Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huitres plates en Bretagne : le projet FOREVER

Rapport intermédiaire 2018

Rédaction : S. Pouvreau[1], H. Cochet[5], S. Gachelin[4], S. Chaudemanche[2], A. Fabien[2]

Contribution :
Ifremer[1] : S. Petton, A. Brossin, T. Guillet, V. Le Roy, M. Huber, I. Queau, C. Di Poï, N. Mérou, I. Arzul, C. Lecadet, JF. Bouget, N. Cochennec, P. Boudry
ESITC[2] : N. Sebaibi, M. Dufeu, A. Gérault
CRC Bretagne Nord[3] : R. Gonzalez, B. Salaun
CRC Bretagne Sud[4]
Cochet Environnement[5]

Résumé

L'huitre plate native des côtes européennes, est une espèce emblématique de Bretagne. Convoitée depuis l'Antiquité, sur-pêchée au 19ème siècle, fleuron de l'ostréiculture au 20ème, elle est désormais menacée de disparition à l'aube du 21ème. Sous l'impulsion de la commission OSPAR mais aussi dans un contexte grandissant de crise écologique et d'érosion de la biodiversité imposant une nécessaire conservation et/ou restauration de nos patrimoines naturels, une alliance européenne réunissant biologistes et gestionnaires a été créée en novembre 2017 à Berlin sous l'égide de l'Agence Allemande de Conservation de la Nature (BFN) avec un seul objectif : favoriser le retour de l'huitre plate sur les côtes. Cette alliance européenne pour la restauration de l'huitre plate (NORA) regroupe désormais plus d'une centaine de scientifiques et de gestionnaires, tous au chevet de cette espèce. En France, cette démarche est assurée par le programme FOREVER ("Flat Oyster Recovery"), démarré en 2018 et financé par le FEAMP pour sa première phase (2018-2020). Le présent rapport fait état de l'avancement du projet.

Au bout d'un an, le programme FOREVER a permis :

- de construire les bases et la méthodologie permettant d'assurer un inventaire le plus précis possible des dernières populations relictuelles d'huitres plates encore présentes en Bretagne.
- d'étudier plus précisément les mécanismes écologiques impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates : abondance et dispersion larvaire, dynamique du recrutement, facteurs environnementaux, effet de la prédation, impact des maladies parasitaires. L'ensemble de ces processus est étudié à la fois en rade de Brest et en baie de Quiberon.
- d'initier une démarche unique en France permettant la conservation et la restauration écologique des derniers bancs. Cette démarche inclue des opérations de communication et de sensibilisation actives associées à des actions pilotes concrètes et facilement transférables de restauration écologique : enrichissement coquillier, semis de naissain et développement de récifs artificiels adaptés à l'espèce.

En savoir plus sur le programme FOREVER et les autres projets européens de conservation et restauration de l'huitre plate : https://noraeurope.eu

FOREVER ne pourrait être réalisé sans le concours des ostréiculteurs en baie de Quiberon et en rade de Brest : Ludovic Tanguy, Michael Tanguy, Mikaël Le Joubioux, Christophe Kerisit, Jean François Taugé et Julien Coïc.

Sommaire

1 INTRODUCTION 6

2 INVENTAIRE DES POPULATIONS RESIDUELLES DE BRETAGNE (ACTION 1) 8

2.1 RECENSEMENT DES BANCS RESIDUELS CONNUS 8
2.1.1 BANCS RESIDUELS DE LA RADE DE BREST 8
2.1.2 BANCS DE LA BAIE DE QUIBERON 10
2.2 AUTRES BANCS RESIDUELS A L'ECHELLE DE LA BRETAGNE 12
2.3 ELABORATION D'UNE FICHE DESCRIPTIVE PAR BANC 13
2.4 DEVELOPPEMENT DE NOUVEAUX OUTILS POUR LA CARACTERISATION DES BANCS D'HUITRES 16

3 DYNAMIQUE D'UN BANC SAUVAGE D'HUITRES PLATES (ACTION 2) 18

3.1 INSTALLATION DE LABORATOIRES SOUS-MARINS DEDIES 19
3.2 ABONDANCE LARVAIRE ET DYNAMIQUE DU RECRUTEMENT 19
3.2.1 ABONDANCE LARVAIRE ET FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX 21
3.2.2 COMPORTEMENT LARVAIRE ET DISTRIBUTION SUR LA COLONNE D'EAU 23
3.2.3 DISPERSION LARVAIRE PAR MODELISATION HYDRODYNAMIQUE 26
3.2.4 VARIABILITE SPATIALE DU RECRUTEMENT A DIFFERENTES ECHELLES 32
3.3 IMPACT DE LA PREDATION (STADE JUVENILE) 38
3.4 IMPACT DES MALADIES PARASITAIRES (STADE ADULTE) 40

4 CONSERVATION ET RESTAURATION ÉCOLOGIQUE (ACTION 3) 43

4.1 COMMUNICATION, SENSIBILISATION ET MESURES CONSERVATOIRES 43
4.2 ENRICHISSEMENT COQUILLIER 46
4.3 SEMIS DE NAISSAINS 47
4.4 DEVELOPPEMENT DE RECIFS ARTIFICIELS ADAPTES A L'HUITRE PLATE 49
4.4.1 FORMULATIONS DES BETONS 50
4.4.2 TEST DE RECRUTEMENT *IN SITU* 52
4.4.3 DESIGN DU MODULE RECIFALE 54

5 CONCLUSION 56

6 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 57

Liste des figures

Figure 1 : Les trois actions du projet français FOREVER (Flat Oyster REcoVERy)..... 7
Figure 2 : Localisation des principaux bancs et gisements d'huitres plates en rade de Brest (Sources : Ifremer/SHOM/IGN/EEA/DDTM)..... 9
Figure 3 : Huitres plates sur banc de maërl au Roz en rade de Brest 9
Figure 4 : Localisation des principaux bancs de la baie de Quiberon et cartographie des densités sur le banc de Penthièvre. 10
Figure 5 : Agrégat d'huitres plates sur banc de Penthièvre (baie de Quiberon). Il s'agit là de la première étape de construction récifale d'une huitrière..... 11
Figure 6 : Inventaire actuel des bancs résiduels à l'échelle de la Bretagne 12
Figure 7 : Organigramme avec l'ensemble des rubriques retenues pour la description d'un banc 14
Figure 8 : Principaux facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates..... 18
Figure 9 : Schéma du laboratoire sous-marin déployé sur les deux sites ateliers de rade de Brest et baie de Quiberon 19
Figure 10 : Cycle biologique d'Ostrea edulis. Les facteurs dont dépend le recrutement sont représentés en bleu clair (schéma adapté de Pineda et al., 2009 ; Pawlik, 1992 ; Pineda et al., 2007). 20
Figure 11 : Relation entre l'abondance larvaire et la température de l'eau : approche comparée entre la rade de Brest (banc du Roz) et la baie de Quiberon (banc du Milieu)..... 22
Figure 12 : Capacité de nage et de chute chez les larves de bivalves. Les vitesses indiquent les ordres de grandeur fréquemment rencontrées dans la littérature scientifique pour les larves de bivalves (toutes espèces confondues). Les valeurs record de 3 cm/s sont rencontrées lors de la nage active vers le fond ("dive-bombing")..... 23
*Figure 13 : Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d'Ostrea edulis en fonction de leur taille. Les valeurs moyennes des vitesses utilisées dans les modèles de dispersion (paragraphe suivant) sont représentées par les droites en pointillés rouges et verts. Graphe (a) : les larves représentées par les points noirs ont une nage « droite » (hélice peu prononcée avec un diamètre inférieur à 1 mm) tandis que les larves représentées par les points gris ont une nage avec des hélices plus prononcées (diamètre compris entre 1 et 5 mm). Graphe (b) : équation de la droite de régression linéaire de la vitesse de chute (en bleu, R2 = 0.741) : y = 0.028*x – 2.15..... 24*
Figure 14 : Concentration larvaire (nombre total de larves/m³) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observés dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 10/07/2018 au fond, à mi-hauteur et à la surface de la colonne d'eau à 3 moments de marée différents : basse mer, mi marée, pleine mer. 25
Figure 15 : Concentration larvaire (nombre total de larves / m³) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observées dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 25/07/2018 à différents niveaux de la colonne d'eau. 26
Figure 16 : Présentation des trois grands types de comportement théorique testés dans le modèle hydrodynamique pour la larve d'Ostrea edulis au cours de sa vie pélagique (de haut en bas : comportement neustonique - comportement intermédiaire - comportement suprabenthique). La courbe en bleu présente la position de la larve dans la colonne d'eau résultante pour chaque comportement. L'exemple présenté ici correspond à une émission théorique des larves en début de vives eaux (augmentation progressive du marnage, courbe noire)..... 27
Figure 17 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 29
Figure 18 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vive-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 30
Figure 19 : Dispersion des larves (n = 30 millions) émises depuis les bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les valeurs sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 31
Figure 20 : Du comportement larvaire au recrutement grégaire : résumé des différents comportements larvaires d'Ostrea edulis en réponse à différents signaux physiques et chimiques. Les comportements sont représentés en rouge, les signaux en bleu (schéma adapté de Brossin, 2018). 32
Figure 21 : Disposition des collecteurs benthiques dans la rade de Brest lors de la campagne 2018 de suivi du recrutement d'Ostrea edulis (Mise à l'eau le 10 juillet 2018 et récupération le 23 juillet 2018). Le positionnement précis a été fait en relation avec les cartes de dispersion larvaire potentielle. 33
Figure 22 : Cartographie du recrutement et histogramme (en médaillon) représentant le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018. Les barres d'erreurs de l'histogramme correspondent aux écarts-types calculés à partir du nombre de naissains fixés sur les 6 coupelles comptées par site. 34
Figure 23 : Recrutement d'Ostrea edulis du 10 au 23 juillet 2018 (nombre de naissains/coupelle) et carte de dispersion au 10ème jour des larves d'Ostrea edulis en période de morte-eau et ayant un comportement intermédiaire. La Figure en médaillon montre la corrélation entre les deux variables. 35
Figure 24 : Recrutement (nombre moyen de naissains par coupelles obtenus sur collecteurs temporaires hebdomadaires) en 5 point de la baie la Quiberon en 2018..... 37

Figure 25 : Résumé de l'expérimentation et des résultats obtenus sur la prédation menée en rade de Brest et baie de Quiberon en 2018. Les photos de droite présentent les dégâts causés par la prédation des araignées de mer (grignotage de la valve inférieure) et par les daurades (coquilles broyées en plusieurs morceaux). 38
Figure 26 : Prévalence des parasites au cours de la saison et dans les différents compartiments environnant les bancs d'huitres (eau, plancton, sédiment et huitres plates). La détection des parasites au sein des différents compartiments est représentée sous forme de trois catégories : Positif (Vert), Faiblement positif (Bleu) et Négatif (Rouge). 41
Figure 27 : Méthodes de conservation et restauration écologique proposées et testées au sein du projet FOREVER. Selon les secteurs, certaines méthodes de restauration sont plus appropriées et l'ensemble de ces méthodes permet donc un mode d'action très complet. 43
Figure 28 : Carte des enjeux écologiques pour le DCSMM : les récifs d'huitres plates, au même titre que les bancs de maërl, les massifs d'hermelles, les herbiers à zostères, les prés salés et les champs de laminaires sont des habitats particuliers côtiers à enjeu fort ou majeur. 44
Figure 29 : Démarches de concertation, de sensibilisation et de communication dans le cadre du projet FOREVER 45
Figure 30 : Colonisation des huitres creuses au bout d'un an et demi après leur dépôt sur le banc du Roz. Photo de gauche : différentes organismes épibiontes (ascidies, éponges, sabelles, crépidules) dont un ormeau - photo de droite : forte abondance d'huitres plates (recrutement 2015 et jeunes naissains du recrutement 2016). 46
Figure 31 : Localisation des semis 2015 à 2018 sur le banc du milieu en baie de Quiberon 48
Figure 32 : Semis de naissains sur le banc du milieu en baie de Quiberon. 48
Figure 33 : Nombre de naissains par support (pour 100 cm², extrait de Hussenot et al., 2014). 49
Figure 34 : Coquille d'huitres de différentes tailles : a. poudre, b. moyenne, c. grande. 50
Figure 35 : Photos de dalles de recrutement (à gauche 0 CH à droite 50 CHg). 52
Figure 36 : Système de cage benthique pour évaluer le recrutement 52
Figure 37 : Résultats du recrutement sur 15 jours sur les différents substrats positionnés en Rade de Brest et Baie de Quiberon et comparaison avec les valeurs de recrutement sur le standard de référence (coupelle chaulée). Les valeurs sont exprimées par cm², pour rappel chaque substrat offrait une surface de 81 cm² 53
Figure 38 : Vue détaillée de la dalle 20g suite au recrutement (les points rouges représentent la présence d'une larve) 54
Figure 39 : Design des récifs (et comparaison avec les coupelles de captage) 55

1 Introduction

En France, l'huitre plate, *Ostrea edulis*, espèce native, autrefois dominante dans la plupart des écosystèmes côtiers, ne subsiste plus que dans quelques milieux restreints notamment en Bretagne et en Normandie (Duchêne et *al*., 2015). Les populations résiduelles encore présentes (Hussenot et *al*., 2014) sont soumises à des menaces croissantes de plus en plus contraignantes si bien que l'espèce et ses habitats disparaitront de nos côtes si aucune action ciblée n'est engagée rapidement.

Sur le plan écologique, les huitres font partie des espèces dites « ingénieur d'écosystème » : elles créent des habitats favorables à l'installation d'autres organismes et augmentent ainsi la biodiversité de leur environnement proche. Parce qu'une population d'huitres présente la capacité de construire de véritables récifs biogéniques calcaires, ce groupe d'espèces constitue l'équivalent tempéré des récifs coralliens tropicaux (Beck et *al*., 2011). Or, au niveau mondial, les récifs d'huitres sont au premier plan des habitats côtiers les plus menacés et une étude récente montre que 85 % des récifs ont été « gravement endommagés voire détruits » dans le monde (Beck et *al*., 2011). C'est notamment le cas en Europe pour l'huitre plate native : répertoriée dans la liste noire des espèces menacées de la convention OSPAR[1] (Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est), elle fait l'objet de mesures de conservation et de restauration ciblées au Royaume-Uni (UK Native Oyster Action Plan[2]), en Allemagne (RESTORE Project[3]) et dans d'autres pays européens. L'ensemble de ces actions européennes de conservation et restauration sont désormais regroupées et promues dans le cadre de l'Alliance Européenne de Restauration de l'Huitre plate (NORA : Native Oyster Restoration Alliance[4], e.g. Pogoda *et al.*, 2019).

En France, force est de constater que, malgré un ensemble d'engagements de l'État (e.g. convention internationale pour la Diversité Biologique en 1992, directive européenne « Stratégie pour le milieu marin » en 2008, stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées en 2012, loi sur la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages en 2016) et malgré son intérêt économique, très peu d'études et/ou d'actions ont été engagées jusqu'à lors pour la conservation de cette espèce et la restauration de son habitat, à l'exception de quelques actions pionnières localisées (Hussenot et *al*., 2014 ; Cochet et *al*., 2015).

Or, la restauration des habitats et des populations d'huitres plates est un objectif dont la portée va au-delà même du simple intérêt pour la conchyliculture en Bretagne et s'inscrit parfaitement dans l'enjeu de croissance bleue envisagé pour notre siècle. Les services écosystémiques rendus par les récifs d'huitres (Volety et *al*., 2014) incluent, en effet, des intérêts connexes pour les ressources halieutiques côtières (e.g. nurserie et zone refuge), pour les activités récréatives et pour la santé de l'écosystème dans son entier (e.g. objectif Natura 2000 en rade de Brest et Parcs marins pour d'autres secteurs).

[1] http://www.ospar.org/work-areas/bdc/species-habitats/list-of-threatened-declining-species-habitats
[2] http://jncc.defra.gov.uk/page-5659
[3] https://www.awi.de/en/science/biosciences/shelf-sea-systems-ecology/main-research-focus/europaeische-auster.html
[4] https://noraeurope.eu

Fleuron de l'ostréiculture bretonne, l'huitre plate, également appelée « Belon » en Bretagne, affichait dans les années 1960 une production de plus de 20 000 tonnes. Celle-ci s'est effondrée dans les années 1970 à 2 000 tonnes suite aux deux maladies parasitaires toujours en vigueur (*Bonamiose* et *Marteiliose*). Elle s'est maintenue ainsi pendant plus de 30 ans, mais suite aux faibles recrutements observés ces dernières années en Baie de Quiberon (Cochet et *al*., 2015), elle a chuté à 500 tonnes en 2015 engendrant des situations financières délicates pour les dernières entreprises spécialisées sur cette espèce. Il faut en effet savoir que, même si des populations résiduelles existent le long des côtes françaises, la production d'huitres plates en France ne repose plus que sur le captage naturel réalisé uniquement sur deux sites en baie de Quiberon et en rade de Brest.

Dans ce contexte, financé per le FEAMP, le programme FOREVER (Figure 1), pour Flat Oyster REcoVERY, vise à poursuivre l'inventaire des principales populations sauvages résiduelles encore présentes en Bretagne (**Action 1**) et détailler au mieux le fonctionnement d'un banc sauvage (**Action 2**). Cet inventaire exhaustif et cette meilleure compréhension de la dynamique des bancs naturels serviront de bases scientifiques pour proposer des mesures concrètes visant à protéger et restaurer ces bancs résiduels (**Action 3**), et ainsi contribuer à pérenniser l'activité de captage et de production de cette espèce native et patrimoniale, tout en assurant pour l'avenir son rôle dans la biodiversité marine de nos côtes. Pour la première année (2018) du projet FOREVER, le présent rapport fait l'état d'avancement de ces 3 actions.

Figure 1 : Les trois actions du projet français FOREVER (Flat Oyster REcoVERy).

2 Inventaire des populations résiduelles de Bretagne (action 1)

L'importance du maintien des bancs pour la pérennité de l'espèce a conduit le projet FOREVER à proposer, dans son action 1, le recensement et la caractérisation des bancs résiduels d'huitres plates à l'échelle du littoral breton. En effet, toute opération de restauration écologique ne peut se faire que sur la base d'une connaissance détaillée de l'état écologique des populations résiduelles, du milieu environnant et d'un diagnostic aussi précis que possible de leur état de santé. Ce diagnostic permettra ainsi d'évaluer, en fonction de caractéristiques de chaque banc, quelles sont les mesures de restauration les plus adaptées qui sont en parallèle expérimentées dans l'action 3. Pour les professionnels de la pêche et de la conchyliculture ainsi que pour les gestionnaires des milieux, l'ensemble de ces acquis permettront une meilleure connaissance du milieu et aideront à la mise en œuvre de mesures de gestion et de restauration de cette espèce native, patrimoniale et garante de la biodiversité côtière.

2.1 Recensement des bancs résiduels connus

Les projets antérieurs PERLE (2011-2014) et EVER (2014) ont permis de dresser un premier inventaire des bancs présents en rade de Brest et en baie de Quiberon. Dans le cadre du programme FOREVER, il s'est avéré nécessaire de poursuivre leur recensement et de le compléter par l'inventaire des autres populations résiduelles de Bretagne.

2.1.1 Bancs résiduels de la rade de Brest

La rade de Brest est l'un des deux seuls sites de captage professionnel de l'huitre plate en France, mais elle joue un rôle secondaire car son naissain est de moins bonne qualité en terme de survie que celui de la baie de Quiberon. En revanche, le naissain y est nettement plus abondant chaque année et cette abondance est moins variable d'une année à l'autre par rapport à la baie de Quiberon. En outre, ce site abrite plusieurs bancs résiduels d'huitres plates (Figure 2) et a été, pour cette raison, au cœur du projet PERLE. Ce programme y a permis d'identifier les principaux bancs d'huitres plates de la rade de Brest, d'acquérir une description de l'environnement hydrologique assez détaillée (sondes multi-paramètres en différents sites, prélèvements périodiques, modélisation hydrodynamique, connectivité, e.g. Bernard et *al.*, 2014 et Petton et *al.*, 2016), une description partielle des habitats et du cycle de reproduction de l'huitre plate (maturation des adultes, abondance de larves, intensité du recrutement, e.g. Duchêne et *al.*, 2014 et Hussenot et *al.*, 2014) ainsi qu'une première caractérisation génétique et sanitaire (e.g. Hussenot et *al.*, 2014 et Arzul et *al.*, 2014). Il convient aussi de noter que ces bancs sont exploités régulièrement par les coquilliers de la rade et semblaient être au plus bas en 2017 (Pouvreau et al., 2018).

Toutes ces informations méritaient cependant d'être complétées dans le cadre de FOREVER pour établir un diagnostic plus précis de l'état des bancs les plus importants et proposer ainsi des pistes de restauration adaptées associées à une gestion raisonnée à long terme de ces bancs relictuels.

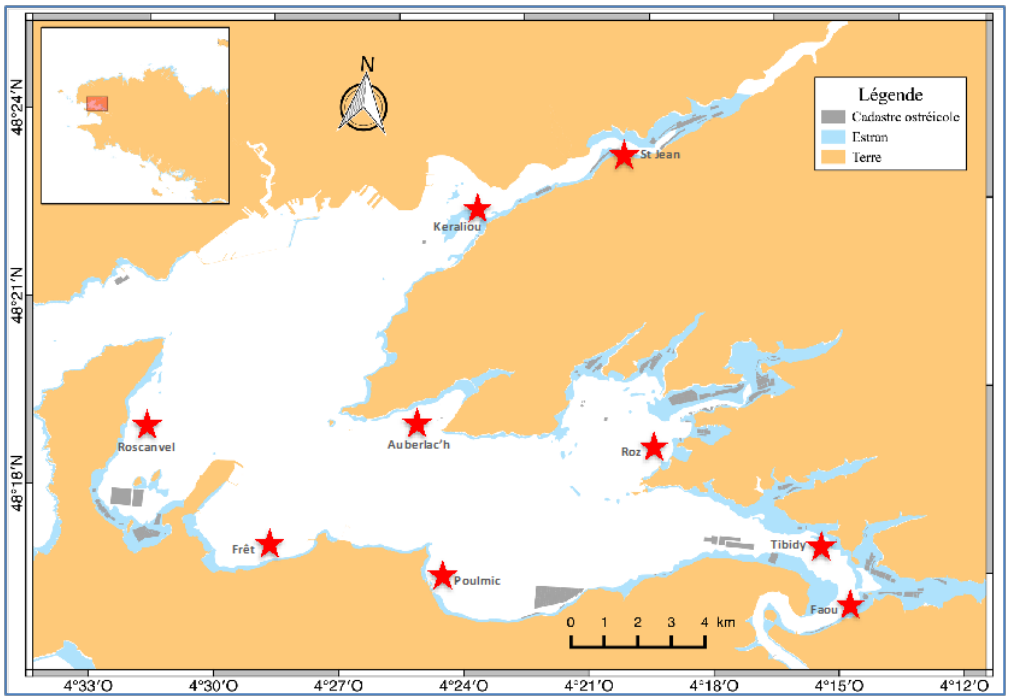


Figure 2 : Localisation des principaux bancs et gisements d'huitres plates en rade de Brest (Sources : Ifremer/SHOM/IGN/EEA/DDTM).

Le projet PERLE (2011-2014) a permis de recenser la plupart des zones présentant en 2012 des densités intéressantes : la baie de Roscanvel, l'anse de l'Auberlac'h, le banc du Roz, la rivière du Faou, les estuaires de l'Aulne et l'Elorn. En raison d'une densité intéressante en huitres plates et d'un biotope remarquable (banc de maërl, figure 3), le banc du Roz présent dans le cantonnement Natura 2000 de la Rade fait déjà l'objet, depuis 2012, d'une AOT (Autorisation d'Occupation Temporaire du Domaine Public Maritime) pour un suivi scientifique dans le cadre de FOREVER.

Figure 3 : Huitres plates sur banc de maërl au Roz en rade de Brest

Cependant les plongées réalisées plus récemment (2017-2018) sur les bancs présentés sur la figure 2 ont permis de constater une réduction importante des densités (notamment pour les bancs de Roscanvel et de Keraliou), probablement en raison d'un effort de pêche accru depuis 2012 lié à un report de l'activité de drague de la coquille St Jacques (compte tenu d'une période de fermeture importante en raison de la contamination par l'algue toxique *Pseudo-Nitschzia*). Cette modification des densités des bancs sur une échelle de 6 ans motive le développement d'outils quantitatifs "rapides" pour cartographier les bancs. Il a donc été décidé de consacrer un effort particulier sur la mise en œuvre de tels outils en 2019 (cf. perspectives de l'action 1).

2.1.2 Bancs de la baie de Quiberon

En baie de Quiberon, les bancs d'huitres plates sont présents sur deux concessions concédées au CRC de Bretagne Sud : il s'agit du banc de Penthièvre et du banc de Men Er Roué dit aussi « banc du milieu » (Figure 4). Ces bancs sont dédiés au maintien d'un stock d'huitres mères essentiel pour pérenniser la reproduction de l'espèce et ainsi assurer l'activité de captage des naissains pour l'ostréiculture (Cochet al., 2015). En effet, la baie de Quiberon, par sa configuration géographique, ses conditions climatiques et sanitaires, est aujourd'hui le principal site de captage naturel de l'huitre plate en France. Chaque année, au moment de la saison de reproduction de l'espèce, une trentaine d'entreprises y pratique l'activité de captage, si bien que cette baie fournit aujourd'hui la quasi-totalité de la production française avec cependant un recrutement très variable selon les années.

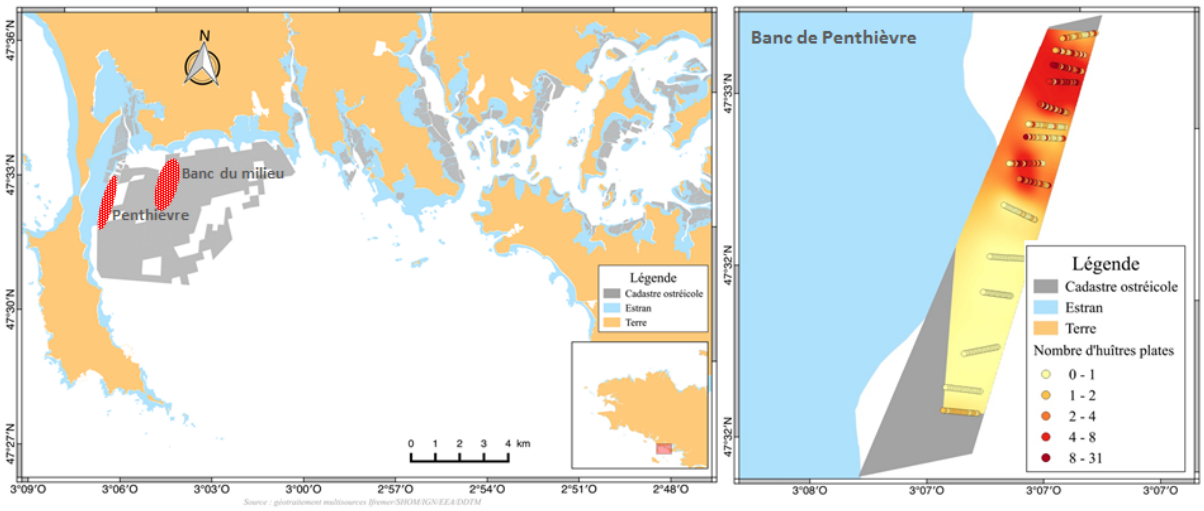


Figure 4 : Localisation des principaux bancs de la baie de Quiberon et cartographie des densités sur le banc de Penthièvre

Les projets EVER (2014) et ESPERANCE (2015) ont permis d'éclaircir les causes qui sont à l'origine de cette variabilité du recrutement en montrant, d'une part, l'influence des conditions hydroclimatiques sur la physiologie générale des populations d'adultes et des larves (e.g. Hussenot et *al*., 2014 ; Cloatre, 2014) et, d'autre part, l'importance du maintien des stocks de géniteurs pour assurer une activité de captage régulière et pérenne (e.g. Cochet et *al*., 2015).

Comme pour la rade de Brest avec le programme PERLE, ces premiers enseignements restaient à consolider et le diagnostic devait être poursuivi afin de hiérarchiser les causes de la variabilité du recrutement de l'huitre plate dans cet écosystème afin de fournir les

meilleures pistes pour assurer, en concertation avec la profession ostréicole, une gestion raisonnée à long terme des bancs sauvages.

Au cours de cette première année du projet, l'objectif a été de compléter le recensement du banc de Penthièvre et de poursuivre l'inventaire des gisements d'huitres plates environnants potentiellement contributeurs au recrutement général de la baie.

Sur le banc de Penthièvre, de 2015 à 2018, des expertises en plongée (2 x10 cadrats de 1 m^2 sur des transects de 100 mètres) ont permis une évaluation précise des densités (figure 5). Il en ressort que les huitres sauvages sont cantonnées exclusivement dans le nord du banc avec des densités relativement élevées (7-10 individus/m^2) et la présence de petites constructions récifales d'huitres (Figure 5). Mais il convient d'insister sur le fait que cette zone à haute densité représente moins de 20 % de la surface totale du banc de Penthièvre. Sur tout le reste du banc, les densités en huitres sont nulles et le recrutement récent quasi inexistant.

Figure 5 : Agrégat d'huitres plates sur banc de Penthièvre (baie de Quiberon). Il s'agit là de la première étape de construction récifale d'une huitrière

Le banc de Men Er Roué appelé communément banc du milieu est un banc régulièrement entretenu par la profession ostréicole. Afin de renforcer le stock d'huitres mères, il fait l'objet depuis 2015 d'un réensemencement annuel en naissains de la part des ostréiculteurs de la baie de Quiberon. Cette action de restauration originale en France et en Europe est détaillée dans l'action 3. En 2018, différentes vidéos ont été réalisées sur ce banc à des fins de communication. En 2019, il est prévu de mettre en œuvre un suivi géoréférencé des différents semis d'huitres réalisés sur ce banc afin de vérifier sur une échelle pluriannuelle la réinstallation du banc et de la biocénose associée.

2.2 Autres bancs résiduels à l'échelle de la Bretagne

Des recherches bibliographiques et des enquêtes de terrains sont actuellement en cours et permettent de démarrer un inventaire des bancs résiduels à l'échelle de la Bretagne - de la baie du Mont Saint-Michel à la rivière de Pénerf (Figure 6).
A l'échelle du Mor Braz (de la presqu'île de Quiberon à l'estuaire de la Vilaine), une première collecte de données auprès des professionnels a permis de localiser les bancs résiduels suivants :

- Le banc des pêcheurs au sud de la baie de Quiberon. Ce banc est ouvert à la pêche deux jours/an et la récolte annuelle s'élève de 500 kg à 1 tonne ;
- Les bancs semi découvrants (à grands coefficients de marée) des rivières de Crac'h et de Saint-Philibert ;
- Les bancs résiduels et éparses du Golfe du Morbihan, faisant *a priori* l'objet d'un braconnage significatif selon les témoignages locaux empêchant son rétablissemlent ;
- Le banc du Grand Mont en rivière de Pénerf, réensemencé dans les années 2000 par des géniteurs de la baie de Quiberon.

Ces bancs feront l'objet d'un diagnostic plus précis en 2019 et 2020.

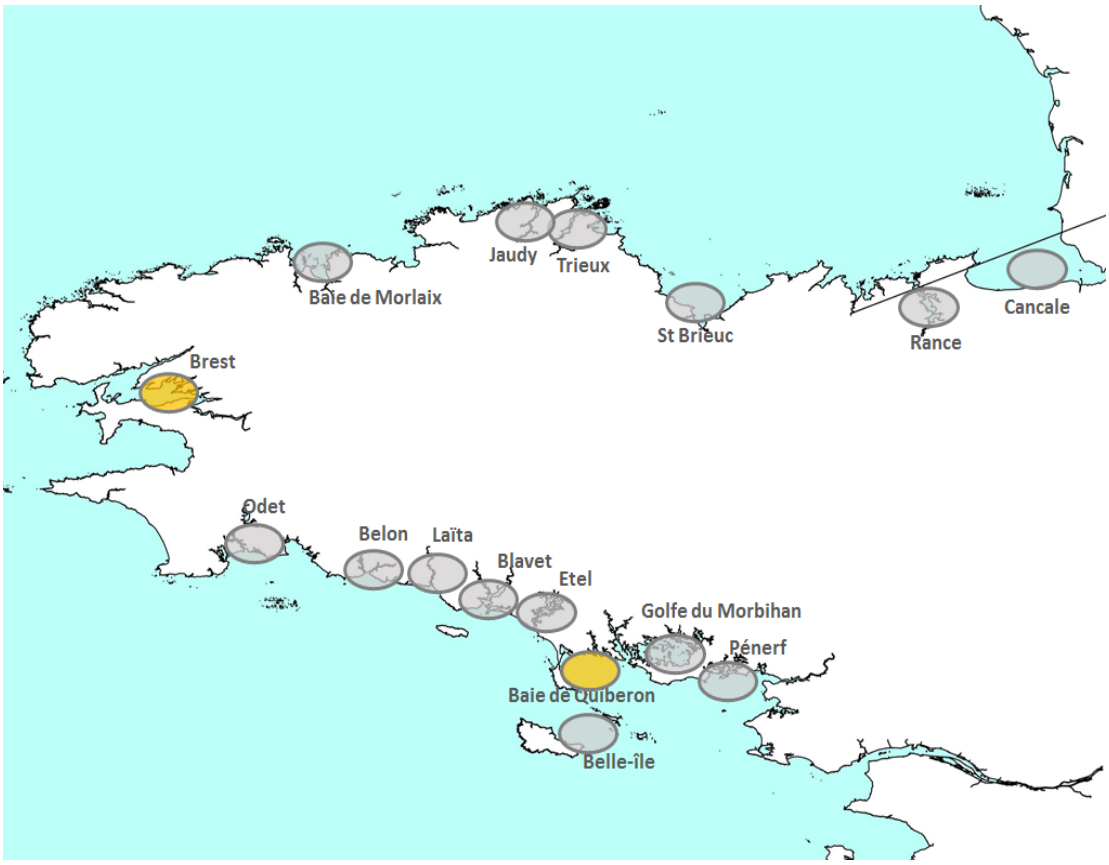


Figure 6 : Inventaire actuel des bancs résiduels à l'échelle de la Bretagne

Ce travail de recensement va être renforcé, de mars à juin 2019, par la participation d'un groupe d'étudiants de l'Agrocampus Ouest dans le cadre d'un CPI (Conduite de Projet Innovant, Master 1, Pôle Halieutique). Les étudiants, encadrés par le CRC de Bretagne Sud, l'Ifremer (LEMAR) et Cochet environnement auront pour objectif de lister puis de

cartographier l'ensemble des bancs résiduels d'huitres plates présents en Bretagne au moyen d'enquêtes téléphoniques et d'interviews de terrain. Il est prévu de construire cette enquête sur la base des contacts suivants : Comités des Pêches (Régionaux et Départementaux), services de la DDTM, Comités Régionaux de la Conchyliculture (Sud et Nord), syndicats de conchyliculteurs, associations de pêcheurs à pied professionnels et plaisanciers, associations de plongées, services de criées, gestionnaires du milieu (parcs naturels, zone natura 2000…).

A l'issue de ce travail de recensement et d'enquête, des suivis de terrain (en plongée ou sur estran lors des vives-eaux) seront ensuite mis en oeuvre sur les bancs jugés les plus remarquables. Ces suivis viseront à réaliser un état démographique, écologique, sanitaire et génétique de chaque banc. Il est prévu de consigner l'ensemble de ces informations sous la forme d'une fiche descriptive, dont le détail est présenté dans le paragraphe ci-dessous.

2.3 Elaboration d'une fiche descriptive par banc

Chacun des bancs identifiés au cours de l'action 1 fera l'objet d'une fiche descriptive à l'issue du projet. L'ensemble de ces fiches pourrait d'ailleurs préfigurer l'édition d'un atlas des populations résiduelles à des fins de conservations.

De premières visites de terrain au cours de l'année 2018 ont permis d'évaluer la nature et l'état potentiel des différentes populations (Tableau 1) et d'établir les rubriques et les champs essentiels à intégrer dans la fiche. La figure 7 reprend sous la forme d'un organigramme ces différentes rubriques :

- **Indication de localisation (avec possibilité de confidentialité) :**
  - Lieu-dit
  - Coordonnées GPS (centre du banc)
  - Photos (prises de vues générales)
  - Modalités d'accès
- **Indicateurs patrimoniaux :**
  - Historique connu d'exploitation
  - Statut actuel (banc sauvage/banc sauvage exploité/cultivé/restauré)
  - Intérêt potentiel (pêche, ostréiculture, cueillette, sanctuaire...)
- **Indicateurs d'habitat :**
  - Biotope général (baie, vasière, ancien parc, rivière...)
  - Caractéristique hydrologique (température, salinité, turbidité)
  - Profondeur (par rapport au zéro hydrographique)
  - Sédiment
  - Densité en substrat dur pour recrutement
  - Espèces associées principales présentes
- **Indicateurs démographiques :**
  - Superficie (périmètre de présence)
  - État de la formation récifale (individus isolés ou niveau d'agrégation, photos)
  - Élément d'appréciation de la densité (valeurs maximales, valeurs moyennes, photos)
  - Élément d'appréciation de la mortalité (pourcentage moyen sur 30 individus)
  - Gamme de taille/poids d'un échantillon aléatoire (n=50)
  - Intensité du recrutement (n-1)
  - Caractéristiques génétiques*

- Diagnostic pathologique*
- Présence de prédateurs

- **Recommandations générales :**
  - Préservation en l'état
  - Classification à la DCSMM
  - Statut particulier (interdiction de pêche, sanctuarisation)
  - Programme de restauration prioritaire

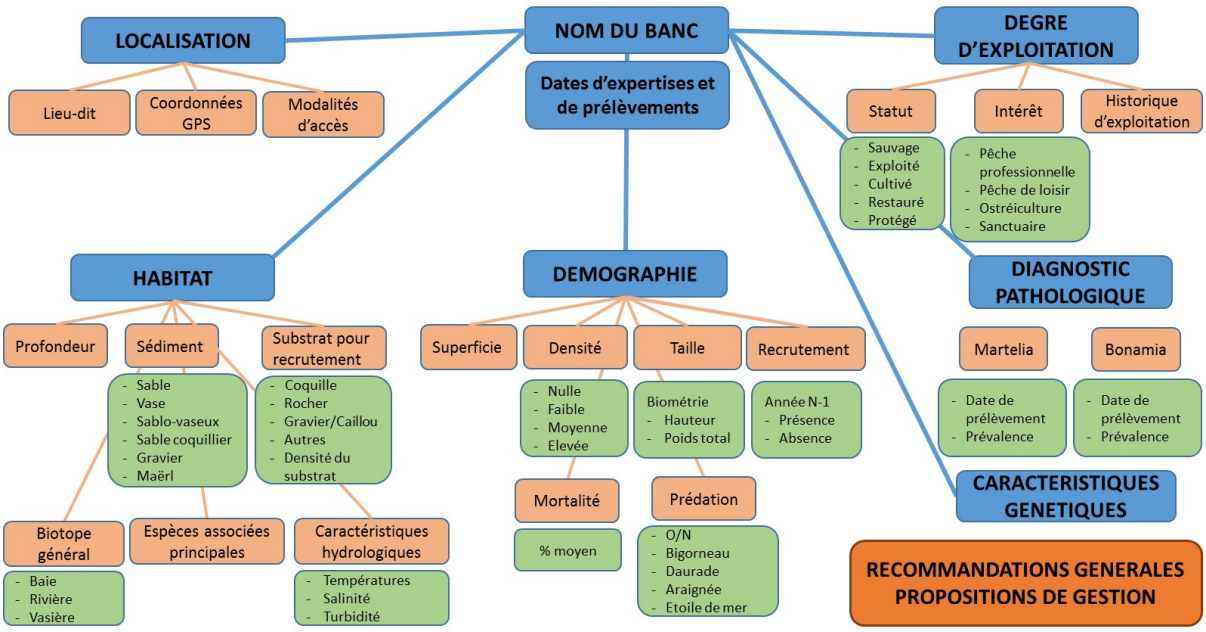


Figure 7 : Organigramme avec l'ensemble des rubriques retenues pour la description d'un banc

Les caractérisations sanitaires et génétiques sont établies à partir d'un prélèvement maximum de 50 individus.

- Les animaux sont analysés en PCR afin d'établir la prévalence et les niveaux d'infection par les parasites protozoaires des genres *Bonamia* et *Marteilia*. Les animaux détectés infectés feront alors l'objet d'analyses de séquençage afin d'évaluer la diversité des parasites présents et d'analyses histologiques afin de préciser leur distribution dans les différents tissus de l'animal. Le niveau de prévalence de ces parasites peut être un paramètre intéressant en matière de restauration.

- L'analyse de la diversité et de la structure génétique est réalisée par une approche génomique des populations utilisant des marqueurs de type SNPs, déjà développés et utilisés dans d'autres études. L'analyse de ces marqueurs sous sélection pourra potentiellement mettre en évidence des processus d'adaptation locale des populations à leurs environnements, et donc aider au choix des populations d'intérêt pour la conservation, la restauration ou la sélection (Bromley et *al*., 2016).

Tableau 1 : De l'huitre isolée à la création d'une huitrière : ce tableau montre différents cas de Figures observés au cours de l'année 2018 lors des premières campagnes d'investigation sur le terrain (photos : S. Pouvreau / Ifremer)

Huitres isolées roulantes : Il s'agit d'huitres plates seules d'âge varié. Elles sont généralement enfouies partiellement dans le sédiment et sont à même d'être chassées par les coups de mer. Les sédiments peuvent être vaseux à sableux.	
Huitres implantées : Il s'agit d'huitres plates qui se sont fixées sur un substrat dur enfoui dans le sédiment. Elles s'élèvent alors à quelques cm du fond. Leur état étant plus stable, elles peuvent faire l'objet d'un recrutement secondaire permettant le démarrage d'une colonie.	
Formation récifale : Bien implantée, et ayant fait l'objet de plusieurs vagues de recrutement, la colonie peut alors se composer d'une dizaine d'individus dont l'organisation spatiale constitue une petite construction récifale s'élevant à plus de 20 cm au-dessus du sédiment et dépassant 1 kg. Ces mini-récifs sont stables et résistent aux coups de mer. Il constitue la première étape d'une huitrière.	

Colonie sur rocher : Sous certaines conditions, des rochers (blocs) peuvent servir de support initial facilitant l'implantation et la stabilisation d'une colonie d'huitres plates. Les huitres sont en forte densité et l'ensemble dépasse 50 cm et 50 kg. De telles structures sont très stables et les huitres sont protégées de certains prédateurs.	
Huitres en association : Une autre alternative pour l'huitre plate est de s'installer sur un récif déjà existant crée par d'autres espèces ingénieurs d'écosystèmes (ici en association avec l'huitre creuse). Là aussi, la structure bio-construite massive est très stable et la prédation limitée.	

2.4 Développement de nouveaux outils pour la caractérisation des bancs d'huitres

Au cours de la première année du projet, il s'est avéré que le recensement quantitatif des bancs d'huitres plates constitue un enjeu d'importance, soit pour mieux cartographier les bancs résiduels existants (limite du banc, densité), soit pour suivre la restauration d'un banc ciblé (densité d'un semis, implantation de récifs). Il s'avère aussi que la plupart des bancs sont subtidaux avec une limite haute proche du zéro hydrographique. Par ailleurs, leur positionnement en milieu plus ou moins turbide peut compliquer les estimations en plongée, qui d'une façon générale restent des estimations semi-quantitatives voire qualitatives.

Il a donc été décidé de tester en 2019 des méthodes de détection et de cartographie des populations d'huitres plates en utilisant des outils acoustiques. Il faut savoir que les huitres plates ont tendance à se fixer entre elles et peuvent former de petits récifs allant jusqu'à 10 cm de hauteur. L'idée est donc de tester différents sondeurs :

- Le système ROXANN qui est un sondeur monofaisceau 200 kHz exploitant l'écho et le double-écho du fond pour caractériser ce fond marin (dureté et rugosité) ;
- En parallèle, avec les moyens de l'ENSTA Bretagne (multifaisceaux ou système tracté avec sonar latéral), il s'agira de conforter et d'améliorer la précision de la cartographie avec des levés SMF EM2040C (400 kHz CW pour la bathymétrie et 200 kHz CW long pour la réflectivité) ;

- D’autres systèmes seront aussi testés, comme le SIMRAD EK80, fournissant une réponse spectrale plus complète comparativement au système ROXANN.

L’analyse des résultats consistera à confronter les jeux de données issus des différentes techniques acoustiques. Une vérité terrain sera disponible à l’aide de comptage manuel et/ou des vidéos sur des quadras réalisées par plongée sous-marine. Ces tests seront réalisés tout d’abord sur les deux bancs les plus connus (banc du Roz en rade de Brest et banc du milieu en baie de Quiberon), mais selon l’avancement de la méthodologie d’autres bancs pourraient être expertisés.

3 Dynamique d'un banc sauvage d'huitres plates (action 2)

L'objectif de l'action 2 du programme FOREVER est d'analyser, d'un point de vue écologique, les éléments essentiels impliqués dans la dynamique d'un banc sauvage d'huitres plates. Ces éléments sont rappelés sur la figure 8. Les facteurs anthropiques mis en cause dans cette dynamique seront, en partie, abordés dans l'action 3, notamment les facteurs liés à la dégradation de l'habitat.

L'action 2 a la particularité d'être menée, de façon parallèle, sur les deux sites atelier du projet FOREVER : le banc du Roz en rade de Brest et le banc du Milieu en baie de Quiberon. Ces deux bancs sont considérés comme d'importants contributeurs du recrutement (et donc du captage pour les professionnels) dans ces deux écosystèmes (Hussenot et *al*., 2014 ; Alimou, 2017 ; Cochet et *al*., 2016). Le recrutement étant un processus charnière dans le repeuplement (Pineda et *al*., 2007), la sélection d'un site stratégique clé pour des opérations de restauration peut de manière significative accélérer le processus de recolonisation d'un milieu (Smith et *al*., 2015). La bonne connaissance de ces deux bancs constitue donc un nécessaire préalable. Ces bancs présentent d'autant plus d'intérêt qu'ils sont situés sur une zone Natura 2000 en rade de Brest et sur une concession ostréicole collective (banc du milieu) en baie de Quiberon, ce qui devrait faciliter les opérations de conservation ou de restauration.

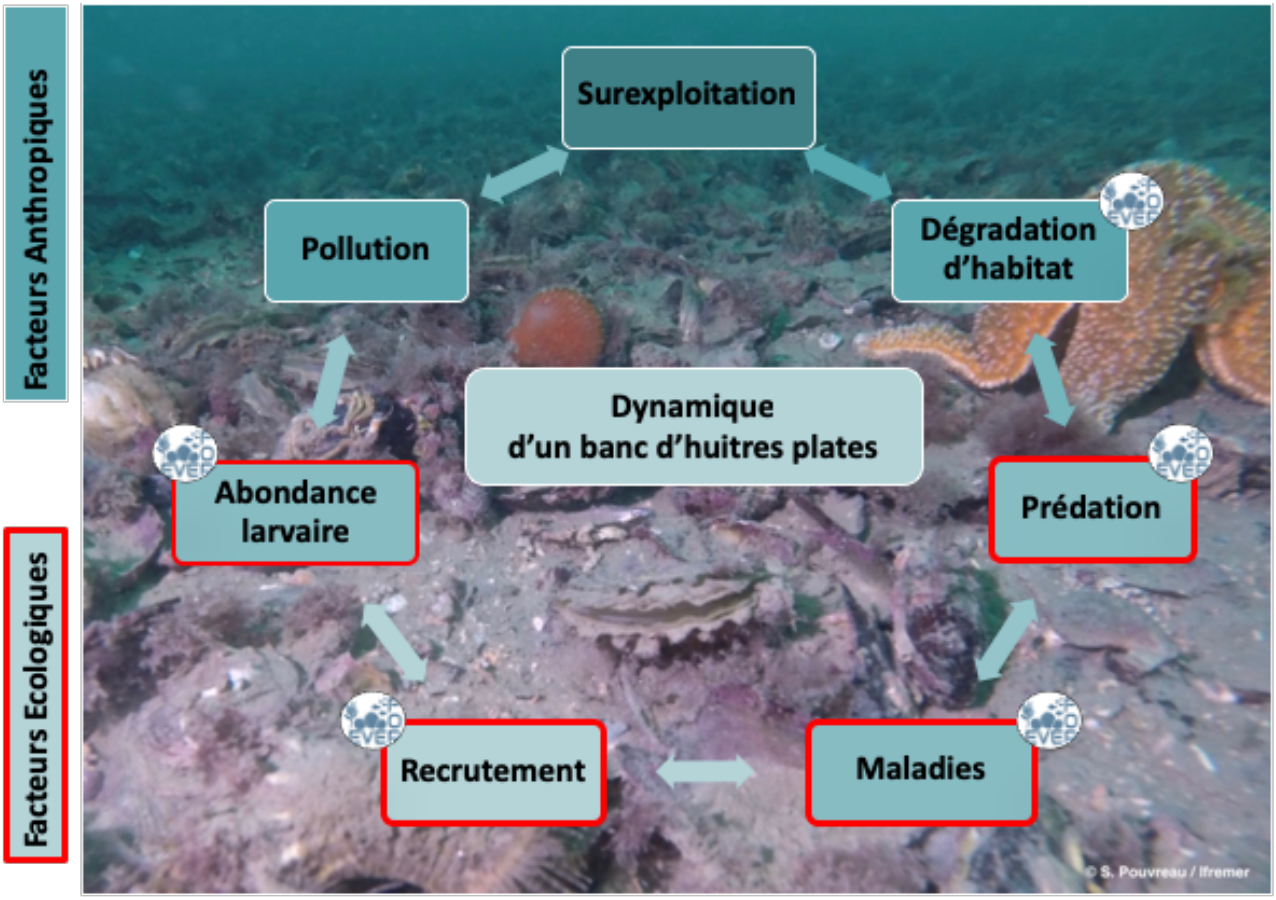


Figure 8 : Principaux facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates

3.1 Installation de laboratoires sous-marins dédiés

Afin de suivre les facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates (action 2) et de développer et tester les méthodes de restauration proposées dans l'action 3, un site expérimental appelé "**laboratoire sous-marin**" a été installé au sein des bancs dans chacun des deux sites ateliers : la rade de Brest et la baie de Quiberon. Ce laboratoire, de 250 m^2 (50m x 50m), est identifié en surface par 4 bouées, dont une, à la croix de St-André, indique la présence de sondes Température/Salinité/Pression et Fluorimétrie avec enregistrement en continu (une acquisition toutes les 20 minutes) de type SAMBAT, STPS (© NKE) ou ECOFLNTU.

Au sein de chacun de ces laboratoires sous-marins sont suivis (figure 9) :

- Des paramètres hydrologiques dont la liste est présente dans le tableau 1. Leur fréquence d'acquisition est précisée pour chacun des deux sites (action 2, § 3.1.1) ;
- Les concentrations larvaires (action 2, § 3.1.1) ;
- Le recrutement (action 2, § 3.1.4) ;
- La prédation, la mortalité et la croissance de naissains (action 2, § 3.2) ;
- Le recrutement sur différents matériaux et sur récifs (action 3).

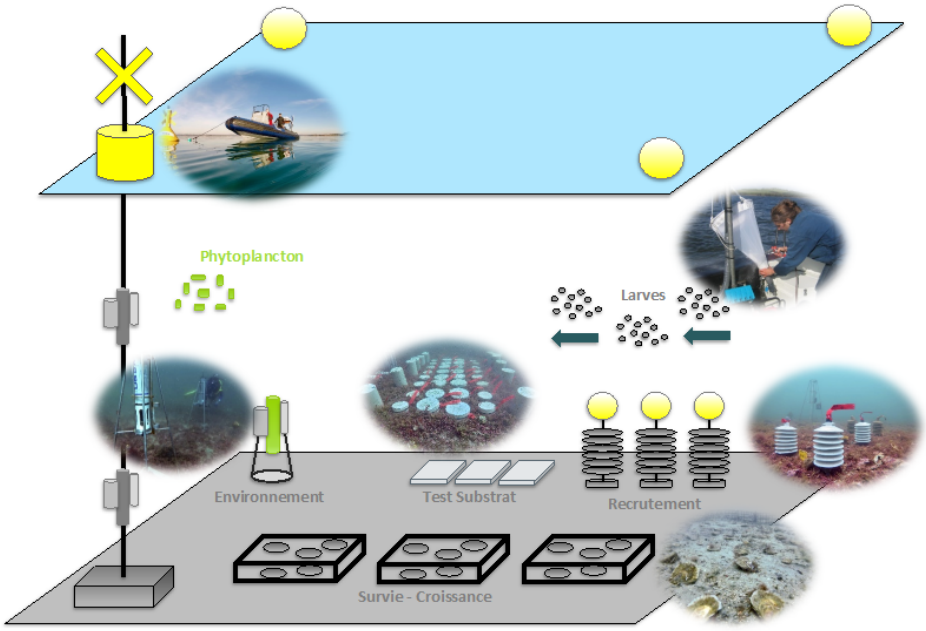


Figure 9 : Schéma du laboratoire sous-marin déployé sur les deux sites ateliers de rade de Brest et baie de Quiberon

3.2 Abondance larvaire et dynamique du recrutement

Dans le monde du vivant, le recrutement représente le nombre d'individus nouvellement arrivés au sein d'une population. Chez les invertébrés marins benthiques et fixés comme les huitres, il représente le nombre d'individus post-larvaires ayant survécu jusqu'à une taille spécifique après leur fixation au cours d'un laps de temps donné (Roegner, 1991). C'est une étape clé dans la dynamique de population d'un banc d'huitres. Il est le résultat d'une chaine de facteurs complexes représentés sur la Figure 10 ci-dessous.

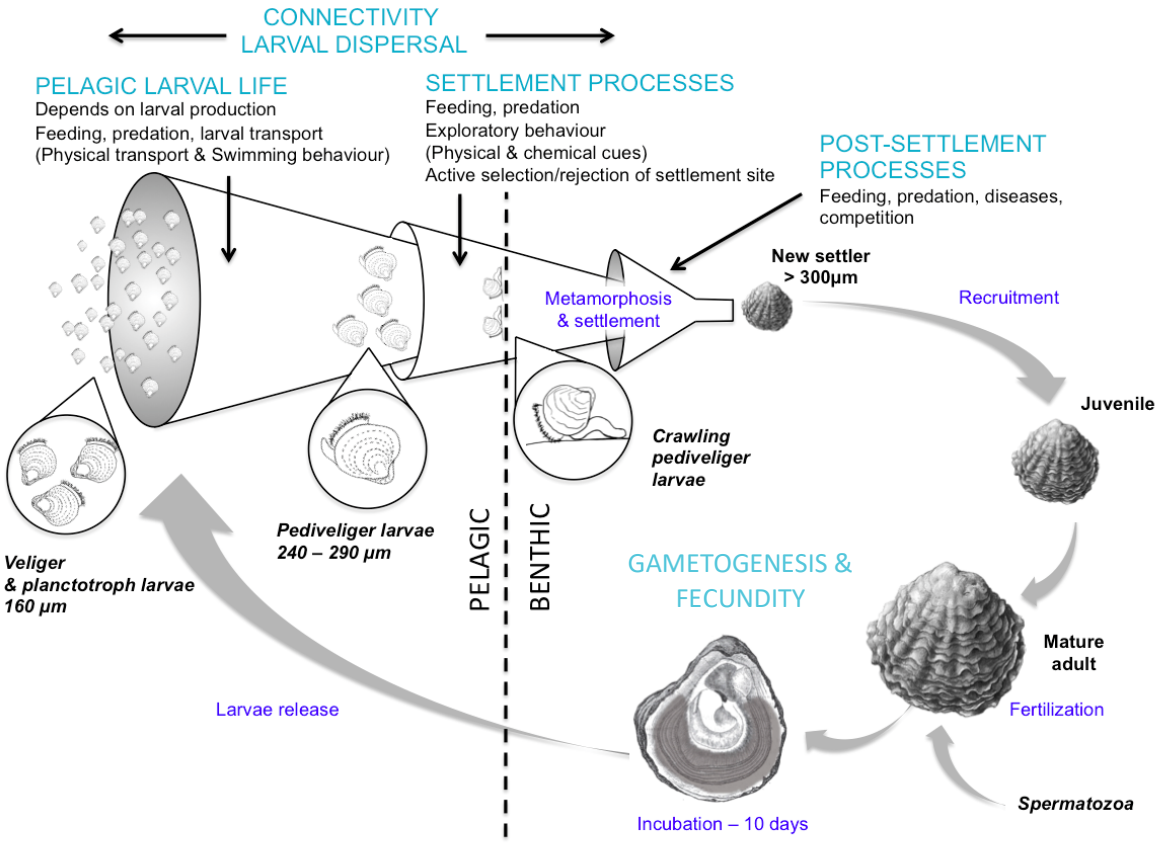


Figure 10 : Cycle biologique d'*Ostrea edulis*. Les facteurs dont dépend le recrutement sont représentés en bleu clair (schéma adapté de Pineda et *al.*, 2009 ; Pawlik, 1992 ; Pineda et *al.*, 2007).

Cette chaine de facteurs peut se décomposer en 3 phases majeures complémentaires composées chacune de différentes étapes : **(1) la gamétogénèse** contrôlant la fécondité et la période de ponte des adultes puis l'incubation dans le cas de l'huitre plate, **(2) la vie larvaire pélagique** et notamment l'abondance, la survie et le transport larvaire et enfin **(3) l'installation** sur le substrat intégrant la recherche, la colonisation, la fixation et la métamorphose.

Chaque étape est dépendante de la précédente : le nombre de larves survivantes à l'issue de la dispersion larvaire dépend du nombre de larves émises par les géniteurs (huitres mères), de la nourriture disponible, de la prédation et du transport larvaire. Le recrutement est aussi directement lié aux processus de fixation. Cette étape implique une série d'évènements et de changements morphologiques via la métamorphose qui permettent à la larve fixée d'acquérir des capacités appropriées à son nouveau mode de vie benthique. Ce processus commence donc avec le début d'un comportement de recherche d'un site de fixation et se termine avec la métamorphose (Rodriguez et *al.*, 1993). Le nombre de larves qui se fixent et qui vont survivre dépend directement des comportements préalables exploratoires des larves, de la nourriture disponible, mais aussi des processus précoces de sélection intervenant juste après la fixation (Pineda et *al.*, 2009). Toutes étapes sont *in fine* décisives dans la dynamique d'un banc sauvage.

Dans le cadre de l'action 2 du programme FOREVER, on vise à compléter nos connaissances sur ces 3 phases et ce dans deux milieux différents : la rade de Brest et la baie de Quiberon.

On s'intéresse plus particulièrement à :

- déterminer la fenêtre environnementale idéale (§ 3.1.1.) pour l'apparition des larves et leur développement jusqu'à la fixation : la température de l'eau est-elle le seul facteur explicatif de l'apparition des larves et de leur survie ?

- mieux évaluer le rôle du comportement larvaire (§ 3.1.2) et son impact dans les capacités de dispersion des larves (§ 3.1.3) : la larve a-t-elle un véritable comportement qu'il lui permettrait d'éviter en partie la dispersion liée à la circulation hydrodynamique ?

- identifier les mécanismes ultimes mises en œuvre lors de la prospection et de la colonisation du substrat et expliquant la variabilité spatiale du recrutement (§ 3.1.4) à différentes échelles ?

3.2.1 Abondance larvaire et facteurs environnementaux

L'objectif de cette sous-action est de poursuivre tout au long du programme FOREVER l'acquisition des données tant sur le plan pélagique (abondance larvaire, taux d'évolution) que benthique (dynamique estivale du recrutement sur collecteurs benthiques) au cours des étés de 2018 à 2020. Ces nouveaux suivis viendront compléter les suivis acquis depuis 2012 et permettront ainsi de disposer d'une base de données unique de 8 années consécutives sur deux secteurs (rade de Brest et baie de Quiberon). L'analyse de cette base de données en relation avec les facteurs environnementaux également disponibles sur ces mêmes secteurs (température, salinité, pH, courant, fluorescence in vivo, chlorophylle *a*, abondance et composition phytoplanctonique dont picoplanctonique) permettra d'identifier les fenêtres environnementales les plus favorables au recrutement de l'espèce et les grands déterminants responsables de la variabilité interannuelle et intra-saisonnière du recrutement de l'huitre plate.

En 2018, l'ensemble des suivis a été mené (facteurs environnementaux, abondance larvaire, recrutement) de front sur les deux sites ateliers (Tableau 2, page suivante).

A titre d'exemple, la figure 11 montre les relations entre la température de l'eau et l'abondance larvaire : les larves apparaissent dans l'eau dès le seuil thermique de 17°C franchi et disparaissent au cours de l'été si les températures repassent en dessous de ce seuil. Ce genre de corrélation entre facteurs environnementaux et abondance larvaire sera recherché sur l'ensemble de la base de données par différents types analyses statistiques dans le cadre d'un contrat postdoctoral (2019-2020).

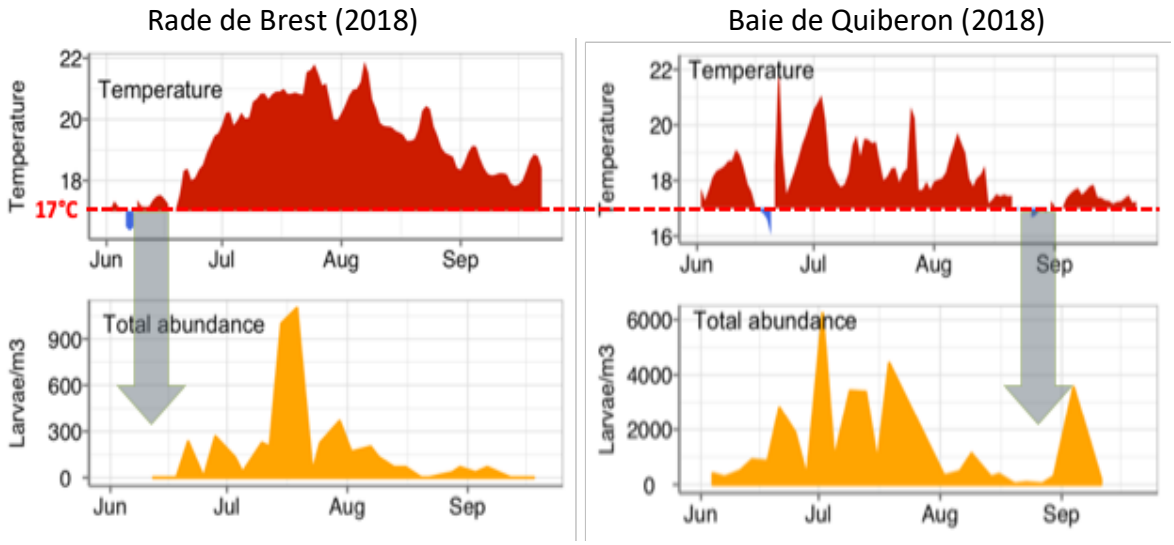


Figure 11 : Relation entre l'abondance larvaire et la température de l'eau : approche comparée entre la rade de Brest (banc du Roz) et la baie de Quiberon (banc du Milieu)

Tableau 2 : Liste des paramètres météorologiques, hydrologiques et biologiques disponibles sur les deux sites d'étude FOREVER et servant à l'analyse des conditions favorables à la vie larvaire et au recrutement

	Rade de Brest	Baie de Quiberon
Paramètres météorologiques		
Indice de régime de temps	*journalier*	*journalier*
Température de l'air	*journalier*	*journalier*
Pluviométrie	*journalier*	*journalier*
Vent	*tri-horaire*	*tri-horaire*
Paramètres hydrologiques		
Température de l'eau	*infra-horaire*	*infra-horaire*
Salinité	*infra-horaire*	*infra-horaire*
Turbidité	*infra-horaire*	*infra-horaire*
Fluorescence in vivo	*infra-horaire*	*infra-horaire*
pH	*infra-horaire*	-
Chlorophylle a	*bimensuel*	*bimensuel*
Flore totale	*bimensuel*	*bimensuel*
Cytométrie	*bimensuel*	*bimensuel*
Paramètres biologiques		
Abondance larvaire	*bihebdomadaire*	*bihebdomadaire*
Recrutement	*bimensuel*	*bimensuel*

Perspectives 2019 :

- Poursuite des acquisitions de données météorologiques, hydrologiques et biologiques sur les deux sites d'étude FOREVER.

- Traitement original des données environnement-larves-recrutement, potentiellement par la technique des arbres de régression et l'intégration des degrés-jours (Post Doc Marine Potet).

3.2.2 Comportement larvaire et distribution sur la colonne d'eau

Le comportement de la larve d'huitre plate n'est pas connu exhaustivement. On sait qu'en eau calme, la larve alterne entre deux mouvements (Figure 12) : nage verticale en spirale grâce à son velum et chute passive permise par sa flottabilité négative (Cragg, 1980 ; Kennedy, 1996 ; Bayne, 2017) associée parfois à une nage active vers le fond (Finelli and Wethey, 2003). C'est le bilan entre la durée de la nage ascensionnelle et celle de la chute qui donne à la larve le contrôle de sa position dans la colonne d'eau (Pineda, 2007 ; Wheeler, 2016). Sa distribution au sein de la colonne d'eau n'est donc pas homogène. Il faut aussi savoir que ces capacités évoluent au cours du développement larvaire : (1) la première coquille (prodissoconque I) gagne en densité et donc la vitesse de sédimentation passive augmente mais en même temps, (2) la larve acquière aussi une dynamique de nage plus importante et la capacité de modifier sa densité moyenne en secrétant un matériel de flottabilité (Roberts, 1981). Enfin, un comportement très actif, appelé « dive bombing » (littéralement « bombardier en piqué »), a été décrit pour la première fois par Finelli and Wethey (2003) puis observé par Fuchs et *al*. (2013) et Wheeler (2016) sur *Crassostrea virginica* : la larve se propulse activement vers le fond, avec des vitesses observées de l'ordre du cm.s^{-1}. Selon Finelli and Wethey (2003), les vitesses sont 30 à 400 fois plus élevées que pour les accélérations vers la surface. Ce comportement semble lié à la recherche d'un site de fixation par la larve aux derniers stades de son développement. Il n'a, pour l'instant, pas été démontré chez *O. edulis*.

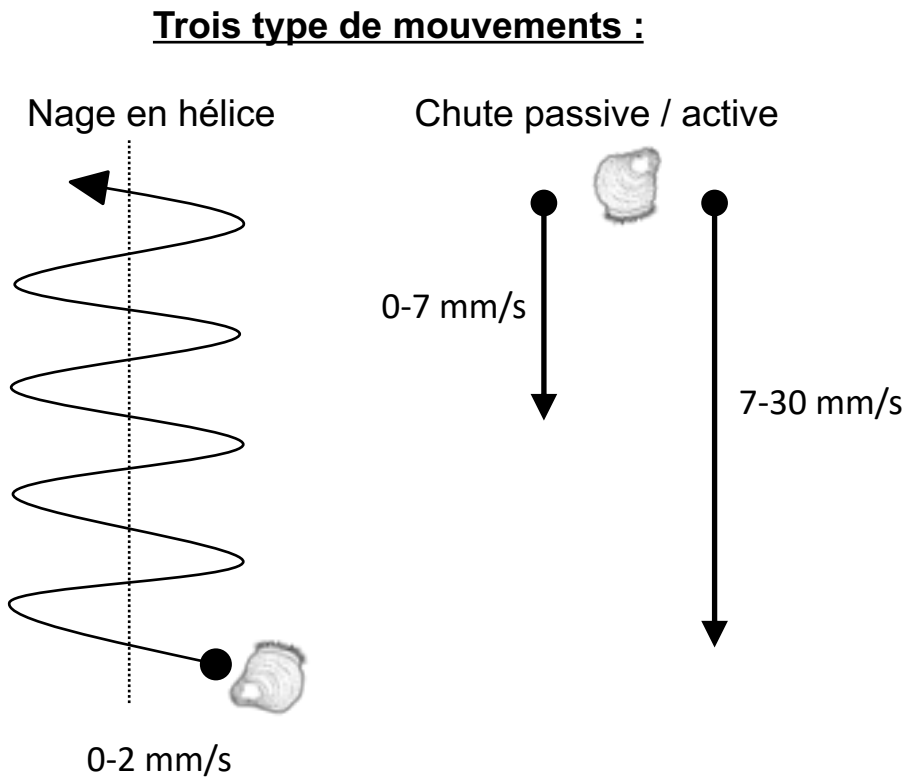


Figure 12 : Capacité de nage et de chute chez les larves de bivalves. Les vitesses indiquent les ordres de grandeur fréquemment rencontrées dans la littérature scientifique pour les larves de bivalves (toutes espèces confondues). Les valeurs record de 3 cm/s sont rencontrées lors de la nage active vers le fond ("dive-bombing").

En 2018, l'objectif a d'abord été de vérifier, spécifiquement pour *Ostrea edulis*, les valeurs de vitesses de nage annoncées dans la littérature scientifique. Pour cela, une expérience spécifique a été réalisée en laboratoire (site expérimental d'Ifremer à Argenton). Le matériel et la méthode utilisés pour l'occasion sont présentés par Brossin (2018). Nous rappelons ici les résultats principaux.

La figure 13 présente les vitesses de nage et de chute passive des larves d'*Ostrea edulis* en fonction de leur taille. Il ressort tout d'abord que la vitesse de nage est caractérisée par une forte variabilité interindividuelle empêchant d'établir une corrélation avec la taille des larves (régression linéaire lm(), coefficient de détermination $R^2 = 0.06$, n = 143 larves). Cependant, si on regroupe les larves par catégorie de taille, il existe une différence significative (T_test, p_value < 0.05) entre les jeunes larves (<240 µm) qui présentent une vitesse moyenne de 1,98 $mm.s^{-1}$ contre 2,28 $mm.s^{-1}$ pour les larves évoluées (> 240 µm).

Par contre, en ce qui concerne la vitesse de chute, la taille des larves explique 74% de la variabilité (régression linéaire lm(), coefficient de détermination $R^2 = 0.741$, n = 48 larves). Ainsi, la vitesse de chute augmente avec la taille des larves, de 2,5 $mm.s^{-1}$ pour une larve de 160 µm à 6,5 $mm.s^{-1}$ pour une larve de 300 µm.

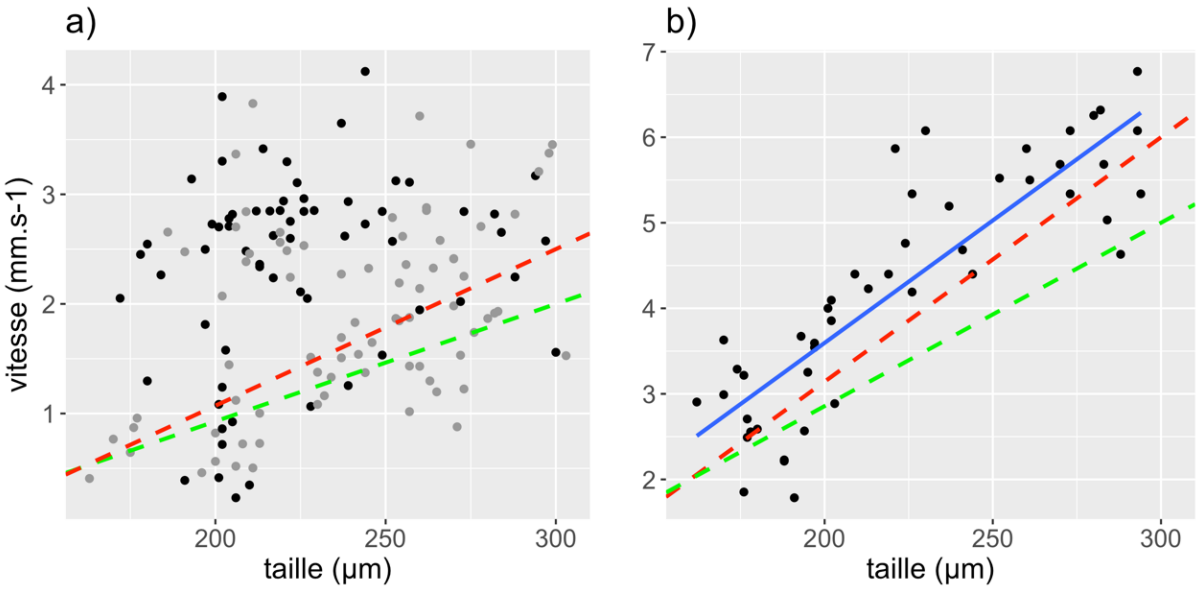


Figure 13 : Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d'Ostrea edulis en fonction de leur taille. Les valeurs moyennes des vitesses utilisées dans les modèles de dispersion (paragraphe suivant) sont représentées par les droites en pointillés rouges et verts. Graphe (a) : les larves représentées par les points noirs ont une nage « droite » (hélice peu prononcée avec un diamètre inférieur à 1 mm) tandis que les larves représentées par les points gris ont une nage avec des hélices plus prononcées (diamètre compris entre 1 et 5 mm). Graphe (b) : équation de la droite de régression linéaire de la vitesse de chute (en bleu, R2 = 0.741) : y = 0.028*x – 2.15

En milieu naturel, ce comportement de nage permet à la larve de se déplacer activement dans la colonne d'eau et donc sa distribution sur la verticale n'est *a priori* jamais homogène. En 2018, nous avons voulu vérifier cette hétérogénéité des abondances larvaires au sein de la colonne d'eau. Pour l'instant, ce travail préliminaire n'a été réalisé qu'en rade de Brest, sur le banc du Roz. Le matériel et méthode utilisé pour l'occasion sont présentés par Brossin (2018).

Nous rappelons ici les résultats principaux.

La figure 14 représente la concentration larvaire totale **(a)** et le pourcentage de larves évoluées **(b)** observés dans les prélèvements effectués le 10/07/2018 sur le banc du Roz à 3 instants de marée (basse mer, mi-marée et pleine mer) et trois profondeurs (fond, mi-hauteur et surface). Il ressort de cette première journée, que quel que soit l'instant de marée, la concentration larvaire totale à mi-hauteur de la colonne d'eau est plus importante (2 à 5 fois plus de larves) qu'au fond et en surface.

De plus, on observe que la majorité des larves présentes au fond de la colonne d'eau à basse et pleine mer sont évoluées (80 et 90 % des larves contre moins de 35 % pour le reste de la colonne d'eau).

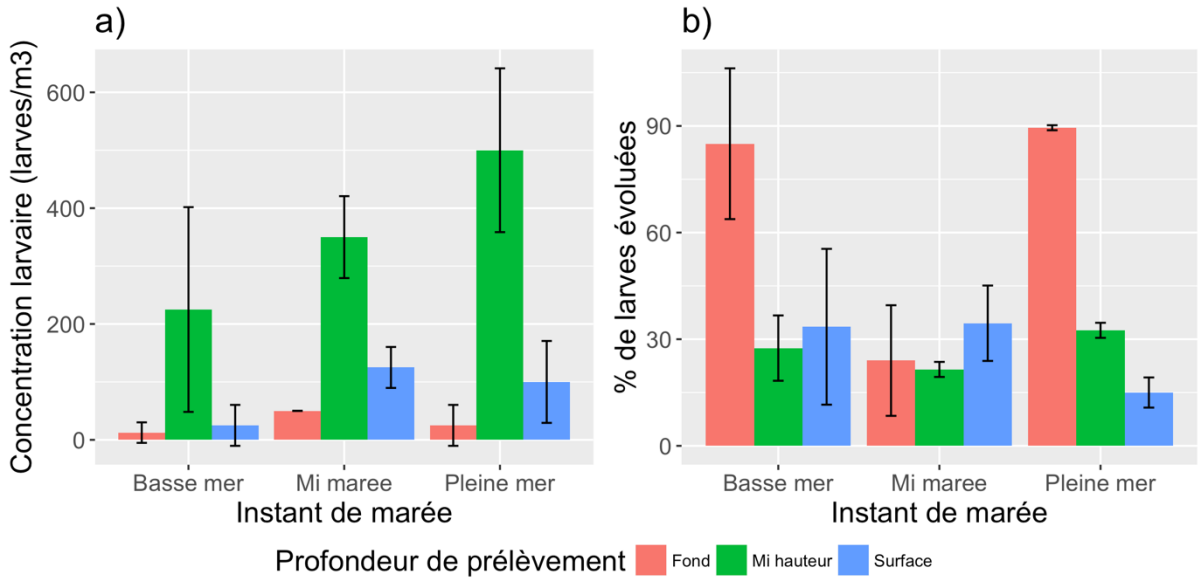


Figure 14 : Concentration larvaire (nombre total de larves/m^3) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observés dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 10/07/2018 au fond, à mi-hauteur et à la surface de la colonne d'eau à 3 moments de marée différents : basse mer, mi marée, pleine mer.

En complément, la figure 15 représente la concentration larvaire totale **(a)** et le pourcentage de larves évoluées **(b)** des prélèvements effectués sur une autre journée, le 25/07/2018, toujours sur le banc du Roz à pleine mer et à six niveaux de profondeurs (à 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m et 8 m au-dessus du fond). Il apparaît à nouveau que les concentrations larvaires sont plus importantes (3 à 4 fois plus élevées) au milieu de la colonne d'eau, plus précisément entre à 3 m du fond. Quant aux pourcentages de larves évoluées, on retrouve encore une différence entre le fond et le reste de la colonne d'eau, mais moins forte que précédemment : environ 55 % des larves présentes au fond étaient évoluées, contre 20 à 40 % pour le reste de la colonne d'eau.

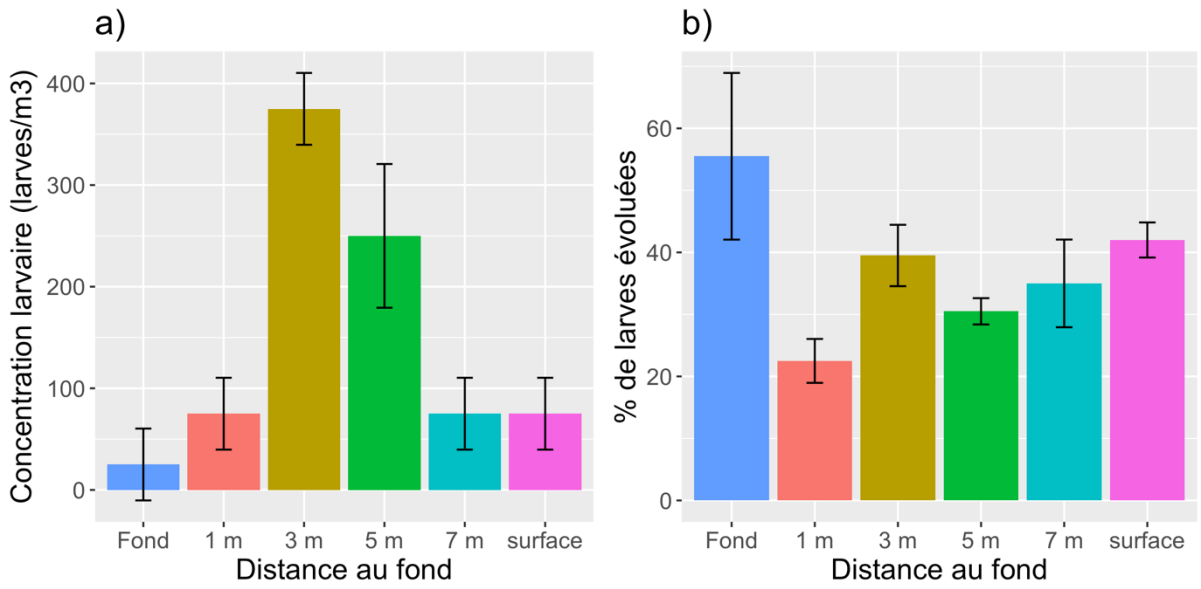


Figure 15 : Concentration larvaire (nombre total de larves / m^3) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observées dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 25/07/2018 à différents niveaux de la colonne d'eau.

Perspectives 2019 : *Il nous semble important de poursuivre ces observations in situ en 2019 afin de mieux cerner les capacités de comportement des larves d'huitres plates. Comme on le verra ensuite, ce comportement est déterminant dans les phénomènes de dispersion larvaire. L'analyse du comportement en condition de laboratoire donne des valeurs très précises, mais souvent difficilement transposables au milieu naturel. C'est pourquoi nous souhaitons augmenter les nombres d'observations en milieu naturel à proximité des bancs sauvages de Rade de Brest et de Baie de Quiberon. L'observation en milieu naturel présente aussi ses limites : capacité d'échantillonnage limitée et fenêtre météorologique restreinte, ces observations devant être faites sans vent et à l'étal de marée.*

3.2.3 Dispersion larvaire par modélisation hydrodynamique

L'étude de la dispersion des larves de bivalves fait l'objet de travaux croissants : e.g. *Crassostrea virginica* (North et *al*., 2008), *Pecten maximus* (Nicolle et *al*., 2013) ou plus récemment *Ostrea edulis* (Smith et *al*., 2015).

Dans le cadre du programme FOREVER, nous avons fait appel au modèle hydrodynamique MARS 3D (Model for Applications at Regional Scale) largement validé pour la rade de Brest, en privilégiant une approche eulérienne, vérifiée et complétée au préalable par une approche lagrangienne.

L'influence des facteurs physiques et météorologiques sur la dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* en rade de Brest ayant déjà été étudiée (Alimou, 2017), nous nous sommes focalisés sur l'influence du comportement larvaire. Bien que la dispersion larvaire soit principalement influencée à l'échelle régionale par la circulation des masses d'eau en zone côtière ou estuarienne (courants de marée, courants de surface, e.g. Kennedy, 1996), le comportement larvaire de certains bivalves peut jouer un rôle important à l'échelle locale dans le transport larvaire et les processus de fixation. En effet, les larves sont capables de contrôler leur position

dans la colonne d'eau et ainsi leur transport grâce à des comportements de nage et de chute, répondant à plusieurs facteurs physiques et chimiques (e.g. Koehl and Cooper, 2015).

Actuellement le comportement larvaire d'*O. edulis*, qui est émise après incubation à l'âge de 10 jours, n'est pas suffisamment connu pour être totalement intégré sans hypothèse dans un modèle hydrodynamique. Nous faisons donc encore l'hypothèse de différents comportements larvaires contrastés : depuis un comportement neustonique (larves plutôt en surface) à un comportement suprabenthique (larves proches du fond) en passant par un comportement intermédiaire (Figure 16 ci-dessous). Ces différents comportements consistent systématiquement en une succession de nage vers la surface (SW) puis de chute (SR) comme cela a été présenté dans le paragraphe précédent. Sur une heure, cette alternance entre nage et chute est fixée par un taux d'activité (TS). De légères modifications (<10 %) de ces trois paramètres suffisent pour simuler des comportements très contrastés de neustonique à suprabenthique.

Le matériel et la méthode utilisés pour l'occasion sont présentés par Brossin (2018). Nous rappelons ici les résultats principaux.

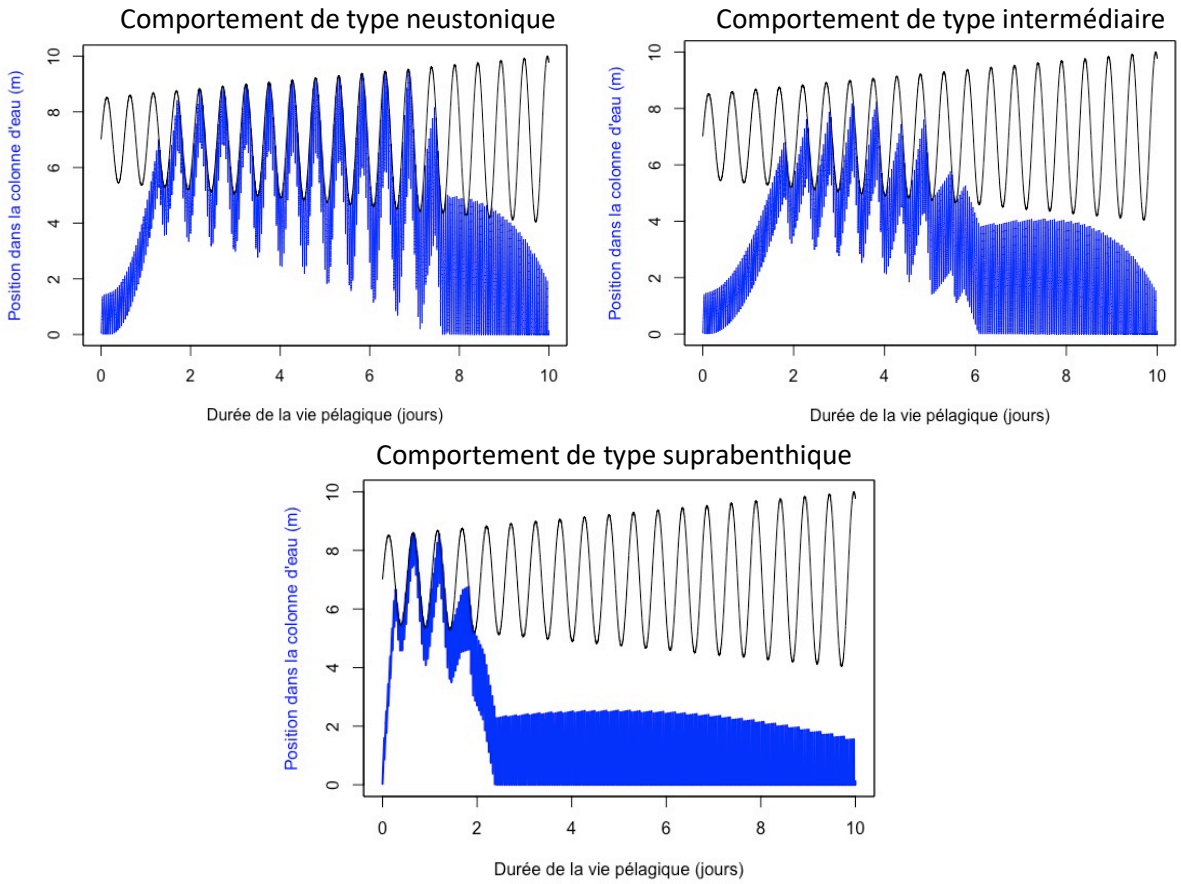


Figure 16 : Présentation des trois grands types de comportement théorique testés dans le modèle hydrodynamique pour la larve d'*Ostrea edulis* au cours de sa vie pélagique (de haut en bas : comportement neustonique - comportement intermédiaire - comportement suprabenthique). La courbe en bleu présente la position de la larve dans la colonne d'eau résultante pour chaque comportement. L'exemple présenté ici correspond à une émission théorique des larves en début de vives eaux (augmentation progressive du marnage, courbe noire).

Les trois figures ci-contre montrent la distribution de la concentration larvaire au sein de la rade après 10 jours de vie pélagique selon le comportement étudié, avec respectivement des émissions en morte-eau et en vive-eau.

D'une façon générale, il ressort clairement que les comportements de type neustonique entrainent beaucoup plus de dispersion que les comportements de type suprabenthique, que les émissions surviennent en morte-eau ou vive-eau. Bien sûr, il apparait aussi nettement que les vives eaux entrainent beaucoup plus de dispersion larvaire quel que soit le type de comportement. Mais le résultat le plus intéressant réside dans la distribution particulière qui est mise en évidence par les comportements de type intermédiaire à suprabenthique. Sous cette hypothèse de comportement, on constate que les larves se concentrent dans certaines zones privilégiées de la rade Sud et notamment sur les pourtours de la baie de Daoulas (rivière de Daoulas, Rozegat-Tinduff & Roz) et le flanc Sud de l'estuaire de l'Aulne (Landévennec, Poulmic, Lomergat). Enfin, ce résultat assez marquant est aussi confirmé même dans les cas d'émission de larves depuis tous les bancs supposés de rade Sud (Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy), même si, on le sait, certains de ces bancs sont quasiment éteints en 2018. D'une manière générale, il ressort donc un effet important du comportement larvaire sur la dispersion des larves au sein de la rade, quels que soient les coefficients de marée et les périodes d'émission des larves. Cette importance du comportement larvaire dans la dispersion des larves de bivalves a déjà été mise en évidence dans plusieurs publications (e.g. *C. virginica* et *C. ariakensis*, North et *al*., 2008 ; *P. maximus*, Nicolle et *al*., 2013 ; *C. virginica*, Kim et *al*., 2013, Kim et *al*., 2010 ; *O. chilensis*, Niall et *al*., 2011). Ainsi, les larves ayant un comportement de type suprabenthique ont tendance à être moins dispersées en dehors de la rade et se concentrent dans certaines zones bien précises notamment sur le flanc Sud de l'estuaire de l'Aulne (Landévennec, Poulmic, Lomergat) et sur les pourtours de la baie de Daoulas (Rozegat, Tinduff, Roz).

Ces résultats sont cohérents par rapport à la localisation connue des bancs d'huitres plates, anciens ou résiduels. Par exemple, selon Guérin-Ganivet (1911), il y avait en 1909 des bancs prospères d'huitres plates à Tibidy et à Landévennec et d'autres (plus affaiblis) dans l'Aulne. Il parle également de bancs déjà éteints au Tinduff ainsi qu'à Porsguen (Tinduff). Il existe de nombreux autres témoignages d'existence de bancs d'huitres plates, dont celui de Jean Touraine qui témoigne dans le livre de J&R Guillet (2008) qu'en 1945-1946, les pêcheurs draguaient l'huitre plate sur les bancs de Daoulas, du Roz, de Lomergat ainsi que dans l'Aulne, le long de Landévennec, de Poulmic et du Fret (Duchêne and Hily, 2013). A Lomergat, malgré l'absence de banc résiduel, il est connu que le captage au niveau des concessions ostréicoles est toujours très bon, confirmant l'existence d'une zone de concentration larvaire.

Perspectives 2019 : *Pour la rade de Brest, l'outil de modélisation hydrodynamique permettant d'analyser au mieux la dispersion larvaire est désormais totalement opérationnel. Les voies d'amélioration résident désormais l'amélioration de la compréhension du comportement larvaire. Il est désormais prévu d'appliquer cette approche en baie de Quiberon, en la complétant par deux autres indicateurs déjà développés pour la rade de Brest : un indicateur de dispersion locale instantanée et de temps de résidence hebdomadaire (cf Petton et al., 2019).*

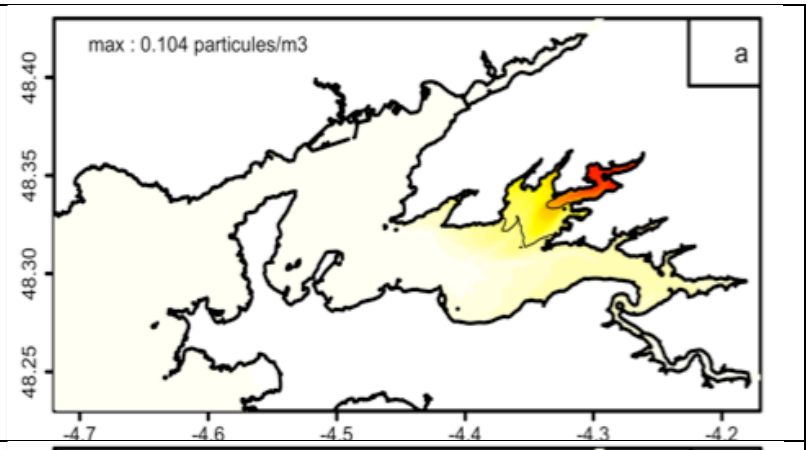
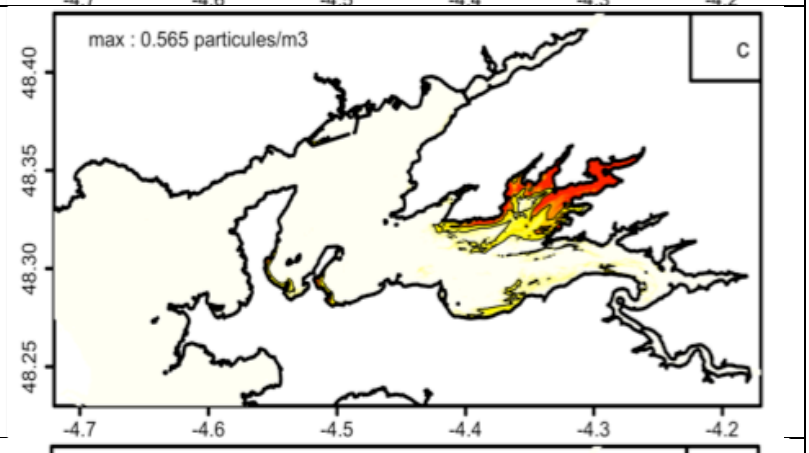
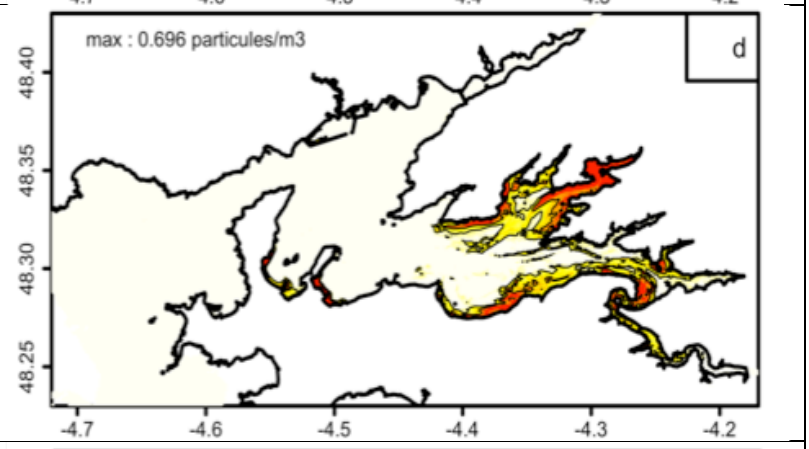
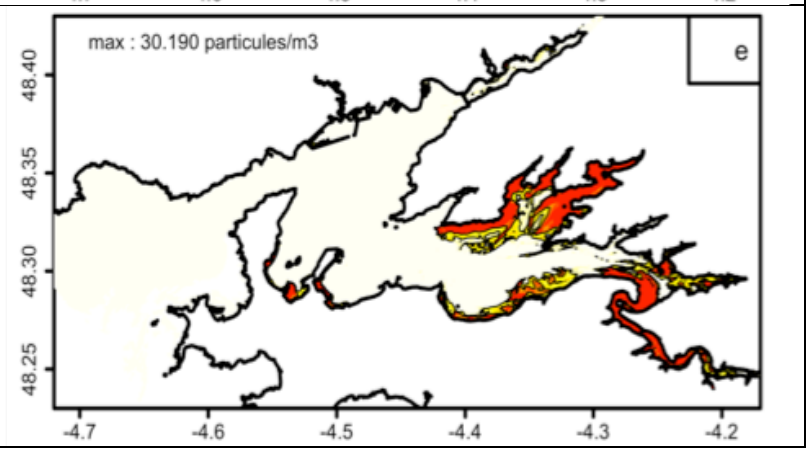
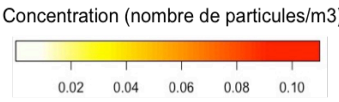
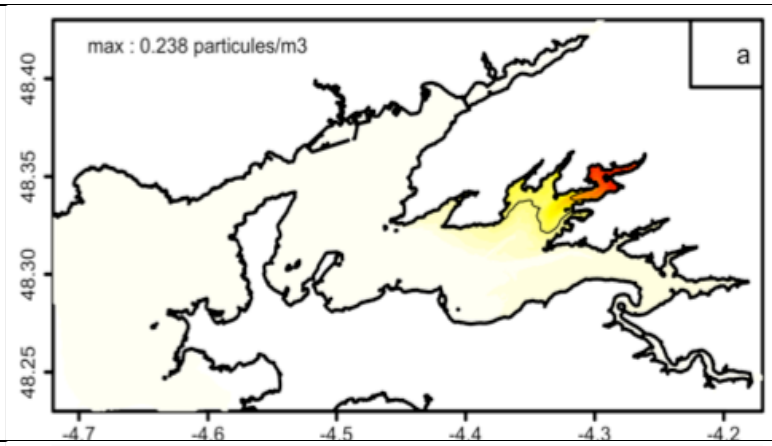
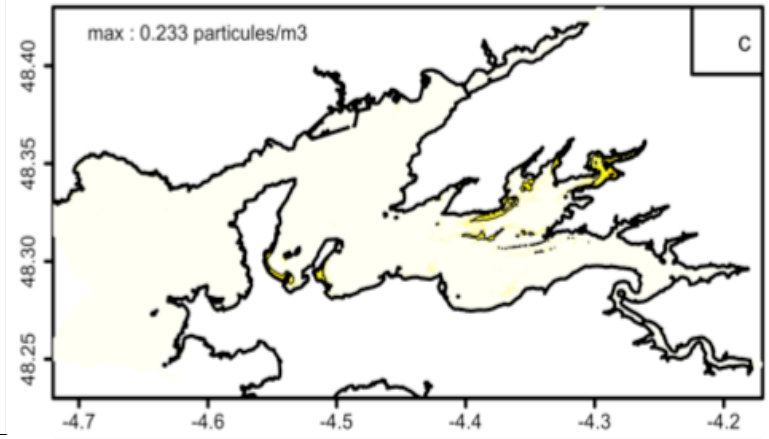
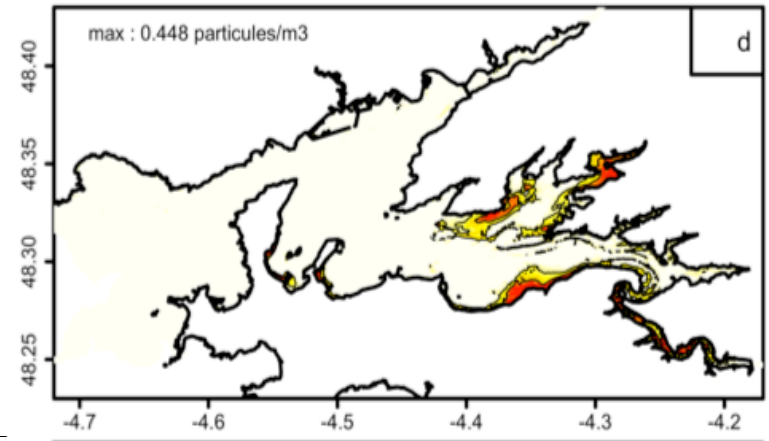
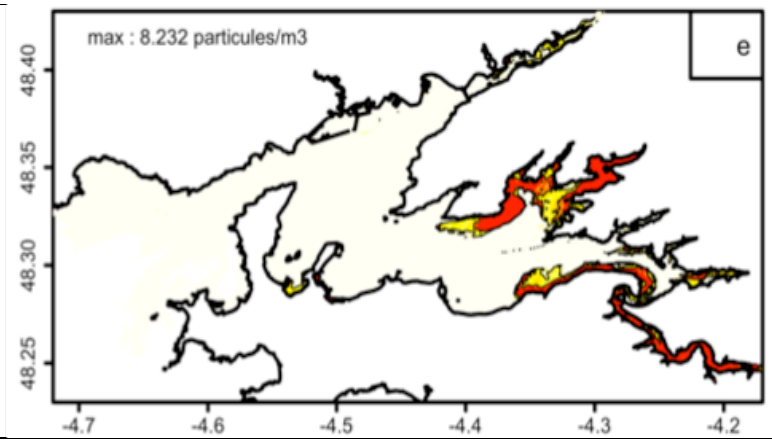
Absence de comportement (particule neutre)	
Comportement neustonique	
Comportement intermédiaire	
Comportement suprabenthique	 

Figure 17 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

Absence de comportement (particule neutre)	
Comportement neustonique	
Comportement intermédiaire	
Comportement suprabenthique	

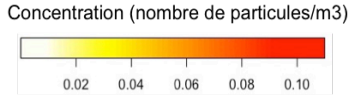


Figure 18 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vive-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

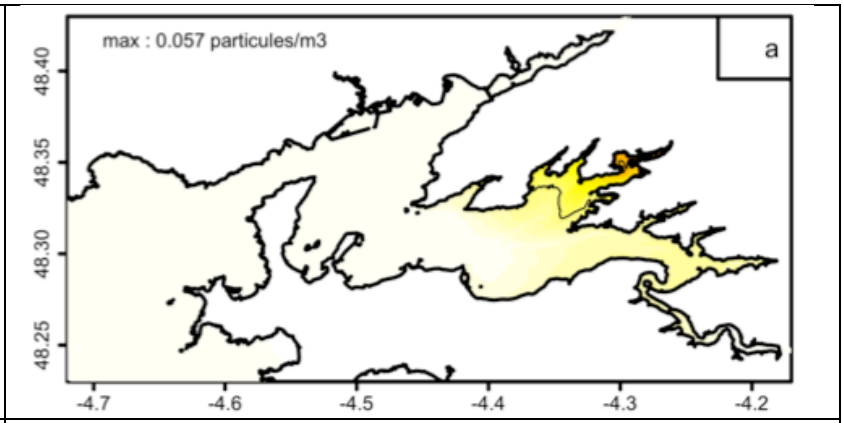
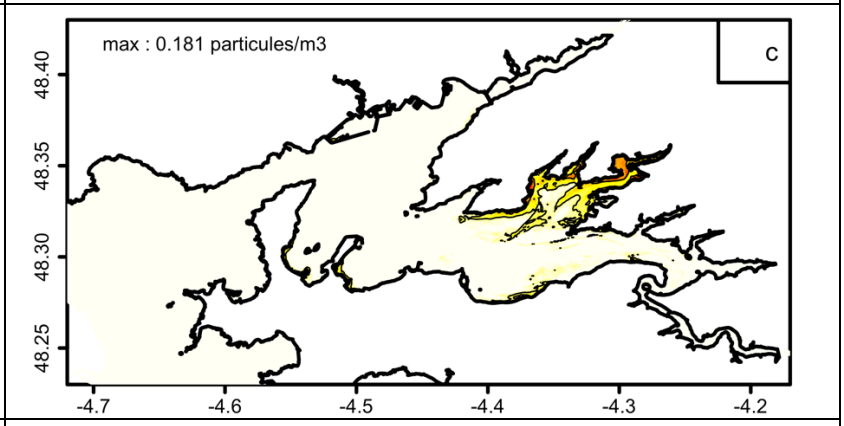
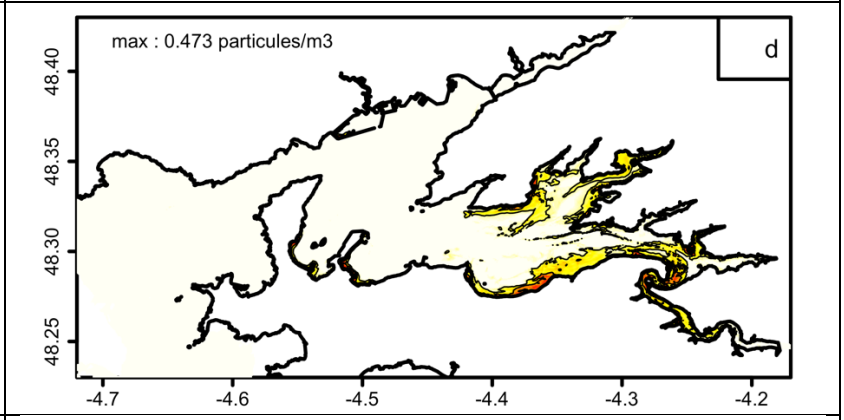
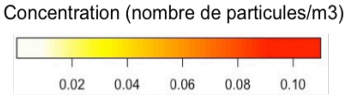
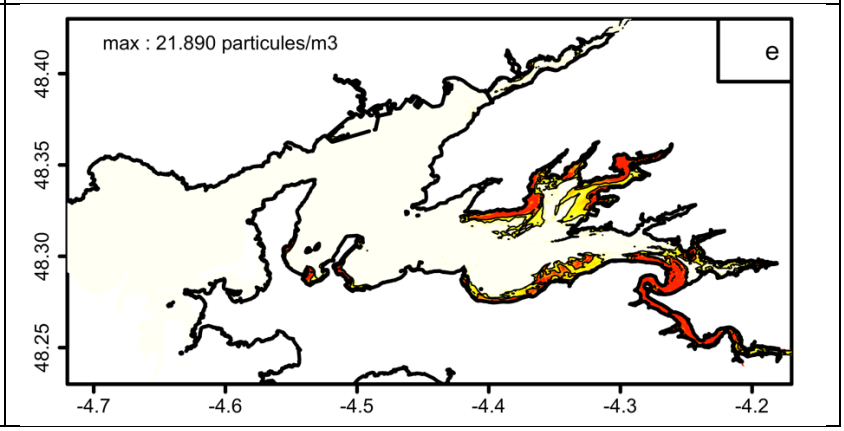
Absence de comportement (particule neutre)	
Comportement neustonique	
Comportement intermédiaire	
Comportement suprabenthique 	

Figure 19 : Dispersion des larves (n = 30 millions) émises depuis les bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les valeurs sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

3.2.4 Variabilité spatiale du recrutement à différentes échelles

Au fur et à mesure du développement larvaire, et surtout dans les derniers jours de la vie larvaire, un peu avant le recrutement, les larves deviennent sensibles à différents stimuli environnementaux, qui peuvent potentiellement modifier leur comportement (cf. paragraphe précédent) : luminosité, stratification (salinité et température), courants et turbulence, son, pression, mais aussi différents signaux chimiques (associés aux congénères, à la présence de films microbiens sur le substrat...). De plus, les capacités de "dive-bombing" mises en évidence par Finelli and Wethey (2003) et permettant aux larves d'accélérer leurs plongées à plus de 1cm.s^{-1} suggèrent effectivement que les capacités comportementales au moment de la recherche d'un substrat de fixation sont particulièrement élevées et expliquent probablement *in fine* le caractère grégaire observé chez l'espèce (figure 20). En outre, en l'absence de signaux de fixation spécifiques (physiques et/ou chimiques), certaines larves de bivalves sont capables de retarder leur métamorphose afin de trouver un site de fixation adéquat et améliorer leurs chances de survie après la fixation. Chez l'huitre creuse, *Crassostrea gigas,* ce retard forcé pourrait être de 30 jours (Coon et *al*, 1990a). Mais il semblerait n'être que de quelques jours pour *O. edulis* (Cole and Knight-Jones, 1939).

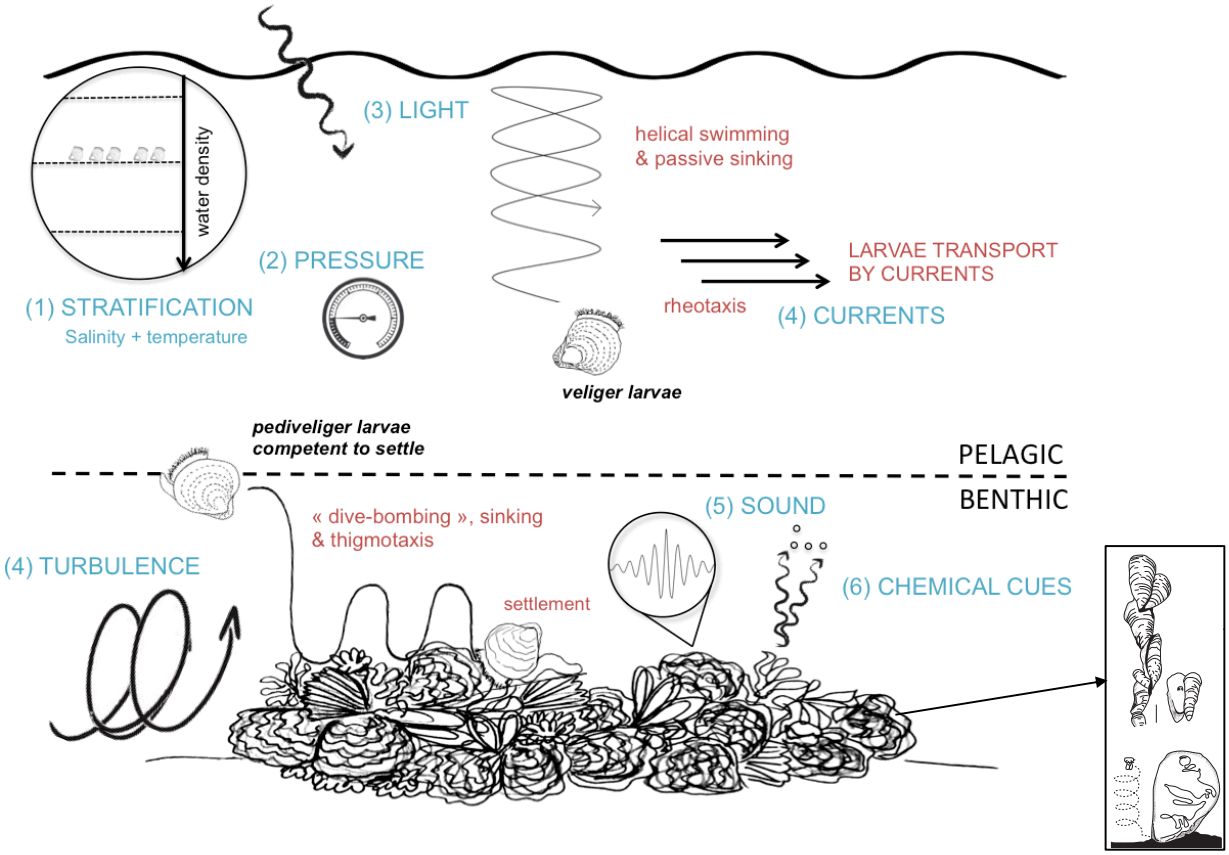


Figure 20 : Du comportement larvaire au recrutement grégaire : résumé des différents comportements larvaires d'*Ostrea edulis* en réponse à différents signaux physiques et chimiques. Les comportements sont représentés en rouge, les signaux en bleu (schéma adapté de Brossin, 2018).

Il est quasiment impossible de suivre la concentration larvaire sur plusieurs points en même temps (temps humain, matériel de pompage, variabilité horaire liée au cycle des marées...), par contre il est plus aisé de suivre la variabilité spatiale du recrutement sur une période

donnée et à différente échelle. Ainsi, pour mieux comprendre la dispersion larvaire, on fait appel à des modèles numériques (cf. paragraphe précédent), mais dans le cas de l'étude du recrutement, on peut facilement mettre en œuvre sur le fond des collecteurs benthiques permettant de mesurer sur une période donnée l'intensité du recrutement en un point. Les collecteurs benthiques utilisés font l'objet d'une longue expérience de terrain minimisant les risques de variabilité méthodologique (e.g. Claeys, 2017). Ils consistent en des structures métalliques cubiques lestées en forme de cage (Figure 21) protégeant un jeu de coupelles chaulées (deux séries de 7 coupelles pour chaque cage). Ces collecteurs disposés sur le fond sont immergés de 7 à 14 jours. Après relevage, trois coupelles (les mieux conservées) de chaque série (duplicat) sont examinées sous loupe binoculaire afin d'y compter le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur chaque face.
Dans le cadre de FOREVER, l'objectif lié à l'étude du recrutement réside dans : (1) une description de la variabilité spatiale du recrutement à l'échelle de l'écosystème et (2) une meilleure compréhension des processus clés, à petite échelle, au moment de la colonisation sur le substrat.

3.2.4.1 Variabilité spatiale du recrutement en rade de Brest

Afin d'analyser la variabilité spatiale du recrutement de l'huitre plate à l'échelle de la rade (partie Sud) et de conforter les résultats issus de la modélisation hydrodynamique de la dispersion larvaire, nous avons disposé des collecteurs benthiques dans 13 zones clés de la rade représentées sur la figure 21 : au Fret, à Poulmic, à Lomergat, au Loc'h, au Sillon, à Landevennec, à Tibidy, à Hanvec, au Tinduff, à Rozegat, à l'Auberlac'h, à Roscanvel et au Roz. Ces secteurs ont été choisis judicieusement en fonction des résultats du modèle de dispersion larvaire. Ces 13 cages ont été déposées le 10 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 69), en début de vive-eau, et récupérées le 23 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 48), ce qui équivaut à une durée d'immersion de 14 jours. Il a été fait en sorte qu'elles soient toutes à la même profondeur bathymétrique (environ – 2,5 mètres).

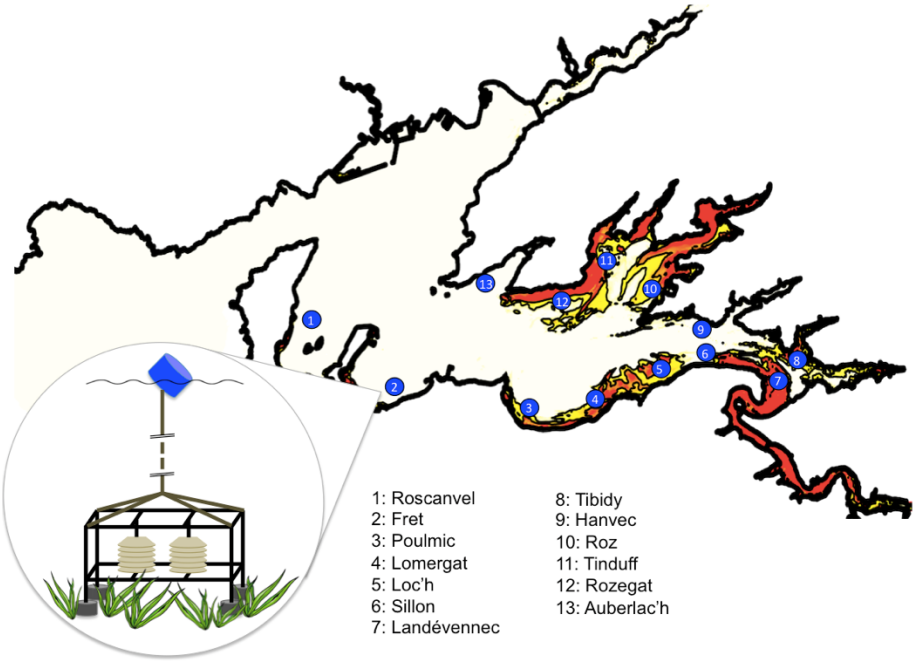


Figure 21 : Disposition des collecteurs benthiques dans la rade de Brest lors de la campagne 2018 de suivi du recrutement d'*Ostrea edulis* (Mise à l'eau le 10 juillet 2018 et récupération le 23 juillet 2018). Le positionnement précis a été fait en relation avec les cartes de dispersion larvaire potentielle.

La figure 22 présente la cartographie du recrutement de l'huitre plate en rade de Brest pour la campagne 2018. Il ressort de l'analyse de cette cartographie que :

- Le banc du Roz se différencie des autres sites par un très fort recrutement, avec en moyenne 2300 naissains fixés par coupelle.
- Les sites du Sillon et Lomergat ont un recrutement semblable, avec 650 naissains par coupelle, soit trois fois moins qu'au Roz.
- Tibidy a également un bon recrutement, avec un peu plus de 400 naissains par coupelle. Il est également important de noter une forte abondance de balanes sur les coupelles (uniquement sur ce secteur), ce qui a pu conduire à une compétition spatiale pour la fixation entre les deux espèces.
- Ensuite, quatre sites présentent des valeurs comprises entre 100 et 250 naissains par coupelles : le Loc'h et Tinduff puis Poulmic et Landévennec
- Puis, tous les sites plus à l'Ouest ont des valeurs faibles inférieures à 50 naissains par coupelles : Rozegat, Auberlac'h, Fret et Roscanvel.
- Il convient de noter un point très particulier : positionné sur la rive Nord de l'Aulne et bien qu'il soit proche de sites à fort recrutement, le site de Hanvec présente un recrutement très faible.

Ainsi, mis à part au Roz, les plus forts recrutements apparaissent en rade Sud-Est sur le flanc Sud de l'estuaire de l'Aulne (Lomergat, Sillon et Tibidy) et il existe un vrai gradient longitudinal avec des valeurs de plus en plus faibles vers l'Ouest (Poulmic, Roscanvel, Fret, Auberlac'h et Rozegat). La baie de Daoulas présente de fortes valeurs (Roz bien sûr, mais aussi Tinduff). Hanvec fait office d'exception parmi les secteurs de l'Est de la rade.

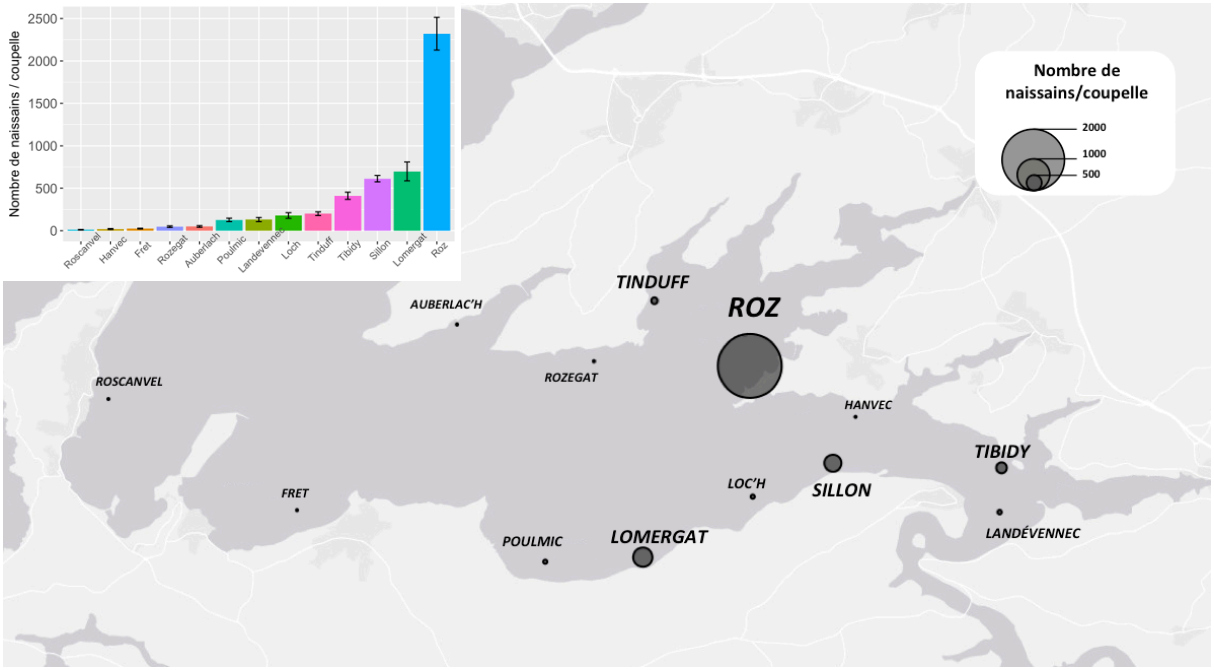


Figure 22 : Cartographie du recrutement et histogramme (en médaillon) représentant le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018. Les barres d'erreurs de l'histogramme correspondent aux écarts-types calculés à partir du nombre de naissains fixés sur les 6 coupelles comptées par site.

En complément, la figure 23 compare le recrutement d'*O. edulis* observé sur le terrain et la carte de dispersion larvaire au 10ème jour de dispersion et en période de morte-eau pour des larves d'*O. edulis* ayant un comportement intermédiaire. Les résultats sont les suivants :

- Le recrutement sur le banc du Roz est relativement plus important que les concentrations larvaires prévues par le modèle, mais ce secteur correspond bien à une zone de concentration en larves prédite par le modèle.
- La très forte différence de concentration larvaire entre les flancs Sud et Nord de l'estuaire de l'Aulne se retrouve bien *in situ* avec un recrutement bien plus faible à Hanvec qu'au Sillon, deux sites situés pourtant à moins de 1 km.
- Entre les sites de Poulmic, Lomergat, le Loc'h et le Sillon qui sont proches spatialement (flanc Sud de l'Estuaire de l'Aulne), la dominance de Lomergat et du Sillon en terme de concentration larvaire prédite par le modèle se retrouve également *in situ* avec le recrutement.
- Le patch de forte concentration larvaire prévu par le modèle au niveau de Tibidy se retrouve également confirmé par les valeurs de recrutement sur le terrain.
- C'est aussi le cas pour Landévennec, le Tinduff et Rozegat, bien que l'on aurait pu s'attendre à des valeurs de recrutement un peu plus élevées compte tenu des concentrations larvaires simulées.
- Enfin, les très faibles concentrations larvaires prévues par le modèle à Auberlac'h, Fret et Roscanvel sont totalement confirmées par les faibles valeurs de recrutement observées sur ces secteurs.
- Enfin, on peut noter que nous n'avons jamais observé de fort recrutement là où le modèle ne prédit pas une forte concentration larvaire.

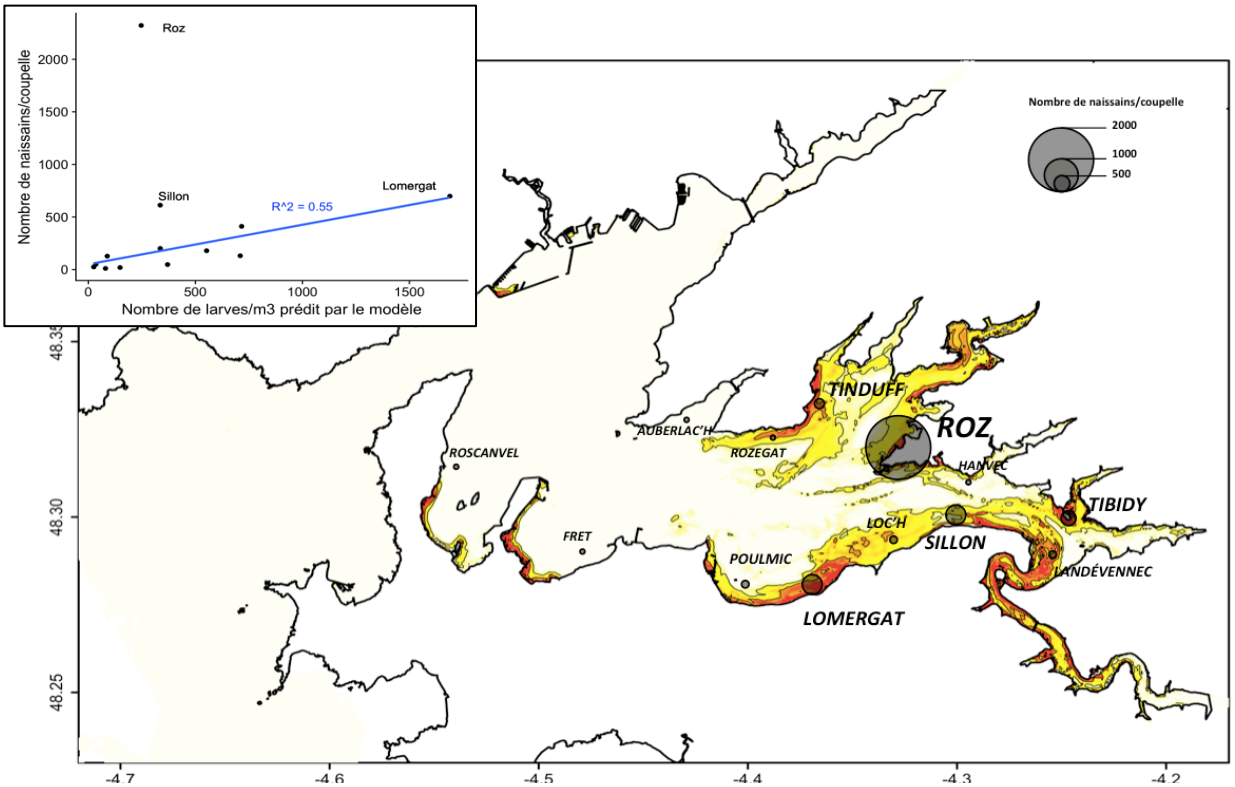


Figure 23 : Recrutement d'*Ostrea edulis* du 10 au 23 juillet 2018 (nombre de naissains/coupelle) et carte de dispersion au 10ème jour des larves d'*Ostrea edulis* en période de morte-eau et ayant un comportement intermédiaire. La Figure en médaillon montre la corrélation entre les deux variables.

Ainsi, les différences relatives entre certains patchs de concentrations larvaires prédits par le modèle (par exemple au niveau du Tinduff, de Rozegat, ou de Landévennec) et le plus faible recrutement observé peuvent s'expliquer par la disparition de ces bancs, rendant le milieu moins attractif à la fixation des larves par rapport au banc du Roz notamment. En effet, un comportement grégaire des larves de bivalves a déjà été observé, notamment suite à des sécrétions chimiques provenant de congénères adultes (e.g. *O. edulis*, Cole and Kinght-Jones, 1939 ; *C. virginica,* Hidu et *al*., 1978 ; Tamburri et *al*., 1996 ; Tamburri et *al*., 1992). Les larves ont donc probablement moins tendance à se fixer en l'absence de congénères même si la concentration larvaire est élevée dans ces zones en raison des forçages hydrodynamiques qui eux sont restés inchangés. Les larves en recherche de substrat favorable "passeraient leur chemin" et privilégieraient des zones hébergeant encore des bancs de géniteurs, comme le banc du Roz. En effet, cette hypothèse de grégarisme permet aussi d'expliquer le fort recrutement observé au banc du Roz (3 fois plus élevé qu'à Lomergat et au Sillon) car c'est l'un des derniers bancs de la rade présentant des densités significatives (> 10 ind.m^{-2}).

Perspectives 2019 : *Dans le cadre de FOREVER, il convient de poursuivre l'étude des processus majeurs qui déterminent de la colonisation d'un substrat et in fine la croissance d'un récif huitrier (Projet Post Doctoral de Marine Potet). Une attention particulière sera portée aux aspects abiotiques (e.g. nature du substrat notamment rugosité de surface, couleur...) ainsi qu'aux aspects biotiques (e.g. présence de congénères, présence d'un biofilm, voire présence de prédateurs). L'effet des congénères pourrait être testé in situ au cours de l'été sur les deux secteurs d'étude, en disposant des collecteurs plus ou moins distants du banc d'adultes (positionnement en croix dans les 4 directions cardinales) afin d'observer ou non des gradients de recrutement.*
L'hypothèse de la larve "en recherche de substrat" pourrait aussi être vérifiée chez O. edulis par la mesure des tailles de prodissoconque et des stries de croissance (mesures des archives coquillières). Des expérimentations en milieu contrôlé viendront compléter ces résultats obtenus in situ notamment afin d'étudier plus finement certains processus spécifiques (2019 ou 2020) en relation avec le centre technique conchylicole de Porscave.

3.2.4.2 Variabilité spatiale du recrutement en baie de Quiberon

En 2018, le suivi annuel du recrutement a été poursuivi sur les 5 secteurs de référence de la baie de Quiberon. Les données obtenues depuis 2015 sur ces 5 sites nous permettent de compléter l'analyse de la variabilité annuelle et spatiale du recrutement à l'échelle de la baie de Quiberon. Ces données viennent également compléter une base de données de 42 années de suivi sur 3 de ces 5 sites qui a fait l'objet d'une première analyse dans le cadre du projet EVER en apportant des éléments explicatifs de la variabilité spatiale du recrutement notamment en élaborant les premiers modèles de dispersion larvaire en baie de Quiberon.

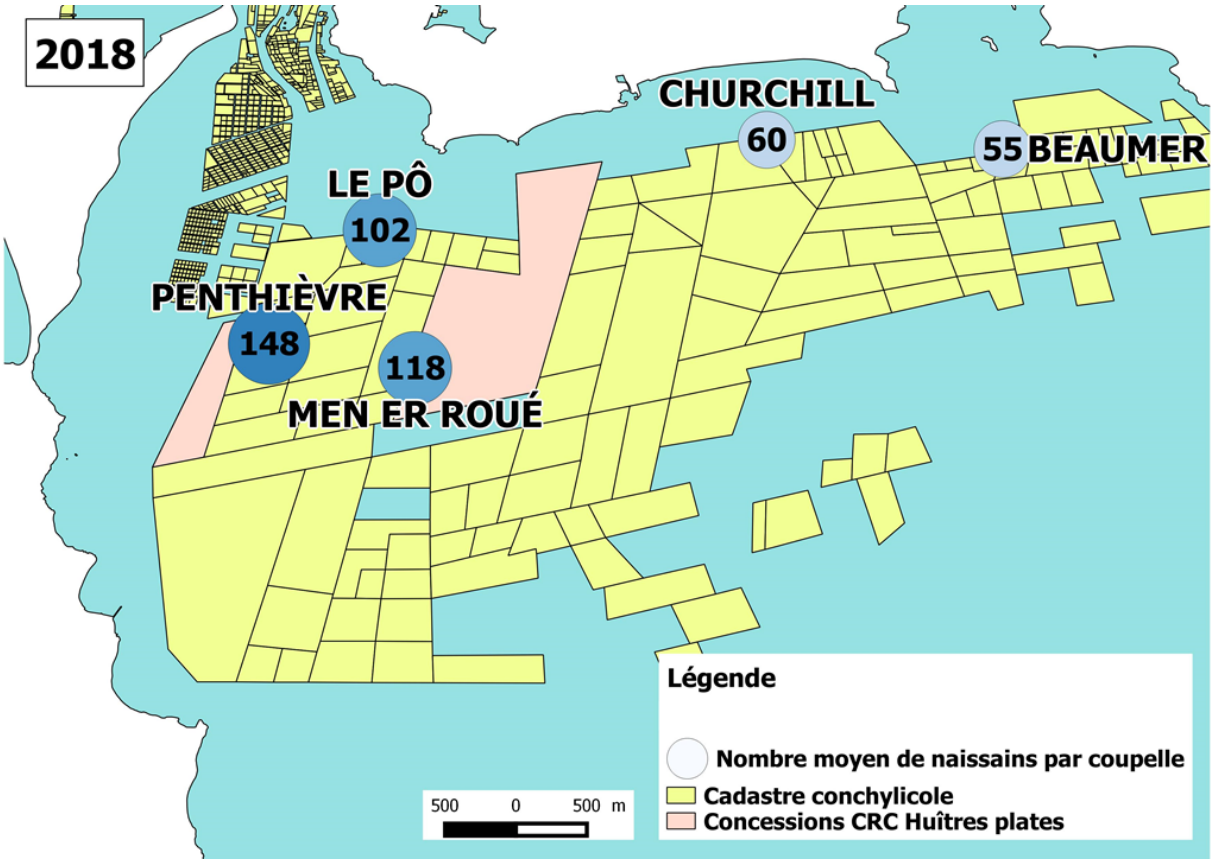


Figure 24 : Recrutement (nombre moyen de naissains par coupelles obtenus sur collecteurs temporaires hebdomadaires) en 5 point de la baie la Quiberon en 2018.

La figure 24 nous permet de visualiser la variabilité spatiale du recrutement moyen pour l'année 2018 : Le secteur "Ouest" (Le Pô, Penthièvre et Men Er Roué) affiche un recrutement 2 à 3 fois plus élevé que le secteur "Est" (Churchill et Beaumer). Les premières explications du rapport EVER nous ont montré que la dispersion larvaire réside essentiellement dans l'orientation et la force des vents. Au cours de cet été 2018, les vents orientés majoritairement « Est » et parfois assez soutenus (15 - 20 nœuds) ont maintenu les larves dans l'ouest de la baie, à proximité de leur lieu d'émission, générant un captage plus important dans les secteurs de l'ouest de la baie au détriment des secteurs « Est ».
On remarque également un recrutement nettement plus important sur le secteur de Penthièvre, à proximité du banc où les densités de géniteurs sont les plus élevées. Comme pour le banc du Roz en rade de Brest, l'hypothèse du grégarisme, en complément des réponses hydroclimatiques, peut être proposée pour expliquer le fort recrutement de ce secteur.

Perspectives 2019 : *L'étude des facteurs à l'origine de la variabilité spatiale et temporelle du recrutement sera poursuivie en s'appuyant sur les premiers résultats obtenus en rade de Brest. Ainsi, l'étude du comportement de la larve dans la colonne d'eau couplée à l'étude de la dispersion larvaire en fonction des conditions hydroclimatiques seront réalisées à l'échelle de la baie de Quiberon.*
L'hypothèse du grégarisme, c'est à dire de l'attirance des larves par leurs congénères adultes, sera également testée afin de mieux comprendre le fort recrutement observé dans certains secteurs.

3.3 Impact de la prédation (stade juvénile)

Une fois le recrutement terminé, les jeunes naissains d'huitres plates doivent faire face à différents prédateurs. Les espèces prédatrices les plus connues pour leurs dégâts souvent remarquables sont : les bigorneaux perceurs, les étoiles de mer, les crustacées (crabes, crevettes, araignées) ainsi que des poissons notamment les daurades et les raies. De longues dates, les prédateurs ont été mis en cause dans la disparation de certaines huitrières (Marteil, 1959) après, bien sûr, la surexploitation par la drague qui en déstructurant les agrégats facilite la prise par prédation. Il a été démontré, sur d'autres espèces d'huitres, que la surexploitation et notamment la dégradation de l'habitat favorise en effet l'accessibilité de l'huitre à ses prédateurs : les huitres étant moins cohésives (destruction des massifs d'huitres, abaissement de la complexité tridimensionnelle et augmentation d'huitres libres dites roulantes), elles deviennent plus faciles à être ingérées par la gueule des daurades et plus accessibles à l'accroche par les étoiles de mer. De plus, la fragmentation des populations augmente les fronts d'attaques possibles pour les petits prédateurs rampants tel que les bigorneaux perceurs. En 2018, une première expérimentation menée de façon parallèle en baie de Quiberon et en rade de Brest nous a permis d'évaluer le niveau actuel de la prédation des naissains de l'huitre plate (figure 25).

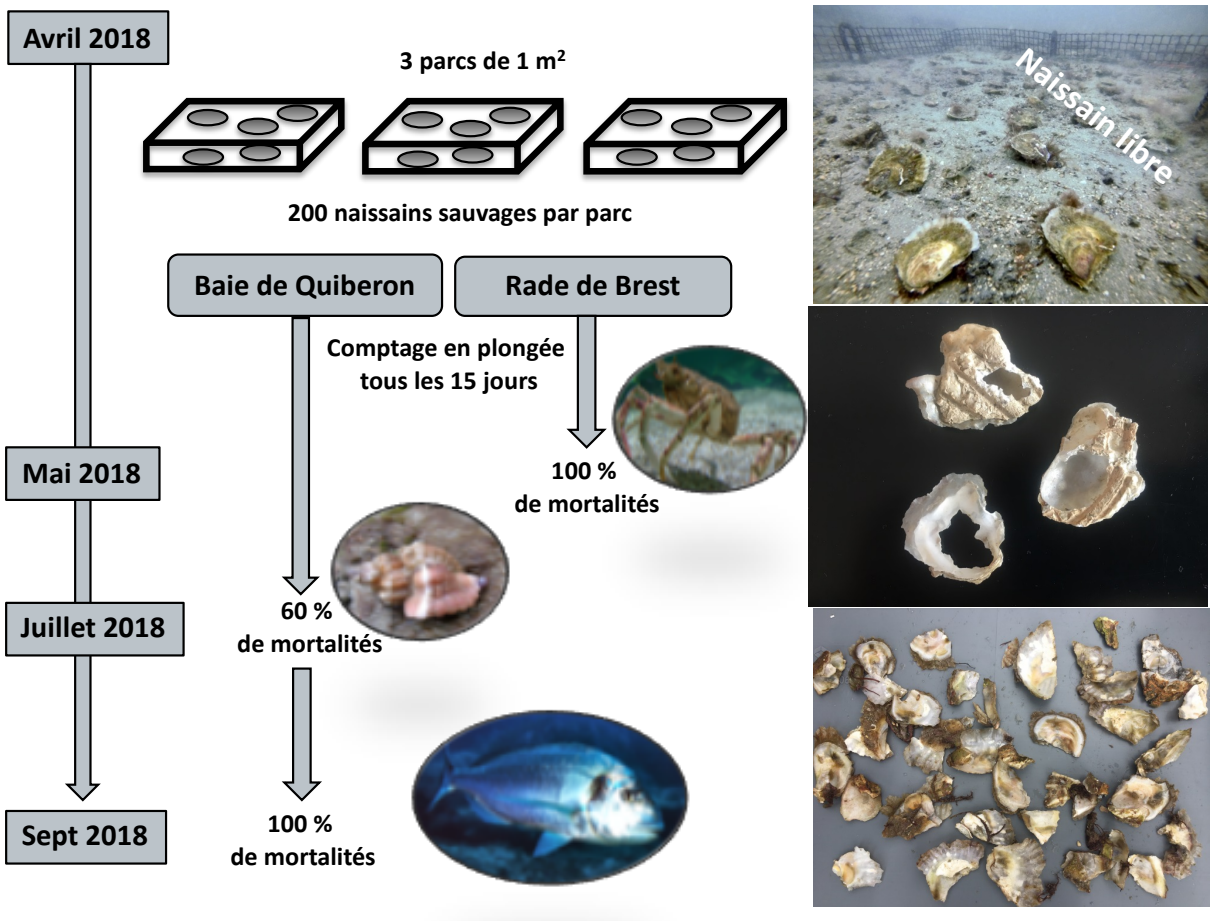


Figure 25 : Résumé de l'expérimentation et des résultats obtenus sur la prédation menée en rade de Brest et baie de Quiberon en 2018. Les photos de droite présentent les dégâts causés par la prédation des araignées de mer (grignotage de la valve inférieure) et par les daurades (coquilles broyées en plusieurs morceaux).

Il ressort de cette expérience préliminaire, réalisée dans un premier temps sur des naissains "libres", que le niveau de prédation actuel est extrêmement élevé :

- **En rade de Brest**, l'intégralité des naissains semés (n = 3 x 200) a été dévorée en moins d'un mois par des jeunes araignées de mer (coquille "grignotée" par la valve inférieure fragile et présence de nombreuses mues à proximité de la zone de suivi) ;
- **En baie de Quiberon**, les bigorneaux perceurs ont été les premiers prédateurs (avec plus de 60 % de prédation en 3 mois). Les huitres survivantes ont ensuite été décimées par le passage de daurades en septembre.

Ainsi, pour cette première année de suivi quantitatif, la prédation, dans les deux secteurs, a atteint 100 % en moins de 6 mois.

Perspectives 2019 : *En 2018, les premières expérimentations ont été mises en œuvre à partir de naissains d'huitres plates récoltés après détroquage de collecteurs et semés à même le fond. A l'issue du suivi, il nous apparaît évident que cette méthode favorise la prédation : les coquilles des jeunes naissains sont fragilisées par le détroquage et leur non fixation à un support (contrairement à une huitre fixée naturellement) facilite leur accessibilité à la gueule des daurades. L'objectif de cette action étant d'évaluer les risques de prédation encourus par un banc sauvage d'huitres plates, le protocole 2019 utilisera des naissains fixés sur un support comme s'ils s'étaient fixés naturellement sur la coquille d'huitres adultes ou sur des cailloux.*

3.4 Impact des maladies parasitaires (stade adulte)

Après la surexploitation, la variabilité du recrutement, le manque de substrat, la présence de prédateurs, les maladies constituent une autre menace importante qui ont pesé et pèsent encore sur la dynamique des bancs d'huitres plates. Depuis les années 1970, l'huitre plate est en effet victime de deux maladies parasitaires : la marteiliose (apparition en 1968) et la bonamiose (apparition en 1979) dues respectivement aux parasites protozoaires *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae*. Si la prédation touche plutôt les stades juvéniles (< 1 an), la marteiliose affecte préférentiellement les jeunes huitres de 2-3 ans et la bonamiose affecte plutôt les huitres pleinement adultes (> 3-4 ans).

A l'heure actuelle, les moyens de lutte contre ces parasites sont restreints. Il convient cependant de noter que certains facteurs aggravants sont connus pour favoriser ces maladies. On a ainsi démontré : (1) l'existence de cycles saisonniers dans la prévalence (période hivernale pour *Bonamia*, estivale pour *Martelia*), (2) l'effet des facteurs environnementaux (température fraiche et salinité élevée favorable à *Bonamia*, température élevée et eau dessalée favorable à *Martelia*) et (3) le caractère direct (*Bonamia*) ou indirect (*Martelia*) de la transmission. En outre, concernant *Bonamia*, il a aussi été montré que le dragage régulier et la destruction de l'habitat augmentent la prévalence de la maladie et la mortalité au sein des bancs sauvages (Cranfield et *al*., 2005 ; Hine et *al*., 2002, ; van Banning, 1991). Sur *C. virginica*, il a aussi été montré que les huitres au sommet des récifs ont une prévalence plus faible que les huitres présentes à la racine des récifs (à proximité du sédiment). Il a aussi été montré que l'élevage en association avec d'autres filtreurs avait tendance à diminuer la prévalence, ce qui pourrait expliquer une diminution de la prévalence avec l'augmentation de la biodiversité au sein des bancs et des récifs.

Ainsi, une connaissance approfondie des cycles biologiques des parasites pourrait vraisemblablement permettre d'améliorer les moyens de lutte contre les parasites et contribuerait à proposer des méthodes adaptées à une meilleure gestion des bancs. Jusqu'à maintenant, les connaissances de ces cycles parasitaires concernent surtout le développement des parasites dans l'hôte, tandis que de nombreuses questions restent posées quant à l'écologie de ces parasites dans le milieu environnant l'huitre. Dans quels compartiments de l'environnement (Eau, Plancton, Sédiment et Faune environnante) sont-ils susceptibles d'être retrouvés ? Existe-t-il des espèces réservoirs, potentiellement vectrices de la maladie et au contraire des espèces protectrices qui pourraient diminuer la pression de contamination ? La dégradation d'un banc (perte de la structure tridimensionnelle) est-elle un facteur aggravant dans la contamination en "rapprochant" les huitres du sédiment et par conséquent la reconstitution de récifs coquilliers sous-marins serait-elle un moyen de remédiation écologique ?

L'étude *in situ* des habitats parasitaires est menée prioritairement, dans le cadre du programme FOREVER, sur le banc du Roz en rade de Brest, étant donné que les huitres sur ce banc subissent la pression concomitante des deux parasites. Elle repose en particulier sur le prélèvement régulier (saisonnier) des différentes "matrices" caractérisant un banc d'huitres sauvages : eau, plancton, sédiment et faune environnante. Ce travail fait l'objet d'une thèse de doctorat (N. Mérou) menée entre le laboratoire Ifremer de la Tremblade et le LEMAR. Le détail du travail mené en première année est présenté exhaustivement par Mérou (2018).

La figure 26 ci-dessous résume de façon synthétique l'avancée de travaux menés sur les habitats parasitaires potentiels pour le banc du Roz.

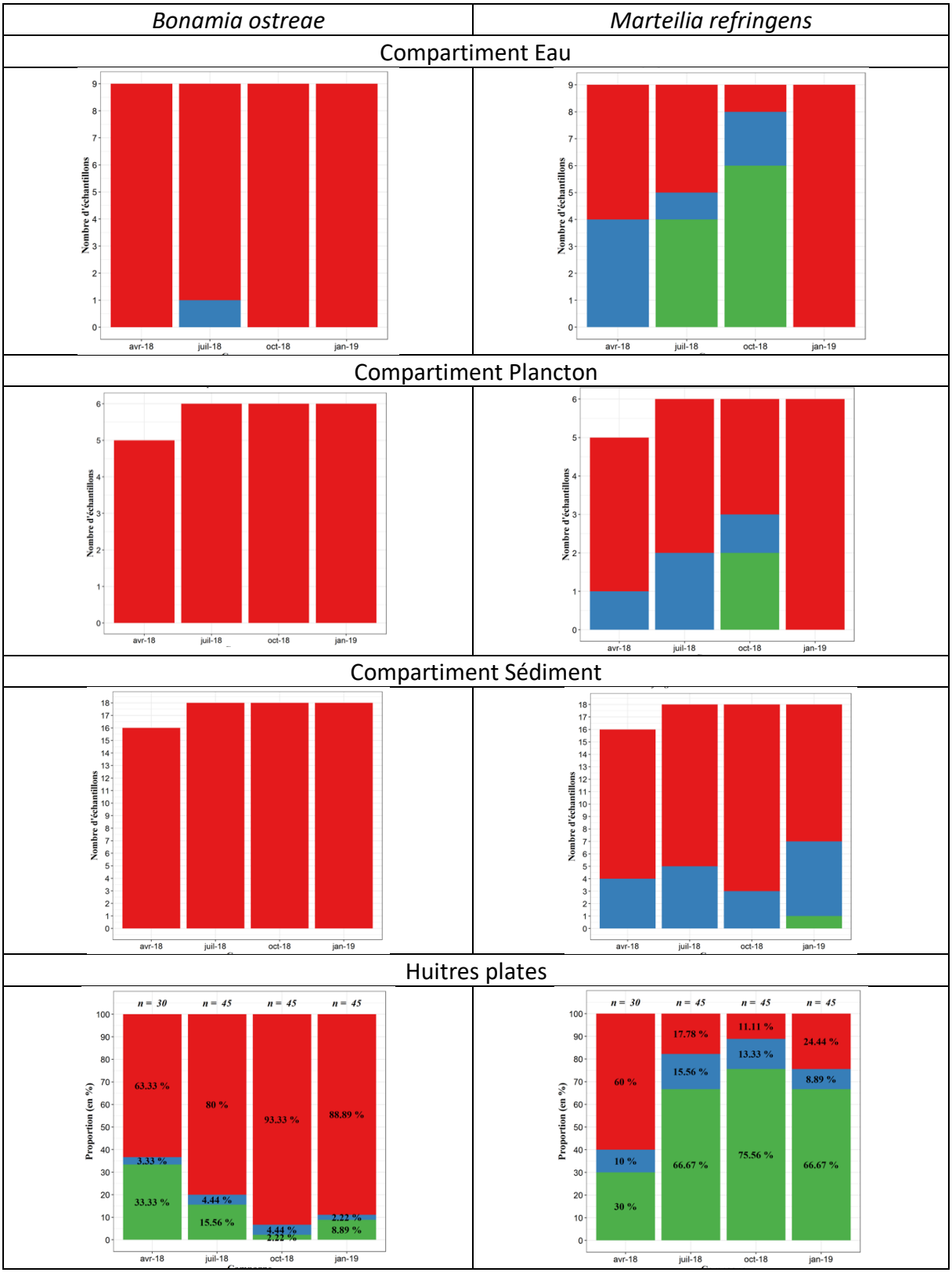


Figure 26 : Prévalence des parasites au cours de la saison et dans les différents compartiments environnant les bancs d'huitres (eau, plancton, sédiment et huitres plates). La détection des parasites au sein des différents compartiments est représentée sous forme de trois catégories : Positif (Vert), Faiblement positif (Bleu) et Négatif (Rouge).

La détection des parasites est présentée au sein des différents compartiments ciblés sous forme de trois catégories : Positif (Vert), Faiblement positif (Bleu) et Négatif (Rouge). Ces catégories correspondent respectivement à des détections avec des nombres de cycle d'amplification PCR inférieurs 37, compris entre 37 et 40 et égaux à 40. Il ressort les faits marquants suivants :

- Pour le compartiment "huitres plates", on constate clairement une augmentation de la prévalence à *M. refringens* d'avril à octobre (de 30 à 75 %), alors que dans le même temps, la prévalence à *B. ostreae* diminue (de 33 à 2 %). Les résultats ne sont pas présentés sur la Figure, mais la prévalence à *M. refringens* chez le pétoncle suit la même dynamique.

- Pour les compartiments "eau" et "plancton", on constate une dynamique similaire pour *M. refringens*, avec une augmentation progressive de sa présence dans l'eau au cours de l'été (il disparaît au cœur de l'hiver). Le parasite *B. ostreae* n'est, quant à lui, pas observé dans l'eau à l'exception d'une légère détection en juillet.

- Pour le sédiment, on y retrouve *M. refringens* tout au long de l'année, avec un fait surprenant : alors qu'il n'est plus présent dans l'eau en hiver, il est retrouvé significativement dans le sédiment. Le parasite *B. ostreae* n'y est pas observé.

Perspectives 2019 : *Afin de compléter les résultats obtenus ici, nous envisageons d'utiliser les outils développés pour la détection d'ARN parasitaire sur les échantillons d'eau et de sédiment positifs en ADN afin de mieux caractériser les parasites dans ces compartiments. En parallèle, le développement d'approches reposant sur l'hybridation in situ ou la microscopie est également souhaité afin de caractériser les parasites dans le plancton et les métazoaires benthiques associés aux huitres plates. Par ailleurs, l'année 2018 se caractérise, en rade de Brest, par une année plutôt chaude (été chaud et hiver très doux), la réalisation à l'identique de ce travail en 2019 nous permettra d'avoir une deuxième année d'observation avec potentiellement des conditions météorologiques différentes.*

4 Conservation et restauration Écologique (action 3)

La conservation et la restauration des bancs d'huitres plates s'organisent autour de 4 actions qui peuvent être développées indépendamment ou conjointement (figure 27).

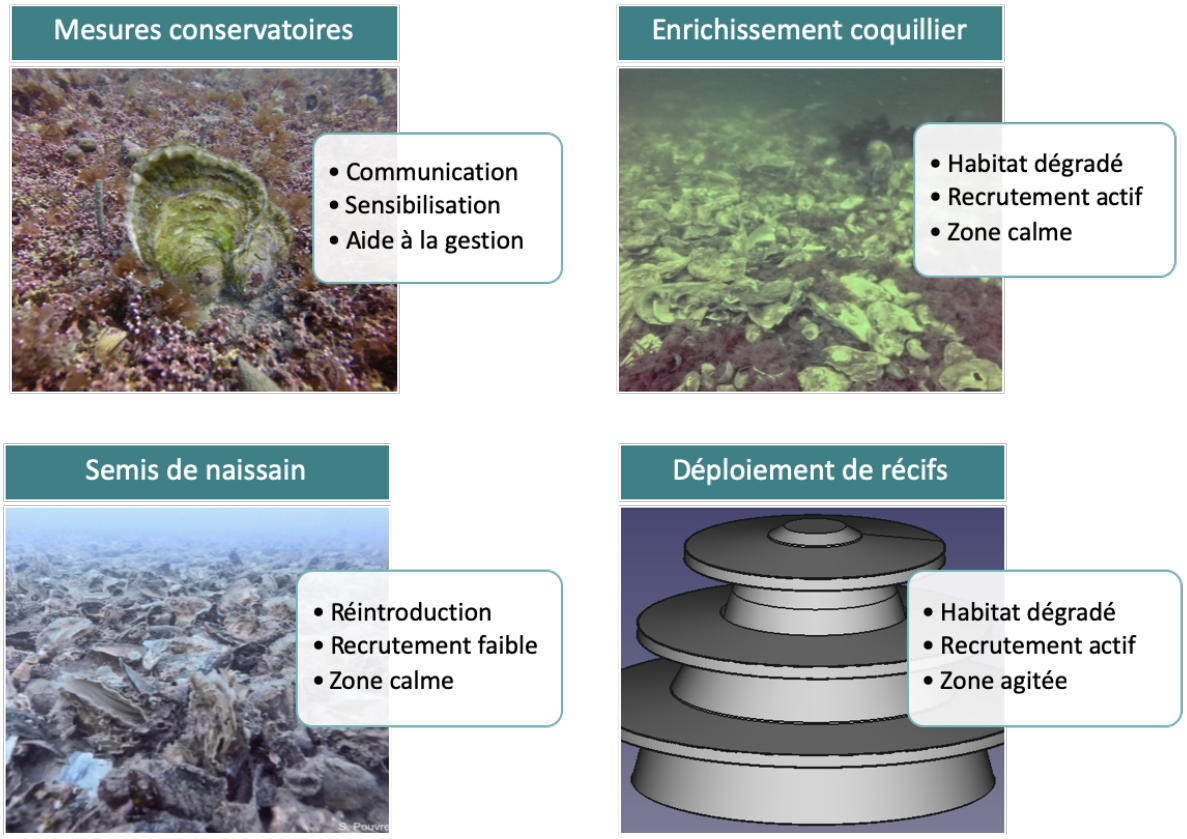


Figure 27 : Méthodes de conservation et restauration écologique proposées et testées au sein du projet FOREVER. Selon les secteurs, certaines méthodes de restauration sont plus appropriées et l'ensemble de ces méthodes permet donc un mode d'action très complet.

4.1 Communication, sensibilisation et mesures conservatoires

Les bancs d'huitres plates encore présents sur les côtes bretonnes sont, malgré leur état relictuel, toujours soumis à différentes pressions : pêche à la drague, pêche non déclarée en plongée, pêche à pied, destruction d'habitat et souvent par simple méconnaissance... Même si l'étude des différents bancs qui sera menée en 2019 devrait permettre d'établir un recensement assez complet, il ressort déjà qu'il est rare de trouver des bancs faisant l'objet de mesures particulières. On peut cependant citer : (1) le banc de la Rance dont l'exploitation raisonnée en plongée semble permettre une bonne gestion ; (2) le banc de l'Odet faisant l'objet d'une interdiction de pêche et (3) le banc de Penthièvre en partie sous la vigilance des ostréiculteurs. Ce manque de gestion à l'échelle régionale (voire nationale) est probablement l'une des causes ultimes empêchant le retour significatif de l'espèce. La première année du projet FOREVER a mis en évidence ces lacunes de gestion, c'est pourquoi il nous semble important de développer une tâche spécifique de sensibilisation autour de la conservation de l'espèce et son habitat.

D'un point de vue méthodologique, ce travail de sensibilisation passe par de la communication au travers de différents médias, auprès de différents acteurs, gestionnaires et publics et se construit à différentes échelles : européenne, nationale, régionale et locale.

A l'échelle européenne, le projet FOREVER est intégré dans l'alliance pour la restauration écologique de l'huitre native (NORA - "Native Oyster Restoration Alliance"). Les membres du projet FOREVER participent activement à cette alliance (colloque régulier, échange postdoctoral, expérimentation bilatérale...). Le prochain colloque de la NORA aura lieu à Édimbourg en mai 2019. Deux communications et un poster seront présentés de la part de l'équipe FOREVER.

A l'échelle nationale, l'objectif en termes de communication et sensibilisation est de faire prendre conscience de l'état extrêmement dégradé des bancs d'huitres natives et favoriser la mise en application au niveau français de la mesure européenne OSPAR. Ceci passe par un travail de communication auprès de l'Agence Française de la Biodiversité et des acteurs de la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM). Ce travail commence à porter ses fruits : une carte DCSMM sur les enjeux écologiques (figure 28) en nord Atlantique fait mention des bancs d'huitres plates comme "habitats côtiers à enjeu fort ou majeur". Par ailleurs, un cours (2 h) sur la restauration écologique de l'huitre plate en France a aussi été construit et dispensé pour la première fois en janvier 2019 à la licence professionnelle "Métiers de la protection & de la gestion de l'environnement" de l'IUT de Caen. Une conférence grand public "L'huitre plate : un patrimoine naturel à préserver" a aussi été donnée en janvier 2019 dans le cycle des conférences de l'Ifremer. Elle est disponible en ligne à l'adresse suivante : https://wwz.ifremer.fr/webtv/Conferences/L-huitre-plate. L'utilisation du réseau social Twitter permet aussi de diffuser de l'information sur le programme FOREVER et la démarche française au sein de l'Alliance Européenne.

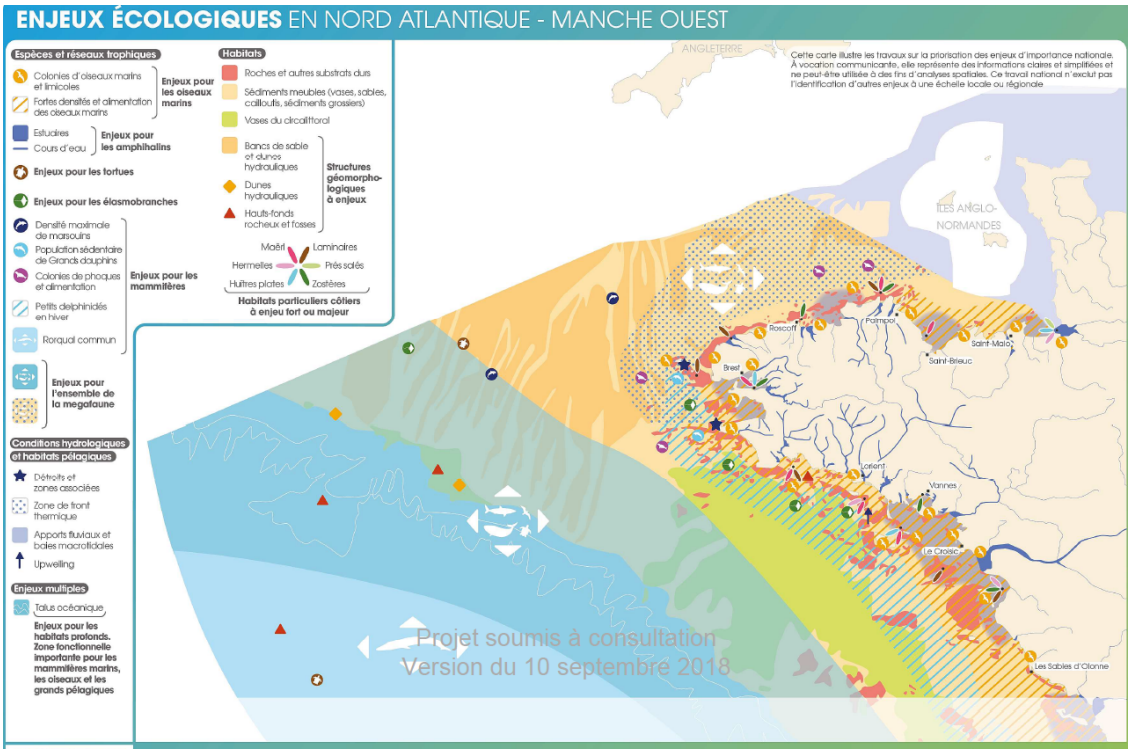


Figure 28 : Carte des enjeux écologiques pour le DCSMM : les récifs d'huitres plates, au même titre que les bancs de maërl, les massifs d'hermelles, les herbiers à zostères, les prés salés et les champs de laminaires sont des habitats particuliers côtiers à enjeu fort ou majeur.

A l'échelle régionale et locale, un travail de sensibilisation, de concertation et d'essaimage est aussi entrepris avec la volonté de mettre en place des relais actifs pour la protection et la restauration de l'espèce. Pour la rade de Brest, l'huitre plate fait désormais partie des préoccupations des gestionnaires Natura 2000 avec l'idée d'en faire l'une des "mascottes" de la rade. Elle apparaît aussi au titre des espèces emblématiques de la Zone Atelier Brest Iroise (ZABRI). Pour les rivières de l'Odet et de Pont l'Abbé, une réunion regroupant le SIVALODET, un syndicat ostréicole, Natura 2000 et les gestionnaires de FOREVER va être programmée courant 2019, afin de déterminer les actions à entreprendre pour la restauration/conservation des bancs encore présents dans ces rivières. Pour la baie de Quiberon, le projet FOREVER continue de travailler en étroite collaboration avec le syndicat ostréicole de la baie (SOBAIE) afin de poursuivre les opérations de restauration du banc du milieu par semis (cf paragraphe ci-dessous). Pour les bancs des Côtes d'Armor, un travail de relais du projet FOREVER est en cours par le réseau Littorea (Réseau pour une pêche à pied durable, http://www.pecheapied-loisir.fr). Une présentation du projet FOREVER sera donnée à l'automne 2019, à l'occasion des journées nationales du réseau Littorea. D'autres opérations de ce genre sont à prévoir en 2019/2020 avec différentes associations (Fédération de plongée, Bretagne Vivante...).
L'ensemble de cette démarche de concertation, de sensibilisation et de communication est résumé sur la figure 29.

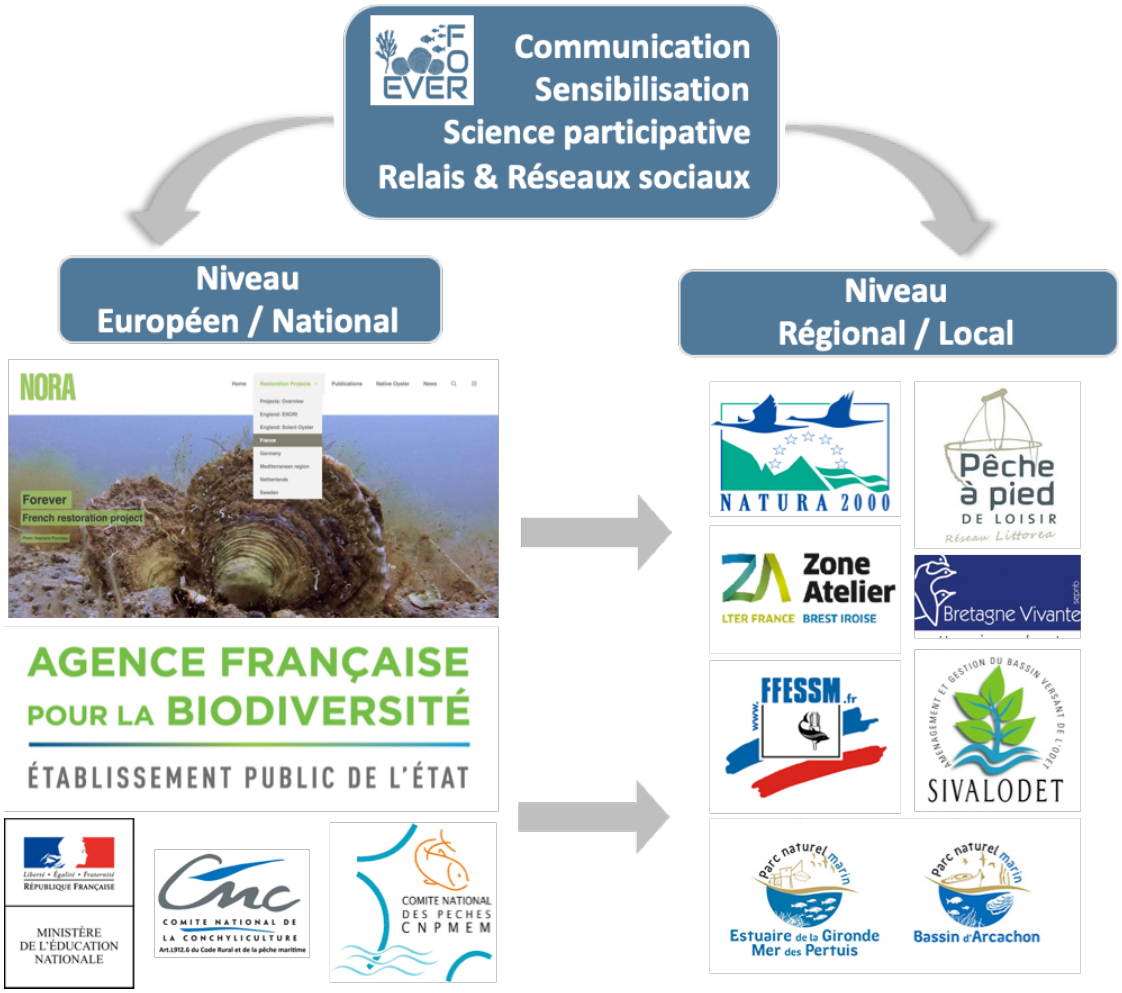


Figure 29 : Démarches de concertation, de sensibilisation et de communication dans le cadre du projet FOREVER

4.2 Enrichissement coquillier

En 2016, dans le cadre du projet DIRAPEN (Pouvreau et *al*., 2016) portant sur la restauration des bancs de pétoncles en rade de Brest, une opération d'enrichissement coquillier a été mise en place au sud du banc du Roz en baie de Daoulas. Déposées en mai 2015, des coquilles d'huitres creuses, dont la vocation première était de servir d'abris pour le pétoncle, ont aussi servi de support de fixation pour l'huitre plate. La colonisation a démarré dans un premier temps au cours du recrutement de l'été 2015 puis s'est poursuivie avec les recrutements successifs (Figure 30). En 2017, on pouvait ainsi trouver plus de 10 huitres plates sur certaines coquilles d'huitres creuses. Les huitres plates fixées en 2015 faisaient 3-4 cm en septembre 2016, mais il y avait aussi de jeunes naissains fixés au cours de l'été 2016 (de moins de 1 cm). Le dépôt de coquilles d'huitres sur le fond est très couramment pratiqué à des fins de restauration des bancs d'huitres (Beck et *al*., 2009) : on parle d'« oyster cultch restoration ».

Figure 30 : Colonisation des huitres creuses au bout d'un an et demi après leur dépôt sur le banc du Roz. Photo de gauche : différentes organismes épibiontes (ascidies, éponges, sabelles, crépidules) dont un ormeau - photo de droite : forte abondance d'huitres plates (recrutement 2015 et jeunes naissains du recrutement 2016).

L'opération menée ici sur le banc du Roz mérite donc d'être suivie dans le cadre du projet FOREVER. L'objectif de faire un bilan de cette opération d'enrichissement coquillier 4-5 ans plus tard (automne 2019 ou printemps 2020). Il s'agira notamment d'évaluer la colonisation d'huitres plates sur ces coquilles d'huitres creuses. Ces mini-constructions récifales seront évaluées de la manière suivante :

- hauteur au-dessus du sédiment,
- nombre moyen d'huitres plates par coquille,
- biomasse des constructions,
- gamme de taille des huitres plates,
- poursuite des capacités de recrutement.

Une partie de ces structures biogéniques actuellement dispersées sur 1 ha sera regroupée dans un sanctuaire précis sur le banc du Roz afin de leur accorder une attention particulière dans les années à venir.

4.3 Semis de naissains

Cette méthode de restauration a été adoptée en baie de Quiberon par le Syndicat Ostréicole (SOBAIE) depuis 2015 en raison du faible recrutement les années antérieures (2007-2014). Ce manque d'approvisionnement en naissains, préjudiciable pour la production de l'huitre plate et les entreprises qui en dépendent, a conduit le syndicat ostréicole SOBAIE à solliciter l'ensemble des entreprises pratiquant l'activité de captage de l'huitre plate en baie de Quiberon à semer 1 % de leur récolte annuelle en naissains sur le banc du milieu (concession attribuée au CRC de Bretagne Sud). Cette action a pour objectif de régénérer progressivement le stock de géniteurs ("huitres mères") et d'assurer *in fine* un captage plus abondant et régulier. On se doit également de noter qu'une action de densification du banc du milieu avait déjà été entreprise de 2011 à 2013 par le transfert d'huitres adultes issues de Granville, de Cancale et du banc voisin de Penthièvre. En raison des mortalités élevées estimées en 2015 sur ces différentes populations (50 à 88 %, e.g. Cochet et *al*., 2015), cette méthode de restauration ne s'est pas montrée concluante et a conduit la profession ostréicole à tester la méthode de restauration du semis de naissains issus uniquement de la baie de Quiberon. Ce type de transfert est d'ailleurs désormais banni dans la convention de Berlin (Pogoda et *al*., 2019).

Le principe de restauration est le suivant : chaque année, au cours de l'hiver, la zone à ensemencer est définie, nettoyée des prédateurs (bigorneaux perceurs, étoiles de mer) et des compétiteurs (crépidules) pour accueillir le futur semis de naissains au cours du printemps (mai). Une estimation réalisée lors du détroquage (action de décollement du naissain de son support de captage) en fonction du nombre de naissains par coupelles et du nombre total de coupelles posées en baie de Quiberon conduit à plus de 6 millions de naissains semés depuis 2015 (figure 31) :

- 2015 (recrutement 2014) : 600 000 naissains ;
- 2016 (recrutement 2015) : 3 millions naissains ;
- 2017 (recrutement 2016) : 600 000 naissains ;
- 2018 (recrutement 2017) : 2 millions naissains.

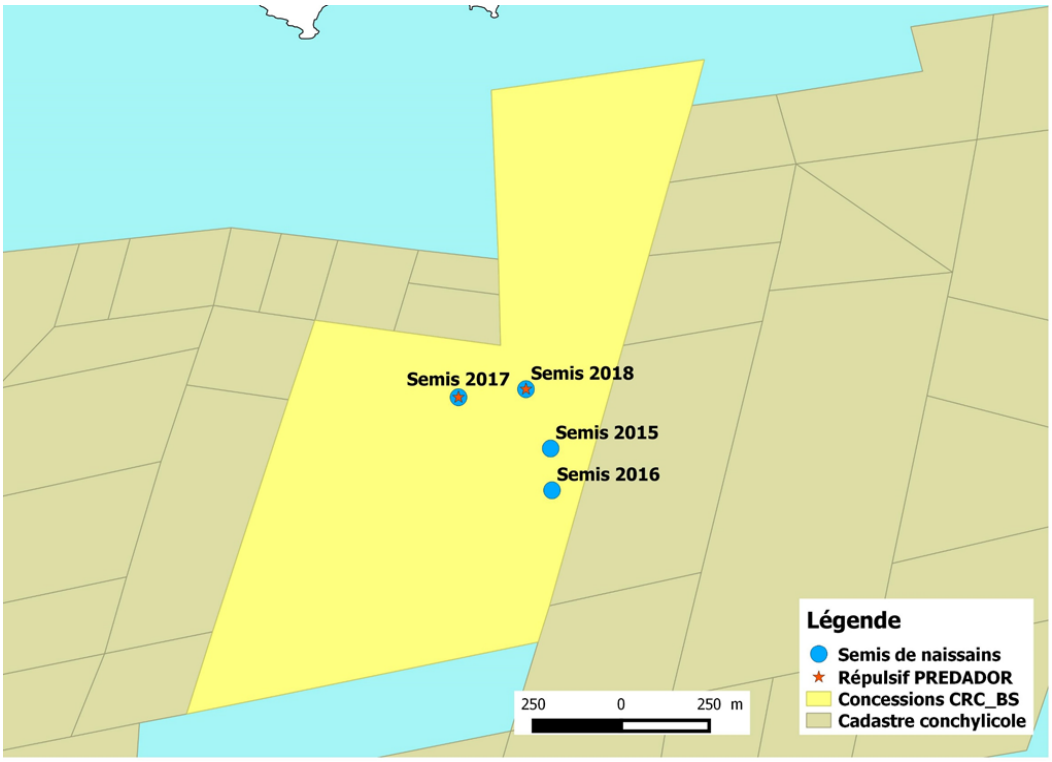


Figure 31 : Localisation des semis 2015 à 2018 sur le banc du milieu en baie de Quiberon

Depuis 2017, les semis sont protégés des daurades royales par un répulsif acoustique mis au point et testé dans le cadre du projet PREDADOR 2. Le semis 2018 a fait l'objet d'un suivi régulier de la mortalité (§ 3.2) et a montré l'importance de la mortalité par les bigorneaux perceurs dans les premiers mois qui suivent l'installation du semis (60 % de mortalité). Des vidéos et photos ont également été réalisées afin de communiquer à la profession conchylicole l'état du semis après 3 mois (figure 32).

Figure 32 : Semis de naissains sur le banc du milieu en baie de Quiberon

Perspectives 2019 :

En baie de Quiberon, un nouveau semis de 2 à 3 millions de naissains sera installé à proximité des précédents au cours du printemps 2019. L'évaluation régulière de la mortalité et de la prédation sera réalisée selon le protocole amélioré et présenté en §3.2. Les différents semis réalisés depuis 2015 feront eux aussi l'objet d'une expertise afin de suivre la restauration progressive de ce banc entreprise il y a maintenant 5 ans.

En rade de Brest, il est prévu, courant 2020, de semer et suivre une population de jeunes naissains sélectionnés (dans le cadre du projet PERLE 2) et de comparer ces performances de survie à celles obtenues par des populations standards (référence : baie de Quiberon).

4.4 Développement de récifs artificiels adaptés à l'huitre plate

Le projet PERLE (Hussenot et al., 2014) a réalisé une étude de colonisation de différents matériaux (cailloux, huitres creuses et plates vivantes et coquilles) par l'huitre plate. Les résultats sont présentés, pour rappel, sur la figure 33. Il ressort de cette étude que les naissains sont surtout présents sur les surfaces ombragées et que les cailloux et coquilles sont plus efficaces que les huitres vivantes.

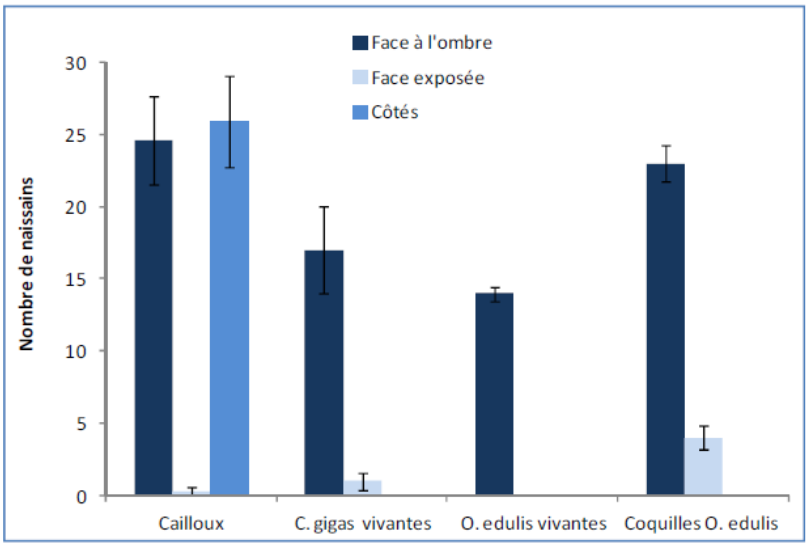


Figure 33 : Nombre de naissains par support (pour 100 cm², extrait de Hussenot et al., 2014).

De leur côté, Graham *et al.* (2016) ont évalué l'efficacité du recrutement de différents matériaux pour l'huitre *Crassostrea virginica*. Ils montrent que le béton est le plus efficace, devant les roches calcaires, les coquilles d'huitres et enfin les roches de rivière (granitique). Anderson (1995) explique que le phénomène de lixiviation de l'hydroxyde de calcium qui augmente l'alcalinité de surface du béton associé à la présence de biofilm permettrait un meilleur recrutement des larves d'huitres, tandis que cette alcalinité est néfaste au développement de certains organismes invertébrés (Lukens and Selberg, 2004). Il a en effet été démontré que les matériaux calcaires favorisent le développement du biofilm (Fererro, 2018). Enfin, de façon empirique, il faut savoir que la chaux est très souvent utilisée par les professionnels de l'ostréiculture pour optimiser la pratique du captage de naissain. Sur la base de ces constats et compte tenu de l'expertise de l'ESITC dans le domaine de la construction, FOREVER a souhaité travailler sur la mise au point de récif en béton calcaire à base de débris coquilliers.

Ce développement a consisté dans un premier temps à tester différentes formulations de bétons coquilliers, afin de définir quelle formulation permettait le meilleur recrutement et la meilleure durabilité, pour ensuite l'utiliser comme matériau dans la construction des récifs. En parallèle, une concertation a été engagée avec les professionnels ostréicoles pour la définition du "design" du récif. Ces travaux menés par l'ESITC font l'objet d'un rapport complet (Chaudemanche et al. 2019).

Afin de simplifier la compréhension, quelques abréviations sont utilisées dans ce chapitre : CH : Coquille d'Huitre ; p, m et g : Indices se référant à la taille des morceaux de coquilles d'huitre utilisés (Poudre, Moyenne, Grande).

4.4.1 Formulations des bétons

Afin de sélectionner la formulation de béton la mieux adaptée pour la réalisation des modules, plusieurs essais ont été effectués sur les matériaux constituant le béton ainsi que sur les formulations réalisées (granulométrie, absorption, calcination...). Des granulats calcaires et des coquilles ont été utilisés principalement, mais quelques essais ont également été réalisés avec des matériaux siliceux. Metzler *et al.* (2016) ont en effet montré un taux de silice (6 %) très élevé dans l'adhésif de l'huitre *Crassostrea virginica* par comparaison à la composition de sa propre coquille.

Les caractéristiques des matériaux utilisés pour la confection des formulations bétons sont explicitées ci-après :

- Ciment (CEM III/A 52.5N),
- Sables (sable siliceux et calcaire de classe granulométrique 0/6,3 mm),
- Granulats (gravillons calcaires de classe granulométrique 6,3/12,5 mm),
- Super-plastifiant (adjuvant),
- Coquilles d'huitres (CH).

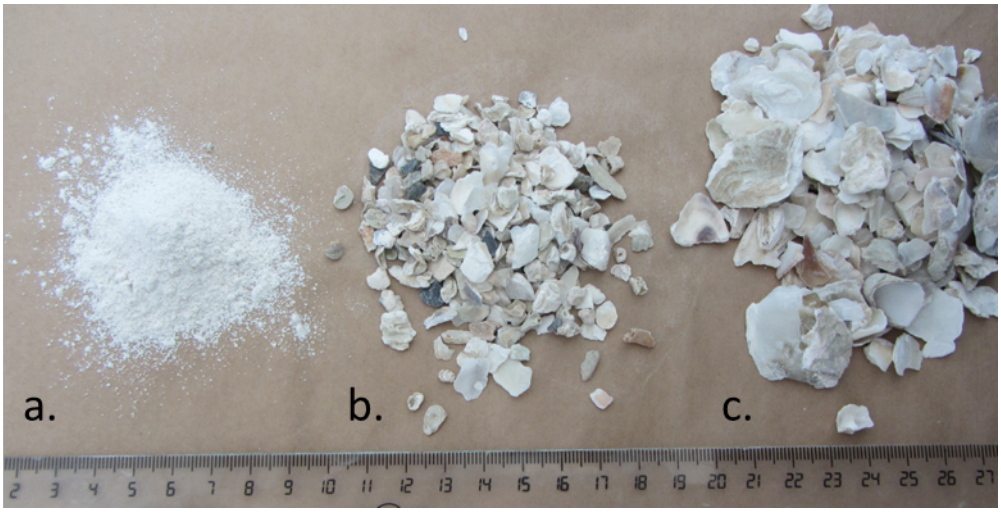


Figure 34 : Coquille d'huitres de différentes tailles : a. poudre, b. moyenne, c. grande.

Pour la réalisation du béton de référence (i.e. sans coquille d'huitres), il a été décidé de partir d'une formulation standard avec une quantité de ciment dosée à 350 kg/m^3 et un rapport Eau/Ciment de 0,5.

Les états de surface peuvent jouer un rôle important sur le recrutement des larves (Coombes *et al.,* 2015 ; Hanlon *et al*., 2018). Il a donc été décidé de tester différents états de surface afin de voir si ceux-ci influenceraient de façon positive le recrutement. Pour cela, une réflexion a été menée sur différents moyens de modifier l'état de surface. Trois méthodes ont été retenues : le saupoudrage, la désactivation du béton et l'aérogommage.

Synthèse des formulations testées :

Le Tableau 3 regroupe l'ensemble des formulations étudiées pour le recrutement des larves d'huitres. Il regroupe un total de 16 formulations classées selon différentes catégories.

Tableau 3 : Synthèse des formulations testées

		Abréviations :	Coquilles d'huitres (CH) :			Granulats :			Autres :	Application d'une méthode de surface :
		sur échantillon	poudre (p)	moyenne (m)	grosse (g)	Sable calcaire	Gravier calcaire	Sable siliceux	Super plastifiant (SP)	
1	Béton Calcaire en masse avec ajout de coquilles d'huitres en masse	Ref ou 0CH	-	-	-	60 %	40 %			
2		20p	20 %	-	-	40 %	40 %			
3		20m	-	20 %	-	40 %	40 %			
4		20g	-	-	20 %	50 %	30 %			
5		35m	-	35 %	-	27 %	38 %			
6		50m	-	50 %	-	15 %	35 %			
7		50g	-	-	50 % (59 % relatif)	35 % (41 % relatif)	0 %			
8	Béton de référence (R1) avec saupoudrage de CH	R-Ip	-	-	-	60 %	40 %			saupoudrage de CHp
9		R-Ig	-	-	-	60 %	40 %			saupoudrage de CHg
10	Béton calcaire / ajout de 15% de Silice	Ref-15Si	-	-	-	45 %	40 %	15 %		
11		50m-Si (ou 50m/15Si)	-	50 %	-	-	35 %	15 %		
12	Béton Réf +SP	SP1.3	-	-	-	60 %	40 %		1,3 %	
13	Béton désactivé	50g+Su			50 % (59 % relatif)	35 % (41 % relatif)	0 %			Désactivé au Sucre
14		Ref/A (ou Ref-A)				60 %	40 %			Désactivé par Aérogommage
15		50g/A			50 % (59 % relatif)	35 % (41 % relatif)	0 %			Désactivé par Aérogommage
16		Ref-DSP (ou R-DSP)				60 %	40 %			Désactivé par Superplastifiant

Un grand nombre de formulations possède des compositions en masse identiques, dans ce cas, seuls leurs états de surface diffèrent, il s'agit des 6 formulations grisées. Enfin, il est à noter que les trois formulations dites « 50 g » (formulations orangées dans le tableau) ont été réalisées avec un taux de CHg de 59 %, une partie des granulats ayant été oubliée lors de la fabrication. Cette variation de volume a entrainé une augmentation de la quantité de pâte cimentaire ainsi que du taux de coquilles.

4.4.2 Tests de recrutement *in situ*

Afin de réaliser des essais de recrutement en rade de Brest et baie de Quiberon, des dalles de 10 cm de côté (figure 35) ont été confectionnées à partir des 16 formulations citées au tableau 4. Il a été fabriqué 4 dalles par formulation afin d'obtenir 2 réplicas par site lors du test de recrutement.

Figure 35 : Photos de dalles de recrutement (à gauche 0 CH à droite 50 CHg).

Les dalles ont été fixées sur une grille selon un damier aléatoire et l'ensemble a été positionné dans une cage benthique sur le fond en répliquat (figure 36).

Figure 36 : Système de cage benthique pour évaluer le recrutement

La durée d'immersion a été de 15 jours lors du pic larvaire en juillet 2018. Un comptage des jeunes post larves a été réalisé sous loupe binoculaire suite à l'immersion.

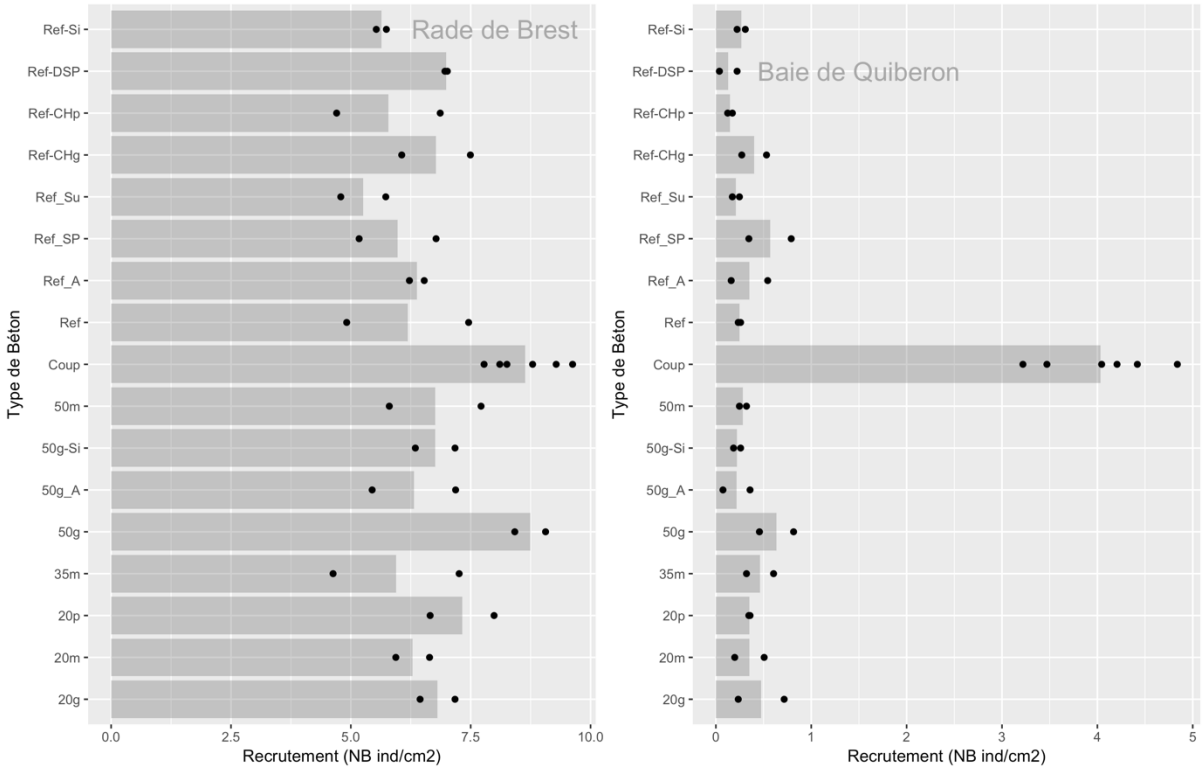


Figure 37 : Résultats du recrutement sur 15 jours sur les différents substrats positionnés en Rade de Brest et Baie de Quiberon et comparaison avec les valeurs de recrutement sur le standard de référence (coupelle chaulée). Les valeurs sont exprimées par cm², pour rappel chaque substrat offrait une surface de 81 cm².

Le recrutement a été plus abondant en rade de Brest qu'en baie de Quiberon, comme illustré sur la figure 37. En effet, on compte entre 400 et 600 larves par dalles en rade de Brest contre 10 à 70 en baie de Quiberon. Cependant, malgré ces écarts absolus, les résultats par site en terme de classement des formulations convergent. Une variance importante est à noter sur la majorité des réplicats demandant donc de relativiser les conclusions entre formulations. Plusieurs informations peuvent cependant être tirées de ces résultats.

- Effet de la désactivation : Il n'est pas noté d'effet significatif de la désactivation des bétons. Sur les deux lieux d'étude, les valeurs de Ref, Ref-DSP et Ref-A sont proches. En revanche l'aérogommage (diminution de la rugosité) a eu un effet négatif sur le recrutement si l'on compare les résultats des échantillons 50g-A (50 % de coquille-Aérogommé) et 50g.
- Effet du super-plastifiant : L'emploi du super-plastifiant ne semble pas influer de façon négative le taux de recrutement des larves. En rade de Brest, le SP n'a pas modifié les résultats de recrutement et en baie de Quiberon les échantillons avec SP ont des résultats plutôt favorables, mais pour un recrutement plus faible.
- Effet de la silice : Sur les deux lieux d'essai, les échantillons Ref-Si (15 % de granulats substitués) et Ref ont eu un recrutement similaire, on ne peut donc pas constater d'influence significative de la présence de granulats siliceux.
- Effet de la granulométrie des coquilles : Des coquilles d'huitres en poudre (p), de taille moyenne (m) et de grande taille (g) ont été testées. On ne peut conclure à un effet de la granulométrie au regard des recrutements des échantillons 20p, 20m et 20g.
- Effet de la proportion de coquilles : Des proportions de 20, 35 et 50 % de coquilles ont été étudiées. On n'observe pas de relation significative entre le porucentage de coquilles et recrutement (20m, 35m, 50m).

- Effet du saupoudrage : Les échantillons Ref-CHp et Ref-CHg correspondent au béton de référence sur lequel ont été saupoudré des coquilles. On remarque que les résultats de recrutement de ces 2 échantillons sont proches de celui de la référence. Cependant, la poudre semble avoir eu un effet négatif tandis que les grosses coquilles semblent présenter à l'inverse un effet légèrement positif. Il serait intéressant d'observer si la fixation des larves se situe davantage sur les coquilles ou sur la partie béton.

Une formulation est mise en avant par ces résultats, il s'agit de la formulation 50g, pour laquelle la valeur du recrutement est significativement supérieure aux autres et ce sur les deux sites. Or il s'agit de la formulation pour laquelle un oubli de granulat avait entrainé une variation significative des proportions de ciment dans le béton, soit 392 kg/m^3 de ciment contre 350kg/m^3 pour les autres formulations. Le taux de coquilles relatif a également été augmenté passant de 50 à 59 %. L'apport de coquilles entre 20 et 50 % n'ayant pas démontré d'augmentation significative, l'hypothèse retenue est que le taux de ciment dans le béton doit vraisemblablement jouer un rôle sur le recrutement. Un taux de ciment supérieur doit augmenter l'alcalinité à la surface du béton. Ces résultats confirmeraient les travaux d'Anderson (1995).

Enfin, lors des comptages, il a été observé une certaine hétérogénéité de recrutement au sein même des échantillons entre les zones lisses et rugueuses. En effet, comme présenté à la figure 38, le recrutement semble plus important dans les zones rugueuses que dans les zones lisses (encadré rouge). Cela confirme les études de Coombes *et al*. (2015) et Hanlon *et al*. (2018).

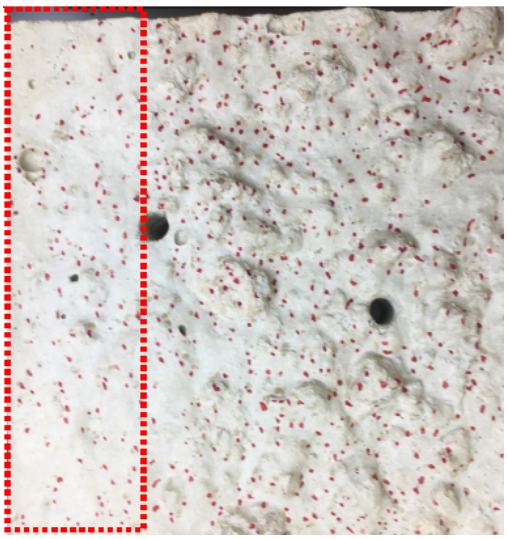


Figure 38 : Vue détaillée de la dalle 20g suite au recrutement (les points rouges représentent la présence d'une larve)

À la suite du comité de pilotage du 12 novembre 2018, et compte tenu de ces résultats, il a été décidé de travailler sur la formulation 50g et de la retravailler afin de réaliser une optimisation mécanique et une mise en place facilitée pour la réalisation des futurs modules qui devront être construits en 2019.

4.4.3 Design du module récifal

Le design des récifs a été pensé en prenant en compte les aspects techniques, mécaniques, biologiques et également de comportement en immersion (houle, marnage…). À la suite de

consultations auprès de professionnels conchylicoles, un design général a été esquissé. Pour des raisons techniques propres au moulage, le module est composé d'une base cylindrique concave (de manière à créer un effet ventouse évitant le renversement) et de 3 anneaux s'imbriquant dans le module (qui rappellent les coupelles, supports de captage utilisés par les conchyliculteurs).
La fabrication des modules devrait débuter en mars 2019 afin d'être prêt au transport et à l'immersion début juin 2019.

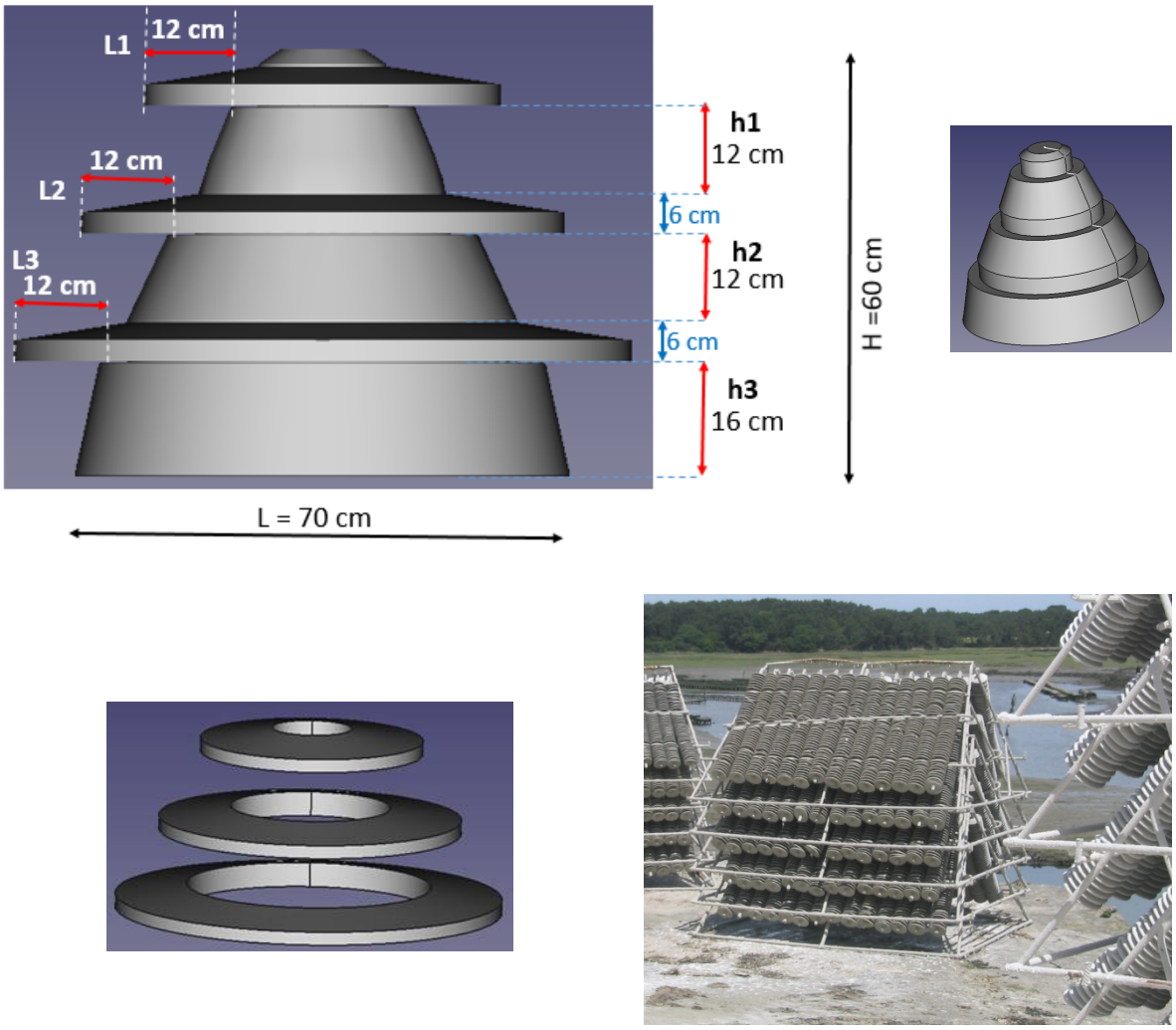


Figure 39 : Design des récifs (et comparaison avec les coupelles de captage)

Perspectives 2019 : *L'année 2019 sera consacrée à fabriquer puis déployer les récifs en rade de Brest et en baie de Quiberon (mois de juin/juillet). Une première évaluation du recrutement sera réalisée en septembre puis tous les 6 mois pour suivre le développement des naissains, la colonisation du récif par d'autres espèces ainsi que la durabilité du récif.*

5 Conclusion

L'huitre plate native des côtes européennes, est une espèce emblématique de Bretagne. Convoitée depuis l'Antiquité, sur-pêchée au 19ème siècle, fleuron de l'ostréiculture au 20ème, elle est désormais menacée de disparition à l'aube du 21ème. Sous l'impulsion de la commission OSPAR mais aussi dans un contexte grandissant de crise écologique et d'érosion de la biodiversité imposant une nécessaire conservation et/ou restauration de nos patrimoines naturels, une alliance européenne réunissant biologistes et gestionnaires a été créée en novembre 2017 à Berlin sous l'égide de l'Agence Allemande de Conservation de la Nature (BFN) avec un seul objectif : favoriser le retour de l'huitre plate sur les côtes. Cette alliance européenne pour la restauration de l'huitre plate (NORA) regroupe désormais plus d'une centaine de scientifiques et de gestionnaires, tous au chevet de cette espèce. En France, cette démarche est assurée par le projet FOREVER ("Flat Oyster Recovery"), démarré en 2018.

Après un an, le programme FOREVER a permis :

- de construire les bases et la méthodologie permettant d'assurer un inventaire le plus précis possible des dernières populations relictuelles d'huitres plates encore présentes en Bretagne. En plus de celles connues en rade de Brest et baie de Quiberon, d'autres populations sont actuellement en cours de recensement à l'échelle de la Bretagne. Un travail d'enquête mené par un groupe d'étudiants de l'Agrocampus Ouest permettra d'accélérer ce recensement. Le développement d'outils acoustiques facilitant la cartographie des bancs fait aussi partie des étapes préliminaires à cet inventaire.

- de déployer deux laboratoires sous-marins (l'un en rade de Brest et l'autre en baie de Quiberon) permettant d'étudier plus précisément les mécanismes écologiques impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates : abondance et dispersion larvaire, dynamique du recrutement, facteurs environnementaux, effet de la prédation, impact des maladies parasitaires. L'ensemble de ces processus a fait l'objet d'études en 2018 qui seront poursuivies en 2019.

- d'initier une démarche très complète permettant la promotion de la conservation et de la restauration écologique des derniers bancs. Cette démarche inclue des opérations de communication et de sensibilisation associées à des actions pilotes concrètes et facilement transférables de restauration écologique : enrichissement coquillier, semis de naissain et développement de récifs artificiels adaptés à l'espèce. Sur tous ces points, beaucoup d'actions ont été initiées en 2018 et seront poursuivies activement en 2019 et 2020.

6 Références bibliographiques

Abelson, A. & Denny, M. (1997) Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *28*(1), 317-339.

Alimou, Y. (2017) Modélisation de la dispersion larvaire de deux espèces d'invertébrés marins clés en rade de Brest : l'huitre creuse (*Crassostrea gigas*) et l'huitre plate (*Ostrea edulis*). Rapport de stage ENSTA.

Anderson, M.J. 1995. Variations in biofilms colonizing artificial surfaces: seasonal effects and effects of grazers. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 75,705-714

Anonyme (2017) FOREVER, a project on flat oysters Heritage, biodiversity and the circular economy: a triple challenge. Baie et rias, n°64.

Anonyme (2014). PERLE. Programme d'expérimentation et de recherche sur l'huitre plate Ostrea edulis. Rapport final de l'ensemble du projet 2011-2014

Bayne, B. (2017) Biology of oysters. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Volume 41.

Van Banning, P. (1991). Observations on bonamiasis in the stock of the European flat oyster, *Ostrea edulis*, in the Netherlands, with special reference to the recent developments in lake Grevelingen. Aquaculture, 93, 205–211.

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

Bernard, I., Duchêne, J., Hily, C., Lazure, P., Pouvreau, S., Boudry, P. (2014) Étude de la connectivité potentielle en rade de Brest : application au cas de l'huitre plate, *Ostrea edulis*. Rapport de contrat PERLE.

Beudin, A. (2014) Dynamique et échanges sédimentaires en rade de Brest impactés par l'invasion de crépidules (Doctoral dissertation, Université de Bretagne occidentale-Brest).

Bonar, D. B., Coon, S. L., Walch, M., Weiner, R. M., & Fitt, W. (1990) Control of oyster settlement and metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues. *Bulletin of marine Science*, *46*, 484-498.

Carriker, M. R. (1986) Influence of suspended particles on biology of oyster larvae in estuaries. *Am Malacol Bull Special Ed*, *3*, 41-49.

Chia, F. S., Buckland-Nicks, J., & Young, C. M. (1984) Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Canadian Journal of Zoology*, *62*, 1205-1222.

Cochet, H., Pouvreau, S., Tanguy, L., & Kerisit, C. (2015) Estimation, Préservation, Reconstitution des bancs sauvages d'huitres plates en Baie de Quiberon. Rapport de contrat.

Cochet, H. (2016) Suivi de la reproduction de l'huitre plate en Baie de Quiberon. Saison 2016. CRC de Bretagne Sud - Cochet Environnement. Rapport de contrat.

Cole, H. A., & Jones, E. K. (1939) Some observations and experiments on the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis*. *ICES Journal of Marine Science*, *14*, 86-105.

Coombes, M.A., La Marca, E.C., Naylor, L.A., and Thompson, R.C. 2015. Getting into the groove: Opportunities to enhance or tetard rates of deterioration of intertidal rocks and concrete? Sci. Total Environ. 580, 1034-1045

Coon, S. L., Fitt, W. K., & Bonar, D. B. (1990a) Competence and delay of metamorphosis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, *106*, 379-387.

Coon, S. L., Walch, M., Fitt, W. K., Weiner, R. M., & Bonar, D. B. (1990b) Ammonia induces settlement behavior in oyster larvae. *The Biological Bulletin*, *179*, 297-303.

Cragg, S. M. (1980). Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 60(3), 551.

Cragg, S. M., & Gruffydd, L. D. (1975) The swimming behaviour and the pressure responses of the veliconcha larvae of Ostrea edulis (L.). In *Proceedings of the ninth European marine biology symposium* (pp. 43-57). H. Barnes.

Cranfield, H. J., Dunn, A., Doonan, I. J., & Michael, K. P. (2005). *Bonamia exitiosa* epizootic in *Ostrea chilensis* from Foveaux Strait, southern New Zealand between 1986 and 1992. ICES Journal of Marine Science, 62(1), 3–13. http://doi.org/10.1016/j.icesjms.2004.06.021

Crimaldi, J. P., Thompson, J. K., Rosman, J. H., Lowe, R. J., & Koseff, J. R. (2002) Hydrodynamics of larval settlement: the influence of turbulent stress events at potential recruitment sites. *Limnology and Oceanography*, *47*(4), 1137-1151.

Duchêne J., Bernard I., Pouvreau S. (2015) Vers un retour de l'huitre indigène en rade de Brest. Espèces, (16), 51-57.

Duchêne J., Hily C. (2013) Connaissance des ressources naturelles : inventaire et typologie des populations naturelles et de leur habitat**.** *Rapport de WP 1 / SP 1 du projet PERLE.*

Eckman, J. E. (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *200*(1-2), 207-237.
Eckman, J. E., Werner, F. E., & Gross, T. F. (1994). Modelling some effects of behavior on larval settlement in a turbulent boundary layer. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *41*, 185-208.
Ferrero M-A., 2018, Thèse, Colonisation et biodétérioration des bétons en milieu marin: Mise au point d'essais en laboratoire et influence de la composition chimique du matériau cimentaire.
Finelli, C. M., & Wethey, D. S. (2003) Behavior of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae in flume boundary layer flows. *Marine Biology*, *143*, 703-711.
Firth et al, 2014 between a rock and a hard place: Environmental and engineering considerations when designing coastal defence structures Coastal Engineering Volume 87 Pages 122-135
Fuchs, H. L., Gerbi, G. P., Hunter, E. J., Christman, A. J., & Diez, F. J. (2015) Hydrodynamic sensing and behavior by oyster larvae in turbulence and waves. *Journal of Experimental Biology*, *218*, 1419-1432.
Fuchs, H. L., Hunter, E. J., Schmitt, E. L., & Guazzo, R. A. (2013) Active downward propulsion by oyster larvae in turbulence. *Journal of Experimental Biology*, *216*, 1458-1469.
Fuchs, H. L., Neubert, M. G., & Mullineaux, L. S. (2007) Effects of turbulence-mediated larval behavior on larval supply and settlement in tidal currents. *Limnology and Oceanography*, *52*, 1156-1165.
Graham, P.M., Palmer, T.A., Pollack, J.B., 2016. Oyster reef restoration: substrate suitability may depend on specific restoration goals. Restor. Ecol. 25, 459–470
Hanlon N., Firth L.B. Knights A.M., 2018. Time-dependent effects of orientation, heterogeneity and composition determines benthic biological community recruitment patterns on subtidal artificial structures Ecological Engineering 122, 219–228
Hansen, P. J., Bjørnsen, P. K., & Hansen, B. W. (1997) Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2 µm body size range. *Limnology and oceanography*, *42*, 687-704.
Hansen, B., Fotel, F. L., Jensen, N. J., & Wittrup, L. (1997b) Physiological effects of the detergent linear alkylbenzene sulphonate on blue mussel larvae (Mytilus edulis) in laboratory and mesocosm experiments. *Marine Biology*, *128*, 627-637.
Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004) *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Academic Press.
Hidu, H., & Haskin, H. H. (1978) Swimming speeds of oyster larvae *Crassostrea virginica* in different salinities and temperatures. *Estuaries*, *1*(4), 252-255.
Hidu, H., Valleau, W. G., & Veitch, F. P. (1978) Gregarious setting in European and American oysters: response to surface chemistry vs. waterborne pheromones. National Fisheries Association.
Hine, P. M., Diggles, B. K., Parsons, M. J. D., Pringle, A., & Bull, B. (2002). The effects of stressors on the dynamics of Bonamia exitiosus Hine , Cochennec-Laureau & Berthe , infections in flat oysters Ostrea chilensis (Philippi). Journal of Fish Diseases, 25, 545–554.
Hussenot M., Pouvreau S., Duchene J., Freulon H., Arzul I., Lapegue S. (2014) Synthèse PERLE. Programme d'Expérimentation et de recherche sur L'huitre plate *Ostrea edulis*.
Jékely, G., Colombelli, J., Hausen, H., Guy, K., Stelzer, E., Nédélec, F., & Arendt, D. (2008) Mechanism of phototaxis in marine zooplankton. *Nature*, *456*(7220), 395.
Kennedy, V. S., Newell, R.I.E., Eble, A.F. (ed.) (1996) The eastern oyster: *Crassostrea virginica*. University of Maryland Sea Grant College.
Kennedy R. J., Roberts D., (1999) A Survey of the Current Status of the Flat Oyster Ostrea edulis in Strangford Lough, Northern Ireland, with a View to the Restoration of Its Oyster Beds. *Biology and Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy Vol. 99B, No. 2, p 79-88.*
Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., & Pineda, J. (2002) Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, *70*(1), 309-340.
Koehl, M. A. R., & Cooper, T. (2015) Swimming in an unsteady world. *Integrative and comparative biology*, *55*(4), 683-697.
Lazure, P., & Dumas, F. (2008) An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in water resources*, *31*(2), 233-250.
Le Télégramme (2017) Rade de Brest. Les huitres et pétoncles disparaissent. Stéphane Jézéquel. 21 décembre 2017. Disponible en ligne : https://www.letelegramme.fr/finistere/brest/rade-de-brest-disparitions-inexpliquees-21-12-2017-11789298.php
Lillis, A., Eggleston, D. B., & Bohnenstiehl, D. R. (2013) Oyster larvae settle in response to habitat-associated underwater sounds. *PLoS One*, *8*(10), e79337.
Lukens, R. and Selberg C. 2004. Guidelines for Marine Artificial Reef Materials. A Joint Publication of the Gulf and Atlantic States Marine Fisheries Commission.
OSPAR commission (2008) Case Reports for the OSPAR List of threatened and/or declining species and habitats

Mann, R., Campos, B.M., & LuckenBack, M.W. (1991) Swimming rate and responses of larvae of three mactrid bivalves to salinity discontinuities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, *68*, 257-269.
Marteil, L. (1959). Les bancs naturels et la reproduction de l'huitre plate en Morbihan. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 23(3), 287–295.
Metzler Rebecca A., Rist Rebecca, Alberts Erik, Kenny Paul, Wilker Jonathan J., 2016. Composition and Structure of Oyster Adhesive Reveals Heterogeneous Materials Properties in a Biological Composite. Adv. Funct. Mater. 26, 6814–6821. https://doi.org/10.1002/adfm.201602348
North, E. W., Schlag, Z., Hood, R. R., Li, M., Zhong, L., Gross, T., & Kennedy, V. S. (2008) Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, *359*, 99-115.
Pawlik, J. R. (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, *30*, 273-335.
Pineda, J., Hare, J., & Sponaugle, S. (2007) Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. Oceanography, 20(3), 22–39.
Pogoda, B., Brown, J., Hancock, B., Preston, J., Pouvreau, S., Kamermans, P., Sanderson, W., Von Nordheim, H. (2019). The Native Oyster Restoration Alliance (NORA) and the Berlin Oyster Recommendation: bringing back a key ecosystem engineer by developing and supporting best practice in Europe. Aquatic Living Resources , 32, 13 (9p.) https://doi.org/10.1051/alr/2019012
Pouvreau, S. (2016) Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huitre creuse en France: Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2015.
Pouvreau, S., Garcia, C., Terre-Terrillon, A., Boulben, S., Grouhel-Pellouin, A., Le Bec, C. (2018) Saisine du 15 février 2018 - État des connaissances concernant les ressources coquillères en rade de Brest et sur les facteurs pouvant expliquer les mortalités de pétoncles noirs et d'huitres plates. DGAL 75 - Direction Générale de l'Alimentation, Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, Paris, Ref. Ifremer : PDG/SL/18-011 - Expertise N°18.010, 14 p.
Roberts, A. M. (1981) Hydrodynamics of protozoan swimming. *Biochemistry and physiology of protozoa*, *4*, 5-66.
Rodriguez, S. R., Ojeda, F. P., & Inestrosa, N. C. (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine ecology progress series*, 193-207.
Salomon, J. C., & Breton, M. (1991) Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. *Environmental Hydraulics, Balkema, Rotterdam*, 459-464.
Sebens, K. P. (1983) The larval and juvenile ecology of the temperate octocoral Alcyonium siderium Verril. I. Substratum selection by benthic larvae. J. exp. mar. Biol. Eco~7.1: 73-89
Smyth, D., Kregting, L., Elsäßer, B., Kennedy, R., & Roberts, D. (2016) Using particle dispersal models to assist in the conservation and recovery of the overexploited native oyster (Ostrea edulis) in an enclosed sea lough. *Journal of Sea Research*, *108*, 50-59.
Tamburri, M. N., Zimmer-Faust, R. K., & Tamplin, M. L. (1992) Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: a re-examination. *The Biological Bulletin*, *183*(2), 327-338.
Tamburri, M. N., Finelli, C. M., Wethey, D. S., & Zimmer-Faust, R. K. (1996) Chemical induction of larval settlement behavior in flow. *The Biological Bulletin*, *191*(3), 367-373.
Turner, E. J., Zimmer-Faust, R. K., Palmer, M. A., Luckenbach, M., & Pentchef, N. D. (1994) Settlement of oyster (Crassostrea virginica) larvae: Effects of water flow and a water-soluble chemical cue. *Limnology and Oceanography*, *39*(7), 1579-1593.
Waller, T. R. (1981) Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, Ostrea edulis Linné.
Walne, P. R. (1965) Observations on the influence of food supply and temperature on the feeding and growth of the larvae of Ostrea edulis L.
Wang W. and Xu Z. (1989) The taxic behavior in the larvae of Crassostrea gigas. J. Xiamen Univ. (Nat.Sci.) 28: 301-305.
Wheeler, J. D. (2016). Behavioral Responses of Invertebrate Larvae to Water Column Cues. Ph D Woods Hole Oceanographic Institution, 150 p.
Zimme-Faust, R. K., & Tamburri, M. N. (1994) Chemical identity and ecological implications of a waterborne, larval settlement cue. *Limnology and Oceanography*, *39*(5), 1075-1087.