

MYTILOBS CAMPAGNE 2020-2021

Réseau d'observation des moules d'élevage sur la côte Atlantique et dans la Manche

• Edition 2022



Fiche documentaire

Titre du rapport : MYTILOBS Campagne 2020-2021, Réseau d'observation des moules d'élevage sur la côte Atlantique et dans la Manche	
Référence interne : RST ODE/UL/LERN/22-05 Diffusion : <input checked="" type="checkbox"/> libre (internet) <input type="checkbox"/> restreinte (intranet) – date de levée d'embargo : AAA/MM/JJ <input type="checkbox"/> interdite (confidentielle) – date de levée de confidentialité : AAA/MM/JJ	Date de publication : 19/04/2022 Version : 1.0.0 Référence de l'illustration de couverture : Bouchots à moules sur l'île Chausey © IFREMER-LER/N Langue(s) : Français
Résumé/ Abstract : <p>Au cours de la campagne 2020-2021 du réseau d'observation MYTILOBS, les sites suivants ont été opérés : Agon en Normandie, le Vivier en Bretagne nord, Pont-Mahé en Bretagne sud, ainsi qu'Aiguillon et Yves dans les Pertuis charentais. Les mortalités observées se sont avérées exceptionnellement faibles comparées à celles qui avaient pu être observées au cours des années précédentes. Le site d'Agon, ordinairement peu impacté, s'est toutefois illustré comme le seul site pour lequel une augmentation significative des mortalités était observée. Les croissances, quant à elles, se sont avérées proches de la moyenne interannuelle, consacrant le site de Pont-Mahé comme le meilleur site pour la croissance parmi ceux opérés par le réseau.</p> <p>Placé dans le cadre du réseau Mytilobs, l'action QuaCytoM a pour objectif le suivi de la variation du niveau de ploïdie des moules adultes issues de divers sites mytilicoles en France. En effet, dans le cadre de leur interaction étroite avec leur milieu, les mollusques bivalves peuvent montrer diverses anomalies génomiques et nos études ont démontré qu'elles étaient impliquées dans les épisodes de surmortalité affectant les moules (Morbleu, Benabdelmouna & Ledu 2016 ; Benabdelmouna et al. 2018). L'action Quacytom est menée depuis 2019 et, durant la période 2019-2021, nos résultats ont montré que les bassins d'Arcachon, de la baie de Bourgneuf, de la Normandie et des Hauts de France ont été constamment marqués par la mauvaise qualité cytogénétique globale de leurs moules. Seul le bassin des pertuis Charentais a présenté une qualité cytogénétique globale qui varie en fonction des années avec tout particulièrement l'année 2021 caractérisée par une grande majorité de moules de bonne qualité cytogénétique (HCQ). Parallèlement à cette variabilité temporelle, le suivi multisites montre aussi une variabilité spatiale, tout particulièrement au niveau des pertuis Charentais dont le secteur sud (pertuis d'Antioche) a produit des moules montrant une meilleure qualité cytogénétique globale comparativement à celles produites au niveau du secteur nord (pertuis Breton). Enfin, les résultats obtenus durant ces suivis 2019-2021 montrent de façon très claire que la qualité cytogénétique des cheptels mytilicoles est un facteur très important qui conditionne grandement leur comportement face aux divers épisodes de mortalité. Il nous paraît par conséquent de la plus grande importance de continuer à accorder une attention particulière au critère « qualité cytogénétique » défini par nos travaux et cela au travers de suivis réguliers dans le but final de fournir les descripteurs qualitatifs et quantitatifs de réel intérêt pour la communauté scientifique, les autorités de tutelles et la profession.</p>	
Disponibilité des données de la recherche : Dépôt SEANOE en cours	

Commanditaire du rapport : Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture	
Nom / référence du contrat : Convention DPMA 2021 – IFREMER	
Projets dans lesquels ce rapport s'inscrit : Réseau MYTILOBS	
Auteur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Normand J. / Julien.Normand@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-N
Benabdelmouna A. / Abellah.Benabdelmouna@ifremer.fr	IFREMER / RBE / USGMM / LGPMM
Louis W. / Wilfried.Louis@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-N
Grizon J. / James.Grizon@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-PC
Contributeur(s) / adresse mail	Affiliation / Direction / Service, laboratoire
Seugnet JL. / Jean.Luc.Seugnet@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-PC
Billy JC. / Jean.Christophe.Billy@ifremer.fr	IFREMER / RBE / EMMA / PMMLT
Bouget JF. / Jean.Francois.Bouget@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-MPL
Ledu C. / Christophe.Ledu@ifremer.fr	IFREMER / RBE / USGMM / LGPMM
Le Gall P. / Patrik.Le.Gall@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-BN
Lejolivet A. / Aurore.Lejolivet@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-BN
Fontaine B. / Bruno.Fontaine@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-N
Girardin F. / Frederic.Girardin@ifremer.fr	IFREMER / RBE / EMMA / PMMLT
Gueux A. / Aurore.Gueux@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-PC
Morin D. / Dimitri.Morin@ifremer.fr	IFREMER / RBE / EMMA / PMMLT
D'Amico F. / Florence.D.Amico@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-AR
Hébert P. / Pascal.Hebert@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-BL
Vérin F. / Françoise.Verin@ifremer.fr	IFREMER / ODE / UL / LER-BL

Sommaire

Contexte	7
Partie 1 : Dispositif d'Observation	9
1. Matériel et Méthodes	10
1.1 Présentation générale	10
1.2 Sites d'étude	10
1.3 Matériel biologique	11
1.4 Variables mesurées	12
1.4.1 Proportions de mortalité	12
1.4.2 Réalisation des biométries et des prélèvements	13
1.4.3 Mesures de la température et de la salinité	14
1.4.4 Comparaison des variations interannuelles et inter-sites	15
2. Résultats	17
2.1 Site d'Agon	17
2.2 Site du Vivier	20
2.3 Site de Pont-Mahé	23
2.4 Site de l'Aiguillon	25
2.5 Site de Yves	28
3. Discussion	31
3.1 Mortalités	31
3.2 Croissance	32
3.3 Température et salinité de l'eau de mer	32
Partie 2.1: Action QuaCytoM : Qualité Cytogénétique des cheptels Mytilicoles, suivi de l'année 2021	33
1. Introduction	35
2. Matériel et Méthodes	35
3. Résultats	36
3.1 Pertuis charentais	37
3.2 Normandie	38
3.3 Hauts de France	38
3.4 Bassin d'Arcachon	39
3.5 Comparaison inter-sites	40
4. Conclusion	42
Partie 2.2 : Action QuaCytoM	43
Qualification Cytogénétique des cheptels Mytilicoles, Bilan des suivis 2019-2021	
1. Contexte du suivi	46
2. Variation interannuelle du statut cytogénétique des moules analysées	47
3. Variation interbassins du statut cytogénétique des moules analysées	48
4. Relation entre le statut cytogénétique et les performances de survie	53
5. Conclusion générale	55
Références citées	57

Contexte

En France, les espèces natives de moules sont *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis* qui forment des bancs naturels en zone intertidale et subtidale. L'isolement reproductif entre ces deux espèces n'est d'ailleurs pas complet, et de nombreux hybrides, plus ou moins introgressés, sont observés dans les zones de transition entre peuplements *M. edulis* et *M. galloprovincialis* (Bierne *et al.*, 2003).

L'accessibilité et les qualités nutritionnelles de cette ressource ont encouragé son exploitation par l'homme depuis la préhistoire comme en attestent de nombreuses preuves archéozoologiques (Stiner *et al.*, 2003). La production de moules s'est d'abord appuyée sur la cueillette, les individus pêchés étant éventuellement reparqués ultérieurement. L'essor de la culture sur pieu, puis en pleine eau au 20^{ème} siècle, a permis un contrôle plus complet du cycle d'élevage et la mytiliculture a supplanté la pêche pour la production de moules destinées à la consommation. Aujourd'hui, la mytiliculture se place au 2^{ème} rang des productions conchylicoles françaises, et au 3^{ème} rang européen. Selon les statistiques du Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt, 879 entreprises exerçaient cette activité en 2012, pour une production annuelle de 77 139 tonnes (Agreste, 2014). La première région mytilicole de France est la Bretagne nord (21 345 tonnes en 2012), suivie par la Méditerranée (17 228 t en 2012), la Normandie et la Mer du Nord (15 928 t), la région Poitou-Charentes (13 058 t), les Pays-de-Loire (5 100 t) et la Bretagne sud (3 908 t) (Agreste, 2014). Le cycle d'élevage dure entre 1 et 2 ans : le captage du naissain sur corde intervient en fin de printemps de l'année *n-1*, et, dans la plupart des sites, les premières moules sont mises sur le marché en fin de printemps ou début d'été de l'année *n*. Sur les côtes de l'Atlantique, de la Manche et de la Mer du Nord, l'élevage s'effectue principalement sur des pieux en zone intertidale ou sur des filières de pleine eau.

L'observation biologique des moules d'élevage a suscité de nombreux travaux, depuis les études fondatrices menées en France sur la reproduction des bivalves (Lubet, 1959) jusqu'au réseau d'observation des contaminants Mussel Watch piloté par la National Oceanic and Atmospheric Administration des Etats Unis d'Amérique¹, qui a ensuite été décliné dans de nombreux pays. En France, différents programmes d'observation ont pu être opérés par Ifremer au cours des années précédentes : le réseau REMOULA, qui constitue un précurseur au MYTILOBS, a ainsi permis l'acquisition de données d'observation dans les Pertuis Charentais entre 2000 et 2006 (Robert *et al.*, 2007). Parallèlement, la surveillance des maladies des moules sur l'ensemble du littoral a été assurée par les réseaux REPAMO et REPAMO2 (Lupo *et al.*, 2017). Depuis 2012, le réseau MYTILOBS constitue le dispositif national d'observation des moules d'élevage mis en œuvre par l'Ifremer. Ces observations sont complétées par d'autres réseaux en région, animés par les différents acteurs de l'interprofession : Centres Techniques, Comités professionnels et Bureaux d'études.

Jusqu'à une date récente, la mytiliculture n'était pas touchée par des phénomènes de mortalités massives comme ceux affectant l'ostréiculture française et la problématique principale pour cette filière était celle de l'amélioration des performances de croissance (Rodriguez, 2013). Depuis 2014 toutefois, des mortalités massives, vraisemblablement dues à une maladie infectieuse (Pépin *et al.*, 2017), ont été observées. Elles ont été rapportées principalement dans les secteurs d'élevage de Charente-Maritime, de Vendée, et de Bretagne nord et plus récemment dans les Hauts de France. Concomitamment, des phénomènes de

¹ National Centers for Coastal Ocean Science, 2022: National Status and Trends: Mussel Watch Program, <https://www.fisheries.noaa.gov/inport/item/39400> (consulté en ligne le 25/04/2022)

mortalité massive semblent avoir également affectés de nombreux bancs d'individus sauvages, dont certains d'intérêt halieutique.

La mise en œuvre du réseau d'observation repose en grande partie sur la capacité des opérateurs locaux à se déplacer sur le terrain et sur les infrastructures de recherche et d'observation associées (concessions expérimentales sur le domaine public maritime, véhicules et bateaux, base de données, etc.). Ce dispositif sert également de support à différentes actions de surveillance et de recherche. Adossée au réseau depuis 2019, l'action QuaCytoM (Qualification Cytogénétique des cheptels Mytilicoles) avait pour objectif principal le suivi de la variation du niveau de ploïdie de moules adultes issues de divers sites mytilicoles en France.

Partie 1 : Dispositif d'observation

1. Matériel et Méthodes

1.1 Présentation générale

Le protocole du MYTILOBS est inspiré par celui du REMORA (Littaye-Mariette, 1994 ; Fleury et al., 1998), adopté au début des années 1990 pour l'observation des performances d'élevage des huîtres, et qui sert également d'ossature à l'actuel observatoire national conchylicole (Fleury et al., 2018) et à différents réseaux opérés localement par des partenaires scientifiques d'Ifremer. Ceci permet la comparaison des données acquises par ces différents dispositifs au cours des années.

Pour la campagne 2020-2021 du MYTILOBS, ce protocole a consisté à déployer à la même date, différents sous-échantillons d'un même lot de naissain sur l'ensemble des sites opérés par le réseau. Le déploiement des moules est intervenu au début du mois d'octobre 2020 pour un relevage final en décembre de l'année 2021 (Tableau 1). Le protocole prévoyait que des prélèvements et des mesures soient ensuite successivement réalisés tous les mois entre janvier et décembre 2021 sur ce cheptel « sentinelle » afin de documenter l'évolution mensuelle des mortalités, de la croissance et du remplissage (Tableau 1). En parallèle, des sondes de mesure des paramètres de l'environnement devaient être déployées sur ces mêmes sites afin de permettre une première caractérisation de l'environnement d'élevage (Tableau 1). Les paramètres enregistrés par ces sondes (hauteur d'eau, température, salinité) ont fait l'objet d'une acquisition toutes les 15 minutes, et les sondes devaient être relevées tous les mois pour être déchargées de leurs données, nettoyées, et ré-étalonnées. Des routines de traitement de données ont été développées, et devaient également permettre la production d'un bulletin mensuel d'information sur l'évolution des mortalités à destination des scientifiques, des gestionnaires, des producteurs, et de leurs élus (Tableau 1).

Tableau 1 : Calendrier prévisionnel des opérations

	2020			2021											
	Octobre	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	Décembre
Cheptel sentinelle	Première biométrie et déploiement sur les sites			Comptages et biométries mensuels											Relevage final
Sonde	Rotations mensuelles														
Bulletins	Edition mensuelle														

1.2 Sites d'étude

Les sites suivis par le réseau étaient, en 2021, au nombre de 5, déployés sur des zones de production mytilicole de la façade atlantique et de la Manche. Au sud, 2 sites sont répartis dans la zone des Pertuis charentais : Yves dans le Pertuis d'Antioche et Aiguillon dans le Pertuis Breton (Figure 1.A). Du sud au nord, le site de Pont-Mahé est situé en Baie de Vilaine, le site du Vivier en Baie du Mont Saint-Michel et le site d'Agon sur la côte ouest du Cotentin. Les suivis des sites de Filière et de Maison-Blanche, qui étaient opérés par le réseau au cours des années précédentes, ont malheureusement dû être abandonnés. Tous ces sites sont

situés dans des secteurs où se pratique l'élevage sur bouchot. Dans la mesure du possible, les pieux de bouchot équipés ont été choisis en essayant de minimiser les différences inter-sites pour le temps d'émersion qui conditionne notamment l'accès à la nourriture des individus (Tableau 2).

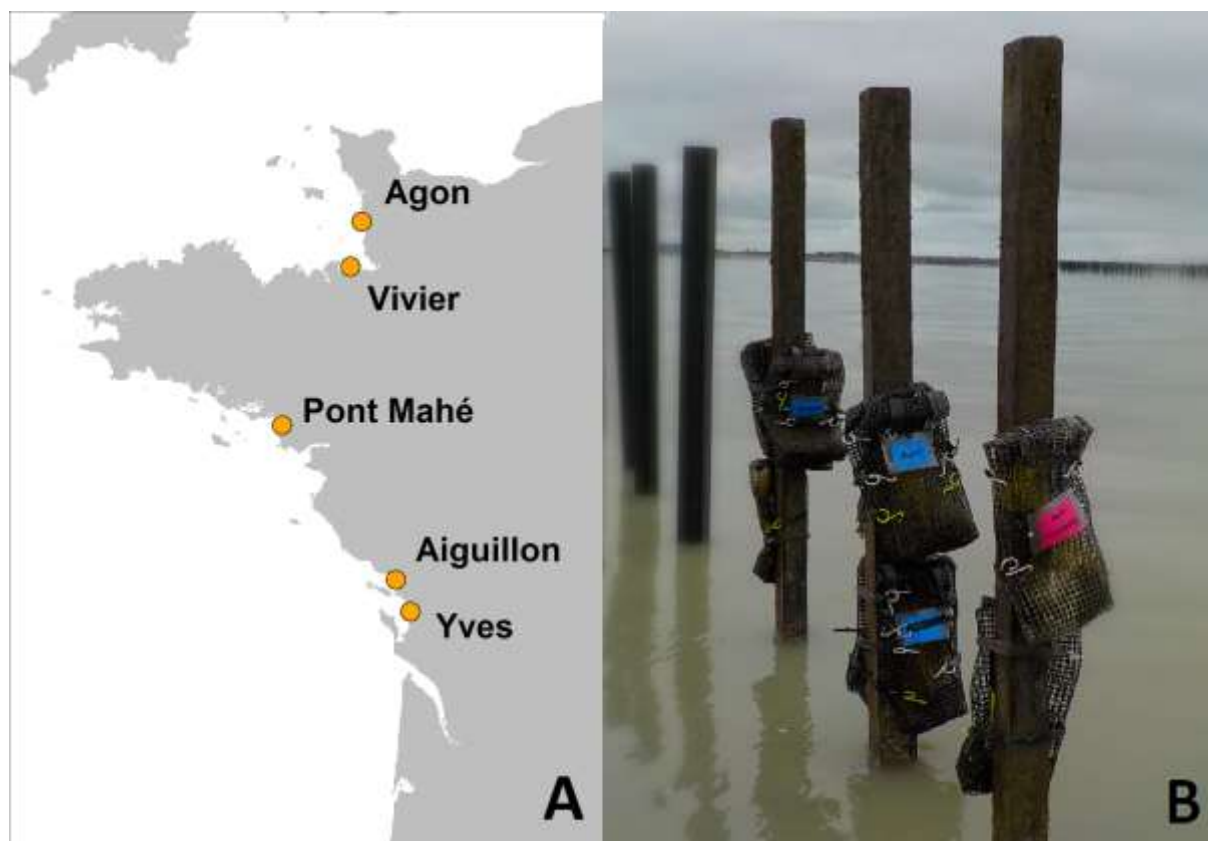


Figure 1 : A) Sites d'étude et B) dispositif sur site.

Tableau 2 : Sites opérés par le MYTILOBS, localisation, structure d'élevage et accès.

Site-atelier	Lat.	Long.	Elevage	Prop. du temps passé en immersion (en %)	Hauteur d'eau max. (en m)	Accès
Agon	48,993	-1,598	Bouchot	80,4	11,17	A pied
Le Vivier	48,648	-1,722	Bouchot	90,7	12,16	En bateau
Pont-Mahé	47,438	-2,476	Bouchot	79,4	5,49	En bateau
Yves	46,017	-1,060	Bouchot	81,6	5,49	En bateau
Aiguillon	46,263	-1,221	Bouchot	80,2	5,23	En bateau

1.3 Matériel Biologique

Le naissain de moule utilisé pour la campagne 2020-2021 du réseau provenait d'un captage sur corde du Pertuis Breton. Ce lot est désigné dans la suite du document sous l'appellation « naissain 2020 ». Les individus ont d'abord été calibrés manuellement entre 3,5 et 4 cm à la fin du mois d'octobre 2020 et un sous-échantillon de 50 individus a été prélevé. Les moules de ce sous-échantillon ont ensuite fait l'objet des mesures décrites dans la partie 1.4.2, ainsi

que de mesures de la largeur et de l'épaisseur, pour obtenir une première série de mesures qualifiant son état physiologique lors de son déploiement.

Le naissain du lot « naissain 2020 » a ensuite été réparti dans des poches confectionnées à partir de poches ostréicoles (Figure 1.B) et contenant chacune n= 200 individus, avant d'être expédié dans chacun des sites à raison de 15 poches minimum par site :

- 13 poches de « prélèvement mensuel » destinées à être prélevées à chaque passage de janvier à décembre 2021,
- 1 poche de « suivi de la mortalité » pour les comptages sur site,
- 1 poche de réserve.

Les poches ont ensuite été fixées à des pieux tel que représenté sur la Figure 1.B.

1.4 Variables mesurées

1.4.1. Proportions de mortalité

Lors de chaque passage sur chacun des sites, les dénombrements ont été effectués *in situ* sur les poches de suivi de mortalité. Ce sont ces résultats qui sont présentés dans la suite du document, ainsi que dans tous les bulletins mensuels d'information. Les dénombrements ont été réalisés de la manière suivante : le contenu de la poche a été transféré dans une bassine pour permettre le comptage et les individus vivants ont ensuite été dénombrés. Pour la station d'Agon, la prédation par les bigorneaux perceurs de l'espèce *Nucella lapillus* entraîne tous les ans de fortes mortalités (Figure 2). Pour ce site et pour chaque poche, le nombre de paires de valves vides ne montrant aucune perforation a également été déterminé, ainsi que le nombre de paires de valves vides montrant au moins une perforation liée à l'action des perceurs.



Figure 2 : Valves de moules montrant une perforation causée par *Nucella lapillus*.
Crédit photo : J. Normand, Ifremer.

La proportion de mortalité entre 2 passages consécutifs a été estimée telle que :

$$p(x)_n = V_n / (V_n + M_n - MP_n)$$

- Avec $p(x)_n$: Proportion de mortalité entre le passage n et le passage $n-1$
- V_n : Nombre d'individus vivants par poche au passage n
- M_n : Nombre d'individus morts de causes autres que la prédation par poche au passage n (paire de valves vides ne présentant pas de perforation)
- MP_n : Nombre d'individus morts de prédation par les bigorneaux perceurs par poche au passage n (paire de valves vides présentant au moins une perforation)

La proportion de mortalité journalière $p_j(x)_n$ a été obtenue en divisant la proportion de mortalité $p(x)_n$ par le nombre j de jours entre le passage n et le passage $n-1$.

La proportion de mortalité enregistrée entre le passage, et la mise à l'eau a été estimée par la formule suivante :

$$P(x)_n = 1 - [(1 - P(x)_{n-1}) \times (1 - p(x)_n)]$$

- Avec $P(x)_n$: Proportion de mortalité depuis la mise à l'eau du cheptel au passage n
- $P(x)_{n-1}$: Proportion de mortalité depuis la mise à l'eau du cheptel au passage $n-1$
- $p(x)_n$: Proportion de mortalité entre le passage n et le passage $n-1$

Dans la suite de ce rapport, les proportions sont toujours exprimées en pourcentages de l'effectif initial mis à l'eau.

1.4.2. Réalisation des biométries et prélèvements

A chaque passage sur le terrain et pour chacun des sites, une poche de prélèvement mensuel a été rapportée au laboratoire pour réaliser des biométries et des prélèvements. Un dénombrement des individus vivants contenus dans la poche, des morts de cause indéterminée, et du fait de la prédation par les gastéropodes a été réalisé selon le protocole décrit ci-dessus. Les biométries ont été réalisées sur un échantillon de 30 individus prélevés aléatoirement dans la poche.

Les 30 individus ont été identifiés individuellement, et pour chacun, les opérations suivantes ont été réalisées :

- pesée de la moule entière et fermée (1/100^{ème} de g) ;
- mesure de la longueur droite au pied à coulisse (1/10^{ème} de mm) ;
- décoquillage et observation de la présence de crabes pinnothères ;
- séchage pendant 24h et pesée de la masse de coquille sèche (1/100^{ème} de g) ;
- congélation des chairs (ensemble des tissus mous) et lyophilisation (lyophilisateur pendant 72h) ou déshydratation (étuve à 60°C pendant 48h) puis pesée des chairs lyophilisées ou déshydratées (1/100^{ème} de g).

Calcul des indicateurs biométriques

A l'issue des mesures et des pesées, les indicateurs suivants étaient alors disponibles ou ont pu être calculés pour chacun des sites, et chacun des passages :

- Longueur droite de chaque individu (L) ;
- Masse des chairs déshydratées de chaque individu (M_{ch}) ;
- Masse de coquille de chaque individu (M_{coq}) ;
- Indice de remplissage de Walne et Mann (Walne et Mann, 1975) de chaque individu, calculé tel que : $IC_{W\&M} = 1000 \times M_{ch} / M_{coq}$;
- Masse moyenne d'un individu entier (M_{tot}) ;
- Indice de Lawrence et Scott (Lawrence et Scott, 1982) moyen, calculé tel que :

$$IC_{L\&S} = 1000 \times M_{ch} / (M_{tot} - M_{coq}).$$

1.4.3 Mesures de la température et de la salinité sur le terrain

A l'exception du site de Filière, les sites du MYTILOBS ont tous été équipés de sondes STPS 30-SI ou WiSens CTDS (NKE Instrumentation) permettant l'acquisition continue de données (hauteur d'eau, salinité et température) à un pas de temps de 15 minutes (Figure 3). Ces sondes ont été relevées à chaque passage sur le site pour être nettoyées, et déchargées de leurs données. Elles ont également fait l'objet d'un étalonnage, et d'un ajustage si celui-ci s'avérait nécessaire. Afin d'assurer une acquisition en continu du signal, une rotation a été effectuée de manière à ce que la sonde relevée soit remplacée par une sonde vérifiée.

Pour la campagne 2021-2021, la gestion de ces sondes et la métrologie ont été réalisées par les laboratoires de métrologie du LER-PC de la Tremblade et du LER-N de Port-en-Bessin.



Figure 3 : Sonde d'enregistrement STPS.
Crédit photo : J. Normand, Ifremer.

Les données brutes acquises ont ensuite été nettoyées et corrigées afin d'éliminer les mesures prises à l'air libre, ou lorsque la sonde se trouvait dans le ressac en fin de jusant et début de flot. La procédure suivante a été adoptée :

- la première étape a consisté à recalibrer le signal de profondeur pour que les mesures prises à l'air (lorsque la sonde est exondée) coïncident avec une profondeur de 0 mètre ;
- un premier filtre a ensuite été appliqué à l'ensemble des données afin d'éliminer toutes les mesures de température et salinité prises alors que la sonde était immergée à moins de 50 cm de profondeur ;
- un second filtre a ensuite été appliqué à l'ensemble des données afin d'éliminer toutes les mesures prises alors que la sonde mesurait des salinités inférieures à 5 g.L⁻¹ ;
- les données corrigées ont été bancarisées dans une table dédiée, et une moyenne journalière de température et salinité a été calculée.

1.4.4 Comparaison des variations interannuelles et inter-sites

Les comparaisons interannuelles et inter-sites des proportions de mortalité et de la croissance, présentées au chapitre 3 de ce rapport ont nécessité quelques étapes analytiques supplémentaires. En effet, certaines observations n'avaient pas pu être collectées au cours des campagnes précédentes du fait de mortalités importantes ayant conduit à la disparition entière du cheptel expérimental, ou d'aléas météorologiques ayant empêché la réalisation des prélèvements. D'autre part, selon les années et les sites, le dernier passage de la campagne annuelle avait pu être effectué au début comme à la fin du mois de décembre.

Ces 2 problèmes compliquaient grandement les comparaisons des performances de croissance et de survie qui devaient, pour être valides, être effectuées à la même date pour chacun des sites lors de chacune des campagnes annuelles.

Des modèles de l'évolution de la longueur et de la mortalité en fonction du temps ont donc été ajustés aux données disponibles afin d'estimer la valeur de ces paramètres pour les dates pour lesquelles l'information s'avérait manquante. Ces modèles étaient des sigmoïdes

$$X_t = \frac{a}{1 + \exp^{-b \times (t-c)}}$$

d'équation avec X_t , la longueur en mm ou la proportion de mortalité au temps t , exprimé en jour julien depuis la mise à l'eau, et a , b et c les paramètres de la courbe. La procédure d'optimisation BGFS (Broyden-Fletcher-Goldfarb-Shanno), basée sur la méthode de quasiNewton, a été utilisée pour estimer chaque jeu de paramètres a , b et c (Nash, 2014). Une fois ajustés, ces modèles ont ensuite permis d'estimer la longueur moyenne d'une moule et la proportion moyenne de mortalité au 1^{er} décembre de l'année considérée, pour chacun des sites. Il faut noter ici que cette procédure d'estimation a induit un lissage des séries annuelles collectées pour la mortalité, et pour la croissance en longueur, et que les estimateurs produits au 1^{er} décembre de l'année considérée s'avèrent donc parfois un peu différents de la donnée brute obtenue par comptage, ou par mesure, à une date comprise entre le 1^{er} et le 31 décembre de cette même année.

D'autre part, un nouveau lot de moules a été acheté chaque année, afin de servir de cheptel sentinelle pour la campagne annuelle du réseau. Selon que les conditions d'élevage, ou que les conditions hydrologiques et météorologiques estivales s'étaient avérées plus ou moins favorables à la croissance, les moules achetées étaient plus ou moins grosses et le jeu de données a naturellement révélé une certaine variation interannuelle de la taille au début de la campagne annuelle. Or, il est connu que le taux de croissance des individus est négativement corrélé à leur taille. De telles différences dans les tailles initiales devaient donc produire un biais sur les croissances observées, qui devait être corrigé afin de permettre la comparaison entre les sites et les années. Une droite de régression a donc été ajustée entre les valeurs moyennes par campagne de longueur à la mise à l'eau et celles estimées au 1^{er} décembre par

site et par campagne. Les variations de taille à la mise à l'eau se sont avérées expliquer 32% de la variance totale de la longueur atteinte en fin de campagne.

Ce sont donc les résidus de cette variation qui ont été ensuite utilisés, et qui sont présentés, pour la comparaison interannuelle et inter-sites de la croissance.

2. Résultats

2.1 Site d'Agon

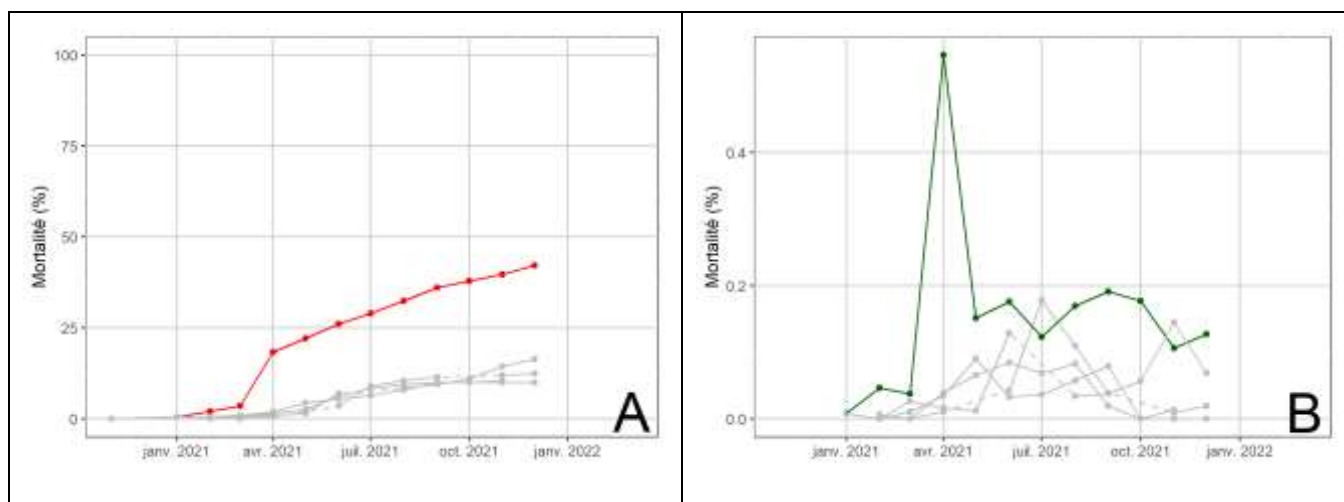


Figure 4 : Evolution au cours du temps des proportions de mortalité, exprimées en pourcentages, sur le site d'Agon, **A)** Mortalité cumulée depuis la mise à l'eau naissain, **B)** Mortalité journalière.

Sur le site d'Agon, un pic très net de mortalité a été observé entre les mois de mars et avril 2021 (Figures 4.A et 4.B). Entre ces deux passages sur le site, la mortalité instantanée a ainsi atteint la valeur de 0,54 % de l'effectif par jour, ce qui constitue la valeur la plus haute observée en 2021 sur l'ensemble des sites du réseau. Après ce pic, les valeurs de mortalités instantanées sont restées supérieures à 0,1 % par jour. A la fin de la campagne, ces mortalités avaient causé la perte de 42 % de l'effectif initial des moules.

La croissance des moules à Agon s'est révélée dans la moyenne de celles observées sur les autres sites (Figures 5.A et 5.B), avec une longueur moyenne de 41,1 mm et une masse de 7,27 g au mois de décembre 2021. L'évolution des indices de conditions a montré un amaigrissement hivernal modéré, comparativement à celui observé sur les secteurs de la façade Atlantique (Figures 5.C et 5.D). Les indices de Walne et Mann et de Lawrence et Scott ont atteint leurs valeurs minimales au mois de janvier (respectivement, 121 et 56). Comme sur les autres sites, cette période a été suivie d'une période au cours de laquelle le remplissage a fortement cru avant de se stabiliser au printemps entre 150 et 250 pour l'indice de Walne et Mann et 90 et 120 pour l'indice de Lawrence et Scott).

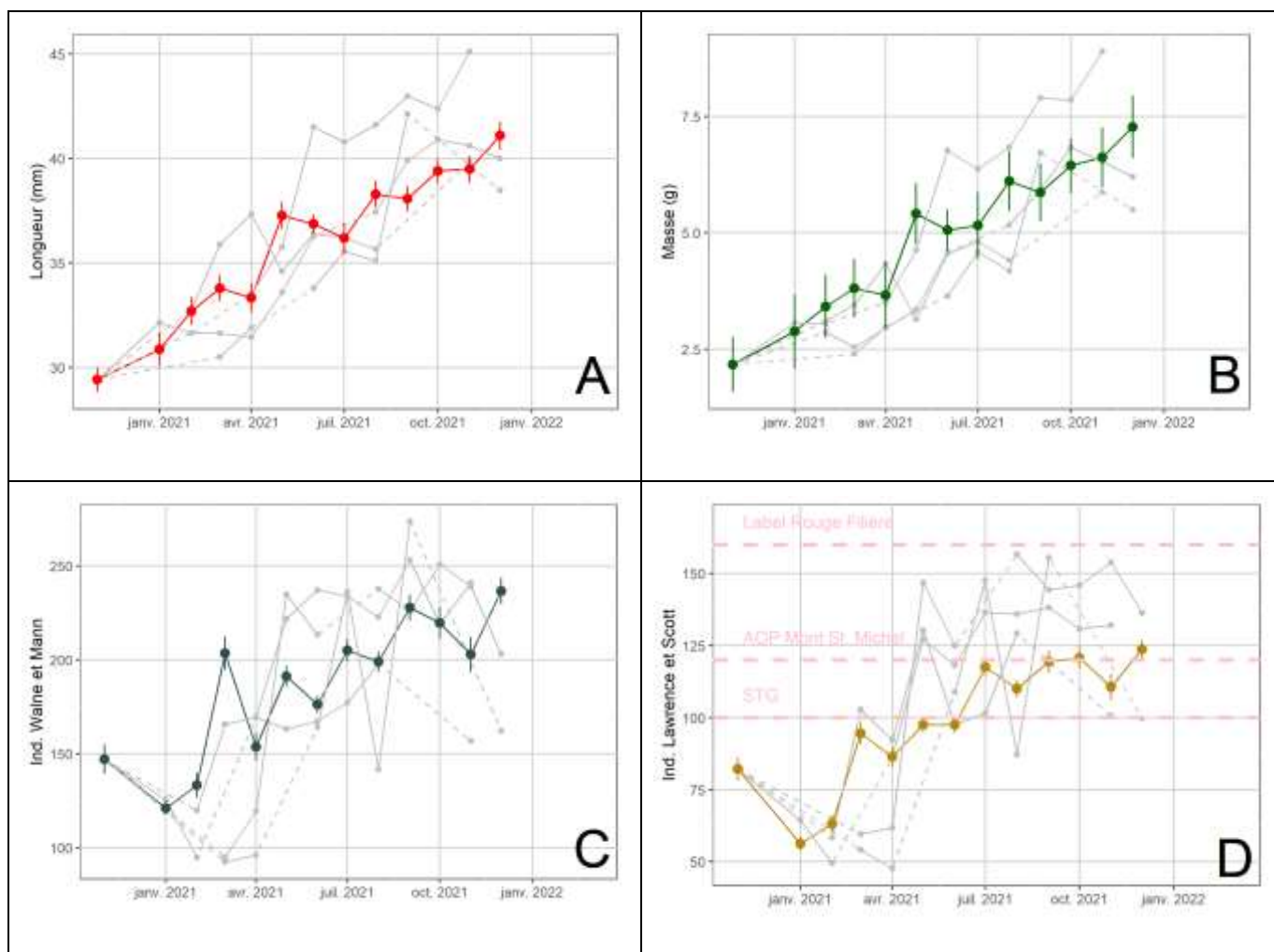


Figure 5 : Evolution au cours du temps des variables biométriques mesurées au niveau individuel sur le site d'Agon, moyenne \pm erreur-standard, **A)** Longueur droite (en mm), **B)** Masse totale (en g), **C)** Indice de Walne et Mann (sans unité), **D)** Indice de Lawrence et Scott (sans unité). Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Agon est une station située sur la côte ouest de la presqu'île du Cotentin et l'évolution des paramètres hydrologiques y reflète celle qui prévaut dans la Manche Ouest. Elle montre ainsi des températures hivernales relativement clémentes et des températures estivales fraîches (Figure 6.A). Les températures relevées au cours de l'année 2020-2021 traduisent une année plus conforme à la normale que les années précédentes, mais qui s'est avérée toutefois très contrastée. Dès l'hiver 2020-2021, les périodes de douceur ont ainsi alterné avec des vagues de froid au cours desquelles les températures de l'eau de mer se sont avérées inférieures de plus de 1°C à la moyenne 2014-2020. Après un mois de mai particulièrement froid, les températures ont ensuite augmenté rapidement à la faveur de la vague de chaleur enregistrée fin juin. Les mois de juillet et août se sont par la suite avérés plutôt frais, et les températures de l'eau enregistrées se sont révélées rarement supérieures à 20°C. Le mois de septembre a été particulièrement chaud, entraînant une remontée des températures avant que la succession d'épisodes dépressionnaires enregistrés en octobre et novembre de les fassent à nouveau chuter (Figure 6.A).

Les apports d'eau douce sont très faibles sur le site d'Agon car il est éloigné de l'influence des grands fleuves côtiers, et la salinité y est, par conséquent, importante et stable,

systématiquement supérieure à 30 g.L^{-1} (Figure 6.B). Toutefois, les salinités moyennes observées sur le site reflètent le caractère très légèrement excédentaire (comparé à la moyenne 2014-2020) des précipitations sur la côte ouest du Cotentin en 2021. Les salinités mesurées en janvier ont ainsi montré une chute brutale de 2 g.L^{-1} et elles se sont avérées globalement inférieures à la moyenne 2014-2020 sur toute la période comprise entre les mois de juillet et de décembre.

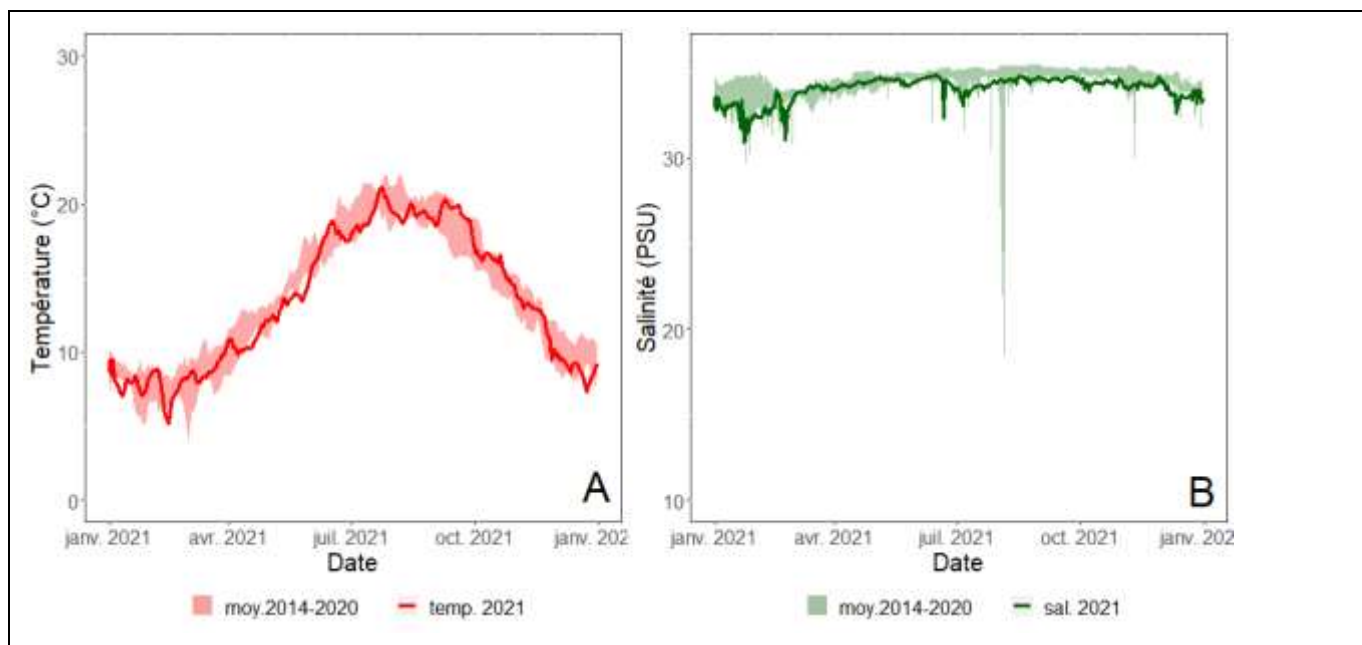


Figure 6 : Evolution au cours du temps et sur le site d'Agon **A)** de la température de l'eau de mer (moyenne journalière en °C) et **B)** de la salinité (moyenne journalière en g.L^{-1}).

2.2 Site du Vivier

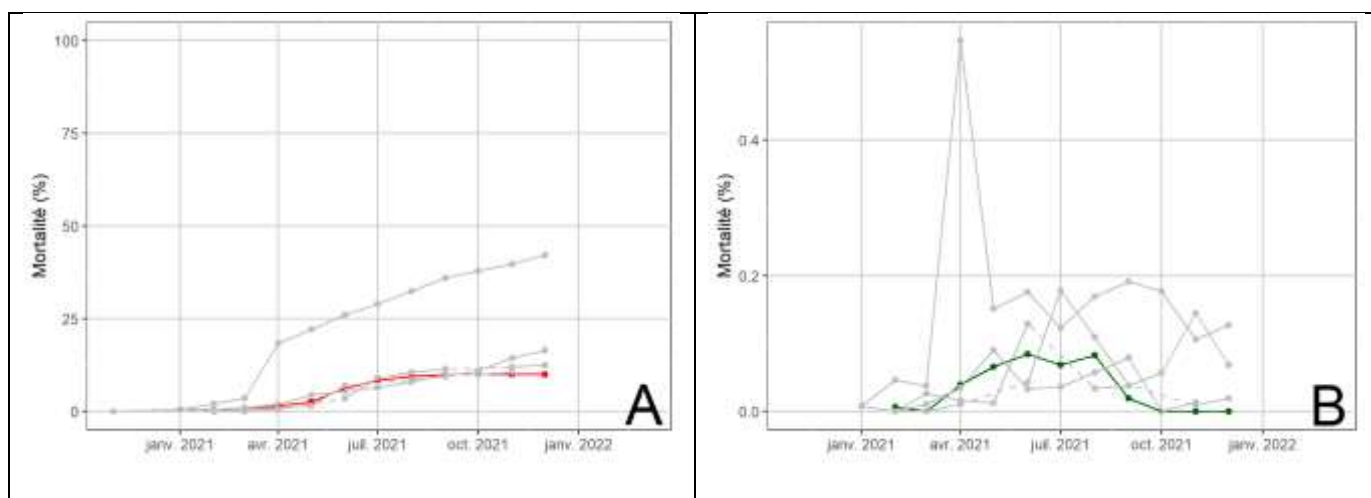


Figure 7 : Evolution au cours du temps des proportions de mortalité, exprimées en pourcentages, sur le site du Vivier, **A)** Mortalité cumulée depuis la mise à l'eau, **B)** Mortalité journalière.

Comme c'est le cas depuis 2014, les mortalités observées sur le site du Vivier-sur-mer sont restées très modérées. Les rares mortalités ont ainsi été observées entre les mois d'avril et octobre 2021 (Figure 7.B) mais même au cours de cette période, les proportions de mortalité instantanées sont restées systématiquement inférieures à 0,1 %. jr^{-1} . A la fin de la campagne annuelle, les pertes cumulées atteignaient ainsi à peine 10 % (Figure 7.A).

En 2021, la croissance des moules sur le site du Vivier s'est avérée parmi les plus faibles de celles observées sur les sites du réseau, ce qui est généralement le cas sur ce site. La croissance en longueur et en masse s'est avérée globalement monotone sur la période d'étude (Figures 8.A et 8.B). A la fin de celle-ci, les moules mesuraient en moyenne 40 mm et pesaient 5,9 g. Les indicateurs du remplissage des individus ont montré un amaigrissement hivernal transitoire au mois de février 2021, qui a vite été compensé par une augmentation de la masse de tissus mous dès le mois de mars (Figures 8.C et 8.D). A partir de cette date, l'indice de Walne et Mann est resté compris entre 150 et 200 et l'indice de Lawrence et Scott s'est avéré proche ou légèrement supérieur au niveau requis pour la STG, dépassant fugitivement le seuil requis pour l'AOP au mois de mai et août.

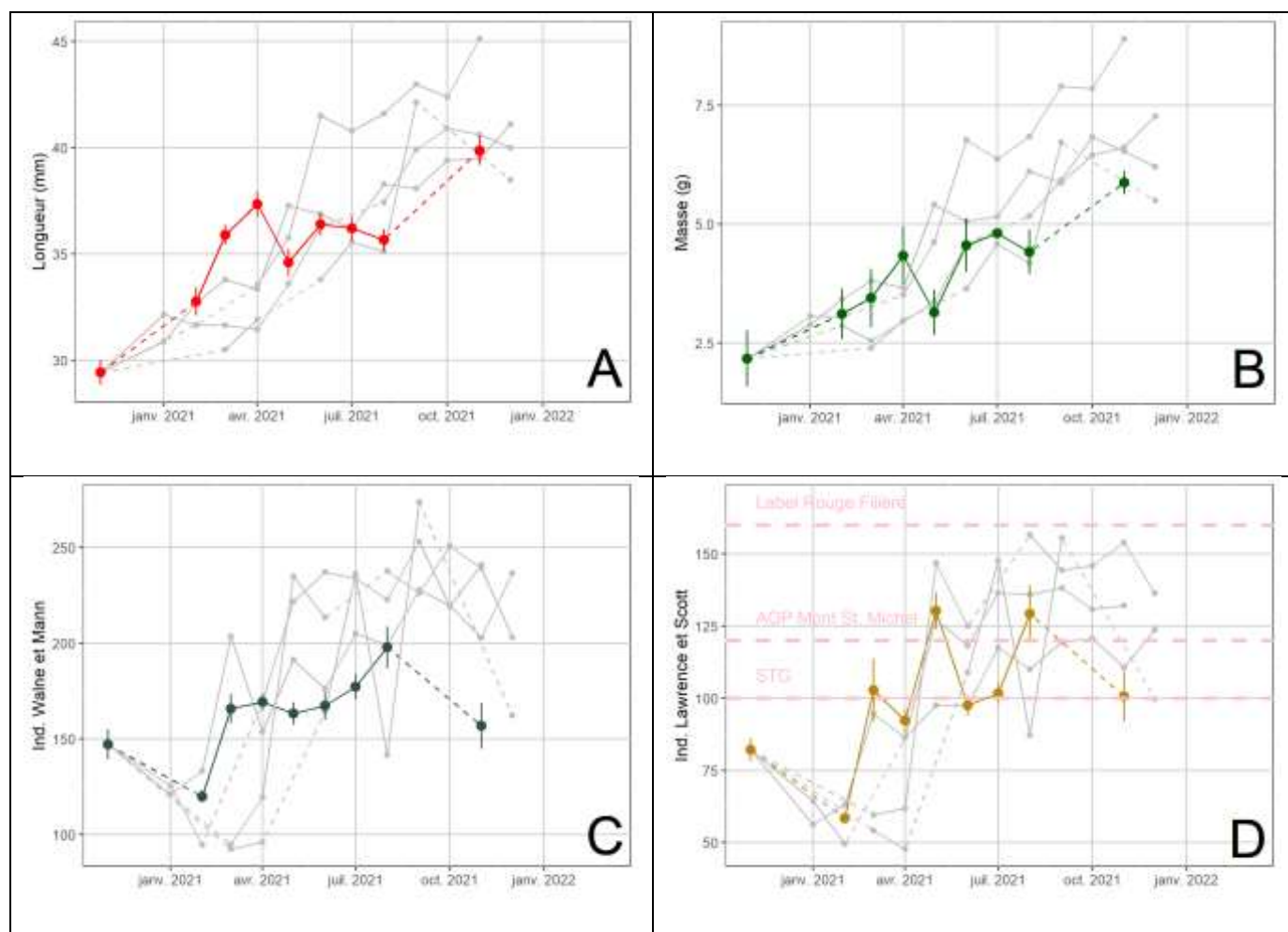


Figure 8 : Evolution au cours du temps des variables biométriques mesurées au niveau individuel sur le site du Vivier, moyenne \pm erreur-standard, **A)** Longueur droite (en mm), **B)** Masse totale d'un individu (en g), **C)** Indice de Walne et Mann (sans unité), **D)** Indice de Lawrence et Scott (sans unité). Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

La campagne annuelle de mesures de la température et de la salinité a été perturbée par des dysfonctionnements successifs des sondes. Ces pannes électroniques ont fini par être résolues (par l'achat de nouveaux matériels) mais de nombreuses données aberrantes ont dû être supprimées (Figures 9.A et 9.B).

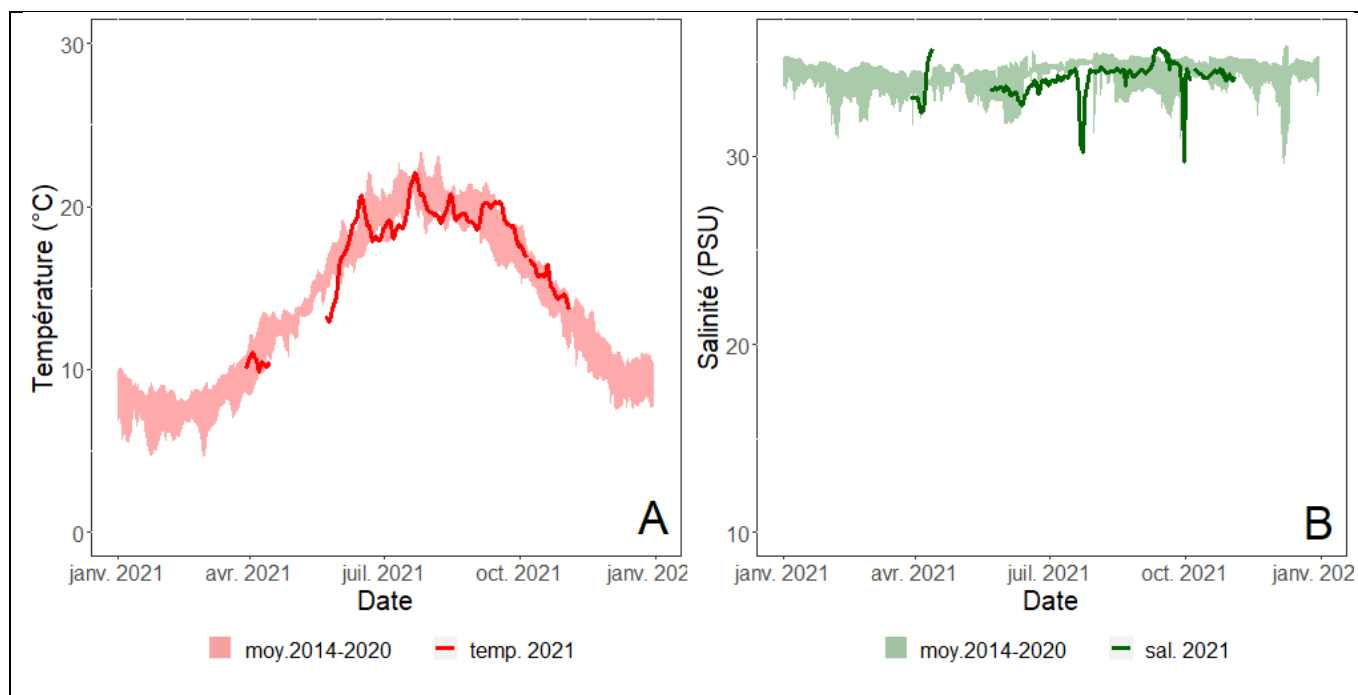


Figure 9 : Evolution au cours du temps et sur le site du Vivier **A)** de la température de l'eau de mer (moyenne journalière en °C) et **B)** de la salinité (moyenne journalière en g.L⁻¹).

2.3 Site de Pont-Mahé

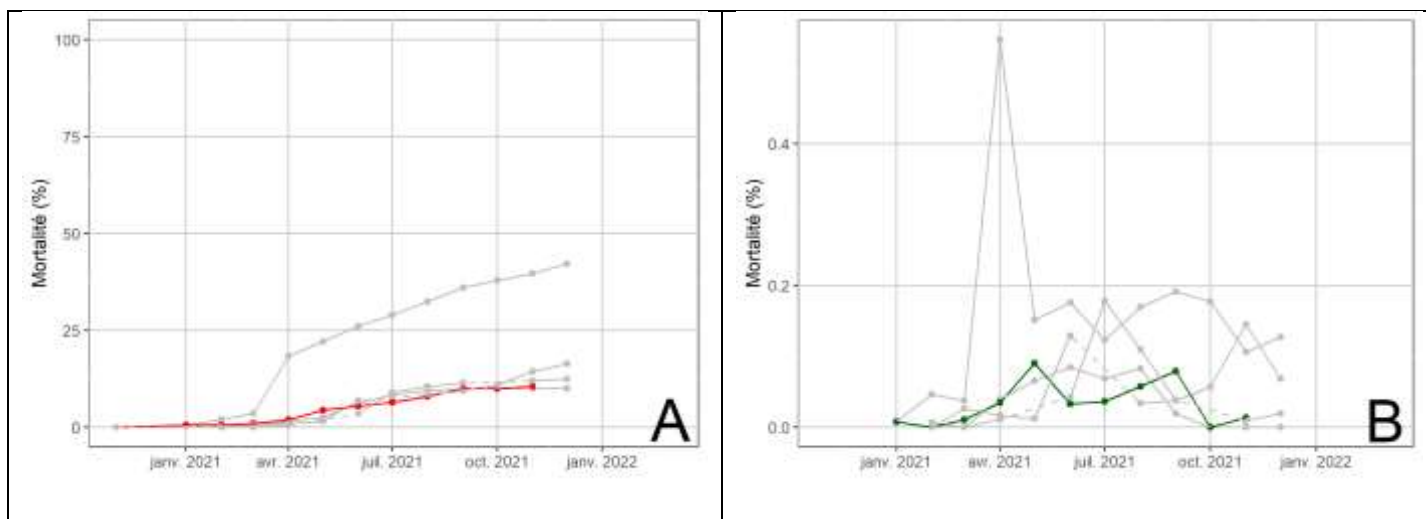


Figure 10 : Evolution au cours du temps des proportions de mortalité, exprimées en pourcentages, sur le site de Pont-Mahé, **A)** Mortalité cumulée depuis la mise à l'eau, **B)** Mortalité journalière. Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Sur le site de Pont-Mahé, les mortalités se sont avérées très faibles pendant l'année 2021 (Figures 10.A et 10.B). De faibles mortalités (comprises entre 0,01 et 0,09 %. jr^{-1}) ont toutefois affecté le cheptel expérimental, conduisant à des mortalités cumulées de 10,5% au mois de décembre 2021.

Sur ce site, et comme cela avait pu être observé au cours des campagnes précédentes, les moules ont présenté une croissance soutenue tout au long de l'année. La longueur moyenne et la masse ont ainsi présenté une augmentation sensible dès le mois de janvier 2021, avec une nette accélération entre les mois de mars et juin 2021 (Figures 11.A et 11.B). A l'issue de la campagne, les moules atteignaient en moyenne 45,13 mm pour 8,89 g, classant Pont-Mahé comme le site présentant les meilleures croissances parmi ceux opérés par le réseau en 2021.

Après une période hivernale caractérisée par des niveaux de remplissage très faibles (95 pour l'indice de Walne et Mann et 49 pour l'indice de Lawrence et Scott au mois de février), l'augmentation des indices de condition a connu une augmentation brutale pendant les mois d'avril et mai (Figures 11.C et 11.D). A partir de cette date, les valeurs prises par l'indice de Walne et Mann sont restées supérieures à 220 jusqu'au mois de décembre, tandis que l'indice de Lawrence et Scott atteignait des valeurs proches du seuil requis pour l'AOP « Moules du Mont Saint-Michel » dès le mois de mai, supérieures à 130 à partir du mois de juillet (Figures 11.C et 11.D).

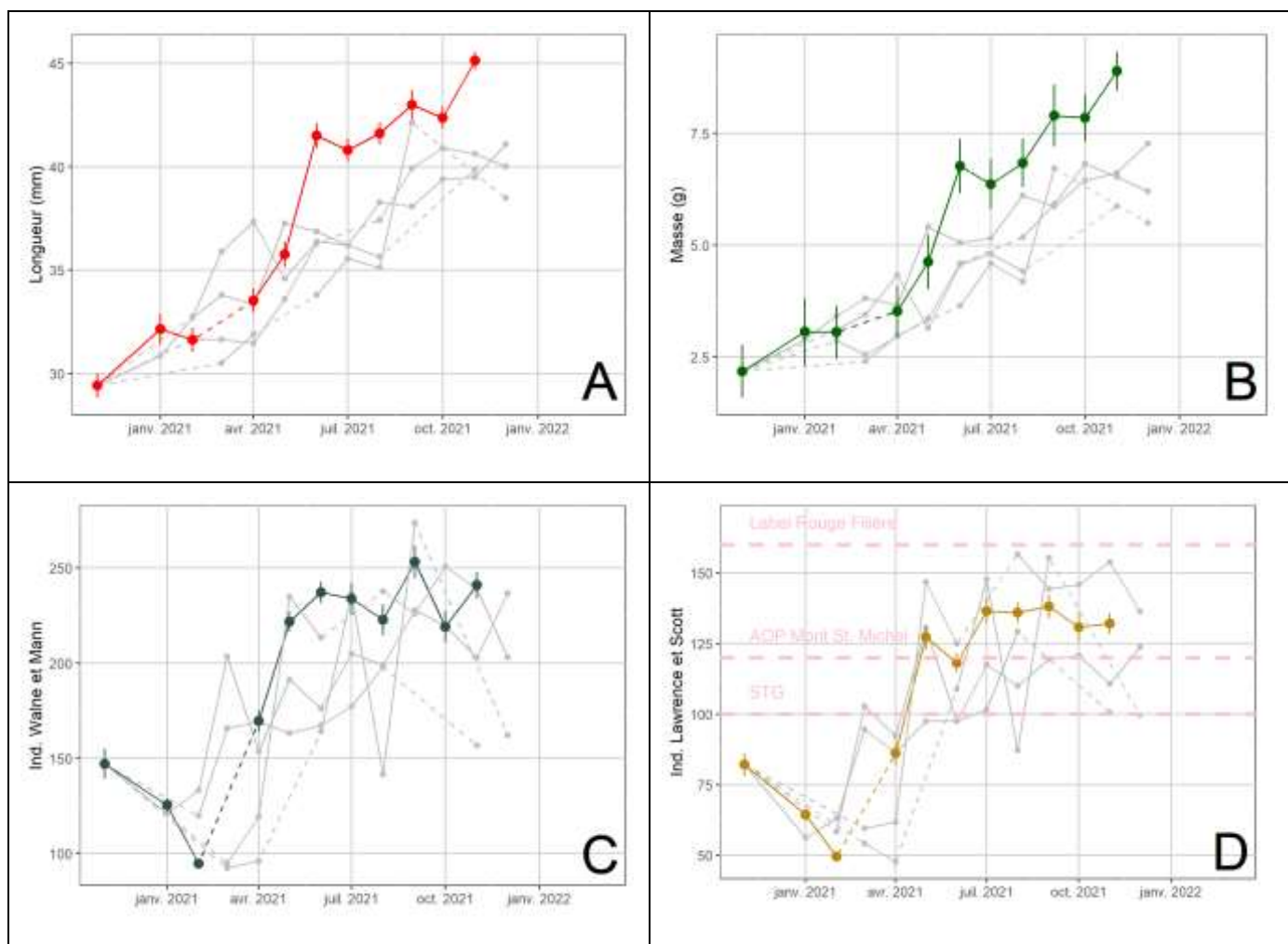


Figure 11 : Evolution au cours du temps des variables biométriques mesurées au niveau individuel sur le site de Pont-Mahé, moyenne \pm erreur-standard, **A**) Longueur droite (en mm), **B**) Masse totale (en g), **C**) Indice de Walne et Mann (sans unité), **D**) Indice de Lawrence et Scott (sans unité). Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Sur le site de Pont-Mahé comme sur les autres sites, les températures se sont avérées globalement proche des moyennes interannuelles mais présentant de fortes variations à petite échelle temporelle (Figure 12.A). L'hiver a ainsi été caractérisé par des épisodes de froid intense suivis de périodes particulièrement douces. La même situation a perduré au printemps, puis en été. En début d'automne, la température de l'eau de mer était exceptionnellement élevée (supérieure de 2°C à la moyenne 2014-2020) conséquence d'un mois de septembre particulièrement chaud. Les valeurs sont toutefois revenues dans les normales au cours des mois d'octobre et novembre.

Le site de Pont-Mahé étant directement soumis aux apports du bassin versant de la Vilaine, l'observation de dessalures y est habituelle. L'année 2021 a toutefois été caractérisée par des épisodes de dessalures successifs très importants en hiver (Figure 12.B), conséquences d'épisodes pluvieux fréquents et actifs. Mai, très arrosé, est également allé de pair avec une forte chute de salinité à la fin du mois. Le temps maussade essuyé en juillet, et en août, a également entraîné des dessalures, particulièrement marquées courant août. L'automne, relativement sec, a alors coïncidé avec un retour de valeurs plus proches des moyennes interannuelles.

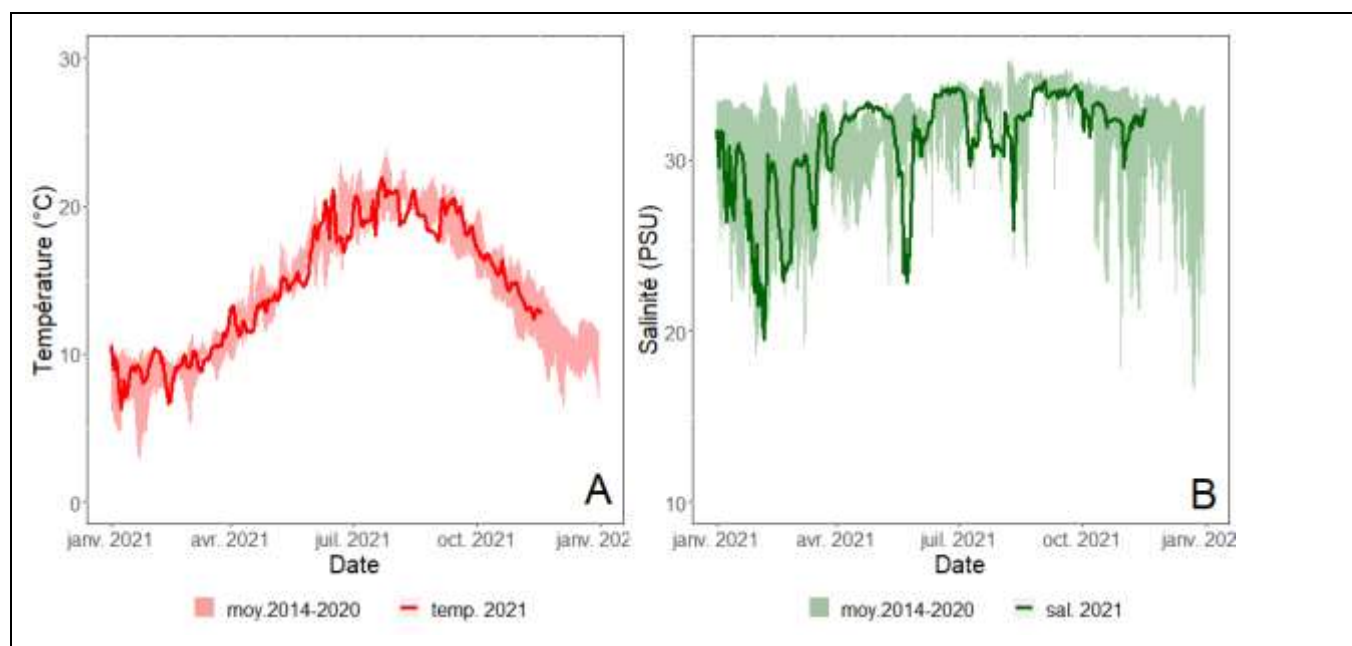


Figure 12 : Evolution au cours du temps et sur le site de Pont-Mahé **A**) de la température de l'eau de mer (moyenne journalière en °C) et **B**) de la salinité (moyenne journalière en g.L⁻¹).

2.4 Site de l'Aiguillon

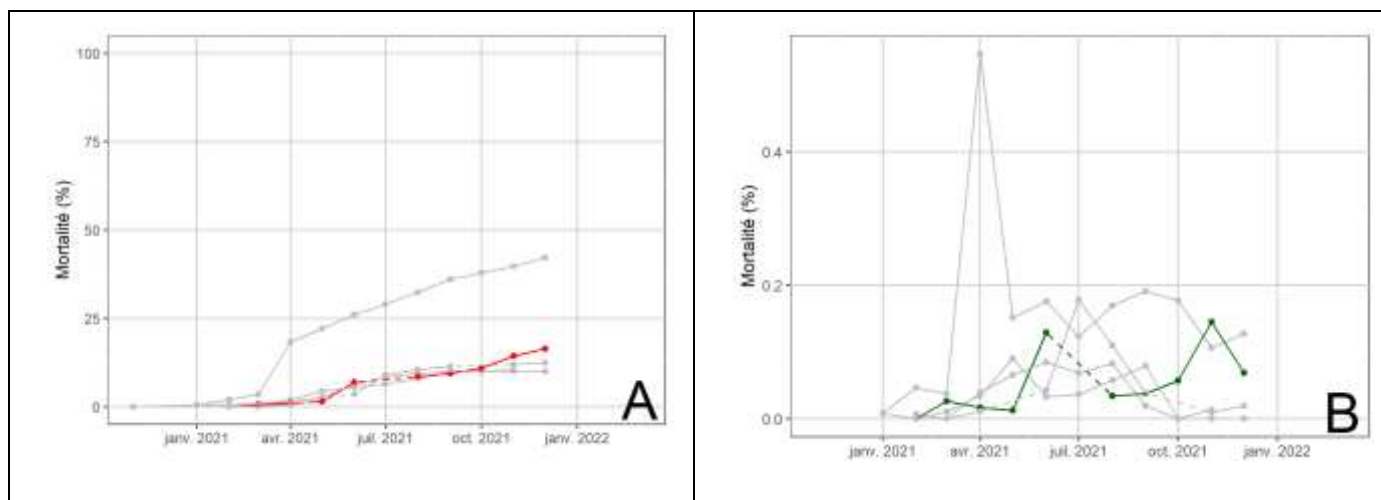


Figure 13 : Evolution au cours du temps des proportions de mortalité, exprimées en pourcentages, sur le site de l'Aiguillon, **A**) Mortalité cumulée depuis la mise à l'eau, **B**) Mortalité journalière. Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Les mortalités observées sur le site de l'Aiguillon se sont avérées particulièrement faibles en 2021, proches des minimales observées depuis le début de l'implémentation du réseau sur ce site (Figures 13.A). A la fin de la campagne, au mois de décembre 2021, ces mortalités avaient atteint 16 % de l'effectif initial. Les mortalités journalières sont restées inférieures à 0,1 % pendant la majeure partie de la période d'observation (Figure 13.B), ne dépassant ce seuil qu'à 2 occasions en juin et novembre.

Les longueurs et masses individuelles mesurées sur le site de l'Aiguillon sont restées proches de la moyenne inter-sites pendant toute la période d'observation (Figures 14.A et 14.B). L'augmentation de la longueur moyenne et de la masse semble avoir été relativement monotone. Pour l'échantillon prélevé au mois de décembre 2021, la longueur moyenne individuelle atteignait 40 mm pour une masse moyenne de 6,2 g.

L'évolution des indices de condition a révélé une chute brutale du remplissage à la fin de l'hiver, suivi d'une importante augmentation au mois d'avril (Figures 14.C et 14.D). A partir du mois de mai toutefois, les indices de condition ont maintenu des valeurs élevées : supérieures à 200 pour l'indice de Walne et Mann et à 125 pour l'indice de Lawrence et Scott.

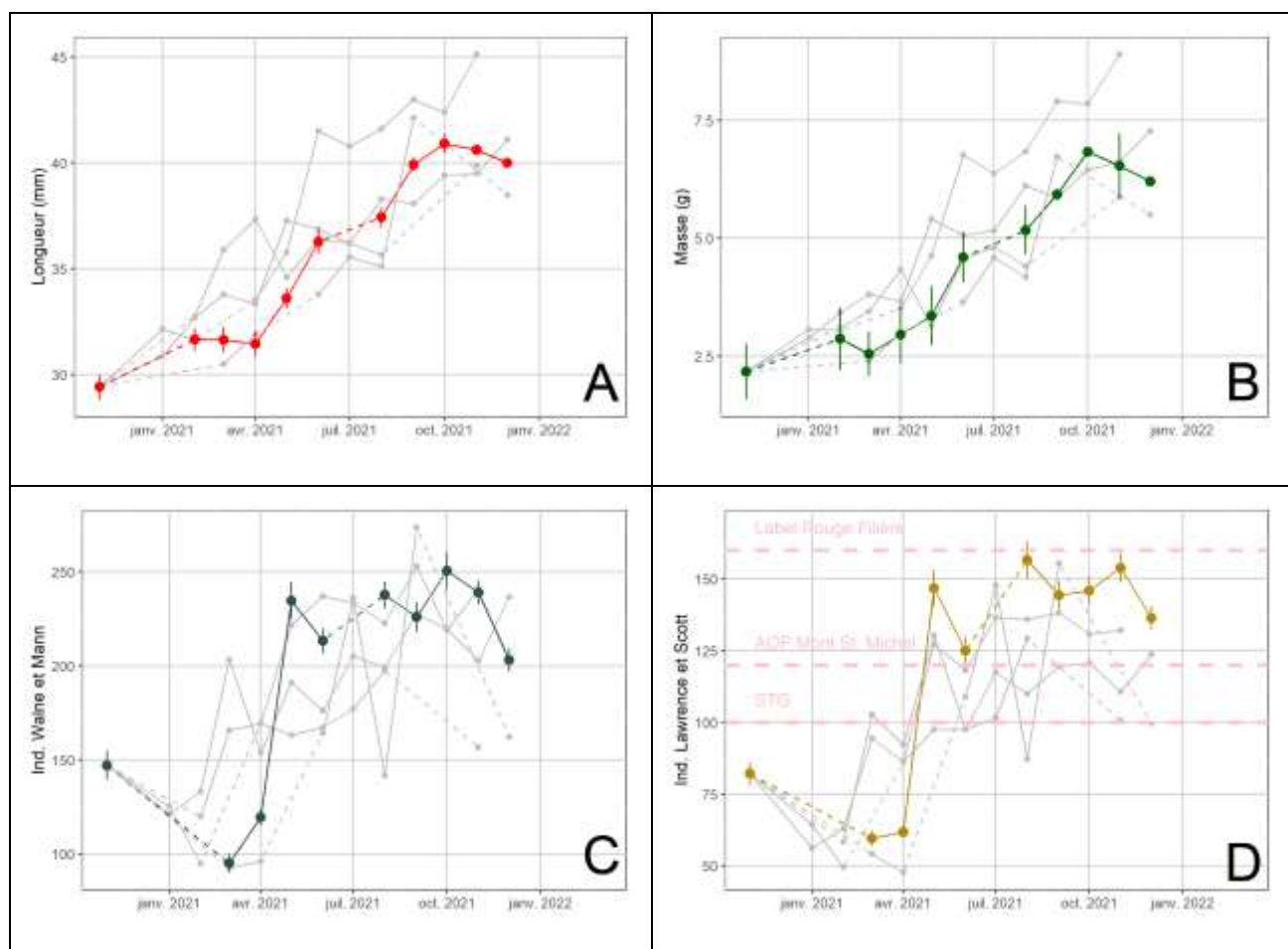


Figure 14 : Evolution au cours du temps des variables biométriques mesurées au niveau individuel sur le site de l'Aiguillon, moyenne \pm erreur-standard, **A**) Longueur droite (en mm), **B**) Masse totale (en g), **C**) Indice de Walne et Mann (sans unité), **D**) Indice de Lawrence et Scott (sans unité). Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Sur le site de l'Aiguillon comme sur les autres sites du réseau, les températures de l'eau se sont avérées globalement proches des moyennes interannuelles mais l'année a été particulièrement contrastée avec une alternance de périodes chaudes, et froides (Figure 15.A) L'hiver a ainsi été marqué par une succession de passages dépressionnaires accompagnés de fortes précipitations qui ont provoqué de brutales chutes des températures. Après un début de printemps relativement doux, le mois de mai a également été marqué par des températures très inférieures à la normale. Il a été suivi par un début juin exceptionnellement chaud qui a entraîné une remontée brutale des températures, lesquelles sont restées dans les normales saisonnières jusqu'au milieu de l'automne. Les mois de novembre et décembre ont ensuite

été marqués par une succession d'épisodes de froid intense, qui ont finalement fait passer les valeurs mesurées bien en-deçà des valeurs de saisons.

Les dessalures successives observées en 2021 (Figure 15.B) traduisent les forts épisodes pluvieux successifs essuyés au mois de janvier et février, puis au cours du mois de mai. De janvier à mars 2021, les salinités se sont ainsi avérées proches des minimales enregistrées sur la période 2014-2020, avec des pics de dessalure atteignant la valeur de 22g.L⁻¹ fin février. La salinité est ensuite brutalement remontée courant avril à la faveur d'un printemps particulièrement précoce, avant de s'effondrer courant mai, à la suite d'épisodes pluvieux très intenses. Le reste de l'année a été caractérisé par des apports pluviométriques proches des normales voire inférieurs à celles-ci, ramenant les valeurs de salinité à des niveaux proches des moyennes interannuelles.

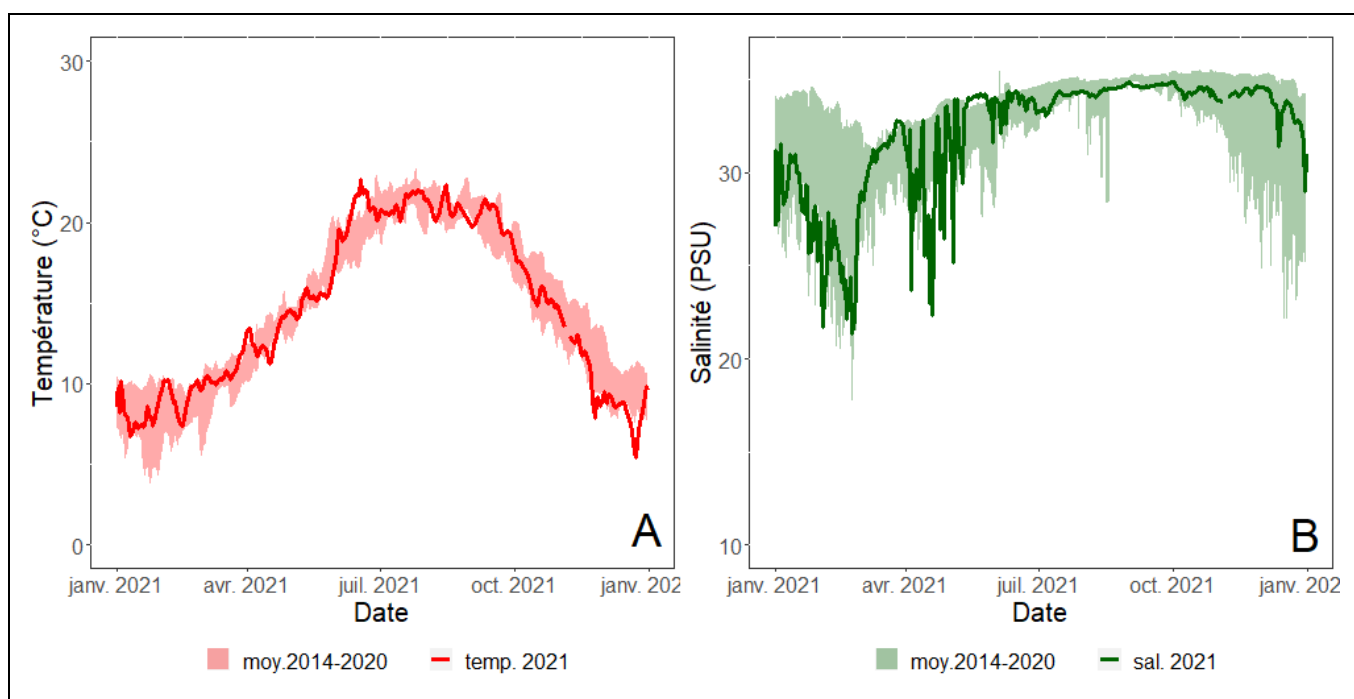


Figure 15 : Evolution au cours du temps et sur le site de l'Aiguillon **A)** de la température de l'eau de mer (moyenne journalière en °C) et **B)** de la salinité (moyenne journalière en g.L⁻¹).

2.5 Site de Yves

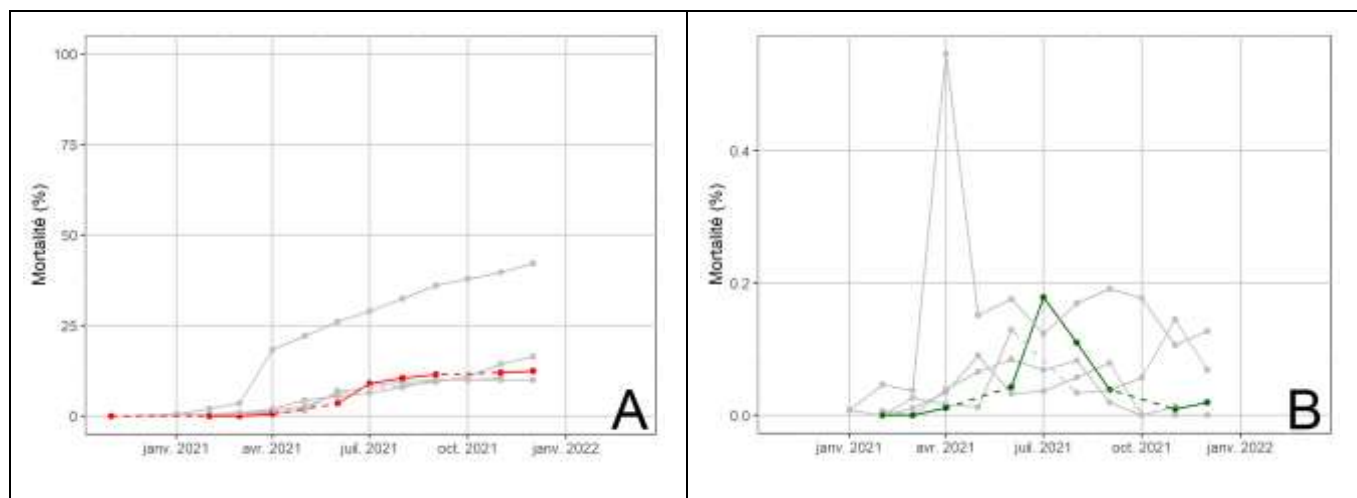


Figure 16 : Evolution au cours du temps des proportions de mortalité, exprimées en pourcentages, sur le site d'Yves, **A)** Mortalité cumulée depuis la mise à l'eau naissain, **B)** Mortalité journalière naissain.

Sur le site de Yves, le lot de moules a présenté des mortalités modérées et particulièrement tardives (Figures 16.A et 16.B). L'évolution des mortalités journalières indique que les maximums ont été atteints au mois de juillet et août avec des valeurs comprises entre 0,1 et 0,2 % de mortalité journalière (Figure 16.B). A l'issue de la campagne d'observation, au mois de décembre 2021, les valeurs de mortalité cumulée atteignaient alors 12,5 %.

Sur le site de Yves, et comme cela avait pu être observé au cours des années précédentes, la croissance s'est avérée en 2021 inférieure à la moyenne inter-sites (Figures 17.A et 17.B). Ainsi, c'est sur ce site que les valeurs moyennes minimales de Longueur et de Masse ont été observées sur toute la période comprise entre la mise à l'eau et le mois d'août 2021. Les valeurs moyennes estimées en septembre ont montré un accroissement très net, sans doute lié à un biais d'échantillonnage. Au mois de décembre 2021, la longueur moyenne individuelle et la masse moyenne individuelle étaient respectivement de 38,49 mm et 5,49 g, correspondant aux valeurs minimales enregistrées dans l'ensemble des sites à l'issue de la campagne annuelle.

Le remplissage moyen des individus est apparu très contrasté, présentant de fortes variations entre 2 dates consécutives (Figure 16.C et 16.D). En mars et avril, à l'issue de la phase d'amaigrissement hivernal (constatée chaque année sur l'ensemble des sites), les indices de conditions ont présenté les valeurs les plus faibles parmi celles observées dans l'ensemble des sites du réseau (respectivement, inférieures à 100 pour l'indice de Walne et Mann et inférieures à 55 pour l'indice de Lawrence et Scott). Pendant la période comprise entre avril et décembre, les valeurs prises par les 2 indices de condition ont brutalement cru, avant de décroître brutalement au mois d'août et d'augmenter à nouveau fortement au mois de septembre. Les valeurs maximales atteintes par les 2 indices en juillet et septembre se sont avérées supérieures à celles estimées pour le reste des sites et les valeurs minimales atteintes au mois d'août se sont avérées inférieures à celles estimées pour le reste des sites. Ces fluctuations brutales pourraient être liées à des épisodes d'émission gamétique estivaux.

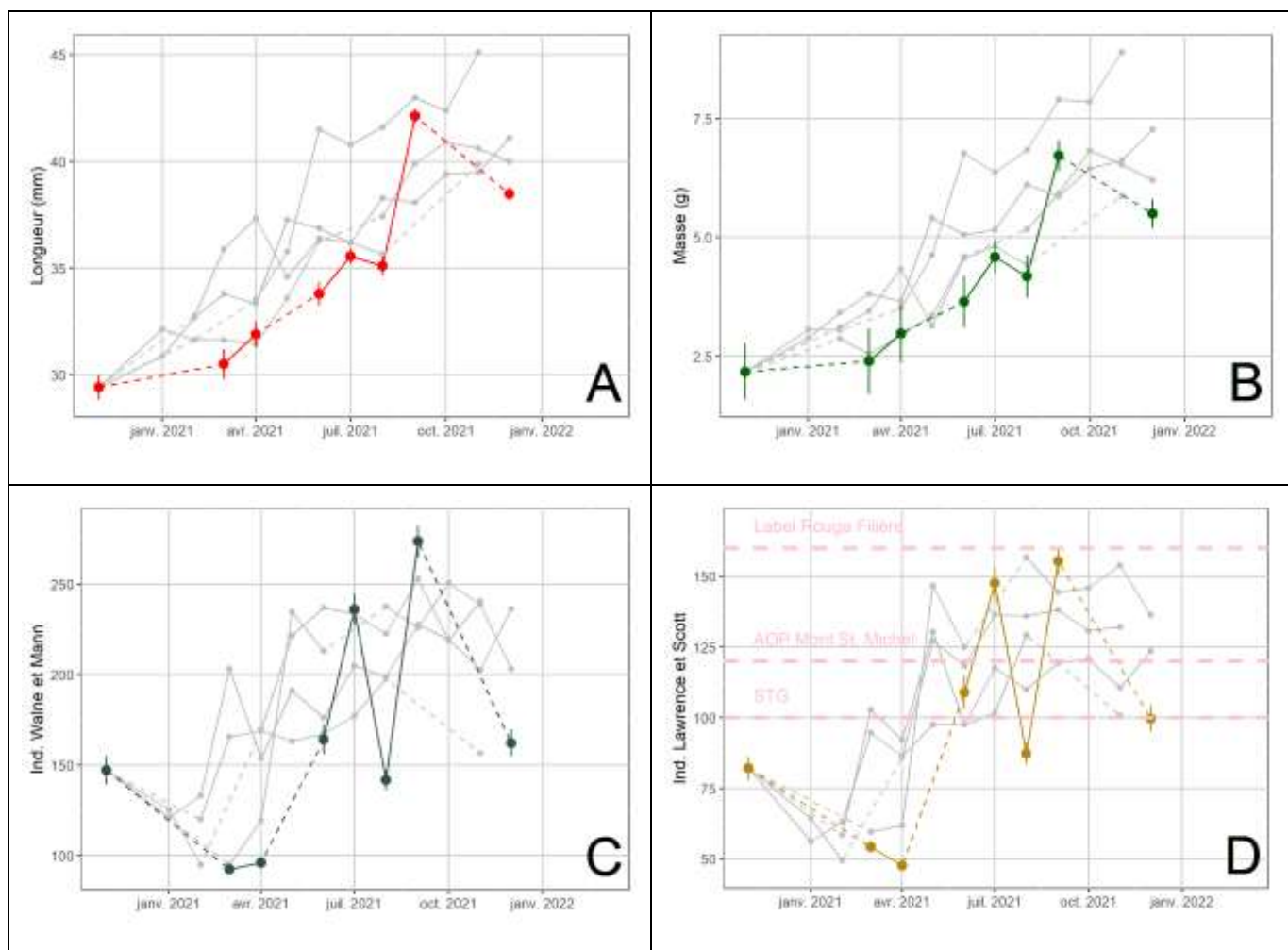


Figure 17 : Evolution au cours du temps des variables biométriques mesurées au niveau individuel sur le site d'Yves, moyenne \pm erreur-standard, **A)** Longueur droite (en mm), **B)** Masse totale (en g), **C)** Indice de Walne et Mann (sans unité), **D)** Indice de Lawrence et Scott (sans unité). Les parties de la courbe en pointillés correspondent aux périodes où la donnée a été interpolée (absence de données pour au moins un passage).

Sur le site de Yves, comme sur les autres sites, la douceur a alterné avec des périodes de froid assez marqué (Figure 18.A). L'hiver a été ainsi marqué par des périodes de froid intense lors des mois de janvier et mars alors que le mois de février s'était classé parmi les plus chauds depuis 2014. Le mois de mai s'est distingué également par un record de froid, alors que le mois de juin a connu une augmentation brutale des températures de l'eau de mer. Au cours du mois de juillet, les températures se sont avérées inférieures de 1°C à la moyenne 2014-2020, avant d'atteindre des nouvelles proches voire supérieures aux maximales en septembre. Fin novembre et début décembre, la région a connu une succession de passages dépressionnaires qui ont contribué à faire chuter brutalement la température de l'eau de mer, qui s'est alors rapprochée des minimales de saison, ou s'est avérée inférieure.

Après un mois de janvier bien arrosé, les valeurs de salinité mesurées au début de l'hiver sur le site de Yves se sont avérées majoritairement inférieures à la moyenne interannuelle et généralement inférieures à 30 g.L⁻¹ jusqu'au mois de mars (Figure 18.B). Elles sont remontées au mois d'avril après un épisode particulièrement sec. Des dessalures marquées ont ensuite été observées dans le courant du mois de mai, fin juillet, et début août, à la suite de fortes perturbations. L'automne, marqué par un mois de septembre très déficitaire sur le plan pluviométrique, a alors vu les valeurs de salinité remonter fortement pour se rapprocher des maximales observées sur la série 2014-2020.

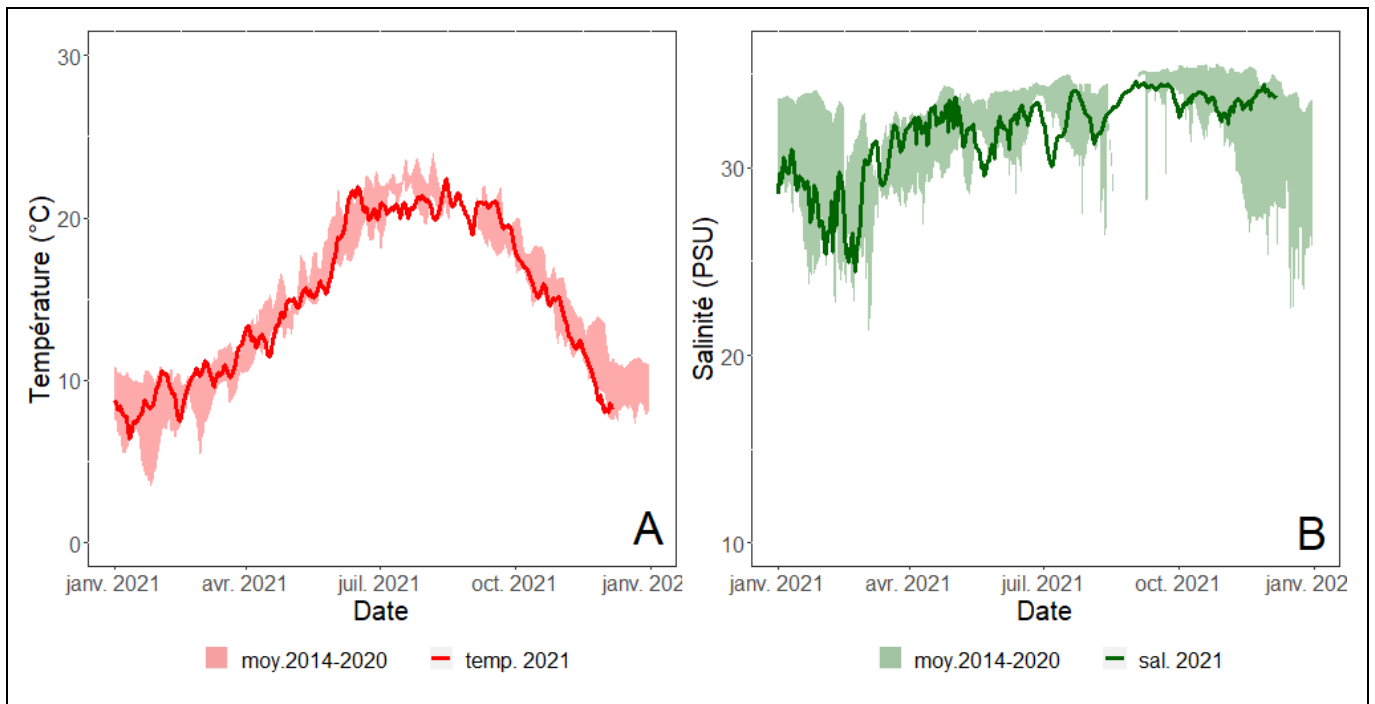


Figure 18 : Evolution au cours du temps et sur le site de Yves **A)** de la température de l'eau de mer (moyenne journalière en °C) et **B)** de la salinité (moyenne journalière en $g.L^{-1}$).

3. Discussion

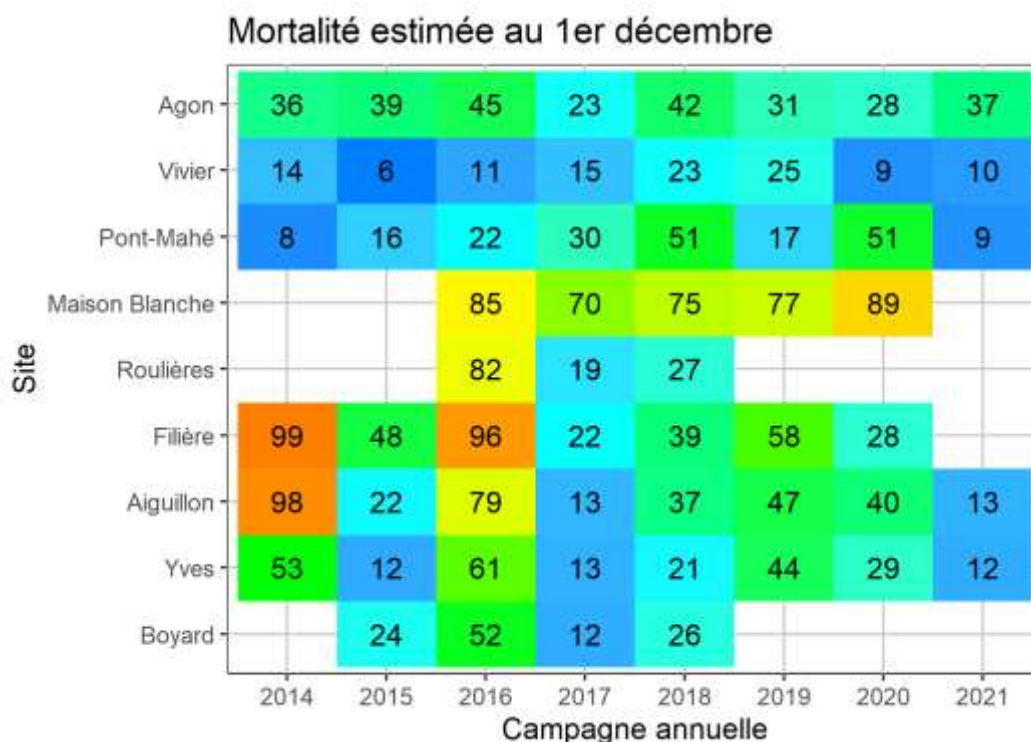
3.1 Mortalités

Les résultats collectés au cours de la campagne 2020-2021 indiquent des taux de mortalité parmi les plus faibles observés depuis la création du réseau (Tableau 3). Pour les sites considérés, la mortalité moyenne a ainsi été estimée à 16 %, inférieure même aux mortalités observées en 2015 et 2017 (alors égales à 19 % pour ces mêmes sites).

Comparativement aux années précédentes, les mortalités semblent avoir diminué ou être restées stables sur la plupart des sites à l'exception notable de celui d'Agon, où l'effectif a subi 37% de pertes cumulées au cours de la campagne d'observation annuelle. Sur ce site, les mortalités observées d'une année sur l'autre restent relativement stables, comprises entre 23 et 47 %. Le site du Vivier présente également pour caractéristique remarquable d'être peu affecté par la variabilité interannuelle, avec des proportions de mortalité comprises entre 6 et 25 % depuis le début du suivi. Cette année, les mortalités observées sur ce site ont cumulé à 10 % de l'effectif initial, donc très proches de celles observées en 2020.

Les 3 autres sites ont montré au fil des ans une succession d'années à fortes et à faibles mortalités. Sur ces sites, les mortalités observées en 2021 se sont toutefois avérées très en deçà de la moyenne interannuelle, inférieures de 15 à 30% à celle-ci.

Tableau 3 : Proportion de mortalité (en %) entre la mise à l'eau de l'année n et décembre de l'année $n + 1$, par campagne et par site pour le lot de naissain de l'année n , données corrigées et lissées selon la méthode décrite à la section 1.4.4.

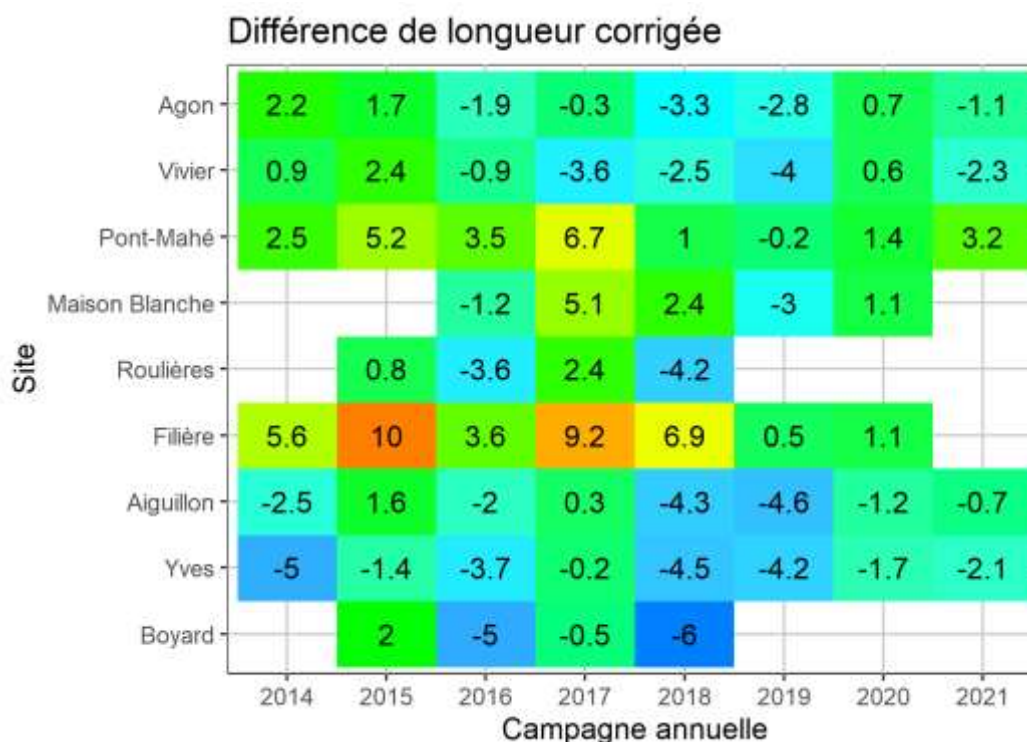


3.2 Croissance

Les croissances observées sur les sites opérés par le réseau en 2021 se sont avérées légèrement supérieures à la moyenne interannuelle calculée sur la période 2014-2020, et en nette diminution par rapport à celles mesurées lors de la campagne précédente (Tableau 4).

Dans l'ordre, les meilleures croissances annuelles ont été observées sur le site de Pont-Mahé (différence de longueur corrigée = 3,2), suivi du site de l'Aiguillon (-0,7), d'Agon (-1,1), de Yves (-2,1) et du Vivier (-2,3). L'ordre de rang des sites reste globalement stable par rapport à ce qui a pu être observé au cours des années précédentes. Les maximales sont ainsi observées sur le site de Pont-Mahé, localisé à proximité de l'estuaire de la Vilaine et qui bénéficie de conditions favorisant une forte production primaire. A l'inverse, les sites de Yves et du Vivier présentent les plus faibles croissances en longueur, comme ça a été généralement le cas depuis 2014.

Tableau 4 : Croissance en longueur (sans unité) entre la mise à l'eau de l'année n et décembre de l'année $n + 1$, par campagne et par site pour le lot de naissain de l'année n , données corrigées et lissées selon la méthode décrite à la section 1.4.4.



3.3 Température & salinité de l'eau de mer

Sur l'ensemble des sites, la température de l'eau de mer s'est avérée globalement proche des moyennes de saison, mais présentant de fortes variations liées à une succession de périodes exceptionnellement douces ou au contraire exceptionnellement froides. Des épisodes de froids exceptionnels ont ainsi été observés dans le courant des mois de janvier, et de février entraînant des chutes brutales de la température de l'eau de mer sur des périodes d'une dizaine de jours. A l'inverse, des épisodes de douceurs exceptionnels ont été enregistrés fin-février et fin-mars, entraînant une montée rapide des températures de l'eau sur les sites du

réseau. La fraîcheur a ensuite dominé tout au long du printemps, faisant passer les températures journalières en deçà des moyennes interannuelles. L'épisode de chaleur précoce enregistré mi-juin sur tout le territoire métropolitain s'est accompagné d'une hausse brutale des températures de l'eau de mer, observable sur tous les sites. Elle a toutefois été suivie d'une baisse sensible alors que les mois de juillet et août ont été ponctués de plusieurs refroidissements marqués. La première quinzaine de septembre a également été marquée par des températures de l'eau exceptionnellement chaudes alors que les conditions anticycloniques dominaient sur toute la façade Manche-Atlantique. Des conditions plus conformes aux normales ont ensuite dominé jusqu'à la fin de l'automne.

De fortes dessalures, supérieures aux normales saisonnières, ont été mesurées sur l'ensemble des sites du réseau au début de l'hiver, conséquences du passage de nombreuses perturbations qui ont entraîné des apports massifs d'eau douce sur les bassins versants. Après un début de printemps peu arrosé, le mois de mai a connu des cumuls de précipitations largement excédentaires qui se sont traduits par des dessalures importantes, notamment sur les sites du réseau très exposés aux apports fluviaux que sont Pont-Mahé et l'Aiguillon. Après un été pluvieux, au cours duquel les salinités se sont avérées inférieures aux moyennes interannuelles pour ces mêmes sites, la salinité est remontée en automne à des valeurs proches des maximales, conséquence d'une saison particulièrement sèche.

Partie 2.1 : Action QuaCytoM

Qualification Cytogénétique des cheptels Mytilicoles, suivi de 2021

1. Introduction

Placée au sein du réseau Mytilobs 2021, l'action QuaCytoM avait pour objectif principal le suivi de la variation du niveau de ploïdie de moules adultes issues de divers sites mytilicoles en France. En effet, en plus de leur importance comme espèces de grand intérêt aquacole, les moules sont des organismes aquatiques sentinelles pouvant servir de bio-indicateurs in situ pour l'identification de changements environnementaux, soit d'origine naturelle soit liés à l'activité humaine.

Dans le cadre des mortalités anormales touchant les stocks mytilicoles en France, nous avons montré que ces surmortalités étaient liées à une plus grande fragilisation des moules en relation avec une diminution de leur qualité cytogénétique déterminée par leur pourcentage en anomalies génomiques (AG%, pourcentage en cellules non diploïdes dans l'hémolymphe, Benabdelmouna & Ledu. 2016). Par ailleurs, dans le cadre plus large des crises de surmortalités récurrentes décimant les cheptels conchylicoles depuis 2008, des études précédentes d'analyse de ploïdie par cytométrie en flux des huîtres ont aussi montré que la qualité cytogénétique, estimée via l'occurrence des anomalies génomiques : cassures de l'ADN et variation de la taille du génome, est un déterminant non négligeable de l'état de santé d'un animal conditionnant son comportement vis-à-vis des divers stress biotiques et abiotiques. Dans le cadre de leur interaction étroite avec leur milieu, diverses études ont mis en avant le fait que les moules peuvent montrer diverses anomalies génomiques comprenant des aberrations chromosomiques, la formation de micronoyaux, des cassures d'ADN ou des changements drastiques du niveau de ploïdie, avec notamment des aneu-ployploïdies affectant les cellules circulantes de l'hémolymphe comme c'est le cas lors de l'établissement d'une maladie cancéreuse contagieuse et fatale appelée néoplasie disséminée. Cette affection est considérée comme un facteur fort de mortalité et de morbidité et dont l'occurrence, à des niveaux jamais décrits en France, vient d'être mise à jour sur divers cheptels de moules bleues (Benabdelmouna et al. 2018).

Nos précédents travaux ont montré que la caractérisation des anomalies génomiques peut se faire par la cytométrie en flux qui est une méthode de cytogénétique quantitative ayant les avantages d'être précise, rapide et peu onéreuse. Dans le contexte des surmortalités touchant de façon récurrente en France les cheptels mytilicoles d'élevage ou de gisements sauvages, et dans la continuité des suivis réalisés les années précédentes notamment dans le cadre de Morbleu (suivi Qualicyto 2015 à 2018), nous avons proposé pour l'année 2020 de continuer de suivre l'évolution du critère « qualité cytogénétique » des cheptels de moules répartis sur les principales zones aquacoles en France. Ainsi, profitant du maillage existant des réseaux Ifremer Mytilobs, des moules issues de divers sites répartis le long de la façade Atlantique ont été échantillonnées pour des analyses de ploïdie par cytométrie en flux à partir de biopsies d'hémolymphe.

2. Matériel & Méthodes

Les différents sites prospectés sont représentés sur le tableau 1. 8 sites répartis dans 4 zones mytilicoles ont été échantillonnés courant 2021 à raison de deux sites des pertuis Charentais, trois sites de Normandie, deux sites des hauts de France et un site du bassin d'Arcachon. Au total, 633 moules ont été analysées courant février mars 2021 et cela avant les mortalités printanières. La détermination de la qualité cytogénétique de chaque lot et de chaque moule a été réalisée par cytométrie en flux utilisant le marquage à l'iodure de propidium en prélevant

individuellement et de façon non destructive sur chaque moule analysée un échantillon d'hémolymphe.

Tableau 5 : Effectifs collectés au niveau des différents sites et bassins prospectés.

Bassin	Site	Nb. d'observations
Pertuis Charentais	Aiguillon	99
	Yves	50
Arcachon	Arcachon	58
Normandie	Agon	36
	Donville	123
	Port en Bessin	35
Hauts de France	Wimereux	58
	Tardinghen	174
		633

Concernant le critère « qualité cytogénétique », nos travaux réalisés depuis 2014 basés sur la détermination de la fréquence de noyaux non diploïdes (anomalies génomiques, AG%) dans les cellules de l'hémolymphe (Benabdelmouna et al., 2018) nous ont permis d'identifier différents types de moules :

- Des moules ayant une bonne qualité cytogénétique (HCQ) jugées comme étant normales et présentant un profil cytométrique totalement ou exclusivement constitué de noyaux diploïdes. Ces moules présentent un pourcentage en anomalies génomiques inférieur à 5% (AG% < 5%). Ce type de moules est normalement préservé de la mortalité printanière.
- Des moules de basse qualité cytogénétique (LCQ) jugées comme étant des moules anormales dont l'hémolymphe contient des pourcentages variables de cellules non diploïdes qui sont en réalité aneuploïdes, dans une gamme allant de l'hypo-diploïdie à des niveaux variables de polyploïdie atteignant son extrême chez les moules néoplasiques (Néo). Ces moules présentent un pourcentage en anomalies génomiques supérieur à 10% (AG% > 10%). Ce type de moules est pratiquement totalement affecté par la mortalité printanière.
- Des moules en transition entre ces deux groupes (AG% compris entre 5 et 10 %). Ce type de moules est globalement peu affecté par la mortalité printanière mais subi par la suite une mortalité chronique qui s'étale sur le restant de l'année.

A l'échelle d'une population, le pourcentage des moules ayant un niveau de noyaux non diploïdes délimité par les seuils décrits ci-dessus indique la prévalence des différents statuts cytogénétiques dans ce lot. La valeur moyenne des pourcentages des noyaux non diploïdes de tous les individus de ce lot dépend de l'étendue de la variation des anomalies génomiques et indique donc la qualité cytogénétique globale du lot. Pour un lot donné, cette valeur moyenne ainsi déterminée a été montrée, depuis 2015, comme étant fortement corrélée avec le taux final de mortalité du même lot (Benabdelmouna & Ledu, 2016).

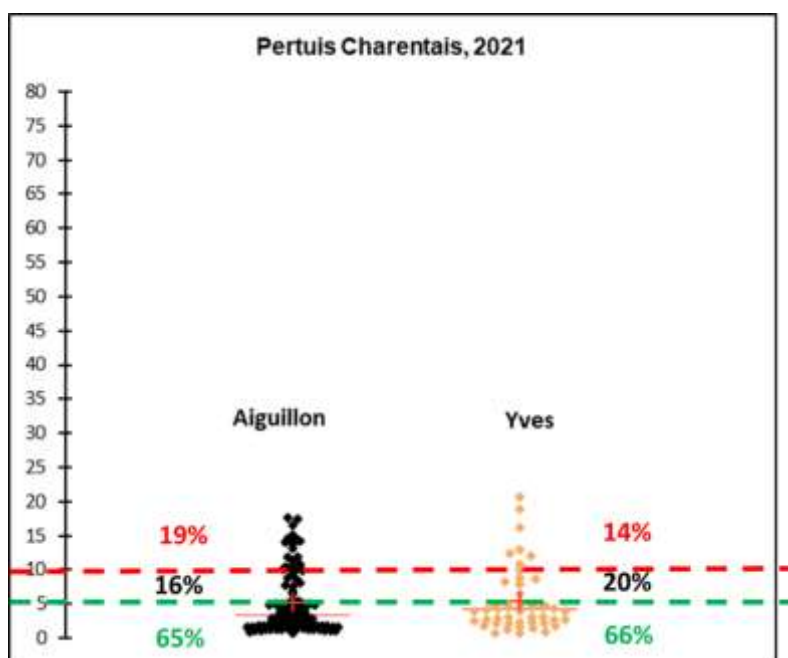
3. Résultats

Les données cytométriques pour les différents sites échantillonnés en 2021 ont été obtenues avant le pic de mortalité printanière. Ces analyses montrent des prévalences intersites contrastées des différents statuts cytogénétiques identifiés en se basant sur le pourcentage

des noyaux non diploïdes dans l'hémolymphe des moules. Ainsi, au sein de chaque bassin, les différents sites ont montré des pourcentages très variables en moules de bonne qualité cytogénétique (ayant moins de 5% de noyaux non diploïdes), de mauvaise qualité cytogénétique (ayant plus de 10% de noyaux non diploïdes) ou de qualité cytogénétique intermédiaire (en transition du statut HCQ vers le statut LCQ) :

3.1 Pertuis Charentais

149 moules échantillonnées en février-mars 2021 ont été analysées pour les Pertuis Charentais, à raison de 50 moules issues des filières d'Yves (Pertuis d'Antioche) et 99 moules issues des filières de l'Aiguillon (Pertuis Breton). Les moules issues de ces sites montraient une bonne qualité cytogénétique avec une valeur moyenne en anomalies génomiques allant de 5.48%, pour le site d'Yves et 5.17% pour le site Aiguillon (Figure 19).



Statistiques descriptives (Données quantitatives) :		
Statistique	%>2n Aiguillon	%>2n Yves
Nb. d'observations	99	50
Minimum	0,817	0,672
Maximum	17,614	20,755
1er Quartile	1,808	2,414
Médiane	3,320	4,201
3ème Quartile	7,635	7,509
Moyenne	5,176	5,481
Variance (n-1)	19,867	21,114
Ecart-type (n-1)	4,457	4,595

Figure 19: Prévalence intersites des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules des Pertuis Charentais. Les traits discontinus vert et rouge indiquent les valeurs limites respectives de 5% et 10% de noyaux non diploïdes. Ces traits délimitent les moules de bonne qualité cytogénétique (AG%<5%, sous le trait vert), en transition (5%>AG%<10%, entre les traits vert et rouge) ou de mauvaise qualité cytogénétique (AG%>10%, au-delà du trait rouge). La qualité cytogénétique globale de chaque lot est indiquée par la valeur de la croix rouge (Moyenne).

L'analyse des données par un test non paramétrique de comparaison de 2 échantillons indépendants de Kruskal-Wallis montre que ces deux sites ne sont pas significativement différents (p -value=0.38, α =0,01). Les deux sites analysés présentent une majorité (65-66%) de moules de bonne qualité cytogénétique, 16-20% de moules en transition et seulement 14-19% de moules de mauvaises qualité cytogénétique (Figure 19).

3.2 Normandie

Pour le bassin Normand, 194 moules ont été échantillonnées et analysées au mois de mars 2021 à raison de 36 moules pour « Agon », 35 pour « Port en Bessin » et 123 moules pour « Donville ». Les moules issues de ces trois sites montraient une qualité cytogénétique globalement mauvaise avec des valeurs moyennes en anomalies génomiques allant de 9,73% pour Agon à 11,74% pour Port en Bessin (Figure 20).

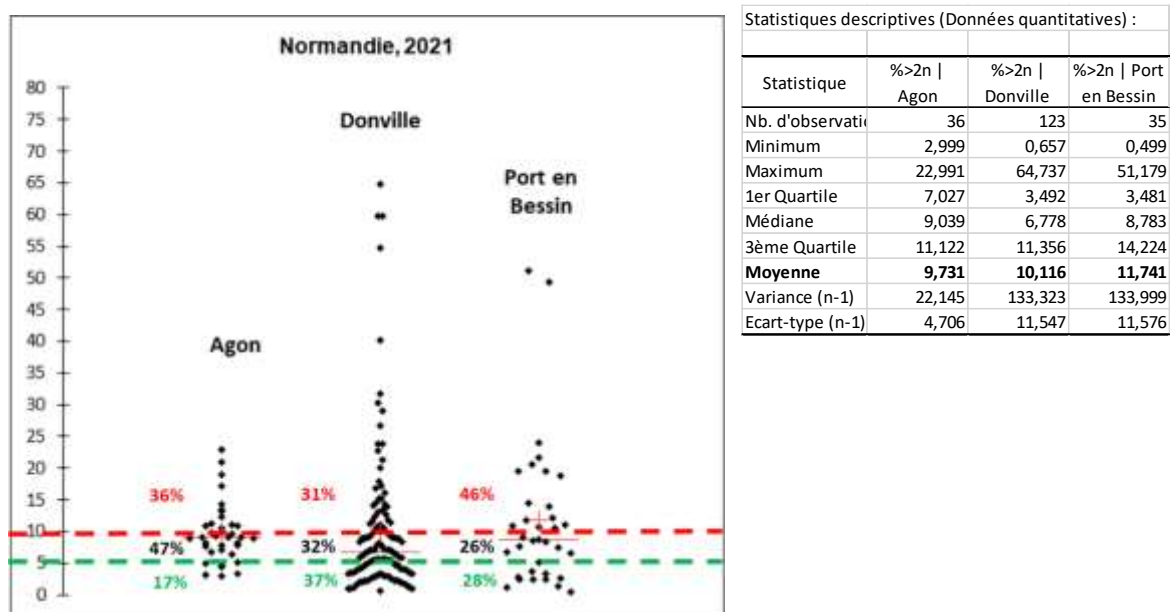
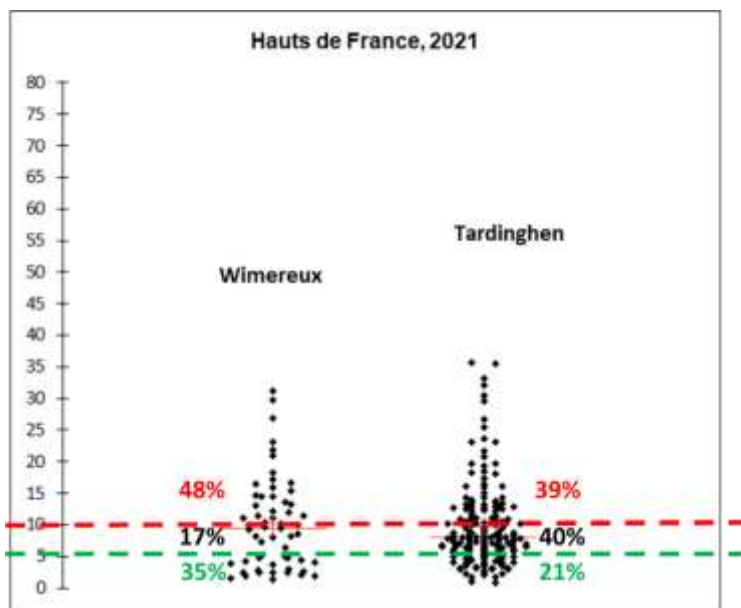


Figure 20 : Prévalence intersites des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules de Normandie. Les traits discontinus vert et rouge indiquent les valeurs limites respectives de 5% et 10% de noyaux non diploïdes. Ces traits délimitent les moules de bonne qualité cytogénétique ($AG\% < 5\%$), en transition ($5\% > AG\% < 10\%$) ou de mauvaise qualité cytogénétique ($AG\% > 10\%$). La qualité cytogénétique globale de chaque site est indiquée par la valeur de la croix rouge.

L'analyse des données par un test non paramétrique de comparaison de K échantillons indépendants de Kruskal-Wallis montre que ces trois sites ne sont pas significativement différents ($p\text{-value}=0,104$, $\alpha=0,01$). Tous ces sites étaient caractérisés par une prévalence basse de moules de bonne qualité cytogénétique, allant de 17 à 37% et une prévalence élevée (31 à 46%) en moules de mauvaise qualité cytogénétique (Figure 20), le restant étant des moules en transition entre ces deux statuts cytogénétiques.

3.3 Hauts de France

232 moules ont été échantillonnées et analysées pour les Hauts de France, à raison de 58 moules issues du site « Wimereux » et 174 moules issues du site « Tardinghen ». La qualité cytogénétique globale des moules issues de ces deux sites apparaît comme étant mauvaise avec une valeur moyenne en anomalies génomiques de 10% (Figure 21).



Statistiques descriptives (Données quantitatives) :

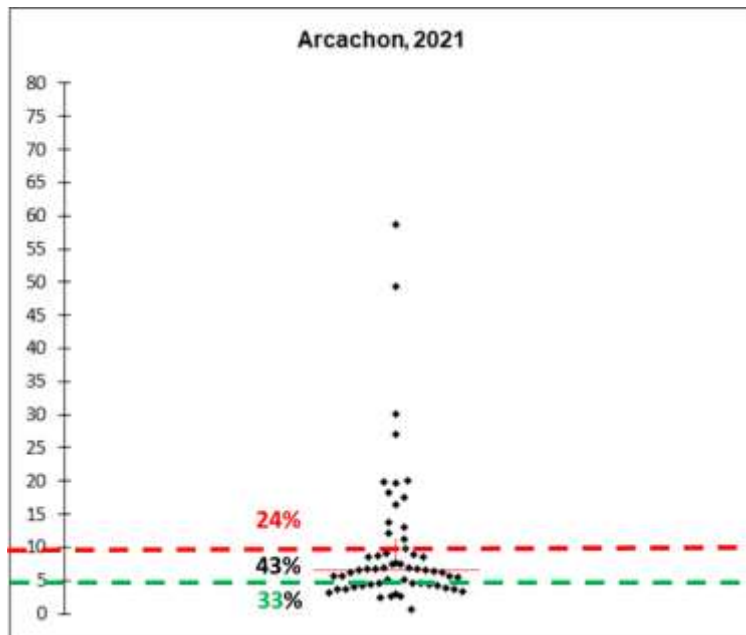
Statistique	%>2n	
	Wimereux	Tardinghen
Nb. d'observ	58	174
Minimum	1,300	0,910
Maximum	31,238	35,634
1er Quartile	4,168	5,766
Médiane	9,517	8,068
3ème Quarti	14,229	12,424
Moyenne	10,153	9,841
Variance (n-	52,064	44,090
Ecart-type (n	7,216	6,640

Figure 21: Prévalence intersites des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules des Hauts de France. Les traits discontinus vert et rouge indiquent les valeurs limites respectives de 5% et 10% de noyaux non diploïdes. Ces traits délimitent les moules de bonne qualité cytogénétique ($AG\% < 5\%$), en transition ($5\% > AG\% < 10\%$) ou de mauvaise qualité cytogénétique ($AG\% > 10\%$). La qualité cytogénétique globale de chaque site est indiquée par la valeur de la croix rouge.

L'analyse des données par un test non paramétrique de comparaison de 2 échantillons indépendants de Kruskal-Wallis montre que ces deux sites ne sont pas significativement différents ($p\text{-value}=0,871$, $\alpha=0,01$). Ainsi, (Figure 21), ces deux sites montrent une minorité de moules de bonne qualité cytogénétique (35% pour Wimereux et 21% pour Tardinghen), contre une nette majorité de moules de mauvaise qualité cytogénétique ou en transition (65% pour Wimereux et 79% pour Tardinghen).

3.4 Bassin d'Arcachon

Pour le bassin d'Arcachon, 58 moules ont été analysées en 2021. La qualité cytogénétique globale des moules issues de ce site apparaît comme étant mauvaise avec une valeur moyenne en anomalies génomiques de 9,82%. Seules 33% des moules analysées issues de ce site ont montré une bonne qualité cytogénétique. Les autres moules sont en grande majorité en transition (43%) ou de mauvaise qualité cytogénétique (24%). (Figure 22).

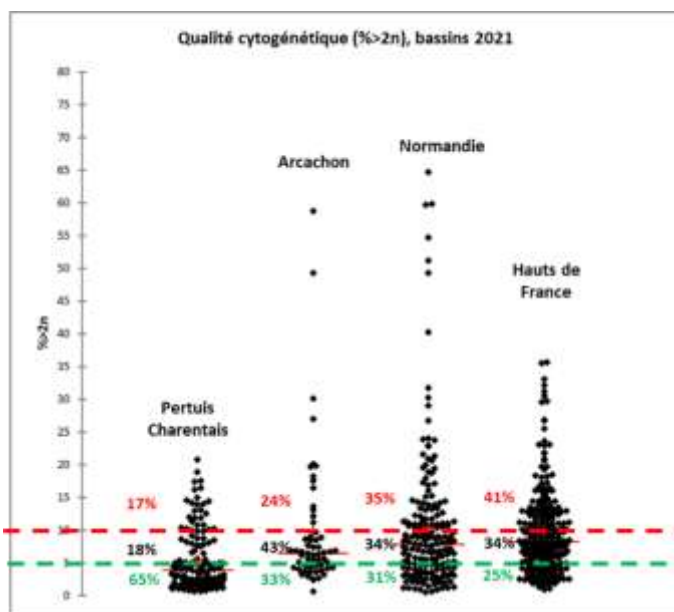


Statistiques descriptives (Données quantitatives) :	
Statistique	%>2n Arcachon
Nb. d'observ	58
Minimum	0,672
Maximum	58,682
1er Quartile	4,353
Médiane	6,548
3ème Quartile	9,551
Moyenne	9,827
Variance (n-1)	108,234
Ecart-type (n-1)	10,404

Figure 22 : Prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules du site de la Vigne (Bassin d'Arcachon). Les traits discontinus vert et rouge indiquent les valeurs limites respectives de 5% et 10% de noyaux non diploïdes. Ces traits délimitent les moules de bonne qualité cytogénétique ($AG\% < 5\%$), en transition ($5\% > AG\% < 10\%$) ou de mauvaise qualité cytogénétique ($AG\% > 10\%$). La qualité cytogénétique globale du site est indiquée par la valeur de la croix rouge.

3.5 Comparaison inter-sites

Comme obtenu pour les sites à l'intérieur de chaque bassin, les données cytométriques interbassins montrent des prévalences contrastées des différents statuts cytogénétiques identifiés (Figure 23). Les résultats du suivi 2021 montrent que, à l'exception notable des Pertuis Charentais, la prévalence des moules de bonne qualité cytogénétique était relativement basse au niveau de tous les bassins prospectés, allant de 25% au niveau des Hauts de France à 33% au niveau du bassin d'Arcachon. Contrairement aux autres années, il est intéressant de noter que la prévalence la plus élevée en moules de bonne qualité cytogénétique est retrouvée au niveau du bassin des Pertuis Charentais avec 65% des moules analysées montrant une bonne qualité cytogénétique. Pour les Pertuis Charentais, seul un tiers des moules présente une mauvaise qualité cytogénétique ou en transition, alors que pour les autres bassins, les deux tiers (Arcachon et Normandie), ou les trois quarts (Hauts de France) des moules analysées présentent une mauvaise qualité cytogénétique ou en transition. De façon conséquente, la qualité cytogénétique globale de chaque bassin, exprimée par la moyenne des anomalies génomiques de toutes les moules analysées du même bassin, montre une variation notable et des différences très significatives ($p\text{-value}=0,0001$, $\alpha=0,01$, Tableau 6), notamment entre les Pertuis Charentais qui se distinguent très clairement des trois autres bassins. Ainsi, nous basant sur les résultats de l'année 2021, les Pertuis Charentais avec une valeur moyenne de ($AG\%=5,27$) sont qualifiés comme ayant eu la meilleure qualité cytogénétique et cela comparativement aux autres bassins avec en moyenne le double de cette valeur ($AG\%=10$).



Statistiques descriptives (Données quantitatives) :

Statistique	%>2n Bassin-Pertuis Charentais	%>2n Bassin-Arcachon	%>2n Bassin-Normandie	%>2n Bassin-Hauts de France
Nb. d'observations	149	58	194	232
Minimum	0,672	0,672	0,499	0,910
Maximum	20,755	58,682	64,737	35,634
1er Quartile	1,919	4,353	4,111	5,188
Médiane	3,860	6,548	7,838	8,235
3ème Quartile	7,691	9,551	11,740	12,756
Moyenne	5,279	9,827	10,338	9,919
Variance (n)	20,031	106,368	111,777	45,687
Ecart-type (n)	4,476	10,313	10,572	6,759

Figure 23 : Variation interbassins des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules analysées en 2021. Le trait discontinu vert indique la valeur limite de 5% de noyaux non diploïdes. Le trait discontinu rouge indique la valeur limite de 10% de noyaux non diploïdes. Ces traits délimitent les moules de bonne qualité cytogénétique ($AG\% < 5\%$), en transition ($5\% > AG\% < 10\%$) ou de mauvaise qualité cytogénétique ($AG\% > 10\%$). La qualité cytogénétique globale de chaque bassin est indiquée par la valeur de la croix rouge.

Tableau 6 : test non paramétrique de comparaison de k échantillons indépendants de Kruskal-Wallis. Les lettres en majuscules indiquent les groupes significativement différents ($p\text{-value}=0,0001$, $\alpha=0,01$).

Comparaisons multiples par paires suivant la procédure de Dunn / Test bilatéral :					
Echantillon	Effectif	mme des r	nyenne des ra	Groupes	
%>2n Pertuis Charentais	149	31185,500	209,299	A	
%>2n Arcachon	58	18870,500	325,353		B
%>2n Normandie	194	65805,000	339,201		B
%>2n Hauts de France	232	84800,000	365,517		B

4. Conclusion

Comme montré depuis 2015, les différences au niveau de la qualité cytogénétique se sont accompagnées de différences notables en termes de performances de survie des moules. Ainsi, les moules analysées par cytométrie en 2021 ont été mises en stabulation dans nos structures Ifremer et suivies jusqu'à la fin de l'année 2021. Leur taux de mortalité annuelle a été calculé en comptant le nombre de moules encore vivantes à la fin de l'année. A la fin du suivi, les mortalités cumulées ont été très contrastées allant de 16% en moyenne pour les lots issus des Pertuis Charentais à 60-62% en moyenne pour les lots issus des autres bassins (Arcachon, Normandie et Hauts de France). La mise en parallèle de ces valeurs de mortalité finale de chaque lot/bassin avec les données correspondantes de la qualité cytogénétique initiale (estimée par la moyenne des anomalies génomiques du lot/bassin) montre une corrélation très significative entre ces deux variables ($R=0,975$, $p<0,0001$). De ce suivi 2021, comme pour ceux des années précédentes, il ressort clairement que la qualité cytogénétique initiale des lots conditionne de façon très forte leurs performances de survie dans les conditions des infrastructures expérimentales de la station Ifremer de la Tremblade qui ont par ailleurs reproduit les valeurs observées dans le milieu naturel, tout particulièrement celles des Pertuis Charentais.

Comme pour les années précédentes, le suivi 2021 a mis en évidence une occurrence variable de moules anormales caractérisées par la présence dans leur hémolymphe de cellules aneu-polyplôides. Ce suivi vient renforcer et compléter les résultats de nos autres suivis réalisés depuis 2015, notamment dans le cadre du projet Morbleu montrant que la qualité cytogénétique des cheptels mytilicoles est un facteur très important qui conditionne grandement leur comportement face aux divers épisodes de mortalité. Il nous paraît par conséquent de la plus grande importance de continuer à accorder une attention particulière au critère « qualité cytogénétique » défini par nos travaux et cela au travers de suivis réguliers dans le but final de fournir les descripteurs qualitatifs et quantitatifs de réel intérêt pour la communauté scientifique, les autorités de tutelles et la profession.

- Pour les professionnels : Mieux connaître la spatialisation et l'évolution du critère « qualité cytogénétique » des cheptels analysés.
- Pour les administrations de l'état : La qualité cytogénétique comme outil de gestion des sites mytilicoles et de leurs bassins versants.
- Pour les scientifiques : Mieux comprendre l'impact du critère « Qualité cytogénétique » sur les performances biologiques des moules. Disposer d'un matériel biologique dédié pour les études complémentaires, en cours ou à initier, sur la thématique de la genèse, l'impact et l'évolution des processus néoplasiques.

Partie 2.2 : Action QuaCytoM

Qualification Cytogénétique des cheptels Mytilicoles, Bilan des suivis 2019-2021

1. Contexte du suivi

Suite aux graves mortalités qui ont lourdement impacté les cheptels mytilicoles d'élevage ou de gisements sauvages en France à partir de 2014, nous avons initié des recherches qui ont montré que ces surmortalités étaient liées à une plus grande fragilisation des moules en relation avec une diminution de leur qualité cytogénétique, à l'échelle individuelle et populationnelle, déterminée par leur pourcentage en anomalies génomiques (AG%, pourcentage en cellules non diploïdes dans l'hémolymphe, Benabdelmouna & Ledu. 2016). Nous avons alors proposé pour la période 2019-2021 de suivre l'évolution du critère « qualité cytogénétique » des cheptels de moules répartis sur les principales zones aquacoles en France. Ainsi, profitant du maillage existant des réseaux Ifremer Mytilobs, des moules issues de divers sites répartis le long de la façade Atlantique ont été échantillonnées pour des analyses de ploïdie par cytométrie en flux à partir de biopsies d'hémolymphe. Ainsi, en fonction des disponibilités en matériel biologique, 2 à 4 sites par bassin et 100 à 200 individus vivants sont analysés par site et les résultats obtenus nous ont permis de déterminer les pourcentages respectifs en anomalies génomiques (AG%) et ainsi établir une qualité cytogénétique correspondante.

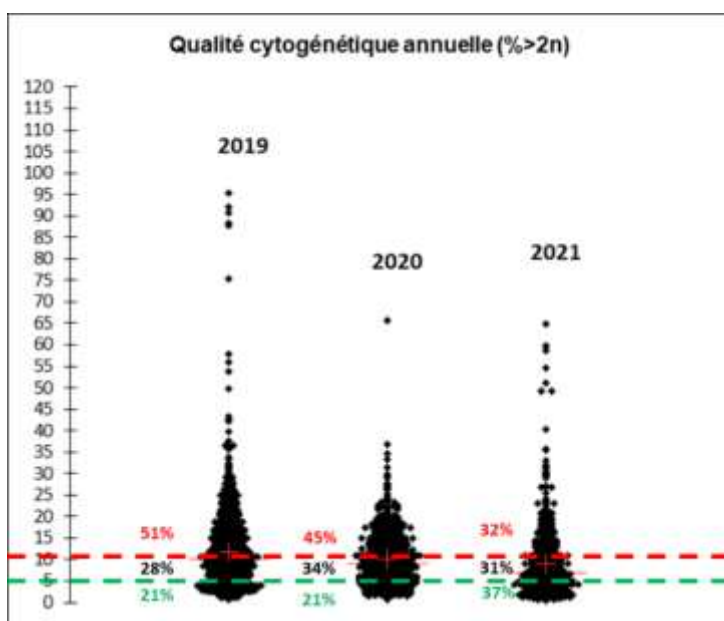
Depuis 2019, trois campagnes de collecte des échantillons et d'analyses cytométriques ont été réalisées et cela malgré les contraintes sanitaires et logistiques qui nous ont lourdement compliqué la tâche. En effet, Il est important de noter qu'au vu des conditions sanitaires liées à la crise du covid-19 et notamment les confinements instaurés en France en 2020 et 2021, différents lots de moules n'ont pas pu être échantillonnés et analysés comme prévus, à savoir en effectifs suffisant et surtout avant les habituelles mortalités printanières affectant les cheptels mytilicoles France. En effet, afin de pouvoir estimer le plus précisément possible la qualité cytogénétique d'une moule ou d'une population de moules, il est nécessaire de réaliser les analyses cytométriques avant les mortalités qui éliminent préférentiellement les moules ayant la qualité cytogénétique la plus basse. Par ailleurs, il est important de noter qu'au vu des travaux de rénovation engagés sur le site Ifremer de la Tremblade induisant l'arrêt de la PMMLT durant la période 2018-2020, les différents lots de moules réceptionnés n'ont pas pu bénéficier d'une installation dans nos structures habituelles les protégeant de la mortalité (eau de mer traitée aux UV). Malgré ces contre-temps sanitaires et logistiques, grâce à l'implication soutenues de nos collaborateurs des différents LER concernés, les trois campagnes d'analyse ont été menées à terme et un total de 2860 moules adultes ont pu être individuellement analysées, à raison de 1467 moules en 2019, 760 moules en 2020 et 633 moules en 2021. Ces moules ont été collectées à partir de sites mytilicoles répartis dans cinq bassins différents en 2019 et de quatre bassins en 2020 et 2021. Ces différents bassins sont : Arcachon, les pertuis Charentais, la baie de Bourgneuf, la Normandie et les hauts de France. Pour les suivis 2020 et 2021, le site de la baie de Bourgneuf n'a pas pu être échantillonné pour causes des crises sanitaires et de manque de disponibilité en matériel biologique (Tableau 7).

Tableau 7 : Effectifs analysés après collecte au niveau des différents bassins prospectés de 2019 à 2021.

Année	Pertuis Charentais	Bassin d'Arcachon	Baie de Bourgneuf	Normandie	Hauts de France
2019	462	223	50	614	118
2020	243	90		259	168
2021	149	58		194	232

2. Variation interannuelle du statut cytogénétique des moules analysés

Les résultats des différentes analyses cytométriques pour l'ensemble des moules échantillonnées chaque année, de 2019 à 2021, sont présentés dans la figure 24.



Statistiques descriptives (Données quantitatives) :			
Statistique	%>2n 2019	%>2n 2020	%>2n 2021
Nb. d'observ	1467	760	633
Minimum	0,66	0,78	0,50
Maximum	95,19	65,58	64,74
1er Quartile	5,80	5,61	3,62
Médiane	10,20	9,14	6,91
3ème Quarti	15,64	13,92	11,19
Moyenne	11,70	10,25	8,95
Variance (n-)	77,75	39,88	69,75
Ecart-type (n)	8,82	6,31	8,35

Figure 24 : Variation interannuelle de la prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules analysés dans la période 2019-2021.

Ces analyses montrent des prévalences annuelles contrastées des différents statuts cytogénétiques identifiés en se basant sur le pourcentage des noyaux non diploïdes dans l'hémolymph des moules. De ces résultats il apparaît clairement que la prévalence des moules HCQ a été sensiblement plus élevée en 2021 comparativement à 2019 et 2020 (respectivement 37% contre 21%). Parallèlement, l'année 2019 a été marquée par la plus forte prévalence des moules LCQ (51%) et cela comparativement à 2020 (45%) et surtout 2021 (31%). De façon conséquente, la qualité cytogénétique globale des moules analysés chaque année, exprimée par la moyenne des anomalies génomiques de toutes les moules analysés

l'année en question, montre une variation notable et des différences très significatives entre ces trois années (p -value=0,0001, α =0,01, Tableau 2). L'année 2019 avec une valeur moyenne en anomalies génomiques de 11.7% apparaît comme l'année associée avec la plus mauvaise qualité cytogénétique globale, suivie par l'année 2020 (AG%=10.25) et enfin par l'année 2021 (AG%=8.95) qui apparaît comme étant relativement avec la meilleure qualité cytogénétique. Toutefois, les valeurs concernant l'année 2020 en particulier peuvent être relativisées notamment en relation avec les contraintes posées par la crise sanitaire du covid-19. En effet, durant ces périodes, plusieurs bassins mytilicoles ont été échantillonnés après (cas du bassin d'Arcachon et des Hauts de France) ou pendant (cas de la Normandie) les mortalités du printemps ce qui fait que leur qualité cytogénétique mesurée est vraisemblablement surestimée.

Tableau 8 : Test non paramétrique de comparaison de k échantillons indépendants de Kruskal-Wallis. Les lettres en majuscules indiquent les groupes significativement différents (p -value=0,0001, α =0,01).

Comparaisons multiples par paires suivant la procédure de Steel-Dwass-Critchlow-Fligner / Test bilatéral :						
Echantillon	Effectif	Somme des rangs	Moyenne des rangs	Groupes		
2021	633	731332,500	1155,344	A		
2020	760	1092348,000	1437,300		B	
2019	1467	2267549,500	1545,705			C

3. Variation interbassins du statut cytogénétique des moules analysées

Durant la période du suivi, les variations à l'échelle des bassins des différents statuts cytogénétiques annuellement identifiés sont représentées dans la figure 25: Les résultats des suivis 2019-2021 montrent qu'à l'exception des Pertuis Charentais, tous les autres bassins prospectés ont été systématiquement caractérisés durant ces trois années par une faible prévalence (30% à Arcachon et Normandie en 2021), ou une quasi absence ou même une absence totale (Hauts de France et baie de Bourgneuf en 2019), de moules qualifiées comme ayant une bonne qualité cytogénétique (HCQ). A l'échelle populationnelle, ceci se traduit par des valeurs en anomalies génomiques moyennes élevées allant de 8% (bassin d'Arcachon en 2020) à 18% (Hauts de France en 2019) montrant ainsi la mauvaise qualité cytogénétique globale des moules issues de ces bassins durant cette période d'analyse. Il est toutefois important de noter que, même élevées, ces valeurs peuvent être relativisées notamment en relation avec les différentes périodes d'échantillonnage de ces bassins (surtout en période des crises sanitaires covid-19) et qui font que leur qualité cytogénétique déjà basse est vraisemblablement surestimée.

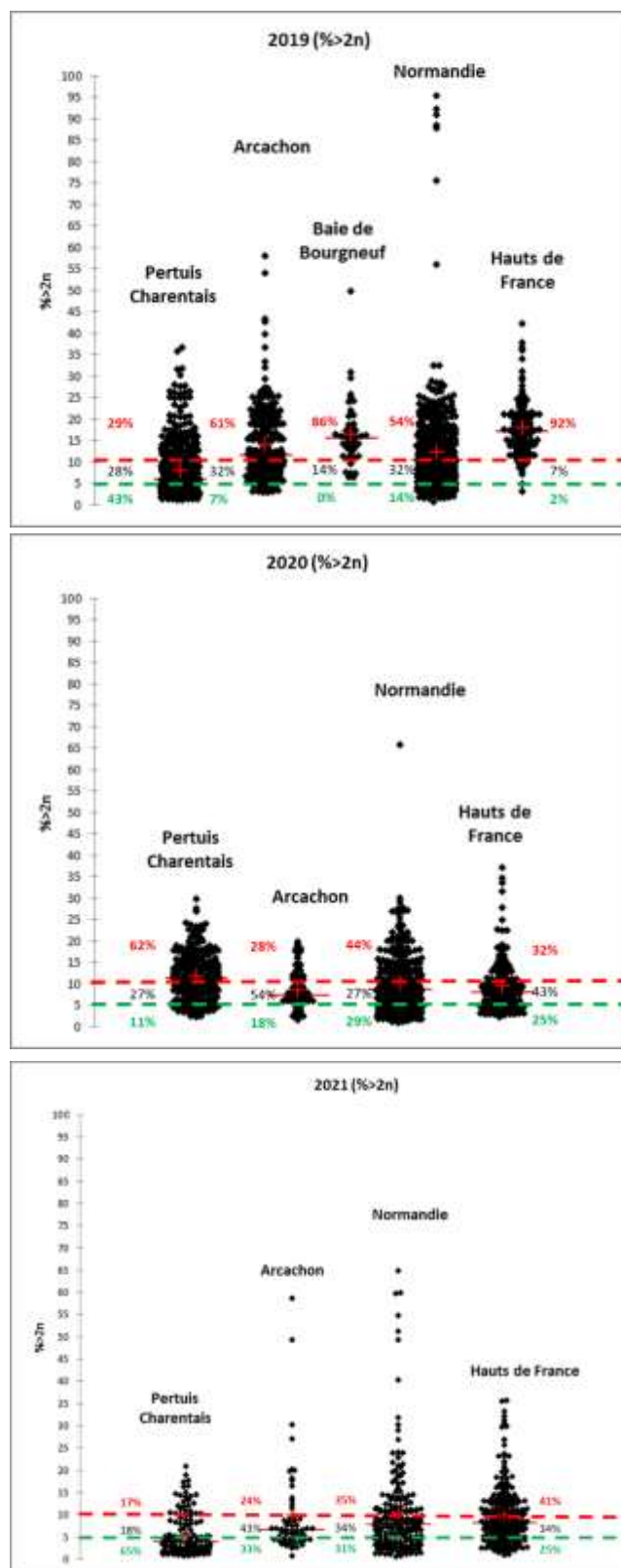


Figure 25 : Variation interannuelle interbassins de la prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules analysées dans la période 2019-2021.

En effet, durant les deux dernières années, plusieurs de ces bassins ont été échantillonnés après les mortalités du printemps qui éliminent de fait les moules ayant la qualité cytogénétique la plus basse. Pour ces bassins, il est intéressant de noter qu'une grande part des moules analysées étaient identifiées comme étant en transition ($5\% < AG\% < 10\%$) indiquant que, même après l'épisode printanier de mortalité, les moules survivantes continuaient, pour une grande partie d'entre elles, de voir leur qualité cytogénétique se dégrader préparant ainsi une nouvelle vague de mortalité. Ceci est annuellement observé en France et ailleurs dans le monde où deux vagues de mortalité, la première printanière et la seconde en automne, affectent les cheptels mytilicoles, tout particulièrement les gisements sauvages. Comme montré durant nos travaux dans le cadre de Morbleu, cette dynamique illustre une fois encore le lien entre l'évolution saisonnière du critère « qualité cytogénétique » et les épisodes de mortalité des moules.

Comparativement à ces bassins mytilicoles, seuls les pertuis Charentais ont présenté, durant l'année 2019 et surtout l'année 2021, une prévalence de moules de bonne qualité cytogénétique (HCQ) assez élevée (43% en 2019) ou même élevée (65% en 2021) se traduisant ainsi par des valeurs en anomalies génomiques moyennes (AG%) plus basses, de 8% en 2019 et de seulement 5% en 2021. Toutefois, les moules annuellement analysées provenant des pertuis Charentais n'ont pas toujours été identifiées comme étant de bonne qualité cytogénétique. En effet, durant l'année 2020, seules 11% des moules élevées au niveau des pertuis Charentais étaient de bonne qualité cytogénétique (HCQ) ce qui se traduit à l'échelle populationnelle par une valeur moyenne en anomalies génomiques (AG%) élevée de 12% indiquant la mauvaise qualité cytogénétique globale des moules élevées dans ce bassin en 2020. Au niveau des pertuis Charentais, les suivis 2019-2021 montrent de façon très intéressante que les variations temporelles (annuelles) de la qualité cytogénétique sont aussi accompagnées d'une variation au niveau spatial (Figure 26).

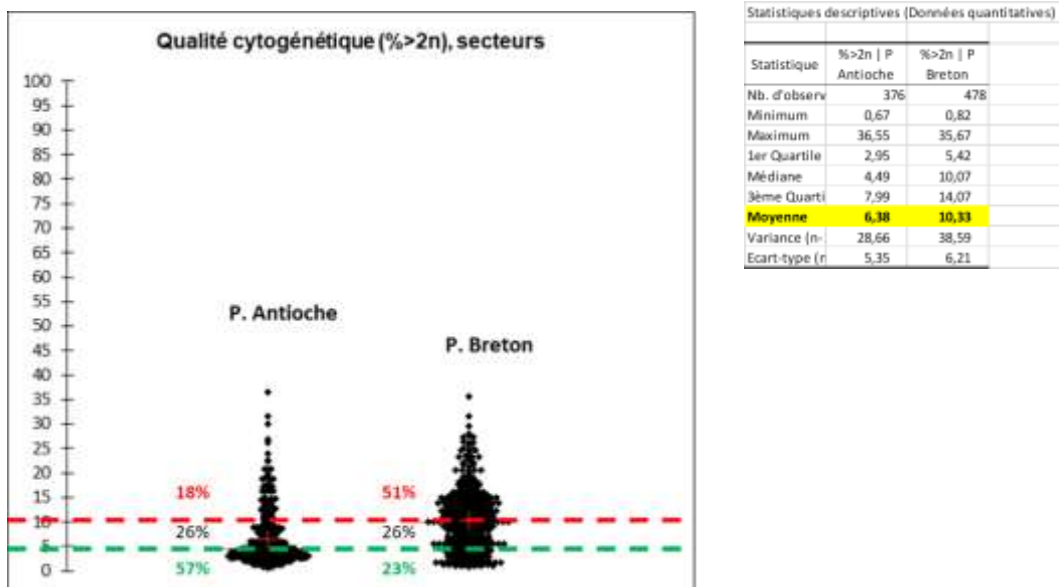


Figure 26 : Variation spatiale de la prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules des pertuis Charentais analysées durant la période 2019-2021.

Ainsi, sur la période du suivi 2019-2021, les moules analysées issues des deux secteurs géographiques identifiés des pertuis Charentais : le pertuis d'Antioche (secteur sud des pertuis Charentais) et le pertuis Breton (secteur nord des pertuis Charentais) montrent des profils très contrastés en termes de répartition des différents statuts cytogénétiques de leurs moules. Ainsi, l'analyse des données par un test non paramétrique de comparaison de 2 échantillons indépendants de Kruskal-Wallis montre que ces deux secteurs sont très significativement différents (p -value <0.0001 , $\alpha=0,01$). Les analyses montrent que les moules issues du pertuis d'Antioche possèdent une bien meilleure qualité cytogénétique globale (AG%=6.38) que les moules issues du Pertuis Breton (AG%=10.33). Ainsi, au niveau du pertuis d'Antioche, la majorité (57%) des moules étaient identifiées comme étant HCQ et de bonne qualité cytogénétique contre seulement 23% au niveau du pertuis Breton.

La différence globale en termes de qualité cytogénétique mise en évidence sur la durée du suivi 2019-2021 entre le pertuis d'Antioche et le pertuis Breton est aussi apparente durant les différentes campagnes annuelles (Figure 27).

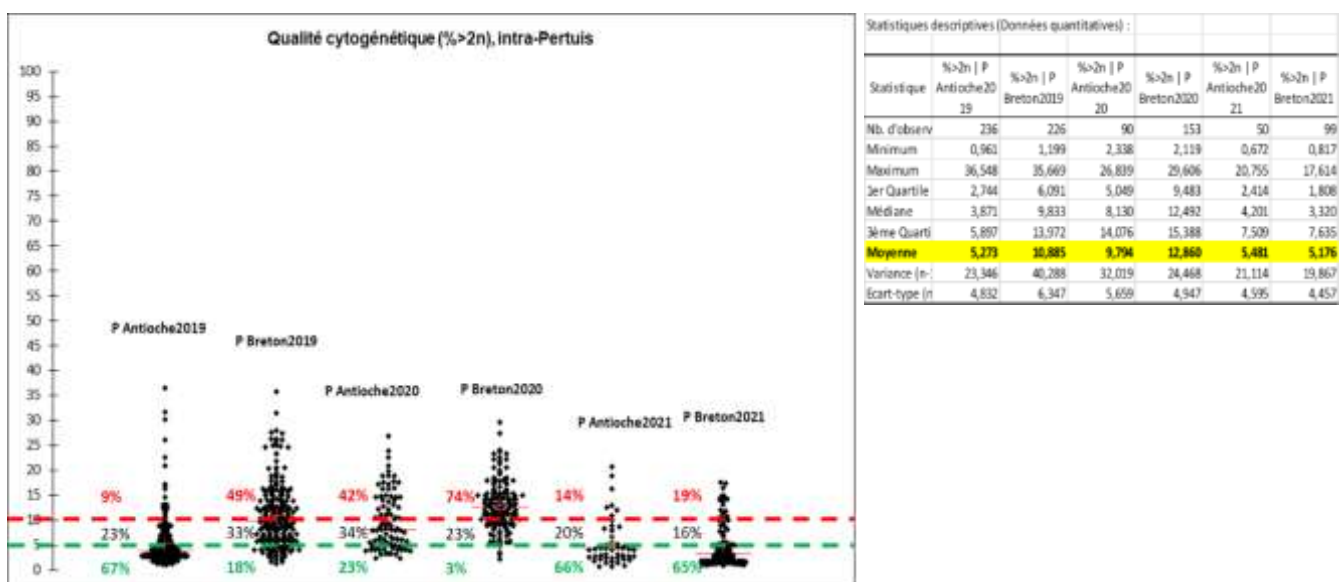


Figure 27 : Variation temporelle et spatiale de la prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules des pertuis Charentais analysées durant la période 2019-2021

Tableau 9 : Test non paramétrique de comparaison de k échantillons indépendants de Kruskal-Wallis. Les lettres en majuscules indiquent les groupes significativement différents (p -value=0,0001, $\alpha=0,01$).

Echantillon	Effectif	Somme des rangs	Moyenne des rangs	Groupes	
P Breton2021	99	26174,000	264,384	A	
P Antioche2019	236	64680,000	274,068	A	
P Antioche2021	50	14285,000	285,700	A	
P Antioche2020	90	44798,500	497,761		B
P Breton2019	226	119673,500	529,529		B
P Breton2020	153	95474,000	624,013		C

Les analyses montrent que, à l'exception de l'année 2021 durant laquelle les moules issues des deux secteurs ne présentaient pas de différences significatives et étaient majoritairement de bonne qualité cytogénétique (AG%=5 et 65% de moules HCQ), les moules analysées en 2019 et en 2020 issues de ces deux secteurs des pertuis Charentais étaient très significativement différentes en termes de leur qualité cytogénétique (p -value=0,0001, α =0,01). Durant ces deux années, les moules issues du pertuis Breton ont toujours montré une bien plus mauvaise qualité cytogénétique comparativement à celle des moules issues du pertuis d'Antioche (Tableau 9) avec, respectivement pour le pertuis d'Antioche et le pertuis Breton, des valeurs en anomalies génomiques moyennes (AG%) de 5.3% contre 10.9% en 2019, et de 9.8% contre 12.9 en 2020.

Comparativement à cette analyse au niveau des pertuis Charentais, une analyse spatiale de la variation de la qualité cytogénétique des moules durant la période du suivi a pu être réalisée au niveau du bassin Normand. En effet, à la différence des autres bassins prospectés entre 2019 et 2021 et que sont Arcachon et les hauts de France qui ne nous ont pas permis de réaliser cette étude du fait de la trop grande proximité géographique des sites collectés, le bassin Normand avec ses secteurs Est et Ouest Cotentin bien séparés nous a fourni une telle opportunité (Figure 28). Les résultats de cette analyse spatiale montrent que, contrairement à ce qui a été constaté au niveau des pertuis Charentais, les moules issues des secteurs Normands analysées entre 2019 et 2021 ne présentaient aucune différence significative (p =0.456, α =0.01) en termes de leur qualité cytogénétique selon leur secteur d'origine (Est vs Ouest Cotentin). La qualité cytogénétique moyenne (AG%) pour les moules des deux secteurs était pareillement basse, avec une valeur de 11.5%. Pour les deux secteurs Normands prospectés durant cette période, les moules de bonne qualité cytogénétique (HCQ) représentaient seulement 20-25% des moules analysées alors que le restant des moules était de mauvaise qualité cytogénétique (LCQ, 47-51%) ou en transition vers cet état (24-33%).

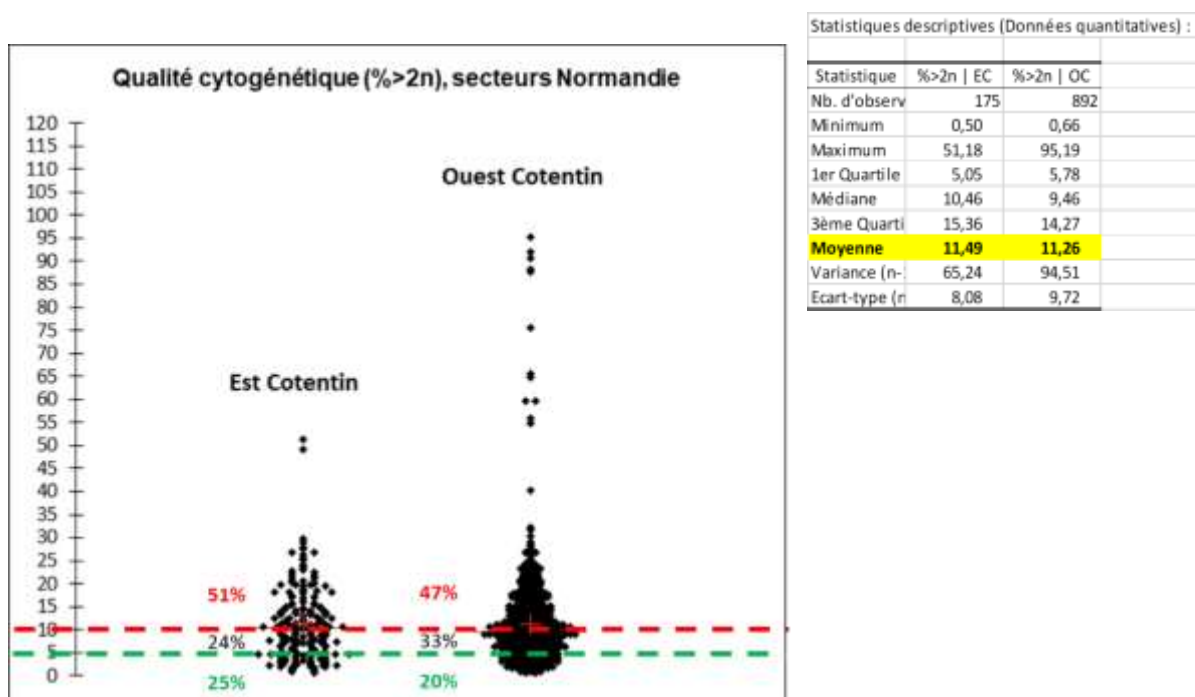


Figure 28 : Variation spatiale de la prévalence des différents statuts cytogénétiques obtenus pour les moules de la Normandie analysées durant la période 2019-2021.

4. Relation entre le statut cytogénétique et les performances de survie

Durant la période de suivi, comme montré lors de nos divers travaux post-mortalités 2014, les différences au niveau de la qualité cytogénétique des moules se sont accompagnées de différences notables en termes de performances moyennes de survie des moules. Ainsi, quelle que soit l'année de suivi, la mise en parallèle des valeurs de mortalité finale avec les données de la qualité cytogénétique initiale (estimée par la moyenne des anomalies génomiques du lot/bassin, AG%) a toujours montré une corrélation très significative. De ces suivis 2019-2021, quel que soit le bassin ou le site mytilicoles, il est apparu que la qualité cytogénétique initiale de leurs moules est très significativement corrélée avec leurs performances finales de survie (avec un coefficient de corrélation de 0.95, $p < 0,0001$), et ceci dans les conditions des infrastructures expérimentales de la station Ifremer de la Tremblade qui ont largement reproduit les performances de survie observées dans le milieu naturel ouvert, tout particulièrement celles relevées dans les pertuis Charentais (Tableau 10 et Figure 29).

Tableau 10 : Valeurs annuelles de la qualité cytogénétique (AG%) déterminée pour les moules issues d'un site/bassin donné et le taux de mortalité finale de ces mêmes moules au terme de l'année en question.

Bassins/sites année	AG%	% Mortalité
Pertuis Charentais 2019	8,02	50,00
Arcachon 2019	13,83	80,00
Baie de Bourgneuf 2019	16,43	95,00
Normandie 2019	12,13	65,00
Hauts de France 2019	17,88	95,00
Aiguillon 2020	12,86	80,00
Yves 2020	9,79	45,00
Aiguillon 2021	5,18	15,00
Yves 2021	5,48	17,00
Arcachon 2021	9,83	60,00
Agon 2021	9,73	55,00
Donville 2021	10,12	65,00
Port en Bessin 2021	11,74	65,00
Wimereux 2021	10,15	65,00
Tardinghen 2021	9,84	60,00

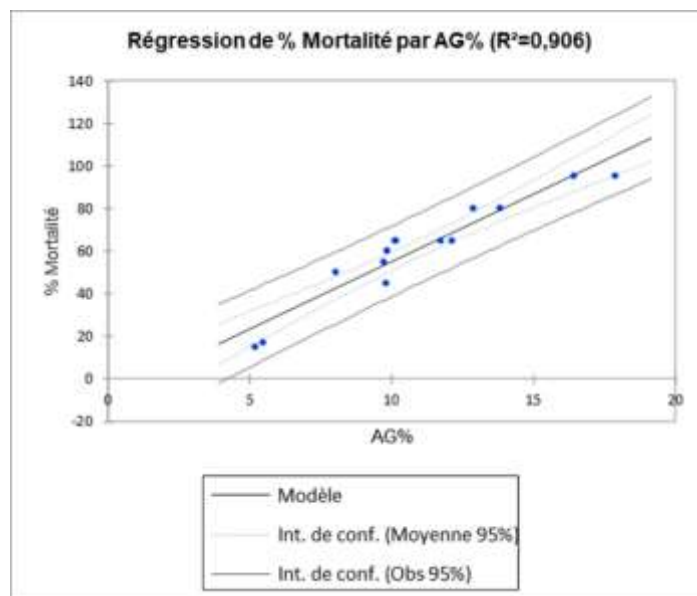


Figure 29 : Relation entre la qualité cytogénétique (AG%) des moules adultes (d'un lot ou d'un bassin) analysées une année donnée et leur taux de mortalité finale au terme de la même année. L'équation du modèle est la suivante : $\%Mortalité = (6.34 * AG\%) - 8.11$.

La relation entre la qualité cytogénétique des moules et leurs performances de survie est illustrée à titre d'exemple par les moules issues des Pertuis Charentais analysées durant cette période 2019-2021. Ainsi en 2021, quel que soit leur origine (pertuis d'Antioche vs pertuis Breton), les moules analysées de ce bassin ont montré la meilleure qualité cytogénétique initiale (AG%=5%) et le taux de mortalité finale le plus bas (16%) de l'année en France. A l'opposé en 2020, les moules analysées de ce même bassin ont montré globalement la plus mauvaise qualité cytogénétique initiale (AG%=12%) et une mortalité moyenne finale très élevée (75%).

De façon très intéressante, en 2020 cette relation se traduit aussi en fonction de l'origine spatiale des moules. Ainsi en 2020, les moules issues du pertuis d'Antioche avaient une meilleure qualité cytogénétique relativement aux moules issues du Pertuis Breton (AG%=9.81% pour le pertuis d'Antioche contre 12.9% pour le pertuis Breton). A la fin du suivi de la même année, les mortalités cumulées ont été de 45% pour les moules issues du pertuis d'Antioche et de 80% pour les moules issues du Pertuis Breton. Il est très intéressant de noter que pour ces deux lots initialement contrastés en termes de leur statut cytogénétique, le contraste est aussi évident en termes de mortalité finale confirmant ainsi les corrélations très significatives que nous trouvons chaque année entre ces deux critères.

5. Conclusion générale

En France, les cheptels mytilicoles d'élevage ou issus de gisement sauvages subissent depuis l'année 2014 de graves mortalités récurrentes. Dans la suite de nos précédentes recherches montrant que ces surmortalités pourraient être liées à une plus grande fragilisation des moules en relation avec une diminution de leur qualité cytogénétique, nous avons proposé de suivre l'évolution du critère « qualité cytogénétique » des cheptels de moules répartis sur les principales zones mytilicoles en France. Ainsi, dans le cadre du réseau Ifremer Mytilobs bénéficiant du soutien financier de la part de la DPMA, nous avons mené depuis 2019 trois campagnes de collecte des échantillons et d'analyses cytométriques et cela malgré les contraintes sanitaires et logistiques qui nous ont lourdement compliqué la tâche. Ces trois campagnes d'analyse ont été finalisées et un total de 2860 moules adultes ont pu être individuellement analysées. Ces moules ont été collectées à partir de sites mytilicoles répartis dans cinq bassins différents en 2019 et de quatre bassins en 2020 et 2021.

Les analyses cytométriques que nous avons réalisées visent à qualifier, à l'échelle individuelle et populationnelle, les moules en fonction de leur statuts cytogénétiques. Ainsi, chaque année du suivi, les pourcentages respectifs en anomalies génomiques (AG%) ont été déterminés pour chaque site et chaque bassin prospectés ce qui nous a permis une première analyse pluriannuelle et multisites de ce critère. Les résultats obtenus ont mis en évidence le fait que, sur la période d'analyse et à l'échelle annuelle, les moules étudiées étaient globalement de mauvaise qualité cytogénétique. En effet, chaque année donnée, les moules qualifiées comme étant de bonne qualité cytogénétique (HCQ) n'ont jamais constitué la part majoritaire des moules analysées. Cela est d'autant vrais pour les années 2019 et 2020 où seules 20% des moules analysées étaient HCQ.

Même si les moules annuellement analysées durant cette période présentent une mauvaise qualité cytogénétique globale, des différences notables peuvent être notées notamment en ce qui concerne la variabilité annuelle de ce critère en fonction des différentes zones de production mytilicole (sites et bassins). Ainsi, durant cette période 2019-2021, il est intéressant de noter que les bassins d'Arcachon, de la baie de Bourgneuf, de la Normandie et des Hauts de France ont été constamment marqués par la mauvaise qualité globale de leurs moules. De façon contrastée, le bassin des pertuis Charentais a lui présenté une qualité cytogénétique globale qui varie en fonction des années avec tout particulièrement l'année 2021 caractérisée par une grande majorité (65%) de moules HCQ. Parallèlement à cette variabilité temporelle, le suivi multisites du critère « qualité cytogénétique » au niveau des différents bassins montre aussi une variabilité spatiale, tout particulièrement au niveau des pertuis Charentais. En effet, dans ce bassin, les moules issues du secteur sud (pertuis d'Antioche) montrent une meilleure qualité cytogénétique globale comparativement aux moules issues du secteur nord (pertuis Breton). Ceci est particulièrement problématique du fait que, de par ses vastes zones de bouchots et de filières, le pertuis Breton est justement la zone principale d'élevage des moules de la région. Parallèlement, cette variabilité spatiale n'a pas pu être mise en évidence au niveau du autres bassins suivis, notamment le bassin Normand où les secteurs de production Est et Ouest Cotentin ne présentent aucune différence significative. Toutefois, concernant le cas particulier de la baie de Bourgneuf, une variabilité spatiale ne peut pas être exclue du fait que le suivi ne s'est réalisé que durant l'année 2019 (à titre d'exemple, cette variabilité a été

notée lors des années passées, notamment entre « maison blanche » et « le Fiol »). En définitive, la variabilité temporelle et spatiale du critère « qualité cytogénétique » observée au niveau des pertuis Charentais pose questions et nécessite un effort additionnel de recherche afin d'en comprendre les causes et les dynamiques d'évolution à long terme. Ceci est d'autant plus important que, avec le bassin Vendéen, les pertuis Charentais constituent un centre majeur de production de naissains qui y sont captés et ensuite distribués à tous les autres sites mytilicoles atlantiques en France.

En accord avec nos études précédentes, les résultats obtenus durant ces suivis 2019-2021 montrent de façon plus claire que la qualité cytogénétique des cheptels mytilicoles est un facteur très important qui conditionne grandement leur comportement face aux divers épisodes de mortalité. Ainsi, quel que soit le bassin ou le site mytilicoles, il est apparu que la qualité cytogénétique initiale de leurs moules est très significativement corrélée avec leurs performances finales de survie (avec un coefficient de corrélation de 0.95, $p < 0,0001$). Il nous paraît par conséquent de la plus grande importance de continuer à accorder une attention particulière au critère « qualité cytogénétique » défini par nos travaux et cela au travers de suivis réguliers dans le but final de fournir les descripteurs qualitatifs et quantitatifs de réel intérêt pour la communauté scientifique, les autorités de tutelles et la profession.

Enfin, pour avoir une vision la plus précise du paysage mytilicole français centrée sur le critère « qualité cytogénétique », Il serait aussi important d'élargir sur une plus grande période le périmètre de ce suivi pour y englober d'autres bassins contrastés en termes de leurs exposomes, de leurs pratiques mytilicoles (élevage (bouchots/filières) vs gisements sauvages) et aussi de leurs fonds génétiques : *M. edulis* en atlantique, *M. galloprovincialis* en méditerranée et *M. edulis-galloprovincialis* dans les zones d'hybridation naturelle.

Références citées

- Agreste, 2014. Recensement de la conchyliculture 2012. Numéro 316, Juillet 2014. <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/primeur316.pdf> (consulté en ligne le 09/07/2021).
- Benabdelmouna, A. & Ledu, C., 2016. The mass mortality of blue mussels (*Mytilus spp.*) from the Atlantic coast of France is associated with heavy genomic abnormalities as evidenced by flow cytometry. *Journal of Invertebrate Pathology*, 138, 30-38.
- Benabdelmouna, A., Saunier, A., Ledu, C., Travers, MA., Morga, B., 2018. Genomic abnormalities affecting blue mussels (*Mytilus edulis-galloprovincialis*) in France are related to ongoing neoplastic process as evidenced by dual flow cytometry and cell monolayer analyses. *Journal of Invertebrate Pathology*, 157, 45–52.
- Bierne N., Borsa P., Daguin C., Jollivet D., Viard F., Bonhomme F., David P., 2003. Introgression patterns in the mosaic hybrid zone between *Mytilus edulis* and *M. galloprovincialis*. *Molecular Ecology*, 12, 447–461.
- Fleury E., Normand J., Lamoureux A., Bouget JF., Lupo C., Cochennec-Laureau N., Petton S., Petton B., Pouvreau S., 2019. RESCO-REMORA Database : National monitoring network of mortality and growth rates of the sentinel oyster *Crassostrea gigas*. SEANOE, doi : 10.17882/53007.
- Fleury PG., Ruelle F., Claude S., Palvadeau H., Robert S., D'Amico F., Vercelli C., Chabirand JM., 1998. Réseau de suivi de la croissance de l'huître creuse sur les côtes françaises. REMORA. Résultats des stations nationales. Année 1997. Rapport Ifremer DRV/RA, 41 p.
- Lawrence DR., Scott GI., 1982. The determination and use of condition index of oyster. *Estuaries*, 5, 23-27.
- Littaye-Mariette A., 1994. REMORA, Résultats de l'année 1993. Rapport de la DRV-RA Ifremer, 29. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00000/1754/>
- Lubet P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés. *Revue des travaux de l'Institut des pêches maritimes*, 23, 390-548.
- Lupo C., Fleury E., Normand J., Osta Amigo A., Robert S., Canier L., Francois C., Garcia C., 2017. Bilan 2016 du dispositif national de surveillance de la santé des mollusques marins. Convention DGAL/IFREMER 16/1212709. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00386/49781/> (consulté en ligne le 27/06/2021).
- Météo-France, 2020. *Bilan climatique de l'année 2020* [en ligne] [consulté le 09/07/2021]. Disponible sur : <http://www.meteofrance.fr/climat-passe-et-futur/bilans-climatiques/843/bilan-climatique-de-l-annee-2020>
- Nash JC., 2014. On best practice optimization methods in R. *Journal of Statistical Software*, 60(2), 1-14.
- Pepin JF., Benabdelmouna A., Degrémont L., Guesdon S., Le Moine O., Morga B., Bierne N., Travers MA., Robert S., Soletchnik P., 2017. Mortalités de moules bleues dans les secteurs mytilicoles charentais et vendéens : description et facteurs liés – MORBLEU . R.INT.RBE/SG2M-LGPMM. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00391/50288/> (consulté en ligne le 27/06/2021).
- Robert S., Soletchnik P., Le Moine O., Zanker S., 2007. Bilan d'étude sur la croissance de la moule (*Mytilus edulis*) sur bouchots et filières dans les Pertuis Charentais entre 2000 et 2005

(Réseau REMOULA), 36 pp. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00084/19487/> (consulté en ligne le 27/06/2021).

Rodriguez J., 2013. Performances d'élevage de la moule *Mytilus edulis* en Manche / Atlantique : Recensement et interprétation. Rapport d'expertise Ifremer sous convention DPMA N°11/1219611/NYF du 12/12/2011, 147 p.

Stiner MC., Bicho NF., Lindly J., Ferring R., 2003. Mesolithic to Neolithic transitions: new results from shell-middens in the western Algarve, Portugal. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/S0003598X00061366> (consulté en ligne le 27/06/2021).

Walne PR., Mann R., 1975. Growth and biochemical composition in *Ostrea edulis* and *Crassostrea gigas*. *Proceedings of the 9th European Marine Biology Symposium*, 587-607.