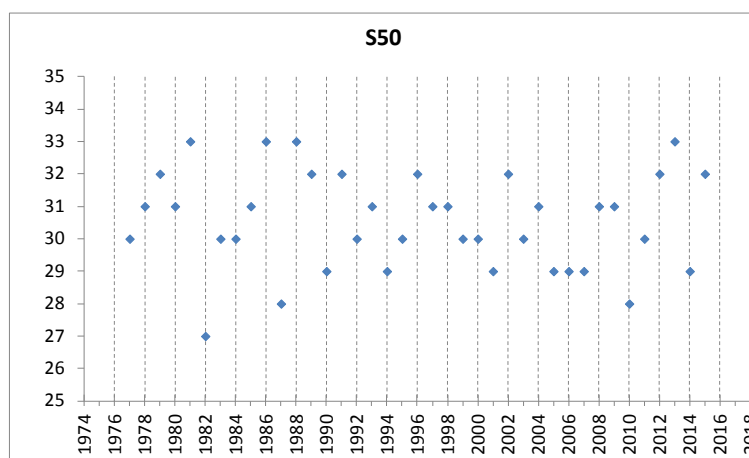
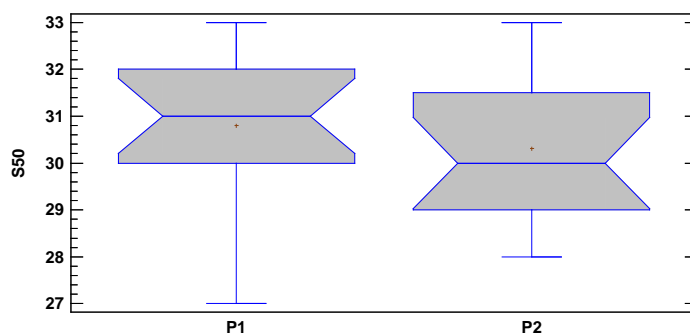


Figure 23. Comparaison des semaines médianes au cours desquelles la valeur de 50% des captures est atteinte (S50), pour les deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis : $p = 0,31$



NOMBRE DE PONTES DANS LA SAISON

La distribution de fréquence des captures de larves, semaine après semaine, permet d'identifier des cohortes larvaires dont la présence se traduit par des « pics de ponte » (nombre de pontes = NP) (Figure 4). Aucune régression n'est significative entre NP et les années ($p = 0,77$), montrant ainsi qu'il n'y a pas de tendance entre 1977 et 2015 (Figure 24). La médiane du nombre de pics de ponte est égale à 3 pour les deux périodes P1 et P2 (test de Kruskal-Wallis : $p=0,65$) (Figure 25).

Figure 24. Variabilité interannuelle du nombre de pics de ponte survenus dans l'année

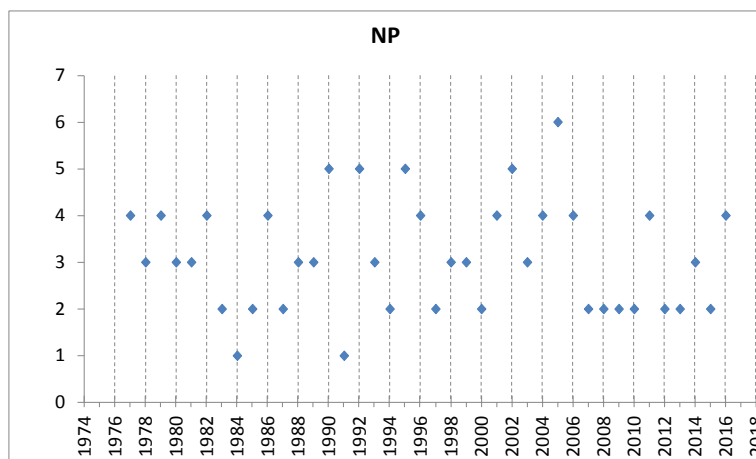
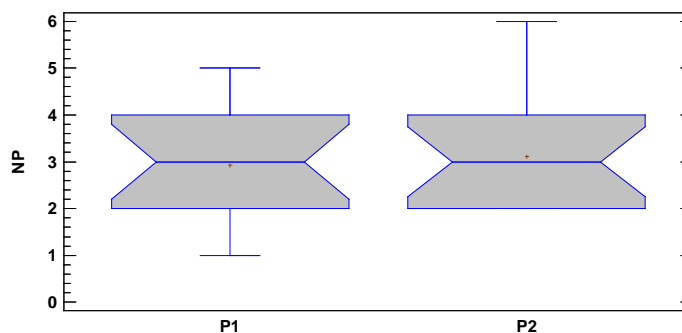


Figure 25. Comparaison du nombre de pics de pontes pour les deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,65$



RÉSUMÉ SUR LA VARIANCE ET L'ÉVOLUTION DES DESCRIPTEURS DE PONTE

Parmi les descripteurs de ponte, certains connaissent une évolution significative au cours du temps (Tableau 5) : C'est le cas de l'abondance de larves nouvellement écloses (1-4 jours) pêchées au cours d'une sortie (ILu), le début de ponte (DP) et l'étalement de la période de ponte (EP). Parmi ces trois variables, les deux dernières ont les modèles les plus robustes. Pour elles, la comparaison entre P1 et P2 est significative au seuil de 1‰, démontrant ainsi l'évolution phénologique de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO. Cette évolution se traduit bien par des premières pontes qui avancent de mi-juillet (semaine 28) dans les années 70 à mi-juin (semaine 24) dans les années 2010 (Figure 16). La deuxième régression très significative est celle de l'étalement des pontes qui

passe de 7 semaines durant les années 70 à 14 semaines durant les années 2000 (Figure 18). Comme « l'ouverture » de la semaine de reproduction de *C. gigas* est avancée de 4 semaines au printemps (résultat fourni par l'évolution de DP) et que l'augmentation de la période de ponte est de reculée de 7 semaines (entre les années 70 et 2010), il en résulte que l'extension de la saison de ponte est de plus trois semaines en fin d'été en P2 par rapport à ce qu'elle était en P1. Elle inclut maintenant presque entièrement le mois de septembre. Ce résultat est cohérent avec celui obtenu par extrapolation du modèle polynomiale obtenu sur la période de pêches expérimentales (semaines 23-36 ; Tableau 1) à une période plus large (Figure 10). Chaque année, le « centre » de période de reproduction est représenté à la fois par la semaine au cours de laquelle 50% des pontes ont eu lieu (S50) et par la semaine de pic principal de ponte (PP). Pour ces deux variables, la médiane est en début août (semaine 31) pour P1 (1977-1991) et en fin juillet (semaine 30) pour P2 (2000-2015) sans que la différence soit pour autant significative (Tableau 5). Ce résultat montre ainsi que le « centre » de la saison de reproduction de *C. gigas* n'a pas évolué entre les années 70 et les années 2010. Le nombre de pontes (NP) dans la saison est compris entre 1 et 5 pour la période P1 et entre 2 et 6 pour la période P2 (Figure 25), sans différence significative entre les médianes qui sont à 3 pontes pour les deux périodes (Tableau 5).

*Tableau 5. Evolution spatio-temporelle des variables de ponte de C. gigas dans le BMO. L'évolution temporelle entre 1977 et 2015 est étudiée de deux manières : (i) par régression linéaire et (ii) par comparaison des deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (tests de Kruskal Wallis). La comparaison entre les sites est également réalisée via le test non paramétrique de Kruskal Wallis (Statgraphics Centurion V5). ND = pas de données (variabilité spatiale non étudiée). Le seuil de significativité statistique est de 1% (**) ou 1‰ (***). NS = différence Non Significative.*

Description de la variable de ponte		Evolution temporelle modèle de régression linéaire	Evolution temporelle comparaison P1/P2	Différence entre les sites
Abondance larvaire par unité d'effort de pêche	ILu	p = 0,0044 (**)	p = 0,072 (NS)	p = 0,0047 (**)
Semaine de début de ponte	DP	p < 0,0001 (***)	p < 0,0001 (***) DP _{P1} >DP _{P2}	p = 0,26 (NS)
Semaine du pic de ponte	PP	p = 0,19 (NS)	p = 0,13 (NS)	p = 0,24 (NS)
Etalement de la ponte (nombre de semaines)	EP	p < 0,0001 (***)	p < 0,0001 (***) EP _{P2} >EP _{P1}	ND
Semaine au cours de laquelle 50% des captures ont été faites	S50	p = 0,65 (NS)	p = 0,31 (NS)	ND
Nombre de pics de ponte durant la saison	NP	p = 0,77 (NS)	p = 0,65 (NS)	ND

III.2. RELATION ENTRE LES VARIABLES DE PONTE ET LES PARAMÈTRES HYDROCLIMATIQUES

Température et chlorophylle a , déterminants pour la croissance et la reproduction de l'huître

Si la ponte des huîtres a bien lieu en été, le début de vitellogénèse se fait au printemps, et des épisodes de « re-maturation » peuvent avoir lieu au cours de l'automne. Selon les conditions environnementales l'hiver sera « plus ou moins » une saison de « repos sexuel » pour l'huître. C'est par ailleurs la seule « saison » qui ne soit pas marquée par une hausse significative de température entre 1977 et 2015 (Annexe 4). Dans le cadre de cette étude, et parce que ces deux paramètres sont les variables déterminantes du modèle de croissance de *C. gigas* (Pouvreau et al. 2006, Thomas et al. 2016), l'évolution de la température et chlorophylle a (proxy ressource trophique) est étudiée saison par saison. Afin de s'affranchir de la forte variabilité saisonnière qui « écrase » la variabilité interannuelle (Annexe 3), l'évolution des médianes est étudiée saison par saison (Annexe 4, Tableau 6). En cohérence également avec les résultats de la première étude (Soletchnik et al. 2017), une comparaison saisonnière entre P1 et P2 est effectuée pour la température et la chlorophylle a (Figure 26, Tableau 6).

Tableau 6. Température et chlorophylle a saisonnières et annuelles (valeurs médianes et intervalles de confiance ; tests de Kruskal Wallis ; Statgraphics Centurion V5). Site de référence = Boyard. IC = intervalle de confiance

		modèle linéaire		comparaison P1-P2	
	probabilité	R ²	équation	médianes (IC)	Kruskal-Wallis
température (°C) -référence Boyard					
hiver	P=0,061 (NS)	R ² =0,7%		P1= 8,5 (7,9-10,5) P2 = 9,2 (8,5-10,3)	P= 0,38 (NS)
print.	P=0,0001 (***)	R ² =33%	temp.P = 0,066 x (ans) - 116,52	P1= 14,2 (12,8-15,3) P2 = 15,8 (14,7-16,6)	P= 0,0026 (**)
été	P=0,049 (*)	R ² =10%	temp.E = 0,022 x (ans) - 25,15	P1= 19 (18,5-19,5) P2 = 19,8 (18,7-20,1)	P= 0,085 (NS)
autom.	P=0,043 (*)	R ² =12,3%	temp.A = 0,050 x (ans) - 88,13	P1= 12,1 (10,2-13,9) P2 = 13,0 (12,3-14,2)	P=0,038 (*)
année	P=0,000 (***)	R ² =45,8%	temp = 0,099 x (ans) - 182,05	P1= 13,5 (12,1-16,0) P2 = 16,1 (15,4-16,9)	P= 0,019 (*)
chlorophylle a (µg/L) -référence Boyard					
hiver	P=0,095 (NS)	R ² =5,1%		P1= 0,68 (0,41-1,39) P2 = 1,10 (0,91-1,64)	P=0,013 (*)
print.	P=0,51 (NS)	R ² =1,3%		P1= 2,67 (1,68-3,42) P2 = 3,08 (2,47-4,10)	P=0,23 (NS)
été	P=0,031 (*)	R ² =13%	chla.E = 0,046 x (ans) - 88,16	P1= 2,48 (1,16-3,43) P2 = 3,16 (2,28-4,96)	P=0,027 (*)
autom.	P=0,0006 (***)	R ² =32%	chla.A = 0,030 x (ans) - 58,82	P1= 0,75 (0,32-1,14) P2 = 1,45 (1,02-2,00)	P=0,0003 (***)
année	P=0,053 (NS)	R ² =11%		P1= 1,79 (1,08-2,12) P2 = 2,35 (1,78-3,20)	P= 0,012 (*)

Le site de Boyard est retenu pour l'analyse car il présente des séries hydrobiologiques complètes depuis 1977 (Soletchnik et al. 2017)⁵.

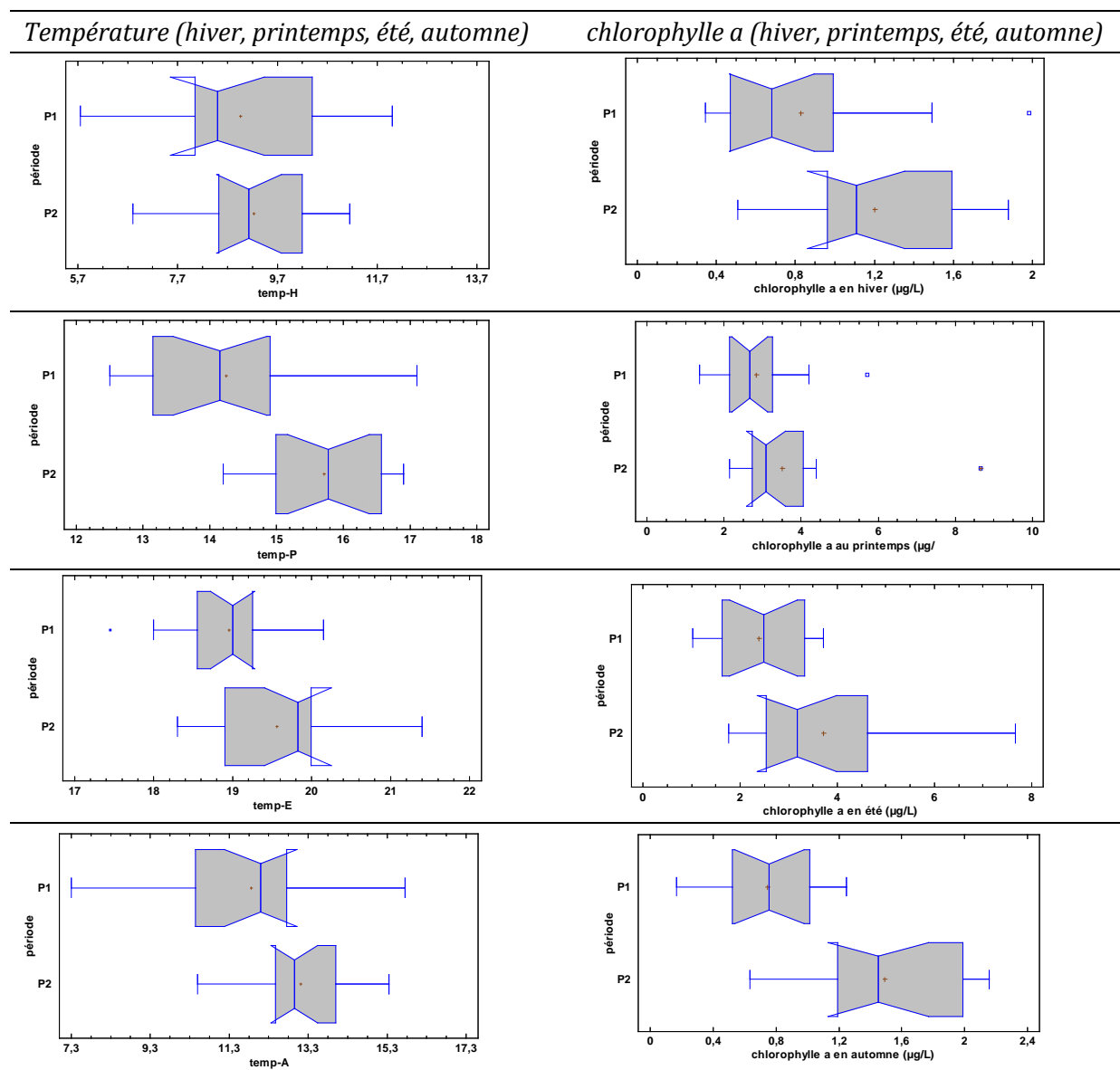


Figure 26. Comparaison des médianes saisonnières de température (gauche) et chlorophylle *a* (droite) pour les périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (Hiver H, printemps P, été E et automne A).

Entre les années 70 et les années 2010, la température a surtout augmenté de façon importante au printemps (13,8 à 16°C), et dans une moindre mesure, en été (19-19,5°C) et en automne (12-13,5°C), mais pas en hiver (Tableau 6, Annexe 4). Les modèles de

⁵ D'autre part, la variance expliquée par le site (« effet site » des analyses de variance) est négligeable (0,2%) ou faible (16%) pour la température et la chlorophylle *a*

régression linéaire montrent également une augmentation de la chlorophylle a , en été (évolution de 2 à 3 $\mu\text{g/L}$) et en automne (0,6 à 1,5 $\mu\text{g/L}$). Il n'y a pas d'augmentation significative en hiver, au printemps, ou à l'échelle de l'année (Tableau 6, Annexe 4). La comparaison des périodes P1/P2 confirme ces résultats (Tableau 6, Annexe 5).

Relation entre les variables de ponte et les paramètres hydroclimatiques

Les principaux résultats de l'évolution de l'hydroclimat et des huîtres et de la reproduction des huîtres dans le BMO sont présentés ci-dessous (Tableau 7 ; cette étude & Soletchnik et al. 2017).

Tableau 7. Conditions hydroclimatiques comparées entre les deux périodes (1977-1991 ; P1) et (2000-2015 ; P2) (partie haute du tableau) et évolution entre P1 et P2 des descripteurs de ponte (partie basse du tableau). Les écarts significatifs sont représentés par les chiffres : 1, 2 et 3 selon le niveau de significativité (5%, 1% et 1‰). Les signes (-, +), ainsi que la couleur, indiquent le sens de l'écart entre les deux périodes (1977-1991) et (2000-2015) (partie haute du tableau).

mois	janvier	Février	Mars	Avril	Mai	juin	juin	juin	juin	juil	juil	juil	juil	juil	31 août	32 août	33 août	34 août	35 août	36	Septembre	Septembre	Octobre	Novembre	Décembre	année		
	semaines					23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	1	2	3	4	5	6	7		
température air*	2+	NS	3+	3+	3+	3+				NS					2+				NS	NS	3+	3+	NS		3+			
précipitations*		NS		1+		1+				1+					1+				1+			1+			NS			
insolation*	NS	NS	NS	NS	NS	NS				3-					3-				NS	NS	1-	3-	NS		3-			
rayonnement*	NS	1+	1+	NS	2+	3+				NS					NS				1+	1+	NS	1-	NS		1+			
température eau**	NS	1+	NS	2+	NS	3+				1+					2+				1+	1+	NS	2+	1+		3+			
salinité Boyard	NS	NS	NS	NS	NS	3+				3+					3+				NS	NS	1+	NS	NS		3+			
salinité Auger	NS	NS	NS	2+	3+	3+				3+					1+				NS	NS	1+	NS	NS		3+			
chlorophylle a Boyard	NS	2+	2+	3+	NS	NS				NS					NS				3+	3+	3+	3+	3+		3+			
chlorophylle a Auger	3+	1+	3+	3+	NS	2+				NS					NS				1+	1+	3+	2+	2+		3+			
débit Loire/Charente/Adour/Dordogne***			3-	3-	3-	3-				3-															3-			
saison de pêche expérimentale																												
étalement de la saison de ponte (semaines)						NS	3+	3+	3+	NS		3-	3-	3-	3-	NS	3+	3+	3+									
étalement de semaine médiane des pontes	P1	ND																									ND	
	P2						2	2	2		2	3	3	3	3	3	3	2	2	2								
semaine médiane du pic de ponte	P1	ND																									ND	
	P2																										ND	
semaine médiane du début de ponte	P1																											
	P2																											

* Informations régionales de la station Météo France / La Rochelle ; NS : différence non significative ; ** Résultats issus des stations : Boyard et Auger ; *** seuls les résultats homogènes pour les quatre fleuves sont conservés.

Ce paragraphe traite des relations entre les descripteurs de la reproduction de *C. gigas* et l'environnement hydroclimatique en évolution dans le cadre du changement global. L'objectif est ici de mettre en relation les paramètres environnementaux hydroclimatiques du BMO avec les variables de ponte de *C. gigas*. Les variables environnementales sont : la température de l'eau (Teau), la salinité (Sal), la chlorophylle a (Chla), les phosphates (phos), l'azote (No) et les silicates (Si) pour les deux semestres : automne-hiver (AH) et printemps-été (PE)⁶ L'ACP va permettre de caractériser

⁶ soit TeauAH, TeauPE, SalAH, SalPE, ChlaAH, ChlaPE, PhosAH, PhosPE, NoAH, NoPE, SiAH, SiPE

l'environnement hydrologique entre 1977 et 2015. Les relations entre les variables de la reproduction (effectif de pêche, *llu* ; début de ponte, DP et étalement de la ponte, EP) sont étudiées en projetant ces variables, non constitutives sur les axes principaux de l'ACP. Quelques corrélations apparaissent entre les descripteurs de l'environnement, et en particulier entre la salinité (proxi des apports en eau douce) et les nutriments, ainsi qu'entre les nutriments eux-mêmes (Tableau 8). Les variables de ponte DP et DE sont fortement corrélées à la température de l'eau au printemps et été, dans une moindre mesure, Elles le sont également avec la salinité, comme si le début de ponte (DP) et l'étalement de la ponte (EP) étaient aussi associés à un temps sec, sans trop d'apports en eau douce. L'effectif de larves serait corrélé négativement à la concentration en phosphates durant le printemps et l'été⁷ (Tableau 8). La chlorophylle *a* ne semble pas corrélée aux descripteurs de ponte.

Tableau 8. Matrice de corrélations (Pearson, Statgraphics Centurion V5); variables environnementales et variables de ponte

Variables	TeauAH	TeauPE	SalAH	SalPE	ChlaAH	ChlaPE	PhosAH	PhosPE	NoAH	NoPE	SiAH	SiPE	<i>llu</i>	DP	EP
TeauAH	1	0,181	-0,074	-0,090	0,226	0,192	0,145	-0,015	0,331	0,514	0,182	0,311	0,144	-0,068	0,317
TeauPE	0,181	1	0,254	0,517	-0,030	-0,094	0,060	-0,077	0,354	0,011	0,006	0,068	0,277	-0,733	0,669
SalAH	-0,074	0,254	1	0,380	-0,034	-0,258	-0,062	0,204	-0,392	-0,157	-0,424	-0,240	-0,011	-0,295	0,162
SalPE	-0,090	0,517	0,380	1	-0,540	-0,307	-0,144	0,120	0,169	-0,309	-0,016	-0,562	0,081	-0,474	0,413
ChlaAH	0,226	-0,030	-0,034	-0,540	1	0,273	0,143	-0,010	-0,108	-0,058	-0,019	0,479	-0,024	-0,115	0,181
ChlaPE	0,192	-0,094	-0,258	-0,307	0,273	1	0,385	0,065	-0,003	0,050	-0,203	0,010	0,134	0,197	-0,007
PhosAH	0,145	0,060	-0,062	-0,144	0,143	0,385	1	0,526	0,079	0,333	-0,393	0,066	-0,194	0,079	-0,068
PhosPE	-0,015	-0,077	0,204	0,120	-0,010	0,065	0,526	1	-0,154	0,037	-0,400	-0,473	-0,356	-0,111	0,092
NoAH	0,331	0,354	-0,392	0,169	-0,108	-0,003	0,079	-0,154	1	0,321	0,419	0,226	-0,100	-0,107	0,175
NoPE	0,514	0,011	-0,157	-0,309	-0,058	0,050	0,333	0,037	0,321	1	-0,046	0,547	0,051	0,122	0,021
SiAH	0,182	0,006	-0,424	-0,016	-0,019	-0,203	-0,393	-0,400	0,419	-0,046	1	0,284	0,169	-0,028	0,189
SiPE	0,311	0,068	-0,240	-0,562	0,479	0,010	0,066	-0,473	0,226	0,547	0,284	1	0,094	0,084	0,047
<i>llu</i>	0,144	0,277	-0,011	0,081	-0,024	0,134	-0,194	-0,356	-0,100	0,051	0,169	0,094	1	-0,298	0,267
DP	-0,068	-0,733	-0,295	-0,474	-0,115	0,197	0,079	-0,111	-0,107	0,122	-0,028	0,084	-0,298	1	-0,780
EP	0,317	0,669	0,162	0,413	0,181	-0,007	-0,068	0,092	0,175	0,021	0,189	0,047	0,267	-0,780	1

L'ACP proposée représente 71% de la variance des descripteurs sur 4 axes principaux (F1=25%, F2=19%, F3=16% et F4=11%) (Tableau 9). L'axe 1 (F1) est d'abord un axe silicates-nitrates au printemps-été en lien avec la salinité durant cette même période. L'axe 2 (F2) est surtout un axe d'apports hivernaux de phosphates et silicates. L'axe 3 est celui de la température (PE) et l'axe 4 celui des apports hivernaux (AH). Dans le cadre de cette ACP, les variables DP et EP sont projetées significativement sur l'axe 3 - température.

⁷ Il s'agit très certainement là d'une corrélation « fortuite » liée à la dynamique de présence du phosphate dans l'eau de mer durant le printemps-été.

Tableau 9. Qualité de la représentation des variables environnementales sur les 4 principaux axes de l'ACP (71% de la variance)

	F1	F2	F3	F4
TeauAH	0,296	0,000	0,237	0,025
TeauPE	0,010	0,104	0,430	0,155
SalAH	0,328	0,022	0,032	0,455
SalPE	0,467	0,167	0,252	0,000
ChlaAH	0,232	0,126	0,064	0,217
ChlaPE	0,099	0,265	0,001	0,070
PhosAH	0,034	0,467	0,234	0,032
PhosPE	0,117	0,389	0,126	0,052
NoAH	0,170	0,219	0,293	0,096
NoPE	0,369	0,018	0,207	0,000
SiAH	0,138	0,507	0,022	0,045
SiPE	0,691	0,012	0,004	0,160
llu	0,014	0,095	0,000	0,061
DP	0,071	0,066	0,224	0,203
EP	0,000	0,063	0,259	0,129

La salinité (proxy des apports) s'oppose aux silicates et nitrates de la période printemps-été (PE) sur l'axe 1 de l'ACP (Figure 27, haut). Les silicates AH s'opposent aux phosphates sur l'axe 2. Les barycentres des périodes P1 et P2 sont parfaitement rassemblés à l'intersection des deux axes, montrant ainsi que les variables constitutives de ces 2 axes sont sans effets pour contraster les deux périodes P1-P2 (Figure 27, haut). Ce n'est plus le cas selon les deux axes F3 et F4 (Figure 27, bas) qui discriminent bien les deux périodes P1 et P2, avec en particulier, pour P2, une plus forte température de l'eau au printemps-été, et une plus forte salinité en automne (hiver) (Figure 27, bas). Dans ce contexte environnemental, les variables de ponte DP et EP, suivent bien l'axe de la variable température (printemps-été). C'est bien cette variable température qui influence en priorité l'évolution phénologique de la reproduction de *C. gigas*, mis en évidence dans cette étude, en particulier entre P1 et P2.

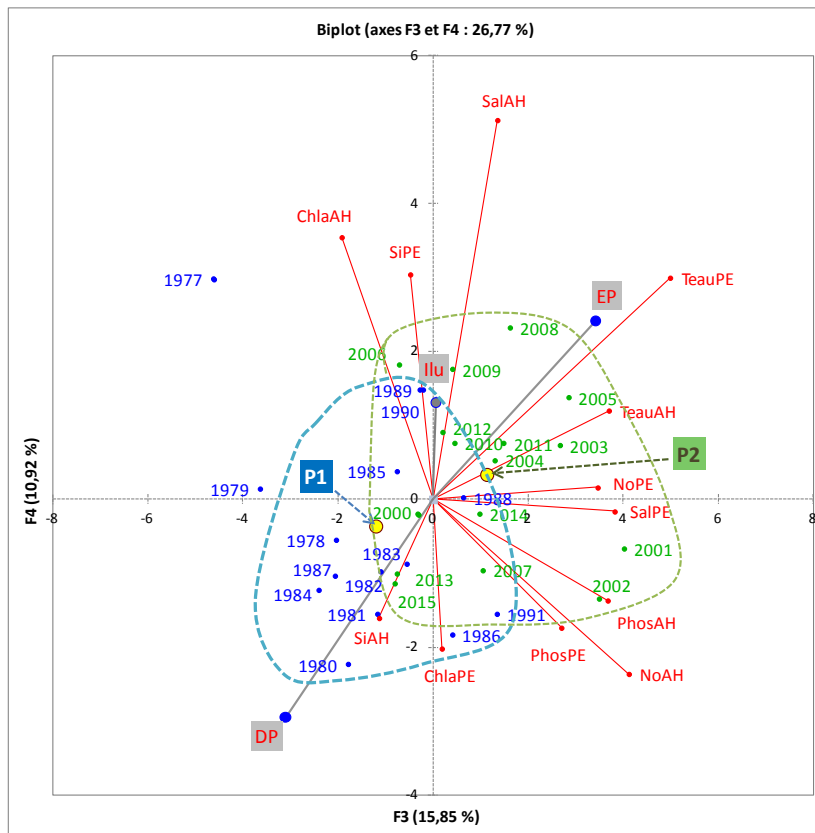
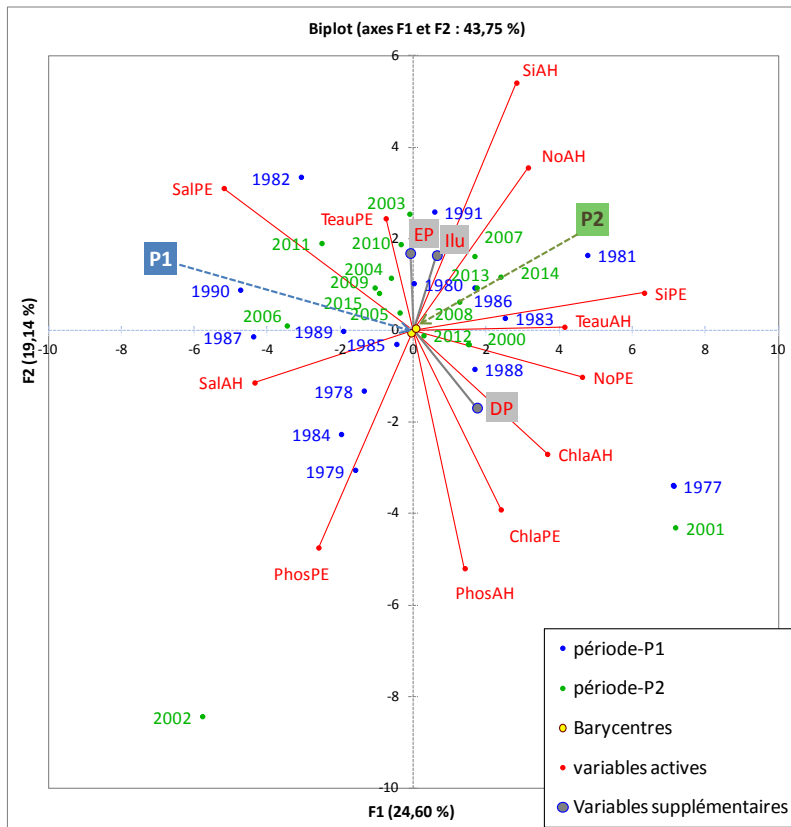


Figure 27. ACP des paramètres environnementaux « semestriels » avec projection des variables de ponte (DP, EP et ILU)

Les deux premiers axes de l'ACP font apparaître trois années atypiques : 2002, 2001 et 1977. Les axes 3 et 4 de l'ACP sont discriminants vis-à-vis des périodes P1-P2, le long d'un axe : « température-P-E » et « salinité-A-H » plus fortes pour les années de la période P2 (sauf 2000, 2013, 2015). A l'inverse, les trois années 1989, 1990 et 1991, de la période P1 ont des caractéristiques hydrologiques de la période P2. Ce sont là les premières années « typées », annonciatrices de la période à venir avec les premiers effets de hausse de température et de diminution des apports en eau douce.

Les variables de pontes : EP et DP apparaissent bien en projection sur les axes 3-4 de l'ACP. L'étalement des pontes (EP) est positivement corrélé tout à la fois avec une température qui augmente au printemps-été, mais également avec une salinité élevée en automne-hiver (et donc des apports plutôt faibles durant cette période). Parmi les 5 variables de pontes étudiées : (DP, EP, PP, S50% et Ilu), les variables DP et EP sont les seules variables corrélées aux axes des ACPs, par la température » et pas du tout à la chlorophylle *a*. Ce résultat montre bien que la température est le premier facteur responsable de l'évolution phénologique de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO. La diminution des apports (et donc l'augmentation de la salinité) durant l'automne-hiver pourrait aussi contribuer à l'extension de la période de ponte de *C. gigas* dans le BMO. L'évolution, de la saisonnalité de présence de la ressource trophique (proxy chlorophylle *a*), en lien également avec le réchauffement global, ne semble pas avoir eu de conséquences sur la reproduction de *C. gigas* entre 1977 et 2015.

IV. DISCUSSION

IV.1. EVOLUTION DES DESCRIPTEURS DE PONTE

Une première étude sur le déterminisme de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO a été réalisée sur la période 1973-1999 (Soletchnik 2000, 2001a). L'objectif était alors de mieux comprendre la variabilité de l'abondance des pêches de larves, d'un ordre de grandeur de 1 à 20 selon les années (Soletchnik 2000). Cette période de 28 ans (1973-1999) inclut en fait la période P1 (1977-1991) de l'étude actuelle. L'auteur montre que l'effet site est non significatif pour les descripteurs de ponte (DP et PP). Un effet « site » existe par contre pour l'abondance des captures, entre l'embouchure de la Seudre, de la Charente, et le centre du Bassin (Soletchnik 2000). C'est le cas également pour cette étude. L'auteur étudie les relations entre les variables de reproduction : DP, PP, IP et IR (Indice de Recrutement) avec les paramètres hydroclimatiques. Ainsi la précocité de la saison de ponte est sous la double influence de la température de fin d'hiver (février mars) et de l'insolation⁸ du mois de mai. Un modèle descriptif empirique ($R^2= 68 \%$) explique la précocité du pic de ponte (PP) entre 1973 et 1998. Une température estivale faible, inférieure à 19°C limite considérablement le recrutement. Des fortes précipitations en avril et mai ont des conséquences favorables sur la reproduction en ralentissant la vitellogenèse et en positionnant les pontes dans un créneau thermique favorable (Soletchnik 2000).

Evolution de la distribution de fréquence des captures de larves au cours des semaines de pêches

L'évolution de la distribution de fréquence relative de captures entre P1 et P2, traduit l'évolution de la saison de reproduction de l'huître *C. gigas* dans le BMO. La période de ponte de l'huître a été étendue de façon significative en juin et en septembre depuis les années 2000 quand elle était centrée sur juillet-août dans les années 80-90. Ce résultat essentiel, relevant d'un processus d'adaptation phénologique est conforté par l'extension de la saison de ponte qui double de 7 à 14 semaines entre P1 et P2. Elle commence plus tôt, durant la première quinzaine de juin, pour finir plus tard, en fin septembre (Figure 28). Toutefois, la connaissance de la fenêtre de ponte de l'huître creuse aujourd'hui est limitée par la période de pêche expérimentale pratiquée dans le BMO. Elle reste, encore de nos jours, comprise entre le début juin et la première semaine de septembre comme depuis le milieu du 20^{ème} siècle (Trochon 1955). Elle mériterait aujourd'hui d'être étendue plus largement au printemps (mai) et à l'automne (octobre).

⁸ L'insolation est définie par MétéoFrance comme le nombre d'heure de soleil sur 24 heures

mois	mai					juin					juillet					aout					septembre			
	période de pêche de larves dans le BMO (1948-2017)																							
semaine	19	20	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39		
années 70																								
années 2010 (modèle)																								
années 2010 (extrapolation)																								

Figure 28. Extension de la saison de ponte de *C. gigas* entre les années 70 (première décennie d'élevage dans le BMO°) et les années 2010 : (i) d'après les modèles de régression linéaire DP fonction (années) et EP fonction (années) et (ii) d'après extrapolation du modèle polynomial d'ordre 2 (Figure 10). Le centre de période de reproduction représenté à la fois par S50 et PP est situé en début août (semaine 31) pour P1 (1977-1991) et en fin juillet (semaine 30) pour P2 (2000-2015)

Evolution de l'abondance des captures

L'abondance des captures des larves semble avoir augmenté d'un facteur six entre les années 70 et les années 2010 (d'après le modèle de régression) ou d'un facteur trois entre P1 et P2. Paradoxalement ce résultat pourrait être du à la diminution conséquente des stocks d'huîtres en élevage, passant de 80-100 000 tonnes dans les années 80-90 à quelques 35 000 tonnes seulement en 2012 (Geairon, com. pers). Cette diminution drastique des stocks est aussi liée à l'épidémie à Oshv-1 qui touche le naissain depuis 2008. Elle reflète également les difficultés des ostréiculteurs confrontés à une plus grande mortalité d'huîtres de 2^{ème} et 3^{ème} année, depuis le début du 21^{ème} siècle⁹. A priori, l'augmentation des captures de larves peut paraître contradictoire avec la diminution des stocks d'huîtres dans le BMO. L'hypothèse proposée est en lien avec l'aptitude écophysiological des huîtres à « capter » (pompage, filtration, consommation) le matériel en suspension dans l'eau de mer. Ainsi, une biomasse 80-100 000 tonnes d'huîtres peut filtrer le volume d'eau du BMO en seulement quelques cycles de marées (Le Moine, com. pers) et « mettre à mal » les essaims de larves durant l'été. Par ailleurs, il semble que la biomasse d'huître ne soit pas un « facteur limitant » du captage de *C. gigas* (Bernard 2011). L'effort de reproduction (biomasse en gamètes) semblerait toujours suffisant sur le plan quantitatif pour assurer le recrutement souhaité par la profession. C'est durant la phase larvaire que d'autres facteurs environnementaux interviendraient pour favoriser ou impacter le recrutement (influence du régime des vents en particulier ; Bernard 2011).

⁹ Des mortalités de plus en plus importantes touchent les huîtres de finition (3^{ème} année d'élevage). D'après résultats des réseaux régionaux Ifremer (<http://www.ifremer.fr/remora/>) & Creaa (<http://www.creaa.fr/>)

Variabilité spatiale des descripteurs de pontes

Comme au cours de la précédente étude (Soletchnik 2000), parmi les descripteurs de la ponte, seuls les effectifs de pêches présentent une disparité spatiale. Ce résultat est en lien probable avec les spécificités hydrodynamiques et topographiques qui naturellement rendent plus « pêchant » les sites d'embouchure de Seudre, d'abord, puis de Charente et enfin le site situé au centre du BMO (Soletchnik 2000, Bernard 2011). Bernard (2011) montre que les conditions hydrodynamiques et de vent sont responsables de l'exportation des cohortes larvaires hors des Pertuis Charentais. Les autres variables (début de ponte, pic de ponte, étalement de la ponte) sont de nature qualitative (présence ou absence de larves). De ce fait, en raison du « brassage » hydrodynamique dans le BMO (forts courant de marée, émergence à 50-70% à chaque marée, ...) et de la définition du premier stade larvaire (larves de 0 à 4 jours), l'effet site n'apparaît pas significatif. Le BMO peut alors être considéré comme une entité « homogène » pour ces variables de ponte (pas « d'effet-site »).

Evolution de la méthodologie de pêches expérimentales de larves

Le Creaa prend en charge le comptage des larves à partir du début des années 2000 dans le cadre du programme Velyger de l'Ifremer (Pouvreau et al. 2011). En 2002, le Bassin d'Arcachon passe d'une méthode de comptage à l'aide d'un filet à plancton, à un comptage par pompage (Auby et al. 2002). Deux ans plus tard, la technique est transférée aux Pertuis Charentais. Si le modèle ainsi obtenu dans le Pertuis Charentais permet de reconstituer une série de données cohérente pour l'analyse, le biais méthodologique mis en évidence dans le Bassin d'Arcachon (Auby et al. 2002) n'est pas le même que celui mis en évidence dans les Pertuis Charentais. En effet, dans le bassin d'Arcachon, le rapport des captures selon les techniques : pompe/filet, de 0,71, laisse entendre que la méthode pour la pêche au filet tracté était différente de celle mise en œuvre dans le BMO.

IV.2. REPRODUCTION DE L'HUITRE ET HYDROLOGIE

Evolution phénologique de la chlorophylle a

Si l'huître adulte est capable de compléter son alimentation avec de la matière organique détritique, l'essentiel de son alimentation provient du phytoplancton vivant présent dans les zones estuariennes. Dans le Bassin de Marennes-Oléron, le « proxy » chlorophylle a , utilisé depuis les années 70 (Héral et al. 1977, Soletchnik et al. 1998a) est reconnu comme étant un proxy acceptable pour évaluer la biomasse de phytoplancton (Carmichael et al, 2012). L'évolution de la concentration de chlorophylle a entre deux périodes P1 et P2 présente une expansion d'abondance durant les mois de février, mars

avril (hiver, début de printemps), puis en automne (de septembre à décembre) (Figure 29). Dans le contexte du changement global et du réchauffement climatique, le maintien des concentrations de chlorophylle a (entre P1 et P2) à des concentrations équivalentes entre mai et août pourrait être dû au processus de « marinisation » et donc à la diminution des apports durant cette période de l'année (Figure 29, Soletchnik et al. 2017). Par ailleurs, la chlorophylle a est une concentration mesurée. Elle est liée à la population de mollusques présents dans le milieu (élevage et compétiteurs). Comme pour l'hypothèse faite d'une moindre « prédation » de larves par les stocks d'huîtres en diminution dans le BMO entre P1 et P2, de même peut-on proposer l'hypothèse que cette diminution des stocks ait pu contribuer à l'augmentation de la chlorophylle a durant P2. La diminution quantitative de l'« huître-prédateur » conduisant de fait à favoriser le « phytoplancton-proie » situé en dessous dans la chaîne trophique : Il est également possible que la hausse de la température de l'eau de mer contribue également à l'augmentation sensible de la concentration en chlorophylle a dans le BMO. Ce résultat serait en accord avec les travaux D'Ortenzio et al. (2012) à l'échelle de l'océan Atlantique.

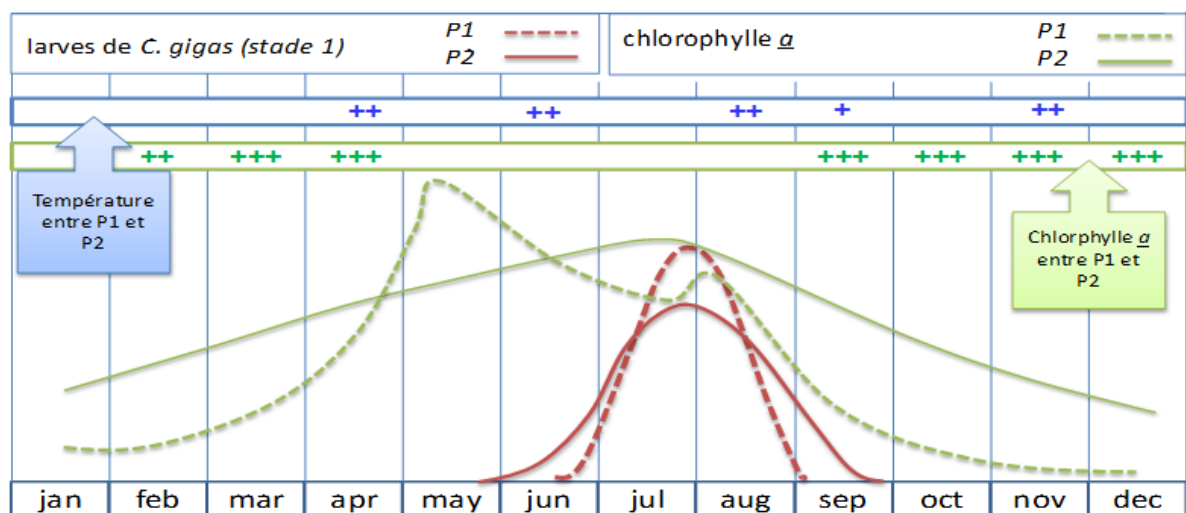


Figure 29. Evolution phénologique du phytoplancton (proxy chlorophylle a) de la reproduction de *C. gigas* (proxy stade larvaire 1) dans le BMO entre les périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015)

Une étude comparant deux périodes : (1979-1983) et (1998-2002) sur les océans du monde (via l'analyse satellitaire) montre une évolution significative de la saisonnalité d'abondance du phytoplancton dans le nord Pacifique et dans l'océan Atlantique (D'Ortenzio et al. 2012). L'auteur parle d'une « expansion généralisée de la présence de phytoplancton, montrant un lissage de la saisonnalité d'abondance. Ce résultat est cohérent avec celui observé dans notre écosystème estuarien du BMO (Figure 29). Sur le plan quantitatif cette fois, les conditions environnementales comparées entre P1 et P2 dans le BMO montrent une augmentation de la concentration de phytoplancton d'environ 46 % (Soletchnik et al. 2017) alors qu'à l'échelle de la planète, en relation avec

le changement global, le phytoplancton serait plutôt en régression dans huit régions océaniques (sur dix étudiées) (Boyce et al 2010). En mésocosme, Sommer et Lengfellner (2008) confirment les effets « négatifs » du réchauffement sur la croissance du phytoplancton. Même si nos résultats ne vont pas dans ce sens, il est difficile de comparer des résultats à des échelles si différentes, sachant que la variabilité des mesures augmente d'autant plus à l'approche du plateau continental et à l'intérieur des estuaires. D'autre part, une des spécificités d'un écosystème estuarien comme celui du BMO est sa capacité à produire du microphytobenthos sur les vastes vasières émergeant à marée basse (Blanchard et al. 1998). Dans le Bassin d'Arcachon, bassin ostréicole, proche de celui du BMO, les blooms de diatomées sont perçus aujourd'hui durant les mois d'hiver (janvier à mars) (Glé et al. 2007).

Effet de la température sur la biologie de *C. gigas*

La température augmente de façon significative dans le BMO entre 1977 et 2015, avec une « rupture » thermique d'importance entre 1985 et 1995 (Soletchnik et al. 1998a, Soletchnik et al. 2017). Ce shift thermique est particulièrement marqué par trois années de sécheresse qui ont affecté la production ostréicole en 1989, 1990 et 1991 (Héral 1993). Ces années annoncent le changement hydroclimatique qui va se produire, qui se poursuit aujourd'hui, et dont les effets dans le BMO sont maintenant mieux compris. Si cette « rupture » correspond à une hausse de +1°C, à l'échelle de l'année, l'augmentation est de +1,5°C en moyenne et + 2,7°C en médiane entre 1977 et 2015 (Soletchnik et al. 2017). C'est bien ce que confirme le modèle linéaire qui montre une élévation « globale » de température moyenne de l'eau de mer de ~ 14°C à ~17°C entre les **années 70 et les années 2010** (Tableau 6, Annexe 5). Cette élévation semble d'autant plus importante que d'une part, le réchauffement semble bien s'intensifier ces dernières années, et que d'autre part les années 60-70 sont au contraire caractéristiques d'une période de basses températures à l'échelle de l'Europe du Nord.

Les modèles de température produits pour chacune des deux périodes de l'étude (P1 et P2) montrent qu'une divergence apparaît bien au cours du printemps (à partir d'avril) pour augmenter ensuite au cœur de l'été (Figure 30). L'écart de température entre les deux périodes, se maintient ensuite en automne et ne s'exprime pas en hiver.

Pour P1 (1977-1991) :

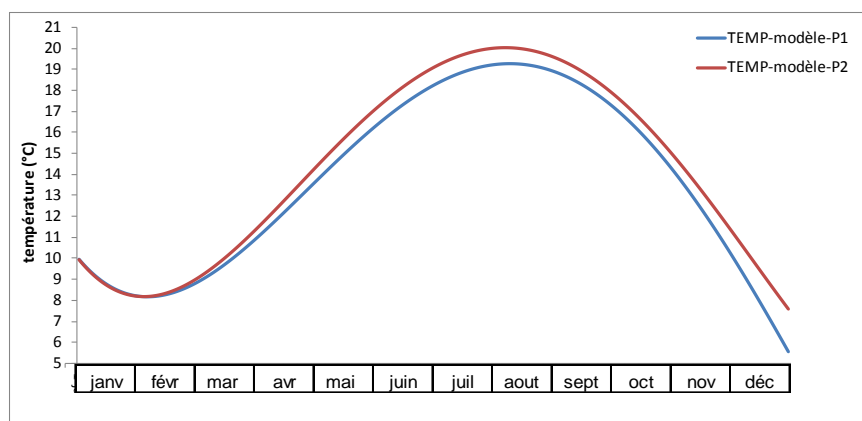
$$\text{Temp}(P1) = 10,061 - (0,113) \times J + (1,94 \cdot 10^{-3}) \times J^2 - (7,21 \cdot 10^{-6}) \times J^3 + (7,27 \cdot 10^{-9}) \times J^4 \quad (R^2 = 87,83)$$

Pour P2 (2000-2015) :

$$\text{Temp}(P2) = 10,044 - (0,118) \times J + (2,14 \cdot 10^{-3}) \times J^2 - (8,31 \cdot 10^{-6}) \times J^3 + (9,02 \cdot 10^{-9}) \times J^4 \quad (R^2 = 88,56)$$

Où « J » est le jour julien compris entre 1 et 365

Figure 30. Modèles polynomiaux (ordre 4) des cycles saisonniers de la température de l'eau en 1977-1991 (P1) et 2000-20015 (P2) dans le BMO. Site de Boyard dans le BMO



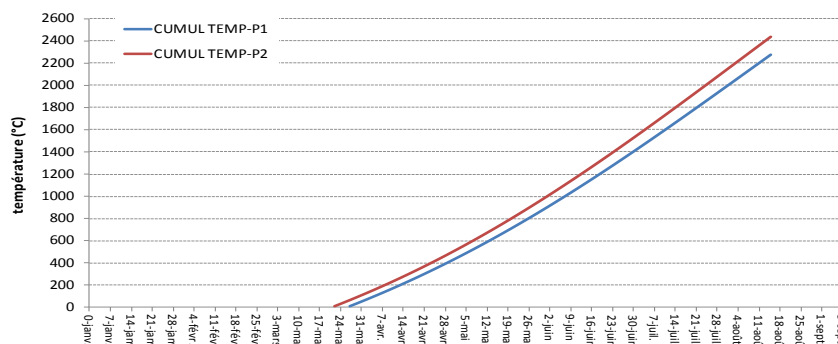
Phénologie de la reproduction de *C. gigas*.

Le cycle de reproduction de *C. gigas* comprend les étapes suivantes : émergence des lignées germinales (en hiver) ; enclenchement de la gamétogénèse (~mars), gamétogénèse (mars à juin) ; ponte (juillet-août) ; vie larvaire (juillet-août) et recrutement. Dans le cadre de cette étude, l'évolution phénologique de la biologie de l'huître, en lien avec le réchauffement global, concerne essentiellement la saison de ponte. Dans le contexte du réchauffement climatique, l'extension de la saison de reproduction de l'huître a eu lieu « autour » de la période centrale de la ponte de *C. gigas* : fin juillet-début août. La semaine du « pic » de ponte (PP) en P2 comme en P1 reste centrée sur la première semaine du mois d'août, au cœur de l'été. Cela sous-entend que les conditions environnementales optimales pour la survie larvaire demeurent toujours, aujourd'hui, celles de début août, quand l'hydrodynamique plus calme et la température plus élevée, optimisent les chances de survie larvaire (Bernard 2011). C'est d'abord le printemps, et l'automne qui présentent la plus forte évolution thermique entre les années 70 et les années 2010 (Soletchnik et al. 2017). Ces nouvelles conditions hydroclimatiques semblent clairement favorables à l'expansion de la saison de reproduction de l'huître sur ces deux saisons. Pourtant, à pas de temps mensuel, l'étude montre que la température hivernale est le facteur le plus impliqué dans le déterminisme du début de ponte (DP) et que la température de l'air est parfois plus « explicative » dans le modèle de régression multilinéaire que celle de l'eau (Soletchnik 2000). Cette différence pourrait être due à la plus grande précision de la mesure de température de l'air (pas de temps journalier) et également au fait que les mesures de température de l'eau sont réalisées de jour, et donc systématiquement supérieures à celle de la nuit.

Parmi les descripteurs de pontes ayant évolué entre les périodes P1 et P2, le début de ponte (DP) peut-être clairement relié au facteur température ; en effet, une fois les cohortes d'ovogonies mobilisées durant la fin d'automne/début d'hiver, en fonction des réserves de l'huître (conditions automnales), c'est d'abord la température qui va régler

la vitesse de la gamétogénèse durant le printemps (Lubet 1980, Héral et al. 1986). Dans le contexte du réchauffement climatique, le cumul des degrés-jours contrôlant la vitesse de gamétogénèse (Mann 1979, Muranaka et Lannan 1984, Héral et al. 1986) sera plus rapide, permettant ainsi une avance des premières pontes, comme le montrent les modèles saisonniers de température (Figure 30). Le changement de température entre P1 et P2 induit dès le mois d'avril un décalage de température d'une semaine environ, à l'avantage de P2 (Figure 31).

Figure 31. Cumul des températures (degrés-Jours) des cycles thermiques saisonniers des périodes P1 et P2 à partir d'une température « seuil » de gamétogénèse de 10,5°C (Mann 1979)



La valeur atteinte, d'environ 1700 DJ (Figure 31) est comprise dans l'intervalle des valeurs proposées par les auteurs dans le milieu naturel (Muranaka et Lannan 1984, Héral et al. 1986, Lubet 1991, Tableau 10). En éclosérie, par contre le cumul de degrés-jours requis pour la maturation serait inférieur à 1000 DJ (Mann, 1979, Soletchnik et al. 1997, Tableau 10) d'une part parce que la durée de l'exposition à des températures élevées est prépondérante sur celui de l'accumulation (Muranaka et Lannan 1984, Devauchelle et al. 1997), d'autre part, parce que sur estran le temps d'exondation des huîtres est compris entre 30 et 40%. En éclosérie, en immersion permanente, la vitesse de maturation est plus rapide. Il en est de même sur les filières du pertuis Breton sur lesquelles la croissance et la maturation des huîtres est plus rapide que pour l'élevage traditionnel sur tables ostréicoles.

Tableau 10. Exemple de degré-jours requis pour la maturation de l'huître creuse *C. gigas*

Auteurs	Degrés-jours
Mann 1979	592 (à partir d'une température « active » de 10,5°C)
Muranaka et Lannan 1984	2390 (à 18-22°C)
Héral et al 1986	2200-2900 (dans le BMO entre 1971 et 1984)
Lubet 1991	1900
Soletchnik et al. 1997	530-600 (température de 21°C et faible % de pontes)
Soletchnik et al. 1997	630-700 (température de 21°C et 45 % de pontes)

Cette extension de la saison de ponte est d'autant plus facile à comprendre que le mois de juin est devenu « estivale » et que le mois de mai a pris la typologie d'un mois de juin (Soletchnik et al. 2017). Les mêmes « télescopages » de fin d'été-début d'automne donnent aux mois de septembre et octobre de la période P2, les caractéristiques

hydrologiques des mois d'août et septembre de P1 (Soletchnik et al. 2017). Ces résultats permettent de comprendre que les conditions de maturation, et donc la saison de ponte, se soient également étendues en septembre, même si la saisonnalité des pêches expérimentales limite l'observation de ce phénomène.

Par ailleurs, la plus grande disponibilité trophique durant l'automne et l'hiver, associée à des températures hivernales plus élevées entraîneraient une diminution, voir la suppression du « repos sexuel » hivernal permettant à l'huître de récupérer physiologiquement de l'investissement énergétique lié à la reproduction. Selon Devauchelle et al. (1997) la reprise de l'activité génitale se produit à la fin du cycle sexuel précédent par l'action combinée de la température, de la nutrition et des réserves énergétiques. Aujourd'hui, la phase de « repos sexuel » est controversée, au moins en situation d'élevages expérimentaux (Fabioux et al. 2005). Elle pourrait l'être d'autant plus que l'huître se serait adaptée (Philippart et al. 2014) depuis sa « migration », de la baie de Bourgneuf (Cognie et al. 2006) aux côtes du Danemark au début des années 2000 (Wang et al. 2007).

Hormis ce qui a été présenté dans cette étude, une autre conséquence importante du réchauffement climatique, concerne l'échappement de l'espèce *C. gigas* vers d'autres sites plus septentrionaux, et en particulier, l'extension de son aire de répartition géographique jusqu'au Danemark (Dutertre et al. 2010, Thomas et al 2016). Aujourd'hui, l'espèce serait acclimatée aux conditions environnementales de la mer de Wadden (Hollande) (Phelippart et al. 2014). Ce résultat est en accord avec le principal résultat de l'étude présentée ici à savoir l'évolution phénologique de l'huître, en lien avec sa saisonnalité de reproduction dans le BMO et sa capacité à coloniser d'autres sites aujourd'hui propices à sa reproduction.

IV.3. CONSEQUENCES DU RECHAUFFEMENT CLIMATIQUE SUR LA « SANTE » DE L'HUITRE

Dysfonctionnement en lien avec la reproduction ?

Cette étude montre clairement un étalement dans le temps de la fenêtre de ponte (et donc de maturation) de l'huître. Elle interroge sur les causes d'une telle évolution en lien avec le réchauffement climatique. Une étude effectuée en 2000 sur quatre populations d'huîtres en élevage à plat et sur table montre un exemple de « discontinuité dans le processus de vitellogénèse » souvent rencontré dans les années 90 (Soletchnik 2002). L'auteur évoque un ralentissement de la vitellogénèse probablement lié au retard et à l'étalement des blooms phytoplanctoniques. Pour lui, ces dysfonctionnements physiologiques observés sur les huîtres seraient en lien avec le phénomène de mortalités estivales (Soletchnik 2002). Il évoque un « comportement physiologique peu économe » de l'huître qui peut être vu aujourd'hui comme une tentative de réponse

adaptative du bivalve à la pression du réchauffement global. Aujourd'hui les résultats obtenus dans cette étude confirment la vraisemblance des hypothèses proposées alors. D'une part l'évolution phénologique de la reproduction est confirmée et traduit bien un processus d'adaptation de l'espèce ; d'autre part « l'échappement » de *C. gigas*, à partir de 1995 vers des contrées septentrionales plus favorables à son expansion et à sa reproduction (Cognie et al. 2006), révèle également d'un processus adaptatif. C'est bien le réchauffement climatique qui a permis cette « ouverture » de l'aire géographique de distribution de *C. gigas* vers le nord de l'Europe (Dutertre et al. 2010). Aujourd'hui, l'huître creuse a déjà atteint les cotes de Scandinavie et le 60^{ème} degré de longitude Nord (Wrange et al. 2010). Pour les populations de *C. gigas* implantées plus au nord, Cardoso et al. (2007) notent une diminution du volume des œufs qui favoriserait ses capacités invasives en augmentant tout à la fois le nombre d'œufs et la durée de la phase larvaire. Trouver des larves de *C. gigas*, en hiver, en mer de Wadden (frontière entre la Hollande et l'Allemagne) semble montrer que les températures « seuil » en lien avec la reproduction aient bougé, suggérant, là encore, une adaptation phénologique de *C. gigas* (Philippart et al. 2014). Une étude spécifique pourrait être conduite pour préciser, aujourd'hui, les conditions de reproduction de l'huître en Europe du Nord.

L'étalement de la durée de la vitellogénèse ainsi que le décalage saisonnier des pontes au fil des décennies sont autant de réponses biologiques qui reflètent les effets du "global change" sur la productivité secondaire de l'écosystème estuarien du BMO (Soletchnik 2002). Ils traduisent bien un processus de type « match » entre la disponibilité alimentaire en phytoplancton (ouverture de la fenêtre saisonnière de présence) et celle de la reproduction de l'huître. La période des années 90 est aussi celle des études sur le dysfonctionnement physiologique en lien avec la reproduction (Faury et al. 2001). Aujourd'hui, avec le recul des années et des études réalisées sur le site atelier de Marennes-Oléron durant les années 90, les « troubles métaboliques » pourraient être rattachés à cette période d'adaptation de l'huître creuse durant la « transition thermique » des années 1985-1995 (Soletchnik et al. 2017). L'observation d'une concomitance événementielle des mortalités « estivales » d'huîtres avec la température et le stade de maturation est faite dès 1997-98 (Soletchnik et al. 1998b). La question est alors posée de l'influence potentielle du réchauffement climatique sur le cycle de reproduction de *C. gigas* (Soletchnik 2001a). En effet, dans ces écosystèmes, les conditions rencontrées aujourd'hui peuvent de plus en plus souvent exacerber le métabolisme des huîtres, réduisant ou supprimant la période de « repos sexuel » ayant lieu « habituellement » en hiver et propice à la récupération physiologique. Si la ressource trophique est présente, le bilan énergétique reste positif, mais si ce n'est pas le cas, le bilan énergétique devient négatif, fragilisant alors considérablement l'huître (Lampert et al. 2007). L'huître deviendrait alors plus vulnérable aux organismes pathogènes et opportunistes (Nicolas et al. 2007). Ainsi, l'ouverture de la saison de reproduction de l'huître sur une plus grande période de l'année (passage de 9 à 13 semaines) peut déjà, seule, être un facteur favorable à l'intensification des mortalités (Nicolas et al. 2007). L'augmentation des épisodes de mortalité rencontrés chez cette

espèce depuis le début du 21^{ème} siècle, en particulier pour les huîtres de 3^{ème} année d'élevage (Annexe 6), corrobore parfaitement l'hypothèse émise ci-dessus. D'un autre point de vue (également complémentaire), l'intensité et la fréquence des épisodes de mortalité sont également corrélées avec l'occurrence d'hiver doux et riches en apports (Soletchnik 2001b, Soletchnik 2002, Ropert et al. 2007) dont la fréquence augmente bien avec le réchauffement climatique (Soletchnik et al. 2017).

Mortalité et reproduction. Le modèle « plat-table »

Dans les années 90, à l'échelle de la façade Atlantique, la profession ostréicole est inquiète d'un phénomène de mortalités « estivales » qui touche en particulier les huîtres « à plat », en élevage à même le sédiment. De nombreuses études sont réalisées à cette période (Soletchnik et al. 1998b, Gouletquer et al. 1998, Soletchnik et al. 2000). Toutes ces observations faites à la fin du 20^{ème} siècle s'inscrivent bien dans la période de forte augmentation de la température de l'eau de mer, en lien avec le réchauffement global (années 80-90, Figure 5 ; Soletchnik et al. 2017). Concomitantes avec cette élévation thermique, les mortalités « estivales » traduisent la forte pression environnementale que subit l'huître durant cette période, et qui va l'amener à s'adapter progressivement (phénologie de la reproduction, migration vers d'autres régions plus propices, etc...). L'importance des mortalités estivales de *C. gigas*, à l'échelle de la façade Atlantique, conduira par ailleurs à la mise en place d'un programme national sur les mortalités (Morest, Samain et Mc Combie 2007).

Dans les années 1997-99, l'effort de ponte évalué par la perte de poids sec durant la période de gamétogénèse semble être deux fois supérieur pour les élevages « sur table » (50-70 cm) que pour les élevages « à plat » (0-15 cm) (Soletchnik et al. 2005a). Au cours du programme Morest (2002-2005) des études montrent au contraire que les huîtres à proximité du sédiment, stimulées par des conditions physico-chimiques beaucoup plus variables que celles sur tables, présentent un plus fort investissement à la gamétogénèse (Moal et al. 2007). Entre 1997 et 2004, la mortalité des huîtres de deux ans est de 13,25% sur « table » et de 29% « à plat » (années 1997-2004, Figure 32, d'après Ropert et al. 2007).

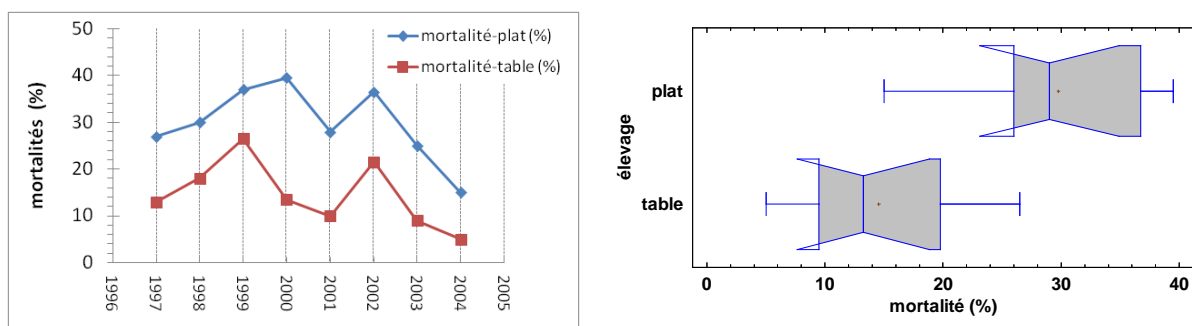


Figure 32. Mortalités comparées des élevages d'huîtres de deux ans à plat et sur table dans le BMO en 1997 et 2004 (d'après Ropert et al. 2007)

Toutefois, le facteur thermique pourrait avoir plus d'impact sur les mortalités que le risque associé à la maturation-reproduction (Soletchnik et al. 2005b, Lambert et al. 2007). En effet, des études réalisées en 1997 sur un banc ostréicole du BMO montraient que les huîtres en élevage « à plat » pouvaient être soumises, en mai-juin, à des chocs thermiques en émergence de 34°C alors que la température n'excédait pas 28°C pour les huîtres en surélevé (sur tables) (Soletchnik et al. 1998b, Soletchnik et al. 2005b). Ces années d'étude : 1995-1997 correspondent bien aux « années de transition », toutes premières années après la période de hausse significative de température entre 1985 et 1995 (Figure 5, Soletchnik et al. 2017), période au cours de laquelle l'huître doit faire face aux conditions changeantes de son écosystème.

Les épisodes de mortalité. Résultats issus des réseaux Ifremer et Creaa

Si l'intensité et la fréquence des épisodes de mortalités d'huîtres ont été importantes dans les années 90 (shift thermique), elles ont été bien moindres durant la période 2002-2005 (projet Morest), en période post « shift » thermique. Elles ont repris par la suite (Annexe 6). L'étude des mortalités d'huîtres à l'échelle de la France, a montré que celles d'un an étaient plus sensibles à la qualité du site d'élevage, alors que les huîtres de deux ans sont plus sensibles à la variabilité interannuelle (Soletchnik et al. 2007). C'est bien cet environnement hydroclimatique à l'échelle de la façade Atlantique qui peut contrôler, via la température la salinité et les apports, la croissance et la survie des mollusques filtreurs (Soletchnik et al. 2007).

Dans le Bassin de Marennes-Oléron, des réseaux d'observation de la survie et de la croissance des huîtres ont été mis en place dans les années 90 (Remora, Resco II, Creaa). Les réseaux nationaux Ifremer (Remora, Resco II) prennent en compte 5 stations dans le BMO entre 1993 et 2007 et une seule depuis 2008. L'Observatoire ostréicole sur parcs du Creaa suit des cycles d'élevage sur 3 ans, depuis 1995 (www.creaa.fr/). Alors qu'une régression linéaire est significative entre les mortalités d'huîtres de deux ans et les années ($p=0,030$ et $R^2 = 29\%$) (Ifremer/Remora), elle ne l'est pas pour la même classe d'âge de la base Creaa (Annexe 6). Une régression est par contre significative avec les mortalités d'huîtres de 3^{ème} année d'élevage (base-Creaa ; $p=0,027$ et $R^2 = 28\%$). Ainsi donc, qu'ils s'agissent des huîtres de 2^{ème} année (base Ifremer), ou de celles de 3^{ème} année (base Creaa), on observe une tendance à l'augmentation des mortalités d'huîtres adultes depuis la fin des années 90 à nos jours (depuis un peu plus de 20 ans).

Au delà de cette tendance, l'étude de l'écart à la médiane des mortalités d'huîtres de 3 ans (Creaa, Figure 33A) et d'huîtres de 2 ans (Ifremer, Figure 33B) entre 1993-95 et 2016-17, permet un classement des années en trois classes (Figure 33, Tableau 11). Une première classe est celle des années pour lesquelles l'écart à la médiane est positif pour les deux bases (mortalités « fortes », Tableau 11, $n=9$). Une deuxième classe est celle pour lesquelles l'écart est négatif (mortalités « faibles », Tableau 11, $n=8$). La troisième classe est celle pour lesquelles les écarts sont, soit inversés, soit très proches de la médiane (Figure 33, Tableau 11, $n=9$).

Figure 33. Ecart à la médiane interannuelle des mortalités d'huîtres annuelles, (A) de la base Creaa d'huîtres de trois ans, (B) de la base Ifremer d'huîtres de deux ans

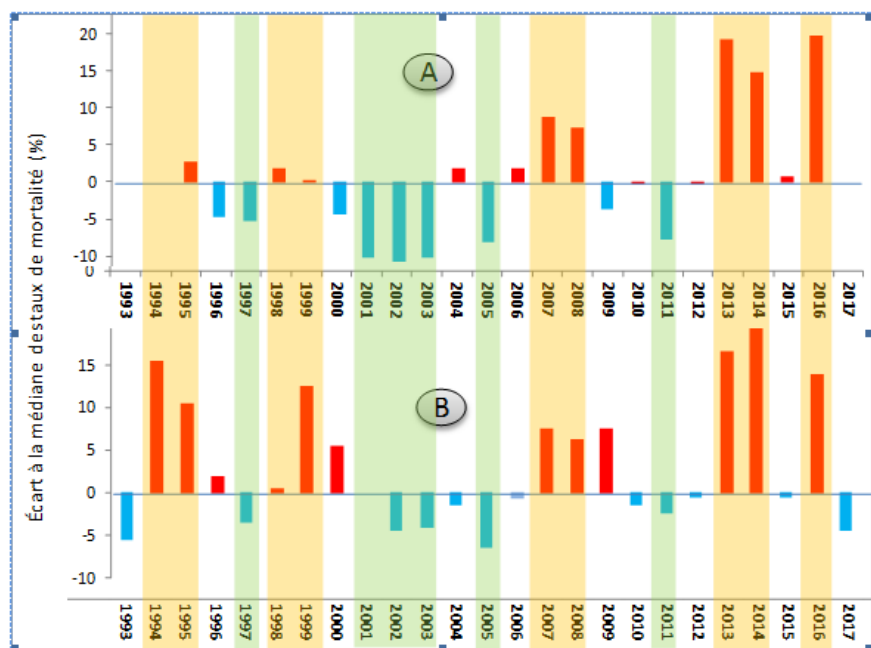


Tableau 11. Classification des années selon l'intensité des mortalités dans le Bassin de Marennes – Oléron (base Creaa et base Ifremer). Les valeurs en gras (1996, 2000, 2001 et 2009) correspondent à des années pour lesquelles les résultats issus des deux bases ne sont pas cohérents ou ne sont pas simultanément renseignés

années de mortalités « fortes »	années de mortalités « moyennes »	années de mortalités « faibles »
1994	1996	(1993)
1995	2000	1997
1998	2001	2002
1999	2004	2003
2007	2006	2005
2008	2009	2011
2013	2010	(2017)
2014	2012	2002
2016	2015	

Dans le cadre de cette étude, on constate qu'il n'y a pas de mortalités fortes lorsque les apports annuels et les températures hivernales sont faibles comme pour les années 2002, 2003, 2005 et 2011 (Figure 34). L'année 2017, avec peu d'apports, mais avec une température hivernale forte, reste une année de faible mortalité. L'axe des apports en eau semble plus discriminer les mortalités que l'axe température (hivernale). A partir d'une certaine valeur d'apports hivernaux, les mortalités deviennent plus fortes. C'est le cas des années 1994, 1995, 1999, 2007, 2013 et 2014 et dans une moindre mesure, des années 1998, 2008 et 2016 (Figure 34). Il existe également un « environnement » où se retrouvent tout à la fois des années à fortes mortalités (1998, 2008 et 2016) et des années à faibles mortalités (1993 et 1997) (Figure 34). Ce résultat montre ainsi les « limites » de prévision du modèle proposé, aux seules années « typées » sur le plan hydroclimatique. Ces facteurs hydroclimatiques ainsi pointés du doigt sont des

indicateurs environnementaux d'une fenêtre de sensibilité ouverte et de risque de mortalité supérieur à la normale pour les huîtres.

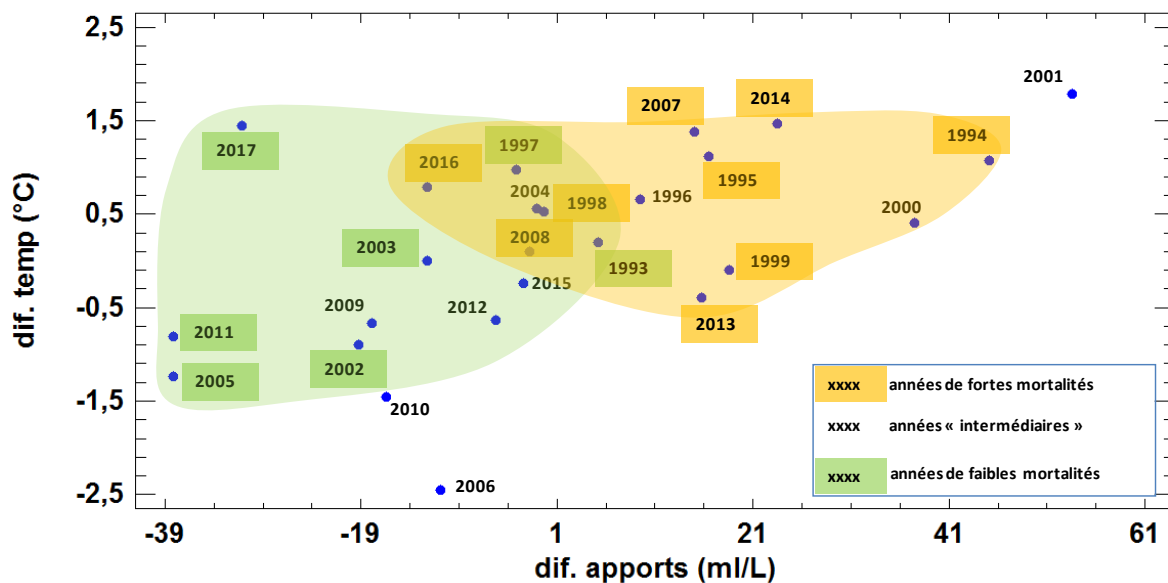


Figure 34. Relation entre les années de fortes températures hivernales et de forts apports. En lien avec la Figure 33 et le Tableau 11, sont marquées en vert les années à faibles mortalités d'huîtres et en orangé les années à fortes mortalités. L'ordonnée de la figure représente des écarts de température hivernale à la médiane interannuelle. Les apports (axe horizontal) sont des écarts à la médiane interannuelle

Ainsi, les fortes mortalités rencontrées sur les huîtres depuis le début du 21^{ème} siècle et l'émergence de pathologies nouvelles touchant les bivalves (Pepin et al 2009, Polsenaere et al. 2017) révèlent très certainement une pression environnementale plus forte sur l'écosystème des Pertuis Charentais. Cette pression environnementale est révélée à travers des liens directs et/ou indirects, entre la biologie de l'huître et les facteurs température et apports en eau douce.

V. CONCLUSION

RESUME

1-Saisonnalité des captures

- Dans le Bassin de Marennes-Oléron, la saison de pêches expérimentales depuis les années 50, s'étend de début juin (semaine 23) à la première semaine de septembre (s36).
- Durant la première période de l'étude (1977-1991), la distribution hebdomadaire des captures de larves s'ajuste à un modèle polynomiale d'ordre 4 ($R^2 = 0,77$). Il est d'ordre 2 en 2000-2015 ($R^2 = 0,86$).
- Ce résultat montre un étalement de la saison de ponte de *C. gigas* au début de 21^{ème} siècle, d'une part en juin (semaines 24, 25 et 26) et d'autre part durant la deuxième quinzaine d'août et la première semaine de septembre (semaines 34, 35 et 36).
- L'estimation de l'élargissement de la fenêtre de ponte grâce au modèle produit ou par extrapolation du modèle polynomial d'ordre 2, conduit à considérer aujourd'hui une saison de ponte qui s'étalerait de début juin à fin septembre.
- Le pic d'abondance des captures reste, en P2 comme en P1, centré sur une période allant de mi-juillet (semaine 29) à mi-août (semaine 32) pour les deux périodes étudiées.

2-Evolution spatiale des variables de ponte

- Un décrochement existe bien dans la série historique de mesures de larves entre 1977 et 2015. Il correspond au changement méthodologique survenu en 2004, du passage d'une pêche par filet tracté à une pêche par pompage. Le rapport logarithmique pompe/filet est de 1,22 ; le rapport d'effectifs est de 4,60 à «l'avantage» de la technique par pompage. Une analyse spatiale est réalisée pour les trois variables de ponte : abondance (ILu), semaine de début de ponte (DP) et semaine de pic de ponte (PP). La variance liée au site est de 3,5 à 19 fois plus faible que la variance liée à l'année. L'analyse spatio-temporelle des variables de pontes, montre que la variance associée aux sites est bien plus faible que celle liée aux années. La seule variable pour laquelle la variance liée aux sites est significative est l'abondance larvaire, par l'hydrodynamisme qui concentre ou exporte les larves des sites de pêches expérimentales. Par ailleurs, la géomorphologie concentre « naturellement » les larves pélagiques en rivière Seudre et en embouchure de Charente.

3-Evolution phénologique de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO

- Parmi les six variables de ponte, trois présentent une évolution temporelle marquée par une régression significative : l'abondance larvaire, la semaine de début de ponte et la durée d'étalement de la saison de ponte.
- L'abondance larvaire aurait augmenté de 200-300 larves/UEP (*Unité d'Effort de Pêche*) dans les années 70, à 1000-1500 larves/UEP dans les années 2000, correspondant à une augmentation d'un facteur 5.
- Le début de la saison de ponte (DP) passe de fin juin-début juillet (P1) à la deuxième semaine de juin (P2) ; marquant ainsi une « avance » de 2-3 semaines de la fenêtre de ponte entre les deux périodes.
- La période de ponte (EP) passe de 9 semaines (valeur médiane de P1) à 13 semaines (valeur médiane de P2) entre P1 et P2.
- L'augmentation de l'abondance larvaire, l'avance significative du début de la saison de ponte et l'étalement de la ponte traduisent bien une évolution phénologique de la reproduction de *C. gigas*.
- Les variables de ponte : début de ponte (DP) et étalement de la ponte (EP) sont fortement corrélées à la température de l'eau au printemps et été. C'est bien cette variable température qui « drive » en priorité l'évolution phénologique de la reproduction de l'huître.
- L'étalement des pontes (EP) est positivement corrélé tout à la fois avec une température qui augmente au printemps-été, mais également avec une salinité élevée en automne-hiver.
- Cette étude ne fait pas apparaître la chlorophylle *a*, et son évolution, comme un facteur déterminant de l'évolution phénologique de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO, survenue entre 1977 et 2015.

4- Impact du changement climatique sur la «santé » de l'huître creuse *C. gigas* dans le BMO

Aujourd'hui, en 2018, le « scénario reconstitué » de l'évolution physiologique de l'huître creuse *C. gigas*, dans le BMO pourrait être le suivant :

- L'huître creuse est une espèce importée dans les Pertuis Charentais au début des années 70. Elle s'y est développée avec succès jusque dans les années 90. L'industrie ostréicole était alors « florissante » et l'espèce, se reproduisant naturellement, a rapidement colonisé l'ensemble des Pertuis. Le stock d'huîtres atteint alors 120 000 huîtres dans le BMO.
- Dans les années 90, des épisodes de mortalités touchent principalement les élevages d'huîtres « à plat ». Des dysfonctionnements métaboliques, en lien avec la reproduction, sont perçus par les scientifiques.

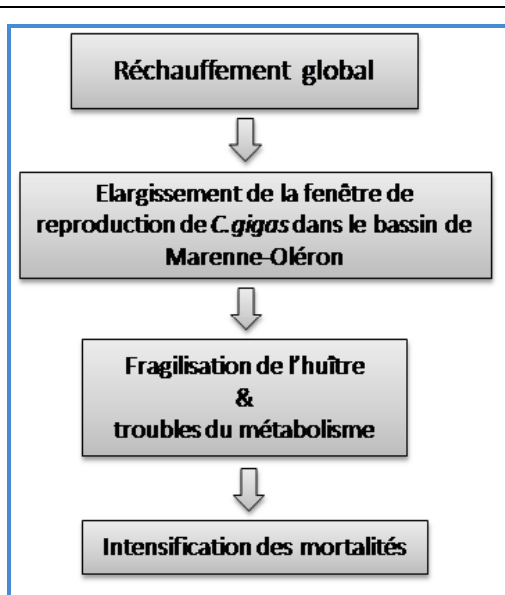
- Aujourd'hui, les études d'alors et les résultats obtenus sont bien « éclairés » par l'évolution hydroclimatique et biologique (échelon I^{aire} et II^{aire}) en lien avec le changement global autour du « shift » thermique des années 1985-95
- Dans les années 90, la pratique de l'élevage « à plat » (culture traditionnelle) va progressivement disparaître sous l'effet d'une température en hausse et d'une pression environnementale en constante augmentation¹⁰.
- A partir de 1995, l'huître creuse « s'échappe » des écosystèmes Atlantiques où elle se cantonnait jusqu'alors. Si ce phénomène révèle une opportunité écologique pour l'espèce, d'étendre son aire de distribution géographique, il peut aussi être perçu comme la « fuite » d'une espèce qui ne trouverait plus dans les Pertuis Charentais, les conditions optimales à son développement.
- Le début du 21^{ème} siècle, impacté par le réchauffement climatique, est marqué par une recrudescence des épisodes de mortalités touchant les huîtres adultes et par une épidémie « chronique » sur le naissain d'huîtres depuis 2008 (OsHV-1). Le stock d'huîtres ne serait plus que de 35 000 tonnes en 2012, dans le BMO.
- Aujourd'hui, les conditions environnementales rencontrées dans d'autres sites de reproduction, plus septentrionaux, pourraient permettre à l'huître de retrouver un cycle de vie plus conforme à sa nouvelle constitution physiologique.
- La question se pose aujourd'hui de l'adéquation/inadéquation (?) contemporaine de l'écosystème du BMO avec la culture de l'huître *C. gigas*.

CONCLUSION

Cette étude met clairement en évidence tout à la fois l'évolution phénologique du phytoplancton et de la reproduction de *C. gigas* dans le BMO, dans le cadre du réchauffement global et d'un « shift thermique » mis en évidence dans le BMO, sans qu'un lien soit établi entre ces deux évolutions. En effet l'étude montre que l'évolution phénologique du patron de reproduction de l'huître, dans le BMO est d'abord liée à la température et donc au changement global dont les effets sur la température de l'eau ont bien été précisés. Par contre, l'élévation « apparente » des concentrations de chlorophylle *a* pourrait être la conséquence de la diminution des stocks d'huîtres en élevage dans le BMO et en particulier durant la deuxième période de l'étude (2000-2015). Cette diminution drastique des stocks entre les années 90 et aujourd'hui (120 000 à 35 000 tonnes) serait le reflet de l'accroissement de la pression environnementale sur l'écosystème « ostréicole » du BMO, moins propice aujourd'hui à la culture de l'huître creuse...

¹⁰ Même l'élevage sur tables évolue, avec une hauteur de table qui passe de 50 à 70 cm, permettant ainsi de minimiser les chocs thermiques et de maintenir des rendements d'élevage acceptables...

Cette étude apporte également un éclairage nouveau sur des résultats obtenus durant les années 90-début 2000 dans le BMO. Ils concernent à la fois des dysfonctionnements physiologiques en lien avec la reproduction, et également des épisodes de mortalités "estivales". On perçoit mieux aujourd'hui que l'huître subissait alors, durant cette période, une pression environnementale forte à laquelle elle devait s'adapter. S'y est-elle adaptée ?



Cette question reste en suspens. La reconstitution d'une série historique sur les mortalités d'huîtres adultes (bases Ifremer et Creaa) montre au-delà de la forte variabilité interannuelle, que la mortalité annuelle des huîtres adultes (2-3 ans) augmente bien entre les années 70 et aujourd'hui. Ce constat de mortalité allant en s'intensifiant depuis le début du 21^{ème} siècle, la diminution drastique des stocks d'huîtres creuses, les dysfonctionnements physiologiques des années 90 (autour de la période du « shift » thermique), l'échappement de l'espèce vers des latitudes plus propices à sa reproduction (et peut-être à sa survie !) sont autant de signaux révélateurs d'une perte de fitness/robustesse de *C. gigas* dans l'environnement » des Pertuis Charentais. La récente et subite épidémie sur la moule bleue (*Mytilus edulis*) en 2014 (Polsenaere et al. 2017), pourrait révéler une « perte d'adéquation » plus large encore entre l'environnement actuel des Pertuis Charentais et la croissance/survie des mollusques bivalves. D'autres espèces sont peut-être également concernées...

REFERENCES

- Agreste 2014. Recensement de la conchyliculture 2012. n° 316 juillet 2014.
- Auby I et al. 2002. Mise au point d'une nouvelle méthode de suivi de la reproduction de l'huître creuse. Comparaison avec la méthode traditionnelle. RST.DEL/02.01/Arcachon. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00079/19027>
- Bacher C et A Gangnery 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. Journal of Sea Research 56, 140-155.
- Bell et Collins 2008. Adaptation, extinction and global change, Evolutionary applications 1, 3-16.
- Bernard I 2011. Écologie de la reproduction de l'huître creuse, *C. gigas*, sur les côtes Atlantiques françaises. PhD Thesis, La Rochelle. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00040/15155>
- Bernard I et al. 2011. Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *C. gigas* : Investigation through DEB theory. Journal of Sea Research 66, 349-360.
- Blanchard G. et al. 1998. Contrôle de la dynamique à court terme du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie 321, 501-508.
- Boury M 1928. Etude sur la reproduction des huîtres. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 1, 87-98. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/5703>
- Boyce DG et al. 2010. Global phytoplankton decline over the past century. Nature 466, 591-596.
- Cardoso JF et al. 2007. Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *C. gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. Journal of Sea Research 57, 303-315.
- Carmichael RH et al. 2012. Bivalve Response to Estuarine Eutrophication: The Balance between Enhanced Food Supply and Habitat Alterations. Journal of Shellfish Research 31, 1-11.
- Caryo C 1991. Estimation des stocks d'huître japonaise en élevage en 1988, dans le BMO et aspects méthodologiques. RIDRV-91-18-RA/LA TREMBLADE. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00105/21654/>
- Chevillot X 2016. Réponses fonctionnelles des écosystèmes estuariens dans le contexte du changement global : cas du réseau trophique de l'estuaire de la Gironde ; Thèse de doctorat en Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés. 233 pp.
- Cognie B et al. 2006. Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *C. gigas* (Thunberg). Aquaculture 259, 249-259.

- Creaa – Centre Régional d'Expérimentation et d'Application Aquacole. <http://www.creaa.fr/>
- Devauchelle N et al. 1997. La reproduction naturelle et contrôlée des bivalves cultivés en France. Symposium Ifremer-Nantes, France.
- Dijkstra JA et al. 2011. The effects of climate change on species composition, succession and phenology: a case study. *Global Change Biology* 17, 2360-2369.
- D'Ortenzio F et al. 2012. Phenological changes of oceanic phytoplankton in the 1980s and 2000s as revealed by remotely sensed ocean-color observations. *Global Biogeochemical Cycles* 26 GB4003.
- Dutertre M et al. 2010. Rising water temperatures, reproduction and recruitment of an invasive oyster, *C. gigas*, on the French Atlantic coast. *Marine Environmental Research* 69, 1-9.
- Ebbesmeyer CC et al. 1991. 1976. Step in the Pacific climate: forty environmental changes between 1968-1975 and 1977-1984. In: Seventh Annual Pacific Climate (PACLIM) Workshop, 10-13 April 1990, Asilomar Conference Center, Pacific Grove, CA, p. 115-126.
- Fabioux C et al. 2005. Temperature and photoperiod drive *C. gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture* 250, 458-470.
- Faury N et al. 2001. Mortalités printanière et estivale de l'huître creuse *C. gigas* en élevage à plat dans le Bassin de Marennes-Oléron. Etude du métabolisme du glycogène sur différentes origines de cheptels. DRV/RST/RA/LCPC/2001-07. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00031/14235/>
- Geay A et D Mille 2004. Comparaison de deux méthodes utilisées pour le suivi de la reproduction de l'huître creuse. Rapport interne Creaa 2004. <http://www.creaa.fr>
- GIEC 2007. Bilan des changements climatiques: Contribution des groupes de travail I, II et III au quatrième rapport d'évaluation du Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'évolution du climat (Equipe de rédaction principale : Pachauri R.K., Resinger A.) GIEC. Genève, Suisse. 103 pp.
- Glé C et al. 2007. Typology of environmental conditions at the onset of winter phytoplankton blooms in a shallow macrotidal coastal ecosystem, Arcachon Bay (France). *Journal of plankton research* 29, 999-1014. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3513>
- Goberville E et al. 2014. Synchronous response of marine plankton ecosystems to climate in the northeast atlantic and the north sea. *J Mar Syst* 129, 189-202.
- Goikoetxea NÁ et al. 2009. Trends and anomalies in sea-surface temperature, observed over the last 60 years, within the southeastern Bay of Biscay. *Continental Shelf Research* 29, 1060-1069.
- Gouletquer P et al. 1998. Summer mortality of the Pacific cupped oyster *C. gigas* in the Bay of Marennes-Oleron (France). Counc. Meet. of the Int. Counc. for the Exploration of the Sea, Cascais (Portugal), 16-19 Sep 1998. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3093>

- Gras P et al. 1971. Observations préliminaires sur la reproduction des huîtres dans le BMO en 1971. *Science et Pêche* 207, 1-16. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6446/>
- Grizel H et M. Héral 1991. Introduction into France of the Japanese oyster (*C. gigas*). *Journal du Conseil - Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 47, 399-403. Open Access version <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2760/>
- Guarini JM et al. 2000. Quantification of the microphytobenthic primary production in European intertidal mudflats – a modelling approach. *Continental Shelf Research* 20, 1771-1788.
- Hare SR et NJ Mantua 2000. Empirical evidence for North Pacific regime shifts in 1977 and 1989 *Prog. Oceanogr.*, 47, 103-145.
- Héral M et al. 1977. La sécheresse de l'été 1976 dans le Bassin ostréicole de Marennes-Oléron : aspects hydrobiologiques. CES Working Group on Assessment of Pandalus Stocks, Conwy, N. Wales, 24 May 1977. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/2994>
- Héral M et al. 1986. Evolution et état du cheptel ostréicole dans le BMO : intérêt d'une régulation. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00048/15909/>
- Héral M et al. 1986. Influence du climat sur le recrutement et sur la production d'huîtres cultivées (*C. angulata* et *C. gigas*) dans le Bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis* 15, 193-207.
- Héral M et al. 1990. Management of oyster and mussel culture. *Aquaculture Europe* 89 - Special Publication 12, 147-162. Open Access version : <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3020/>
- Héral M 1993. Etude de la faisabilité d'élevages d'huîtres en eau profonde dans le Pertuis Charentais. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00048/15900>
- His E et al. 1987. Comparaison de deux méthodes de prélèvement pour le dénombrement des larves de *C. gigas* en zone conchylicole. *Note CIEM C.M.1987/K:52*, CIEM.
- Hughes L 2000. Biological consequences of global warming: Is the signal already apparent? *Trends in Ecology & Evolution* 15, 56-61.
- Lambert et al. 2007 Les risques associés à la physiologie de l'huître en période de reproduction. In : mortalités estivales de l'huître creuse *C. gigas*. *Defi Morest*. Samain J.F. and MC Combie H. (eds). Ed. Ifremer/Quae, pp 51-94
- Lubet P 1980. Influence des facteurs externes sur la reproduction des lamellibranches. *Oceanis* 6, 469-489.
- Lubet P 1991. Bases biologiques de la culture des mollusques. In : Bases biologiques et écologiques de l'aquaculture, Lavoisier (Ed.), Tech. & Doc 500p.
- Mann R 1979. Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *C. gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *J. Mar. Biol. Ass.U.K.*, 59, 95-110.

- Martinez E et al. 2009. Climate-Driven Basin-Scale Decadal Oscillations of Oceanic Phytoplankton. *Science* 326, 1253-1256.
- Moal J et al. 2007. Le facteur de risque température. In : mortalités estivales de l'huître creuse *C. gigas*. Defi Morest. Samain J.F. and MC Combie H. (eds). Ed. Ifremer/Quae, pp 271-290.
- Muranaka MS et JE Lannan 1984. Broodstock management of *C. gigas* : environmental influences of broodstock conditioning. *Aquaculture* 39, 217-228.
- Nakazawa T et H Doi 2012. A perspective on match/mismatch of phenology in community contexts. *Oikos* 121, 489-495.
- Nicolas et al. 2007. Les risques associés aux pathogènes. In : mortalités estivales de l'huître creuse *C. gigas* . Defi Morest. Samain J.F. and MCCombie H. (eds). Ed. Ifremer/Quae, pp 229-270.
- Parmesan C et G Yohe 2003. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature* 421, 37-42.
- Parmesan C 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 37, 637-669.
- Pachauri RK et al. 2015. IPCC, 2014: Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC.
- Pepin JF et al. 2009. Summer oyster mortalities in 2008 in France and characterization of a new genotype in isolates of Ostreid Herpesvirus. 14th International EAFP Conference on Diseases of Fish and Shellfish (EAFP 2009), 14 - 19 September 2009, Prague, Czech Republic.
- Philippart CJM et al. 2012. Spatial synchronies in the seasonal occurrence of larvae of oysters (*C. gigas*) and mussels (*Mytilus edulis/galloprovincialis*) in European coastal waters. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 108, 52-63.
- Philippart C et al. 2014. Reproductive phenology of coastal marine bivalves in a seasonal environment. *Journal of Plankton Research* 36, 1512-1527.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbu073>
- Pouvreau S et al. 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *C. gigas* , reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research* 56, 156-167. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1817>
- Pouvreau S. et al. 2011. Projet Velyger (2008-2010) : Observer, Analyser et Gérer la variabilité du recrutement de l'huître creuse en France. Rapport de synthèse. R.INT.BREST/PFOM/PI 2010-2. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00054/16489>
- Polsenaere P et al. 2017. Potential environmental drivers of a regional blue mussel mass mortality event (winter 2014, Breton Sound, France). *Journal Of Sea Research*, 123, 39-50. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00376/48708>

- Raillard O 1991. Étude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître creuse *C. gigas* (Thunberg) du Bassin Marennes-Oléron : essais de modélisation. PhD Thesis, Université Paris 6.
<http://archimer.ifremer.fr/doc/00107/21855>
- Remora - REseau Mollusques des Rendements Aquacoles. <http://www.ifremer.fr/remora/>
- Resco II- RESeau d'Observation Conchylicoles.
https://www.ifremer.fr/observatoire_conchylicole
- Ropert et al. 2007. Evaluation des risques dans les écosystèmes conchylicoles. In : mortalités estivales de l'huître creuse *C. gigas*. Defi Morest. Samain J.F. and MC Combie H. (eds). Ed. Ifremer/Quae, pp 1-49
- Samain JF et H. Mc Combie 2007. Mortalités estivales de l'huître creuse *C. gigas*. Défi Morest. Ed. Ifremer/Quae, 332 p.
- Sara G et al. 2013. Predicting biological invasions in marine habitats through eco-physiological mechanistic models : a case study with the bivalve *Brachidontes pharaonis*. Diversity and Distributions 19, 1235–1247.
- Schröter DW et al. 2005. Ecosystem Service Supply and Vulnerability to Global Change in Europe. Science 310, 1333-1337.
- Soletchnik P et al. 1997. Physiologie de la maturation et de la ponte chez l'huître creuse *C. gigas*. Résultats d'expériences conduites en 1996. RIDRV/RA/RST/97-13/La Tremblade. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00072/18362>
- Soletchnik P et al. 1998a. Hydrobiology of the Marennes-Oleron bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. Hydrobiologia 386, 131-146.
- Soletchnik P et al. 1998b. Mortalité de l'huître creuse *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron. Résultats obtenus sur le site atelier de Ronce-Perquis en 1997-1998.
<http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3380>
- Soletchnik P 2000. Reproduction de l'huître creuse (*C. gigas*) dans le Bassin de Marennes-Oléron. La pêche expérimentale de larves d'huîtres, indicateurs de ponte et de recrutement. Analyse spatio-temporelle et relation avec l'environnement. Contrat de Plan Etat-Région 2008-2013, Développement Durable des Pertuis Charentais.
<http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4125>
- Soletchnik P et al. 2000. Mortalité et croissance de l'huître creuse *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron. Résultats obtenus sur le site atelier de Ronce-Perquis en 1997-1999. DRV/RA/LCPC 2000-04. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1641>
- Soletchnik P 2001a. Saisonnalité de ponte de *C. gigas* et *C. angulata* dans le Bassin de Marennes-Oléron. Un demi-siècle de résultats : 1950-2000. La différence dans la saison de ponte reflète-t-elle une différence entre taxons ou l'évolution climatique ? Contrat de Plan Etat-Région 2008-2013, Développement Durable des Pertuis Charentais.
<http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/4126>

- Soletchnik P 2001b. Impact du changement climatique sur un écosystème estuarien : le BMO / Impact of the climatic change on an estuarian ecosystem : the Marennes-Oléron Bay. Lettre pigb-pmrc France 12, 37-41. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00090/20101>
- Soletchnik P 2002. Evolution à moyen terme d'un écosystème estuarien : le Bassin de Marennes-Oléron. Journées du Département Ressources Aquacoles. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3381>
- Soletchnik P et al. 2005a. Summer mortality of *C. gigas* (Thunberg) in relation to environmental rearing conditions. Journal of Shellfish Research, 24, 197-207. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3171>
- Soletchnik P et al. 2005b. Mortalité de *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron. Etude physico chimique du sédiment. Etude du modèle de mortalité "plat-table" de *C. gigas* dans le Bassin de Marennes-Oléron. Etude "Dynamo" du projet Morest. Etude « dynamo » du projet Morest. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/3383>
- Soletchnik P et al. 2017. Evolution de l'environnement hydroclimatique du BMO dans le contexte du changement global. RST/ODE/LER/LERPC, juin 2017. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00387/49815>
- Sommer U et K Lengfellner 2008. Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. Global Change Biology 14, 1199-1208.
- Thomas Y et al. 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*C. gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. Journal of Biogeography 43, 568-579.
- Trochon P 1955. Observations sur la répartition en profondeur des larves de *Gryphaea Angulata* dans les eaux de la région de Marennes. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 19, 363-378. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/6615>
- Wang J et al. 2007. The Pacific Oyster (*C. gigas*) in the Isefjord, Denmark. Agris 2013. Thesis
- Wrange AL et al. 2010. Massive settlements of the Pacific oyster, *C. gigas*, in Scandinavia. Biological Invasions 12, 1145-1152.

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

Liste des figures

<i>Figure 1. Succession des espèces d'huîtres dans le BMO et évolution de la technique de comptage des larves entre 1948 et aujourd'hui</i>	12
<i>Figure 2. Evolution spatio-temporelle de l'échantillonnage des larves dans le BMO. Les stations de pêche et d'observation sont : Coux (CO) Faux (FA), Doux (Do), Mérignac (ME), Mouclière (MO) et les Palles (PA) (Soletchnik 2000, 2001a)</i>	12
<i>Figure 3. Le Bassin de Marennes-Oléron (BMO). Stations d'échantillonnage de larves à la Mouclière (MO) et aux Palles (PA) dans l'estuaire externe de la Charente, à Coux (CO) et Faux (FA), en rivière Seudre et aux Doux (DO) et Mérignac (ME) à l'Ouest et à l'Est du BMO (Soletchnik 2000, 2001a)</i>	13
<i>Figure 4. Variables de le ponte de C. gigas : pourcentage relatif de pontes par unité d'effort de pêche et par semaine (courbe grisée), DP : début de ponte ($n \geq 5\%$ des captures de la saison) ; NP : nombre de pontes « significative » ($n \geq 5\%$) durant la saison ; PP date (semaine calendaire) du pic de ponte principale ; EP : étalement de la ponte (nombre de semaines) (Soletchnik 2000)</i>	15
<i>Figure 5. Evolution de la température de l'eau du BMO entre 1977 et 2015. Les périodes comparées autour de l'élévation forte de température sont P1 et P2 (en grisé) (Soletchnik et al. 2017)</i>	15
<i>Figure 6. Abondance des captures de larves au stade 1 (0-4 jours) dans le BMO [en log (effectif) par unité d'effort de pêche], à partir de deux techniques de pêche (Figure 1)</i>	16
<i>Figure 7. Abondance des captures de larves au stade 1 (0-4 jours) dans le BMO [en log (effectif) par unité d'effort de pêche]</i>	17
<i>Figure 8. Comparaison de la variance expliquée par l'effet site et l'effet année pour les trois variables de ponte : ILU, DP et PP</i>	18
<i>Figure 9. Comparaison spatiale des variables de ponte : effectifs par unité d'effort de pêche (figures du haut ; ILu, log), début de ponte (DP) et pic de ponte (PP) (en bas). Pêches sur 6 stations entre 1975 et 2016</i>	18
<i>Figure 10. Saisonnalité de captures de larves de C. gigas, de 0-4 jours (« p ») dans les Pertuis Charentais sur les six sites de pêche. Comparaison des périodes 1977-1991 (P1) et 2000-2015 (P2). Abondance relative sur la saison [en % du log.n (effectif)]</i>	19
<i>Figure 11. Comparaison des captures relatives de pêches de larves (0-4 jours) (% du logarithme décimal des captures) pour les deux périodes de l'étude : P1 = (1977-1991) et P2 = (2000-2015) de chacune des semaines de pêches de larves dans le BMO (six sites de capture)</i>	20
<i>Figure 12. Variabilité interannuelle de l'abondance moyenne de captures de larves (stade 1) dans le BMO (4 stations échantillonnées depuis 1977 : Coux CO, Faux FA, Doux Do et Mérignac ME). Variable = ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)</i>	21
<i>Figure 13. Evolution des captures moyennes (sur la saison) par unité d'effort de pêche entre 1977 et 2015 sur les stations de pêche expérimentale du BMO. ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)</i>	22
<i>Figure 14. Comparaison des médianes des pêches de larves des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,072$. ILu : nombre de larves par unité d'effort de pêche (log)</i>	22

Figure 15. Variabilité interannuelle de la première semaine de capture des larves (stade 1) de <i>C. gigas</i> dans le BMO. DP = Début de Ponte	22
Figure 16. Evolution de la semaine de début de ponte (DP) (proxy captures des larves de 0-4 jours) entre 1977 et 2015 sur les stations de pêches expérimentales du BMO ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,39$).....	23
Figure 17. Comparaison de la semaine médiane de début de ponte (DP) des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p < 0,0001$)	23
Figure 18. Evolution de l'étalement de la ponte (EP) entre 1977 et 2015 dans le BMO ($p=0,0000$ et $R^2 = 0,62$)	24
Figure 19. Comparaison des médianes du nombre de semaines de pontes (étalement) entre les deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (Test de Kruskal-Wallis ; $p < 0,0001$)	24
Figure 20. Variabilité interannuelle de la semaine du principal pic de ponte (PP) de <i>C. gigas</i> dans le BMO ...	24
Figure 21. Comparaison des semaines médianes du pic de ponte (PP) des deux périodes : P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,13$	25
Figure 22. Variabilité interannuelle de la semaine au cours de laquelle 50% des captures ont eu lieu (S50) .	25
Figure 23. Comparaison des semaines médianes au cours desquelles la valeur de 50% des captures est atteinte (S50), pour les deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis : $p = 0,31$.	25
Figure 24. Variabilité interannuelle du nombre de pics de ponte survenus dans l'année	26
Figure 25. Comparaison du nombre de pics de pontes pour les deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Test de Kruskal-Wallis ; $p = 0,65$	26
Figure 26. Comparaison des médianes saisonnières de température (gauche) et chlorophylle <i>a</i> (droite) pour les périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (Hiver H, printemps P, été E et automne A).....	29
Figure 27. ACP des paramètres environnementaux « semestriels » avec projection des variables de ponte (DP, EP et ILu)	33
Figure 28. Extension de la saison de ponte de <i>C. gigas</i> entre les années 70 (première décennie d'élevage dans le BMO°) et les années 2010 : (i) d'après les modèles de régression linéaire DP fonction (années) et EP fonction (années) et (ii) d'après extrapolation du modèle polynomial d'ordre 2 (Figure 10). Le centre de période de reproduction représenté à la fois par S50 et PP est situé en début août (semaine 31) pour P1 (1977-1991) et en fin juillet (semaine 30) pour P2 (2000-2015).....	36
Figure 29. Evolution phénologique du phytoplancton (proxy chlorophylle <i>a</i>) de la reproduction de <i>C. gigas</i> (proxy stade larvaire 1) dans le BMO entre les périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015)	38
Figure 30. Modèles polynomiaux (ordre 4) des cycles saisonniers de la température de l'eau en 1977-1991 (P1) et 2000-2015 (P2) dans le BMO. Site de Boyard dans le BMO	40
Figure 31. Cumul des températures (degrés-Jours) des cycles thermiques saisonniers des périodes P1 et P2 à partir d'une température « seuil » de gamétogénèse de 10,5°C (Mann 1979)	41
Figure 32. Mortalités comparées des élevages d'huîtres de deux ans à plat et sur table dans le BMO en 1997 et 2004 (d'après Ropert et al. 2007)	44

Figure 33. Ecart à la médiane interannuelle des mortalités d'huîtres annuelles, (A) de la base Creaa d'huîtres de trois ans, (B) de la base Ifremer d'huîtres de deux ans..... 46

Figure 34. Relation entre les années de fortes températures hivernales et de forts apports. En lien avec la Figure 33 et le Tableau 11, sont marquées en vert les années à faibles mortalités d'huîtres et en orangé les années à fortes mortalités. L'ordonnée de la figure représente des écarts de température hivernale à la médiane interannuelle. Les apports (axe horizontal) sont des écarts à la médiane interannuelle..... 47

Liste des Tableaux

Tableau 1. Saison de pêches expérimentales de *C. gigas* dans le BMO et référence des semaines (0-52) de l'année concernée. 13

Tableau 2. Variables de pontes 14

Tableau 3. Inter calibration des captures de larves selon la méthode au filet tracté (filet) ou par technique de pompage (pompe) 17

Tableau 4. Médianes des taux de captures hebdomadaires (semaine 23 à 36) durant les périodes 1977-1991 et 2000-2015. Intervalle de Confiance (IC) au seuil de 5%..... 20

Tableau 5. Evolution spatio-temporelle des variables de ponte de *C. gigas* dans le BMO. L'évolution temporelle entre 1977 et 2015 est étudiée de deux manières : (i) par régression linéaire et (ii) par comparaison des deux périodes P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015) (tests de Kruskal Wallis). La comparaison entre les sites est également réalisée via le test non paramétrique de Kruskal Wallis (Statgraphics Centurion V5). ND = pas de données (variabilité spatiale non étudiée). Le seuil de significativité statistique est de 1% (**), ou 1‰ (***) . NS = différence Non Significative. 27

Tableau 6. Température et chlorophylle *a* saisonnières et annuelles (valeurs médianes et intervalles de confiance ; tests de Kruskal Wallis ; Statgraphics Centurion V5). Site de référence = Boyard. IC = intervalle de confiance..... 28

Tableau 7. Conditions hydroclimatiques comparées entre les deux périodes (1977-1991 ; P1) et (2000-2015 ; P2) (partie haute du tableau) et évolution entre P1 et P2 des descripteurs de ponte (partie basse du tableau). Les écarts significatifs sont représentés par les chiffres : 1, 2 et 3 selon le niveau de significativité (5%, 1% et 1‰). Les signes (-, +), ainsi que la couleur, indiquent le sens de l'écart entre les deux périodes (1977-1991) et (2000-2015) (partie haute du tableau). 30

Tableau 8. Matrice de corrélations (Pearson, Statgraphics Centurion V5) ; variables environnementales et variables de ponte 31

Tableau 9. Qualité de la représentation des variables environnementales sur les 4 principaux axes de l'ACP (71% de la variance) 32

Tableau 10. Exemple de degré-jours requis pour la maturation de l'huître creuse *C. gigas* 41

Tableau 11. Classification des années selon l'intensité des mortalités dans le Bassin de Marennes – Oléron (base Creaa et base Ifremer). Les valeurs en gras (1996, 2000, 2001 et 2009) correspondent à des années pour lesquelles les résultats issus des deux bases ne sont pas cohérents ou ne sont pas simultanément renseignés 46

ANNEXES

Liste des Annexes

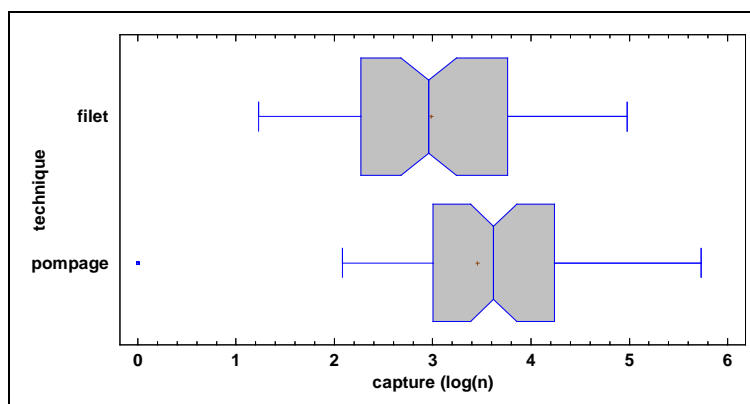
<i>Annexe 1. Nombre de pêches de larves par site et par année entre 1977 et 2015</i>	62
<i>Annexe 2. Inter calibration des résultats de captures de larves issues des deux méthodes de pêches dans le BMO (filet tracté et pompage)</i>	63
<i>Annexe 3. Analyse de la variance de la température et de la chlorophylle a ; effet saisons, années et sites</i>	64
<i>Annexe 4. Régressions linéaires significatives entre les températures et chlorophylle a saisonnières (et annuelles) avec les années. Médianes annuelles</i>	65
<i>Annexe 5. Comparaison des médianes entre P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015)</i>	67
<i>Annexe 6. Mortalités des huîtres de 2 et 3 ans des réseaux Creaa (observatoire ostréicole) et Ifremer (Remora et Resco II)</i>	69

Annexe 1. Nombre de pêches de larves par site et par année entre 1977 et 2015

Nombre de pêches de larves par année (saison de début juin à début septembre = 14 semaine) sur les sites de pêches de larves (Coux CO, Moulière MO, Doux DO, Faux FA, Palles PA, Mérignac, ME).

ans	CO	MO	DO	FA	PA	ME	
1977	24		15	25		17	période 1 (1977-1991)
1978	26		16	25		18	
1979	28		26	28		26	
1980	22		20	22		20	
1981	25	16	25	25	16	25	
1982	20	18	19	18	17	19	
1983	17	14	20	17	14	20	
1984	18	16	18	18	15	19	
1985	23	17	24	23	17	24	
1986	25	25	25	25	25	25	
1987	20	20	21	20	20	21	
1988	17	16	16	17	16	17	
1989	20	19	20	20	20	20	
1990	17	16	17	17	15	17	
1991	20	20	20	20	18	21	
1992	16	20	19	16	18	19	
1993	21	20	19	21	21	19	
1994	19	20	19	19	20	19	
1995	21	21	19	21	21	19	
1996		17	17	17	17		
1997	22	22	21	22	22	20	
1998	22	22	22	22		22	
1999	18	18	19	18	18	18	
2000	21	21	20	21	20	20	
2001	22	22	21	22	22	21	
2002	21	21	20	21	21	20	
2003	22	22	22	22	22	22	
2004	22	21	22	22	21	22	
2005	26	26	25	26	26	25	
2006	20	19	20	20	19	20	
2007	23	23	21	23	22	22	
2008	25	25	25	25	25	25	
2009	23	23	23	22	23	23	
2010	26	23	25	26	24	25	
2011	27	28	28	27	28	28	
2012	26	26	26	26	26	26	
2013	27	27	27	27	27	27	
2014	25	24	25	25	24	25	
2015	26	25	24	26	26	25	
							période 2 (2000-2015)

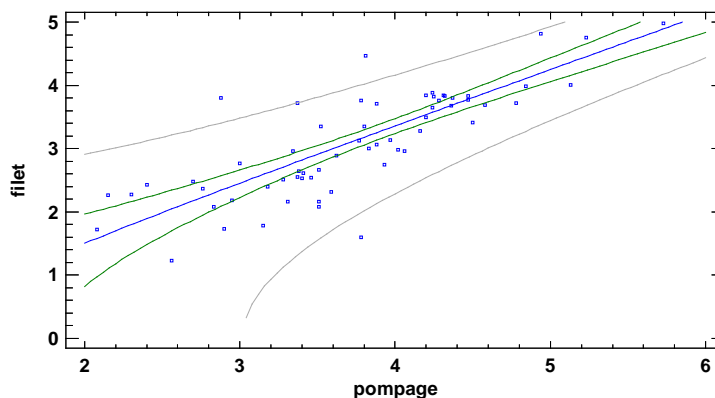
Annexe 2. Inter calibration des résultats de captures de larves issues des deux méthodes de pêches dans le BMO (filet tracté et pompage)



méthode	effectif	moyenne	médiane	médiane
			(log n)	(n)
filet	67	2,98	2,96	912
pompe	67	3,46	3,62	4168

Le rapport « logarithmique » pompe/filet est de 1,22 ; le rapport en nombre de larves est de 4,57.

Le modèle reliant les résultats de comptage issus des deux méthodes (filet et pompage) est le suivant :

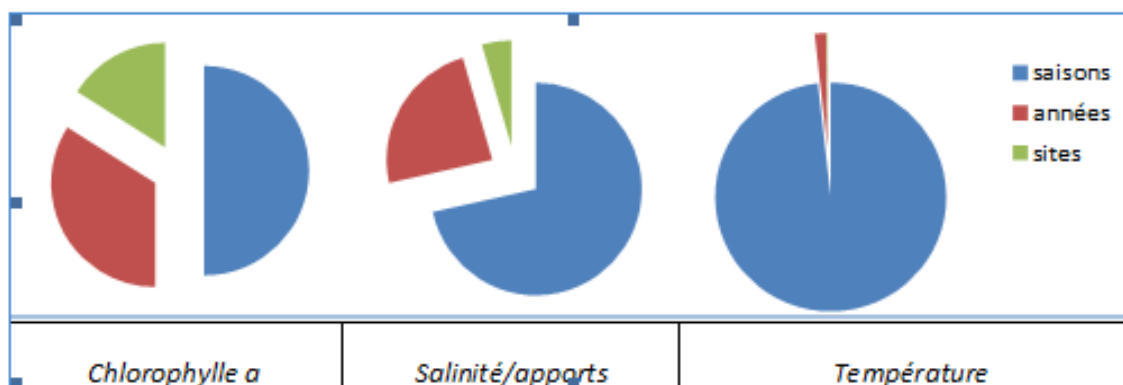


$$N_{filet} = \sqrt{(-0,7519 + 0,7525 \times N_{pompage}^2)}, \text{ avec } R^2 = 69,1$$

Annexe 3. Analyse de la variance de la température et de la chlorophylle a ; effet saisons, années et sites

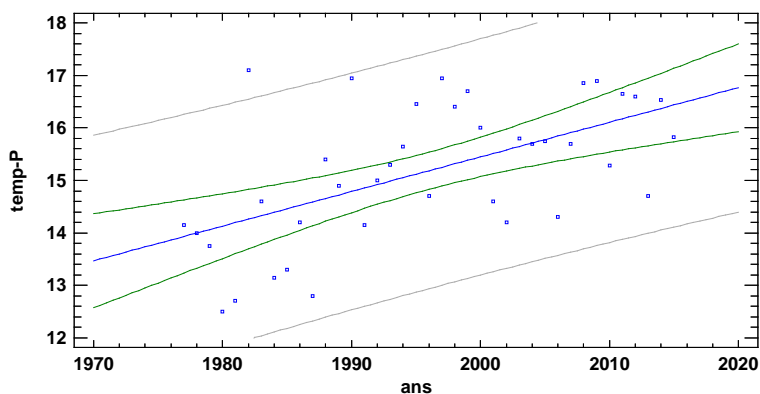
Sept sites du réseau Rephy, situés dans les Pertuis Charentais sont pris en compte pour l'étude de la variance selon les facteurs : saisons, années et sites. Les périodes présentant un plan d'échantillonnage complet (7 sites pour chaque années) sont (1992-2015) pour la température, (1992-2014) pour les apports et (2005-2013) pour la chlorophylle a. Pour chacune des trois variables, la part de variance la plus importante est d'abord celle liée à la saison, puis à l'année, et enfin au site.

	saisons (A, H, P, E)	années	sites	variables
Période : 1992-2015	98,2%	1,6%	0,2%	Température (°C)
Période : 1992-2014	71%	24%	5%	Salinité/ apports (ml/L)
Période : 2005-2013	50%	34%	16%	Chlorophylle <u>a</u> (µg/L)

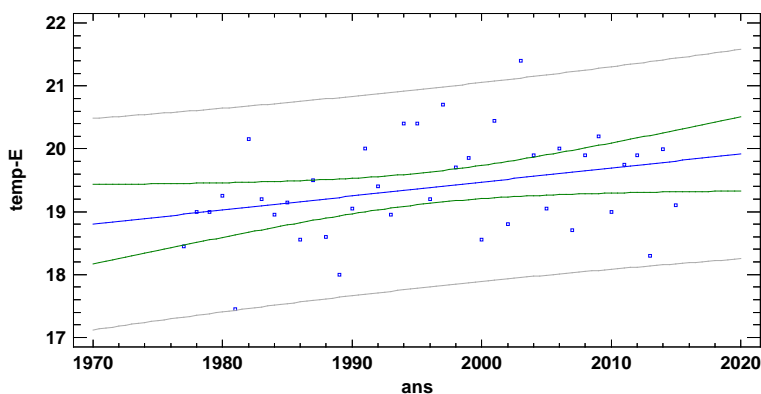


La variance expliquée par la saison est d'environ 1 pour la température, $\frac{3}{4}$ pour les apports et $\frac{1}{2}$ pour la chlorophylle a. Les rapports de variance expliquée par les années / stations est d'environ 2 pour la chlorophylle a, 5 pour les apports et 9 pour la température. Ces résultats montrent combien l'effet site peut être « insignifiant » devant la variabilité interannuelle dans le cas de la température (0,2% de variance expliquée). Pour la salinité et la chlorophylle a, par contre, l'effet site reste « significatif », avec respectivement 5% et 16% de variance expliquée.

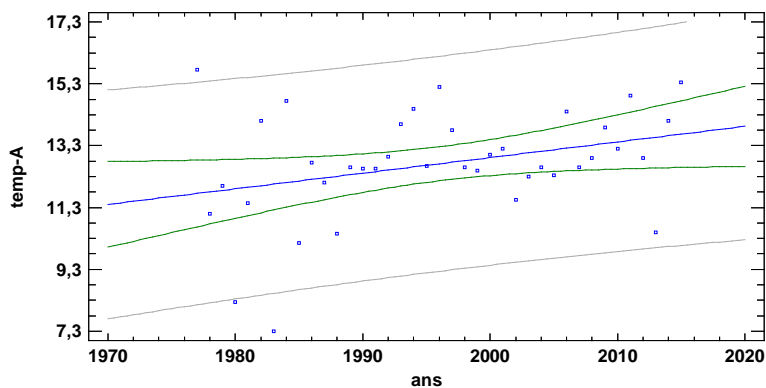
Annexe 4. Régressions linéaires significatives entre les températures et chlorophylle a saisonnières (et annuelles) avec les années. Médianes annuelles



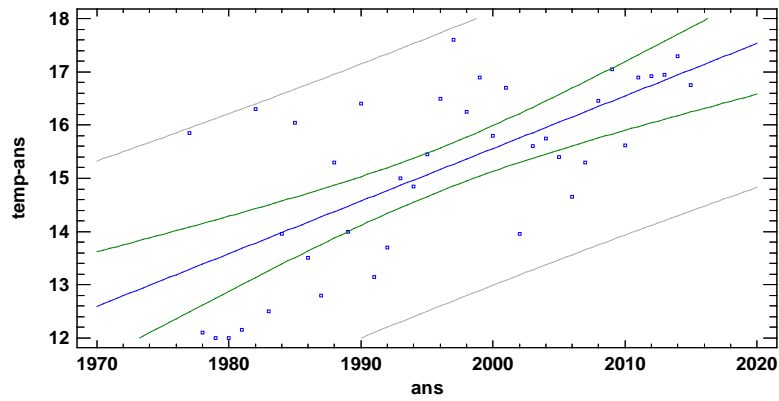
Température au printemps :
 $Temp.P = 0,0659 \times (ans) - 116,52$



Température en été :
 $Temp.E = 0,0223 \times (ans) - 25,15$

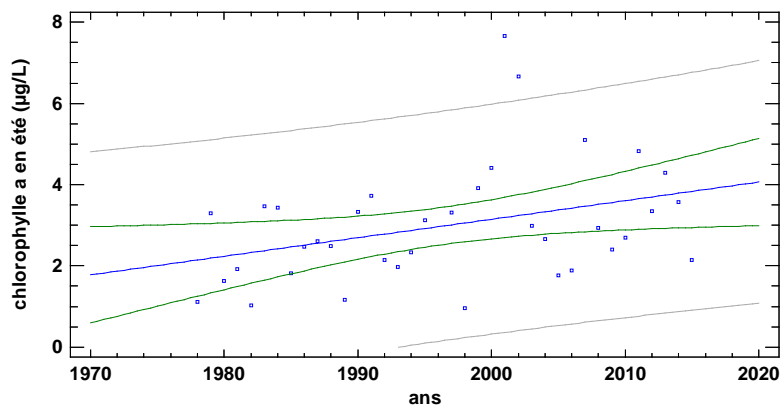


Température en automne :
 $Temp.A = 0,0505 \times (ans) - 88,13$



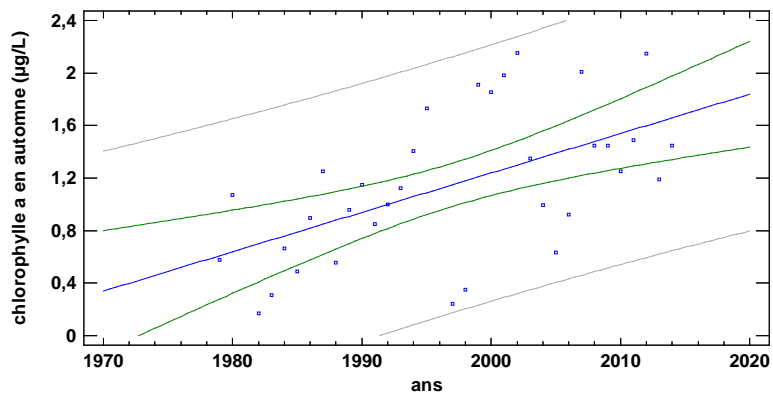
Température sur l'année

$$\text{Temp.année} = 0,0988 \times (\text{ans}) - 182,05$$



Chlorophylle a en été

$$\text{Chla.E} = 0,0456 \times (\text{ans}) - 88,16$$

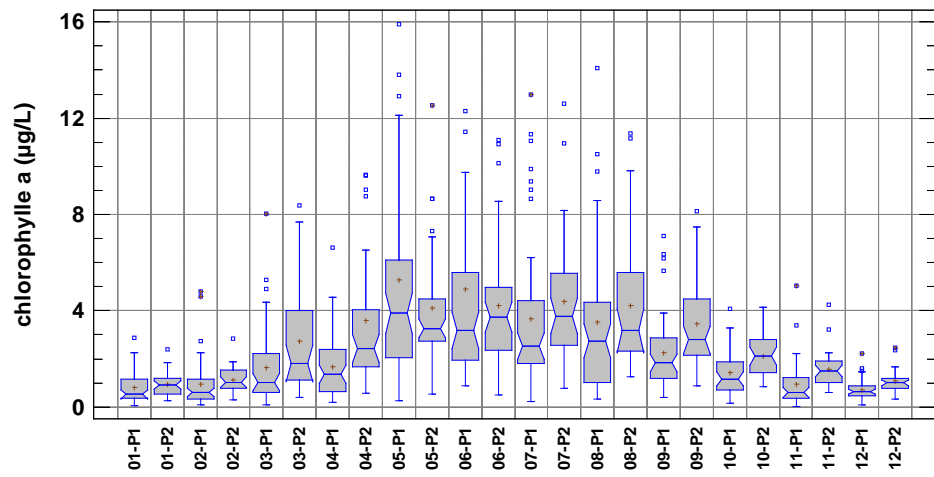
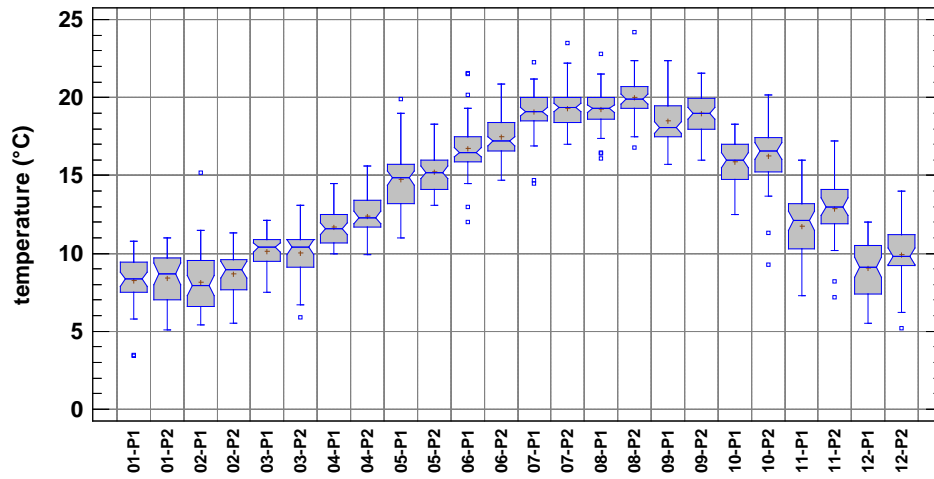


Chlorophylle a en automne

$$\text{Chla.A} = 0,0300 \times (\text{ans}) - 58,82$$

Annexe 5. Comparaison des médianes entre P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015)

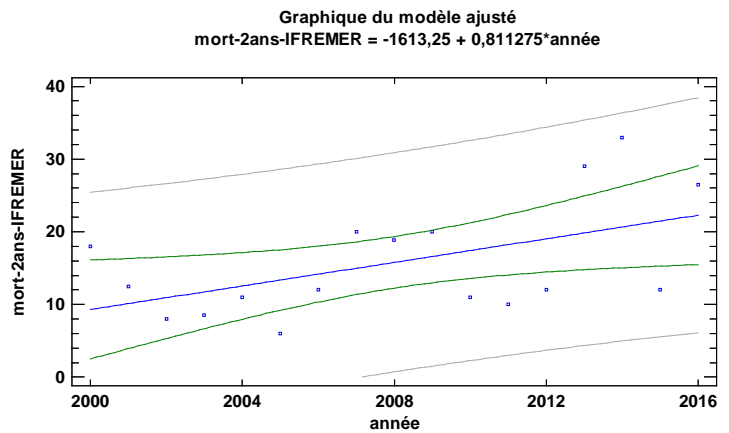
Température (°C)							Test de comparaison des médianes P2/P1 (Kruskal-Wallis)	
saison	mois-	période	n	médiane	LC inf. à 95,0%	LC sup à 95,0%	P	seuil de significativité
hiver	Janv	P1	44	8,35	7,9	0,72	0,72	NS
		P2	36	8,7	7,20	9,370		
	Fév	P1	52	7,95	7,01	9,3	0,10	NS
		P2	32	8,95	7,8	9,6		
	Mars	P1	56	10,4	9,81	10,6	0,82	NS
		P2	35	10,4	9,27	10,68		
printemps	Avr	P1	59	11,6	11,24	12,11	0,0077	1 %
		P2	45	12,3	11,8	12,92		
	Mai	P1	70	14,85	13,72	15,37	0,054	NS
		P2	57	15,2	14,6	15,7		
	Jui	P1	81	16,5	16,31	17,1	0,0014	1 %
		P2	81	17,2	16,81	17,77		
été	Juil	P1	74	19,1	18,8	19,5	0,53	NS
		P2	76	19,385	19,0	19,58		
	Aout	P1	74	19,3	19,0	19,5	0,0015	1 %
		P2	52	19,9	19,43	20,32		
	Sep	P1	70	18,1	17,72	18,9	0,023	5 %
		P2	62	19,0	18,45	19,7		
automne	Oct	P1	52	16,0	15,5	16,78	0,092	NS
		P2	40	16,6	15,65	17,07		
	Nov	P1	54	12,1	11,08	12,77	0,0097	1 %
		P2	38	13,0	12,32	13,81		
	Déc	P1	56	9,1	8,3	10,28	0,072	NS
		P2	33	9,8	9,3	10,9		
année	P1	742	14,9	13,7	15,5	< 0,00001	1 %	
	P2	587	16,4	15,6	16,8			
Chlorophylle a (µg/L)							Test de comparaison des médianes P2/P1 (Kruskal-Wallis)	
saison	mois-	période	n	médiane	LC inf. à 95,0%	LC sup à 95,0%	probabilité	significativité
hiver	Janv	P1	39	0,53	0,39	0,99	0,10	NS
		P2	34	0,93	0,60	1,12		
	Fév	P1	48	0,61	0,45	0,75	0,0023	1 %
		P2	30	1,035	0,78	1,37		
	Mars	P1	47	1,04	0,76	1,60	0,0091	1 %
		P2	35	1,8	1,25	3,54		
printemps	Avr	P1	51	1,36	0,87	1,97	0,0001	1 %
		P2	38	2,43	2,12	3,15		
	Mai	P1	54	3,895	2,27	4,97	0,70	NS
		P2	46	3,27	2,79	3,90		
	Jui	P1	58	3,19	2,37	4,33	0,42	NS
		P2	41	3,74	3,07	4,62		
été	Juil	P1	53	2,54	1,99	3,85	0,049	5 %
		P2	39	3,78	2,98	5,12		
	Aout	P1	54	2,755	1,74	3,56	0,067	NS
		P2	32	3,175	2,65	5,17		
	Sep	P1	49	1,84	1,33	2,59	0,0003	1 %
		P2	39	2,8	2,38	3,61		
automne	Oct	P1	36	1,175	0,83	1,51	0,0005	1 %
		P2	32	2,12	1,45	2,48		
	Nov	P1	42	0,605	0,45	1,02	< 0,0001	1 %
		P2	33	1,51	1,20	1,73		
	Déc	P1	44	0,64	0,55	0,76	< 0,0001	1 %
		P2	27	1,01	0,86	1,19		
année	P1	575	1,48	1,33	1,65	< 0,0001	1 %	
	P2	426	2,2	1,94	2,46			



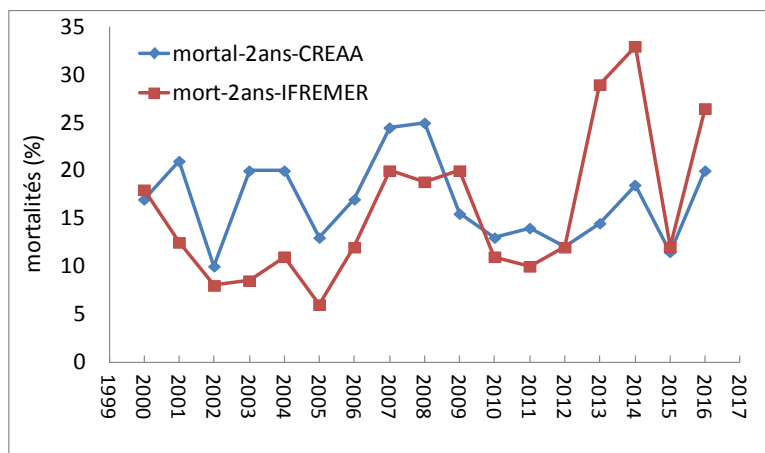
Cycles de température (°C) (haut) et chlorophylle a (bas), mensuels (01 →12) et comparés entre P1 (1977-1991) et P2 (2000-2015). Station de Boyard (référence historique).

Annexe 6. Mortalités des huîtres de 2 et 3 ans des réseaux Creaa (observatoire ostréicole) et Ifremer (Remora et Resco II)

Alors que la régression linéaire des mortalités des huîtres de deux ans en fonction des années, est significative ($p=0,030$ et $R^2 = 29\%$) (<http://www.ifremer.fr/remora/>) (figure ci contre), elle ne l'est pas pour la même classe d'âge de l'observatoire du Creaa (<http://www.creaa.fr/>)

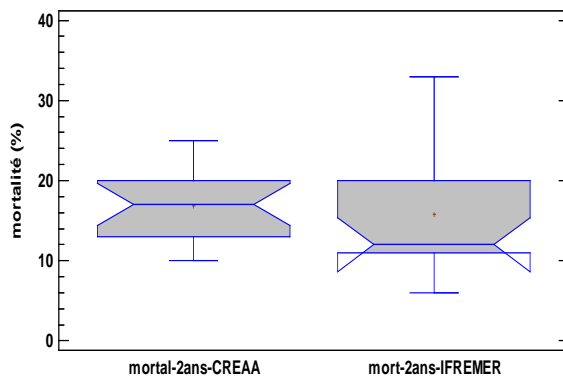


Variabilité interannuelle de la mortalité des huîtres de deux ans dans le BMO. Données issues des observatoires du Creaa (courbe bleue) et de l'Ifremer (courbe rouge)

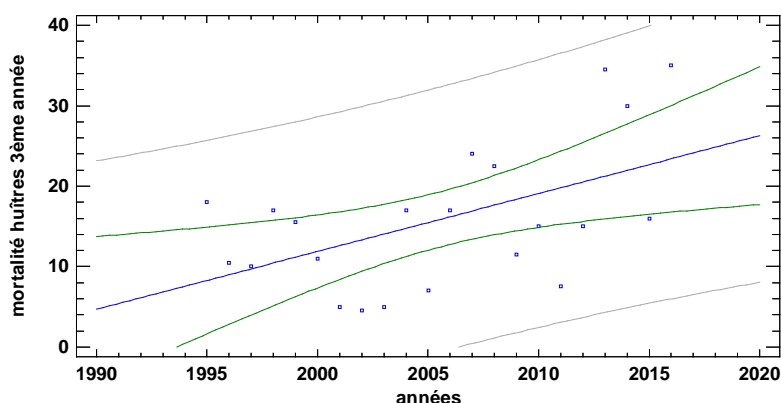


Par contre, les deux séries de mortalité d'huîtres de deux ans (issues des observatoires du Creaa et de l'Ifremer) ne sont pas significativement différentes (Kruskal Wallis ; $p=0,23$).

Les médianes sont respectivement de 12% et 17% pour l'Ifremer et le Creaa, et les moyennes de 15,8% et 16,8%

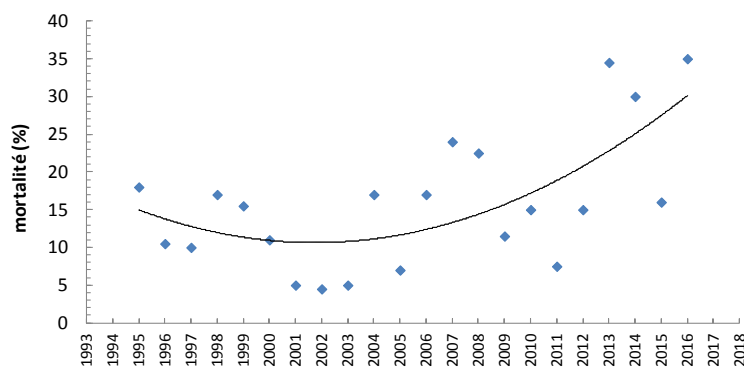


Graphique du modèle ajusté
mortalité huîtres 3ème année = -1429,68 + 0,720779*années



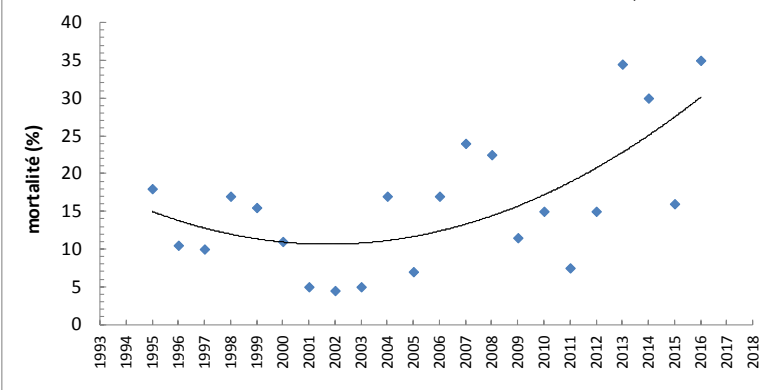
Un modèle de régression (linéaire ou polynomiale - Figure actuelle) est significatif pour les mortalités des huîtres de 3^{ème} année en fonction des années. Base-Creaa

mortalité huîtres 3ème année $y = 0,0958x^2 - 383,45x + 383793$
 $R^2 = 0,4355$



Un modèle de régression (linéaire ou polynomiale - Figure actuelle) est significatif pour les mortalités des huîtres de 3^{ème} année en fonction des années. Base-Creaa

mortalité huîtres 3ème année $y = 0,0958x^2 - 383,45x + 383793$
 $R^2 = 0,4355$



Modèle de régression polynomial (ordre 2) significatif ($R^2 = 0,44$) entre les mortalités d'huîtres de 3^{ème} année et les années (d'après données base Creaa -Observatoire Ostréicole du Littoral Charentais (<http://www.creaa.fr/>))

