



HAL
open science

Etude des déterminants climatiques et environnementaux impliqués dans la variabilité de la reproduction et du recrutement des principales espèces de bivalves exploités en Bretagne

Mélaine Gourault

► **To cite this version:**

Mélaine Gourault. Etude des déterminants climatiques et environnementaux impliqués dans la variabilité de la reproduction et du recrutement des principales espèces de bivalves exploités en Bretagne. Biologie animale. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2018. Français. NNT : 2018BRES0056 . tel-03669552

HAL Id: tel-03669552

<https://theses.hal.science/tel-03669552>

Submitted on 16 May 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

THESE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE
DE BRETAGNE OCCIDENTALE
COMUE UNIVERSITE BRETAGNE LOIRE

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du littoral
Spécialité : *Ecologie marine*

Par

Mélaine GOURAULT

Etude des déterminants climatiques et environnementaux impliqués dans la variabilité de la reproduction et du recrutement de trois bivalves exploités en Bretagne.

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 29 octobre 2018
Unité de recherche : Lemar UMR 6539

Rapporteurs avant soutenance :

Eric THIEBAUT
Réjean TREMBLAY

Professeur, Université Pierre et Marie Curie
Professeur, Université du Québec - CANADA

Composition du Jury :

Présidente :
Christine PAILLARD

Maître de Conférences, Université de Bretagne Occidentale

Examineurs :
Réjean TREMBLAY
Aline GANGNERY

Professeur, Université du Québec – CANADA
Chargée de Recherche, Ifremer

Dir. de thèse :
Yves-Marie PAULET

Professeur, Université de Bretagne Occidentale

Invité(s)
Stéphane POUVREAU

Chargé de Recherche, Ifremer / *Encadrant scientifique*

Remerciements

Dans un premier temps, je souhaite remercier l'Université de Bretagne Occidentale et la Région de Bretagne pour le financement de cette thèse. J'ai pu réaliser un beau travail de recherche pendant 3 belles années et me former dans l'enseignement (super découverte !). Je remercie également les porteurs du réseau RESCO (Ifremer) qui m'ont financé toutes les sorties terrains et conférences nationales et internationales. Enfin, je remercie Eureka Modélisation d'avoir prolongé mon contrat de deux mois extrêmement importants !

Je tiens à remercier Ifremer et plus particulièrement la station d'Argenton où j'ai été accueillie pendant ces trois belles années. Je remercie Pierre Boudry et Elodie Fleury de m'avoir accueilli au sein de votre équipe LPI.

Dans la vie d'un chercheur, je sais que le temps est compté, donc je remercie chaleureusement les membres de mon jury d'avoir accepté d'évaluer mon travail de thèse et de s'être déplacés à ma soutenance de thèse.

Un très grand merci à Yves-Marie Paulet, un directeur de thèse formidable ! Toujours présent pour répondre aux questions et apporter ton savoir sur la coquille Saint-Jacques malgré les différentes professions qui occupent tes journées ! ☺

Je souhaite fortement remercier mon encadrement de thèse : Stéphane Pouvreau (sans qui la thèse n'aurait pas existé) avec toutes ses idées folles d'analyses et surtout ses connaissances époustouflantes sur les huîtres (quelles soient creuses ou plates). Ces trois années resteront ancrées dans ma mémoire, merci pour tout. M'R6 STF.

Merci à Frédéric Olivier, Olivier Gauthier, Laure Pecquerie et Christophe Cassou pour avoir accepté de participer à mon comité de thèse. Vos commentaires m'ont permis d'avancer sur la construction des différentes étapes de ma thèse. Merci Christophe de m'avoir fourni les longues données de l'indice NAO.

Je remercie très chaleureusement Sébastien Petton (ou Firefox ou Saucisse) qui a accepté de m'héberger dans son bureau XXL avec vue panoramique sur la mer d'Iroise, sur un bureau XXL doté d'un écran XXL. Tes connaissances de geek m'ont énormément aidé pour cette thèse, un énorme merci ! Tes connaissances en chanson paillarde bretonne m'ont également utiles, ou pas. Dans tous les cas, travailler dans une ambiance aussi sérieuse que fantaisiste a été un réel plaisir ! Un gros merci !

Je remercie tous les membres de la famille d'Argenton: Marianne Alunno-Bruscia, Bruno Petton, Marc Suquet (bon vent sur Belle île ! Tu resteras à jamais le meilleur des sexologues dans le cœur des coquilles Saint-Jacques), Stéphane Pouvreau, Sébastien Petton, Jacqueline Le Grand, Mathias Hubert, Dominique Ratiskol, Isabelle Quéau (Queuwouah ?!), Carole Di Poï Broussard (sans toi, je ne me serais jamais mis à trotter !) et Monsieur Mingant Christian, aaah Christian, ton départ s'est bien fait ressentir, et tu manques beaucoup à la station ! Cette station n'est pas qu'un endroit paradisiaque grâce aux paysages, c'est vous et vos caractères qui la rendez unique et qui fait qu'on a plus envie de la quitter. Enfin, bon, ça c'est quand on ne vient pas du Sud, parce que, malgré tout, fait pas très chaud sur cette pointe !

Un grand merci à Laure Pecquerie, Jonathan Flye Sainte-Marie et Yoann Thomas pour votre aide et votre soutien dans le monde du DEB. Cette thèse ne serait pas ce qu'elle est sans vous, notamment mes deux publications scientifiques. Laure, tu m'en as fait baver 😊 mais c'est pour la bonne cause ! Merci beaucoup !

Un merci tout particulier à Grégory Charrier et Marie Cachera pour votre motivation et vos conseils dans le monde de l'enseignement. Si j'ai adhéré à cet univers c'est certainement grâce à vous !

Un grand merci à Arnaud Huvet, Charlotte Corporeau, Fabrice Pernet, Elodie Fleury, Pierre Boudry, Véronique Loiseau, Pierrick Le Souchu, Valérian Le Roy, Aude Leynaert, Caroline Fabioux, Hélène Hégaret, Frédéric Jean, Christophe Lambert, Nelly Le Goïc, Gauthier Schaal, Sébastien Artigaut, Ika Paul-Pont, Fabienne Le Grand, Olivier Gauthier pour l'aide (petite ou grande) que vous avez pu m'apporter, malgré cet éloignement géographique qui sépare la station d'Argenton du Lemar et à travers

quelques discussions parfois anodines mais qui ont pues me redonner de la motivation et m'orienter dans mon projet de thèse.

Une thèse ne pourrait pas aller au bout sans le soutien des collègues doctorants ou ex-doctorants. Je remercie tout particulièrement mon DEB-binôme, Emilien, malgré ton amour inconditionnel pour l'OL, j'ai adoré partagé ces trois années de thèse en ta compagnie. Tu as toujours été sureté de bonne ambiance et rigolade, le top ! Je remercie aussi Florian, Marion, Romain, Antoine, Ismaël, Margaux, Clémence, Louise (quel beau trio !), Aurélien, Marc, Justine, Floriane, Laura C et Lizenn pour tous ces quelques moments passés en votre compagnie.

Pour terminer, je remercie mes amis et ma famille pour le soutien pendant toutes ces longues années d'étude et m'avoir réconfortée dans les moments délicats.

Table des matières

Liste des figures	xv
Liste des tableaux	xxiii
Avant-propos	xxvii
Chapitre 1 : Introduction générale.....	1
1.1. Contexte général.....	5
1.1.1. Les impacts du changement climatique sur le vivant	7
1.1.2. Résumer la variabilité du climat : les indices climatiques.....	12
a) L'oscillation australe El Niño dans le sud du Pacifique :	14
b) L'oscillation décennale Pacifique dans le nord du Pacifique :	14
c) L'oscillation de l'Atlantique Nord :	14
1.1.3. Indices climatiques et variabilité des traits de vie chez les organismes marins	16
1.2. Problématique de la thèse.....	19
1.3. Plan du manuscrit	23
Chapitre 2 : Matériel et Méthode	27
2.1. Présentation des modèles biologiques étudiées	31
2.1.1. Trois espèces clés exploitées en Bretagne	31
2.1.2. Eléments d'écologie pour les trois espèces	36
2.1.3. Le cycle de reproduction des trois bivalves étudiés	38
2.2. Séries biologiques utilisées	42
2.2.1. La série huître creuse (données RESCO)	42
2.2.2. La série coquille Saint Jacques (données EVECOS).....	43
2.2.3. La série huître plate (données Quiberon)	45
2.3. Outils numériques utilisés	46

2.3.1.	Modélisation et théorie des budgets d'énergie dynamiques (DEB)	47
2.3.2.	Analyse de séries temporelles	49
a)	Statistique descriptive multidimensionnelle	49
b)	Prédiction par méthode de régression linéaire multiple	50
Chapitre 3 : Modélisation des traits reproducteurs de l'huître creuse <i>Crassostrea gigas</i> sous des scénarios climatiques contrastés de 1960 à 2100		55
3.1.	Introduction	67
3.2.	Material & Methods	71
3.2.1.	Study site	71
3.2.2.	Environmental forcing variables	73
3.2.3.	Oyster data for validation procedure	74
3.2.4.	Model calibration	75
3.2.5.	Hindcasting approach (1960 to 2014)	75
3.2.6.	Forecasting approach (2040 to 2100)	77
3.2.7.	Statistical analysis	78
3.3.	Results	79
3.3.1.	Model validation	79
3.3.2.	Model application: evolution in the reproductive strategy of <i>C. gigas</i> from 1960 to 2100	81
a)	Environmental conditions from 1960 to 2100	81
b)	Simulated phenological changes	82
c)	Spawning behavior	84
d)	No real change in fecundity	85
3.4.	Discussion	87

3.4.1.	Calibration of the oyster-DEB model in a new environment	87
3.4.2.	Further improvements	88
3.4.3.	Larger and earlier spawning in the future.....	89
3.4.4.	A question of timing: unexpected interactions between food and temperature.....	90
3.5.	Conclusion.....	93
3.6.	Acknowledgements	94
Chapitre 4 : Nouvelles approches sur l'étude du cycle de reproduction de deux populations de coquille Saint-Jacques en Bretagne (France)		
		97
4.1.	Introduction	109
4.2.	Material and Methods.....	112
4.2.1.	Study sites.....	112
4.2.2.	Scallop biological data	113
4.2.3.	The scallop DEB model.....	114
4.2.4.	Model calibration	116
4.2.5.	Environmental forcing.....	120
4.2.6.	Statistical analysis	122
4.3.	Results	123
4.3.1.	Contrasted environmental forcing conditions in the two study sites	123
4.3.2.	Comparing the DEB models.....	124
4.3.3.	Simulation of reproductive activity	126
4.4.	Discussion	132
4.5.	Acknowledgements	138
Chapitre 5 : Effet de la variabilité climatique sur le déterminisme de la reproduction et du recrutement chez l'huître plate dans la baie de Quiberon: analyse d'une série de 40 ans de données.....		
		141

5.1.	Introduction	145
5.2.	Matériel et méthode.....	148
5.2.1.	Présentation du site d'étude.....	148
5.2.2.	Paramètres biologiques étudiés et méthodologie associée	149
a)	Stade de maturation	149
b)	Abondance larvaire.....	152
c)	Recrutement.....	152
d)	Construction des paramètres phénologiques	153
5.2.3.	Paramètres environnementaux.....	154
a)	Données hydrologiques	154
b)	Données météorologiques climatiques	155
5.2.4.	Méthodes et logiciels statistiques utilisés.....	155
5.3.	Résultats	159
5.3.1.	Variabilité spatio-temporelle des 3 indicateurs biologiques de la reproduction.....	159
a)	Stade de maturation	159
b)	Abondance larvaire.....	163
c)	Recrutement.....	169
5.3.2.	Effet des paramètres environnementaux : aspect descriptif	175
a)	Présentation détaillée du jeu de données	175
b)	Analyses multi-variées	181
c)	Analyses bi-variées.....	188
5.3.3.	Effet des paramètres environnementaux : modélisation statistique.....	193
5.4.	Discussion	199

5.4.1.	Qualité du jeu de données.....	199
5.4.2.	Des effets climatiques significatifs.....	199
5.4.3.	Rôle du phytoplancton.....	201
5.4.4.	Perspectives et améliorations du traitement des données.....	202
Chapitre 6 : Discussion générale.....		205
6.1.	Synthèse des résultats.....	209
6.2.	Perspectives de recherche et d'application.....	215
6.2.1.	Modélisation de la dynamique du phytoplancton dans la rade de Brest.....	215
6.2.2.	Cartographie des habitats benthiques de l'huître creuse, de l'huître plate et de la coquille st Jacques en rade de Brest.....	216
6.2.3.	Amélioration et développement de modèle bioénergétique à partir de données <i>in situ</i> ..	217
Bibliographie.....		221
Annexes.....		253

Liste des figures

Figure 1: Évolution des températures moyennes mondiales sur mer et sur terre depuis 1880.....	6
Figure 2: Les cinq composantes du changement global adapté du GIEC (IPCC, 2014).....	7
Figure 3 : Voies potentielles des changements dans la structure et la composition des communautés sous l'effet du changement climatique (Réadapté à partir de Hughes, 2000).	8
Figure 4 : L'hypothèse du « Match/Mismatch » (MMH). Interaction entre deux niveaux trophiques expliquée par la théorie du MMH. Un bon « Match » est représenté par un chevauchement temporel du prédateur et de sa proie. Une augmentation du décalage temporel (t_0) entre deux pics de population (m_1 , m_2 ; moyenne des pics de population 1 et 2, respectivement) entraîne un faible « Match ». Extrait de Durant et al (2007).	12
Figure 5: Situation géographique des trois indices climatiques les plus étudiés en écologie marine: NAO (North Atlantic Oscillation) dans l'hémisphère Atlantique Nord, PDO (Pacific Decadal Oscillation) dans le Pacifique Nord, ENSO (El Niño Southern Oscillation) dans le Pacifique Sud.....	13
Figure 6: Anomalies de vent à 10 m et de température de l'air à 2 m associées aux quatre régimes de temps pour la saison d'hiver (décembre-mars), calculées à partir de la réanalyse atmosphérique NCEP pour la période 1958-2010. Les fréquences d'occurrence des régimes (en pourcentage) sont indiquées (Barrier et al., 2014).	16
Figure 7: Évolution de la production d'huîtres en France en lien avec les épizooties.	33
Figure 8: Évolution de la production de coquille Saint-Jacques sur la période 1951 à 2003 en rade de Brest (© Comité local des pêches).	35
Figure 9: Évolution des débarquements en volume de coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc sur la période 1962 à 2006. (© CAD22)	36
Figure 10: Anatomie interne de trois bivalves : (a) l'huître creuse (© Académie de Dijon), (b) l'huître plate (© Comité National de la Conchyliculture) et (c) la coquille Saint-Jacques (adapté à partir de Lavaud 2014).....	39
Figure 11: Cycles de vie de (A) l'huître creuse et de la coquille Saint-Jacques et (B) de l'huître plate.	42

Figure 12: Représentation schématique du modèle DEB standard pour les trois stades de vie (Kooijman, 2010). (A) Un embryon utilise les réserves pour se développer, (B) à la “naissance », un juvénile commence à se nourrir et (C) à la « puberté », un adulte commence à allouer de l’énergie à la reproduction. 48

Figure 13: The Bay of Brest (western Brittany, France). The red star indicates our monitoring station (“Pointe du Chateau”), located in the vicinity of a wild oyster reef. Each year, a set of 300 adult oysters (18 months old) collected naturally as wild spat was installed and monitored at this station from March to December. We also monitored environmental parameters (seawater temperature, salinity, and phytoplankton) at the same location..... 72

Figure 14: Environmental forcing used for the DEB model simulations, from 2009 to 2014 in the Bay of Brest: phytoplankton concentration (green) and seawater surface temperature (SST, pale blue line). 74

Figure 15: Taylor diagram providing the normalized standard deviation, the Pearson correlation and the root mean square difference (green line) between simulated and observed dry flesh mass..... 79

Figure 16: Oyster growth and spawning simulations obtained by the DEB model compared with observed data from 2009 to 2014 (DFM = Dry Flesh Mass). 80

Figure 17 :Historical and forecasted mean annual and mean summer Sea Surface Temperature (SST) in the Bay of Brest; 1960–2014..... 82

Figure 18: Simulated spawning behavior of the Pacific oyster in the Bay of Brest. (a) Results from hindcasting (from 1960 to 2014) and forecasting analyses under (b) RCP2.6 (blue) and (c) RCP8.5 (red), for the six phytoplankton scenarios (A to F). Three kinds of spawning can be observed: (1) Synchronous and massive (S) events (filled colored dots); (2) Asynchronous and multiple spawning (MS) events (open colored linked dots represent min and max spawning dates) and (3) Lack of spawning (crosses at the bottom of the plot)..... 83

Figure 19: Effect of first bloom date on the first spawning event of the Pacific oyster in the Bay of Brest under each phytoplankton scenario (A to F represented by a symbol) and climatic scenarios (H=Hindcast in black; F2.6=Forecast RCP2.6 in blue; F8.5= Forecast RCP8.5 in red)..... 84

Figure 20: Percentage of the spawning strategy simulated in *C. gigas* according to phytoplankton scenarios (A to F) for the hindcasting and forecasting approaches. (S) Synchronous spawning, all individuals spawn completely and simultaneously, (MS) multiple spawning, individuals spawn at different dates or spawn twice, (NO) no spawning occurred. 85

Figure 21: Fecundity of *C. gigas* simulated according to environmental scenarios. Grey dots: hindcasting results from 1960 to 2014, white and black dots: forecasting results from 2040 to 2100 under RCP2.6 and RCP8.5 scenarios, respectively..... 86

Figure 22: Maps of the two study sites, the Bay of Saint-Brieuc and the Bay of Brest, showing the position of the bimonthly great scallop monitoring area of (EVECOS) and the three environmental monitoring sites: the REPHY stations at Lanvéoc and Bréhat and the SOMLIT station at Sainte-Anne 113

Figure 23: Schema of the *P. maximus* DEB model with four state variables adapted from Bernard et al. 2011 (Mod-2). Sources of energy to pay for somatic maintenance during prolonged starvation are indicated by grey dotted arrows. Modifications of the standard DEB model (3 state variables; Mod-1) are represented by dashed arrows for *PC2*, *PGO*, *PM2* and *PL2* 116

Figure 24: Environmental forcing from 1998 to 2003 in (a,c,d) the Bay of Brest (Lanvéoc station) and (b) Bay of Saint-Brieuc (Saint-Pol station) used for the DEB model simulations. (a,b) phytoplankton concentration (one colour per year; cell/L) and seawater surface temperature (SST, light blue line; °C). (c) Particulate Organic Matter concentration (POM, magenta line; cell/L) measured in the Bay of Brest. (d) Microphytobenthos concentration measured in 2011 and from 2013 to 2016 in the Bay of Brest. Mean microphytobenthos concentration is shown by a green line..... 121

Figure 25: Relations between monthly air temperature from the RCP scenarios and monthly seawater temperature in the Bay of Brest (from 2006 to 2014): on the left, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP2.6 scenario with the CNRM-CM5 model; on the right, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP8.5 scenario with the CNRM-CM5 model. 122

Figure 26: Mean observed (\pm SD, N = 20, black dots) and simulated (N = 20) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Brest between 1998 and 2003, using Mod-1 (dotted black line), Mod-2A (full grey line) and Mod-2B (full black line).....	125
Figure 27: Taylor diagram presenting the normalized standard deviation, Pearson's correlation coefficient and centred root mean squared difference (grey line) between simulated and observed dry flesh mass.	126
Figure 28: Mean observed (\pm SD, N = 20, black dots) and simulated (N = 20, thick black line) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Brest between 1998 and 2003 using Mod-2B.....	128
Figure 29: Individual (grey lines) and mean simulated (N = 120, thick black line) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Saint-Brieuc in 1998–2003 using Mod-2B.	129
Figure 30: Simulated spawning date (Int. = Intermediate) in the Bay of Brest (a to c) and Bay of Saint-Brieuc (d to f) under three temperature scenarios (current, RCP2.6 and RCP8.5) and six phytoplankton regimes (A to F, corresponding to conditions in years 1998 to 2003).	130
Figure 31: Relationships between environmental conditions (left: spring phytoplankton concentration; right: summer SST temperature) and the first spawning date in the Bay of Brest (grey) and in Bay of Saint-Brieuc (black) for the six phytoplankton regimes (A to F).....	131
Figure 32: Carte de la baie de Quiberon (Bretagne Sud) et des cinq sites étudiés : Men er Roué (47°32,604 N/3°05,902 W), Beaumer (47°33,836 N/3°02,603 W), le Pô (47°33,379 N/3°06,100 W) et les concessions conchylicoles des bancs de Penthièvre et Amodiés.....	149
Figure 33: Évolution temporelle de la proportion des huîtres plates laiteuses sur le site de Men Er Roué (gauche) et Penthièvre (droite) dans la Baie de Quiberon des années 2004 à aujourd'hui.	160
Figure 34: Évolution temporelle de la proportion des huîtres plates ardoisées sur le site de Men Er Roué (gauche) et Penthièvre (droite) dans la Baie de Quiberon des années 2004 à aujourd'hui.	161
Figure 35: Comparaison des taux et de la date d'apparition d'huître laiteuses et ardoisées observées sur les sites de Men Er Roué et Penthièvre (variations observées de 2004 à 2017).....	163
Figure 36: Evolution temporelle de l'abondance larvaire totale (ordonnée à gauche, polygone clair) et évoluée (ordonnée à droite, polygone foncé) des huîtres plates sur le site de Men Er Roué (gauche), le Pô (milieu) et Beaumer (droite) dans la Baie de Quiberon des années 1976 à 2017.	167

Figure 37: Comparaison de l'abondance larvaire et de la date d'apparition des larves sur les sites de Men Er Roué, le Pô et Beaumer (variations observées de 1976 à 2017).....	169
Figure 38: Évolution temporelle du recrutement de naissain d'huître plate sur le site de Men Er Roué (gauche), le Pô (milieu) et Beaumer (droite) dans la Baie de Quiberon des années 1982 à 2017.....	173
Figure 39: Comparaison de l'abondance larvaire et de la date d'apparition des larves sur les sites de Men Er Roué, le Pô et Beaumer (variations observées de 1976 à 2017).....	174
Figure 40: Variabilité temporelle des deux derniers stades de reproduction chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.....	176
Figure 41: Variabilité temporelle de l'abondance larvaire chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.....	176
Figure 42 : Variabilité temporelle de l'intensité du recrutement chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.....	177
Figure 43: Variabilité temporelle des paramètres hydrobiologiques en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.	178
Figure 44 : Variabilité temporelle des paramètres météorologiques en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.	179
Figure 45 : Variabilité temporelle des indices climatiques hivernaux en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.	180
Figure 46 : Variabilité temporelle des indices climatiques estivaux en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.	181
Figure 47:ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites à la maturation de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.	182
Figure 48 : ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à la maturation de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.	184

Figure 49: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites à l'abondance larvaire de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.	185
Figure 50: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à l'abondance larvaire de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.....	186
Figure 51: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites l'intensité du recrutement de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.	187
Figure 52: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à l'intensité du recrutement de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.....	188
Figure 53: Matrice de corrélation entre les régimes de temps et les variables biologiques (coefficient de corrélation de Pearson).....	189
Figure 54: Relation linéaire entre des régimes NAO- et NAO+ et les variables phénologiques de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon de 1996 à 2016.....	191
Figure 55: Relation linéaire entre du régime BL en été et la date d'apparition des laiteuses et de premiers naissains de l'huître plate en Baie de Quiberon de 1996 à 2016.....	192
Figure 56: Matrice de corrélation entre les paramètres environnementaux (annuels et saisonniers) et les variables biologiques (coefficient de corrélation de Pearson).....	194
Figure 57: Comparaison entre les données issues des meilleurs modèles GLM de prédiction (en rouge) et les données brutes (en noir) pour tous les paramètres biologiques (maturation abondance larvaire et intensité du recrutement) de l'huître plate en baie de Quiberon de 1996 à 2016.....	196
Figure 58: Diagramme de Taylor comparant les modèles GLM des paramètres phénologiques (haut) et biologiques (bas).....	198

Figure 59: Changements phénologiques (jour par décennie) selon (A) les océans et (B) les groupes taxonomiques. 214

Liste des tableaux

Tableau 1 : Le décalage des évènements phénologiques entre les espèces interdépendantes d'un écosystème peut présenter des avantages pour certaines espèces (les gagnants) et des inconvénients pour d'autres (les perdants) (adapté à partir de Donnelly et al., 2011)	11
Tableau 2 : Liste des régimes climatiques mondiaux (adapté de Stenseth et al., 2003).....	13
Tableau 3:Exemples des études rapportant l'effet des indices climatiques sur la variabilité des traits de vie chez les organismes marins.	17
Tableau 4:Présentation des données biologiques et environnementales utilisées pour la thèse :.....	46
Tableau 5: Identification and characteristics of the six phytoplankton scenarios. The date of the first bloom is defined when a peak of 1 000 000 cells/L is reached. The onset of the main spring bloom is classified into three categories: Early, Normal, and Late, when the first bloom is observed in March, April, and May/June, respectively. Summer blooms are also classified into three categories according to their concentrations and occurrences.	77
Tableau 6: Overview and summary of all results obtained through hindcasting and forecasting simulations concerning the spawning occurrence according to environmental conditions of phytoplankton (described in Table 1) and summer temperature (Cold: <13°C; Normal:<14°C; Hot: >14°C). Different phasing between phytoplankton seasonal blooms and temperature values (especially in early summer) gave different responses in terms of spawning events: no occurrence of spawning (NO), synchronous spawning (S, late to precocious), and multiple spawning events (MS).	91
Table 7: The three scallop DEB models tested in this study (a data only available for the Bay of Brest, b data available for the Bay of Brest and Bay of Saint-Brieuc).	116
Table 8: List of the parameters implemented in the scallop DEB model. All rate parameters are given at T1 = 15°C (= 288.15 K).	119
Tableau 9 : Initial state variables of the scallop DEB model. Values vary for each of the 20 individuals simulated, according to their initial length and initial dry flesh mass.	120
Tableau 10: Échelles d'évaluation des stades du cycle sexuel chez <i>Ostrea edulis</i> (d'après Marteil, 1976)	151

Tableau 11: Récapitulatif des données biologiques étudiées dans la Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur l'ensemble des sites.	153
Tableau 12: Liste et abréviation des paramètres biologiques et environnementaux étudiés au sein des analyses composantes principales.	156
Tableau 13: Liste et abréviation des paramètres environnementaux saisonniers étudiés au sein des analyses composantes principales.	157
Tableau 14: Résultats du test de Kruskal-Wallis sur l'effet de la date et du site d'étude sur les trois paramètres biologiques suivis (maturation, abondance larvaire et recrutement) sur la période complète (1987-2017).	175
Tableau 15: Classement des 10 meilleurs modèles calculés par la méthode GLM à l'aide du critère AIC, pour chaque descripteur biologique. Le meilleur modèle (n°1) de chaque paramètre est celui retenu dans les graphes de la figure 57.	197

Avant-propos

Les travaux effectués dans le cadre de cette thèse s'intègrent dans les thématiques de l'équipe DISCOVERY (Diversité, Structure et Dynamique des Populations et de Communautés) du Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin à Plouzané. La recherche effectuée au sein de cette équipe a pour but de mieux décrire, comprendre et modéliser les réponses des populations, communautés et écosystèmes face aux variations des conditions environnementales et de départager l'effet des forçages d'origine naturelle et anthropiques. Elle s'articulera autour de l'observation et l'expérimentation dans le présent et le passé proche, de la paléo-écologie, et d'une réflexion sur la construction de modèles prédictifs. Pour réaliser ces objectifs, l'équipe de recherche est composée de 5 cinq axes de recherche (AR) : (1) l'AR1 qui vise à améliorer notre capacité à décrire biodiversité et habitats dans des écosystèmes variés, afin d'être en mesure de statuer sur leur état de santé, (2) l'AR2, qui vise à décrire et comprendre comment les forçages environnementaux influent sur les transferts de matière et d'énergie au sein des populations et des communautés marines, (3) l'AR3 qui vise à étudier les variations spatiales et temporelles du recrutement chez un large éventail de modèles biologiques soumis à des contraintes environnementales différentes, l'AR4 qui allie paléo-écologie et observation *in situ*, afin de mieux comprendre la structuration, le fonctionnement et la productivité des systèmes dans le passé proche et (5) l'AR5 qui œuvre à la construction de modèles conceptuels des changements à moyen et long termes des écosystèmes côtiers.

Les travaux de cette thèse ont été plus particulièrement menés selon les objectifs de l'AR2 et de l'AR3, financés pour la partie mission par le budget des réseaux nationaux VELYGER et RESCO. Le salaire de ma thèse provient de la région Bretagne (50 %) et d'une demi-bourse du président de l'Université de Bretagne Occidentale (50 %). Une prolongation de 2 mois a également été possible grâce à un contrat financé par Eureka Modélisation en Novembre et Décembre 2017.

Ce travail de thèse a été réalisé sous la direction du professeur Yves-Marie Paulet (UBO) et l'encadrement scientifique du docteur Stéphane Pouvreau (Ifremer), tous deux membres de l'UMR LEMAR et rattachés à l'équipe DISCOVERY. Les frais de missions liés à la présentation de résultats

ont également été pris en charge par le budget des réseaux nationaux VELYGER et RESCO. J'ai ainsi pu participer à différentes réunions et congrès, et mettre en avant les résultats de ma thèse, notamment lors du symposium DEB 2017 (Tromsø, Norvège) avec, en complément, une bourse de mobilité dédiée aux doctorants du LabexMer et du congrès Physiomar 2017 (Cambridge, Angleterre).

Chapitre 1 : Introduction générale

1.1. Contexte général

Les premiers intérêts que portaient l'Homme au climat datent de 2000 ans avant notre ère. C'est en Chine que ces premiers écrits sont documentés (Linacre 1992). En Europe, ce n'est qu'à partir de la Grèce antique que l'on trouve des écrits météorologiques et climatiques, et notamment « Meteorologica » écrit par Aristote au IV^e siècle av. J.C. (Linacre, 1992). Ce manuscrit semble le plus marquant puisqu'il servit de référence durant près de 1000 ans. A notre époque, l'intérêt pour l'étude du climat s'est institutionnalisé dès 1873 avec la création de l'organisation météorologique internationale (OMI) puis mondiale (OMM) en 1950. Par la suite, le programme mondial de recherche sur le climat (PMRC) a été créé en 1980 pour aboutir en 1988 à un groupe de scientifiques experts du climat, le GIEC (Groupe d'Experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat). Ce groupe a pour mission de faire l'évaluation et la synthèse des recherches faites sur le climat et sur ses changements à travers le monde (Assessment Report (AR) de 1 à 5 entre 1990 et 2014). Ainsi, il a été montré que depuis la fin des années 1980, le réchauffement s'est accéléré, atteignant un écart moyen de température de l'ordre de 0,8°C à la surface du globe par rapport au niveau préindustriel (Figure 1). Bien que les fluctuations climatiques soient normales, ce réchauffement rapide de la planète est totalement inédit (Hansen et al., 2012). Selon la définition employée par la convention-cadre des Nations Unies (la CCNUCC), les changements du climat sont directement ou indirectement attribués à une activité humaine altérant la composition de l'atmosphère mondiale et qui viennent s'ajouter à la variabilité naturelle du climat observée au cours de périodes comparables (IPCC, 2014). En effet, le système climatique évolue dans le temps sous l'influence de sa propre dynamique interne et en raison des changements dans les facteurs externes qui affectent le climat (appelés «forçages»). Le forçage externe inclut des phénomènes naturels tels que les éruptions volcaniques et les variations solaires mais désormais ce forçage inclue les changements induits par l'activité humaine. D'après le GIEC, le changement global est défini par cinq composantes : la modification des communautés vivantes impliquant l'érosion de la biodiversité, la pollution, le changement des usages des sols, la surexploitation des stocks marins et les changements climatiques (Figure 2). Parmi ces cinq composantes, un important travail de recherche et de synthèse a été réalisé en particulier sur le premier point. Les années 2000 marquent l'essor de cette thématique de recherche en

s'appuyant sur une série d'études marquantes (Parmesan et al. 1999, Hughes 2000, McCarty 2001, Beaugrand et al. 2002, Walther et al. 2002, Parmesan & Yohe 2003).

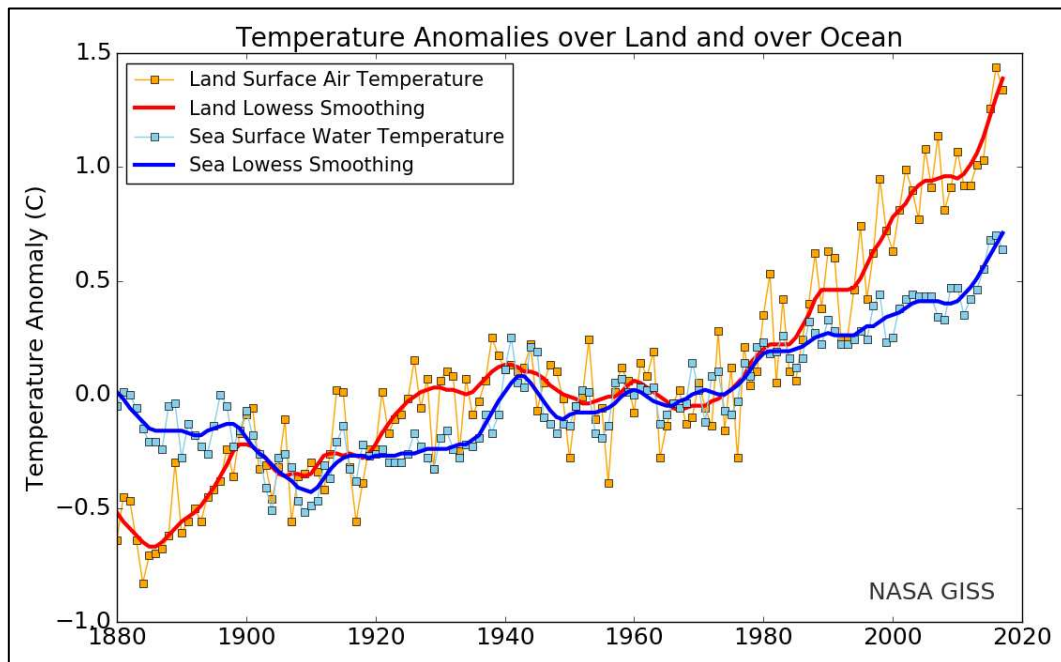


Figure 1: Évolution des températures moyennes mondiales sur mer et sur terre depuis 1880. En ordonnée, se trouvent les écarts de températures en °C par rapport aux normales calculées pour la période 1951-1980. En rouge (avec et sans lissage) les anomalies de températures pour les terres émergées et en bleu (avec et sans lissage) les anomalies de températures pour les océans. L'élévation de température depuis le début des années 1980 est notable tout comme les records des premières années du XXIème siècle.

Source : NASA GISS Surface Temperature Analysis

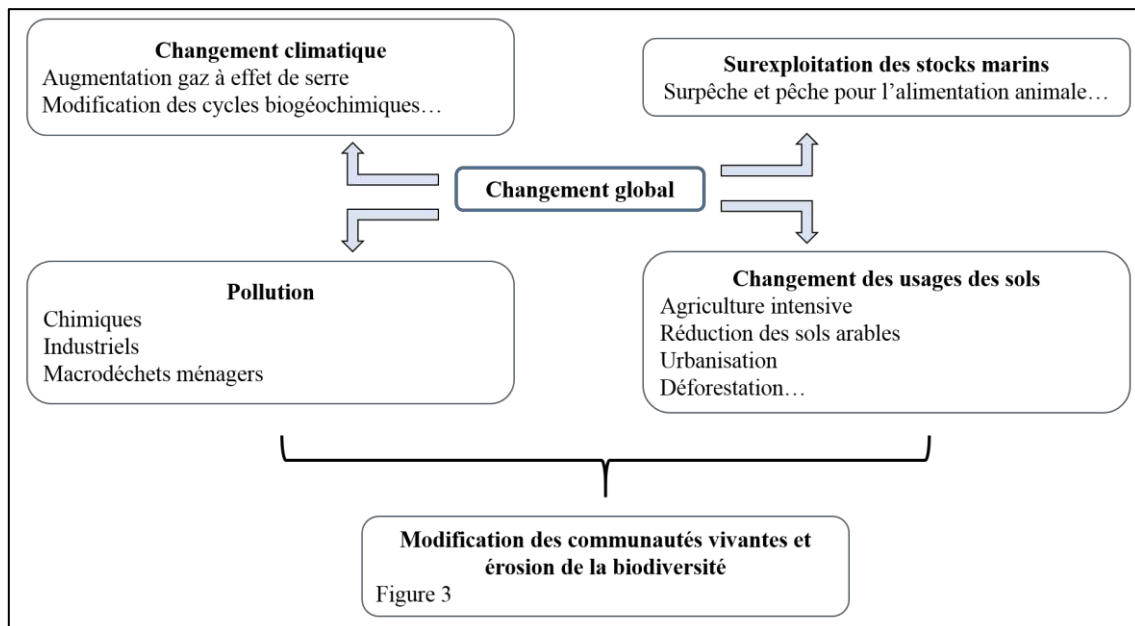


Figure 2: Les cinq composantes du changement global adapté du GIEC (IPCC, 2014).

D'une façon générale, il ressort que sous l'effet de changements environnementaux brutaux (quelques décennies), les espèces doivent s'adapter (plasticité phénotypique et/ou évolution génétique) ou modifier leur aire de répartition géographique afin de retrouver des conditions optimales à leur survie et leur reproduction. En fonction de leur tolérance physiologique, de leur stratégie de survie, de leur capacité de colonisation, de leur potentiel évolutif, les espèces ne vont pas se comporter de la même manière face à la modification climatique. Ces différences inter-spécifiques de réponses biologiques engendrent des changements dans les interactions biologiques entre les individus de différentes espèces et les communautés d'espèces, et donc la composition écologique des habitats (Parmesan & Yohe, 2003).

1.1.1. Les impacts du changement climatique sur le vivant

D'après Hughes (2000), les effets du changement climatique sur les espèces peuvent être regroupés en trois grandes catégories (Figure 3).

La première concerne la réponse des organismes au changement global sur un plan spatial.

On parle ici de modifications de leur répartition géographique. Avec les tendances générales de réchauffement, ces "enveloppes climatiques" se déplacent, notamment vers des pôles ou des altitudes plus élevées (Walther et al., 2002). Une variation de 3°C de la température annuelle moyenne correspond à un déplacement des isothermes d'environ 300-400 km de latitude (en zone tempérée) ou de 500 m

d'altitude. Par conséquent, les espèces ont tendance à migrer vers le haut en altitude ou vers les pôles en latitude en réponse aux nouvelles zones climatiques (Hughes, 2000). On observe également, pour les espèces marines, une diminution de la profondeur à laquelle on trouve les organismes (Dulvy et al., 2008). Bien sûr, la répartition et/ou l'abondance de la plupart des espèces sont également modifiées par les activités humaines avec le risque de perte ou de modification d'habitats. Les premières études concernant l'effet du changement climatique sur la répartition géographique des espèces marines ont été réalisées sur les communautés planctoniques. Les données planctoniques réparties à l'échelle mondiale montrent, en effet, de forts changements dans les communautés de phytoplancton et de zooplancton (Beaugrand et al., 2002), notamment en raison de la facilité de dispersion de ces organismes par les courants océaniques.

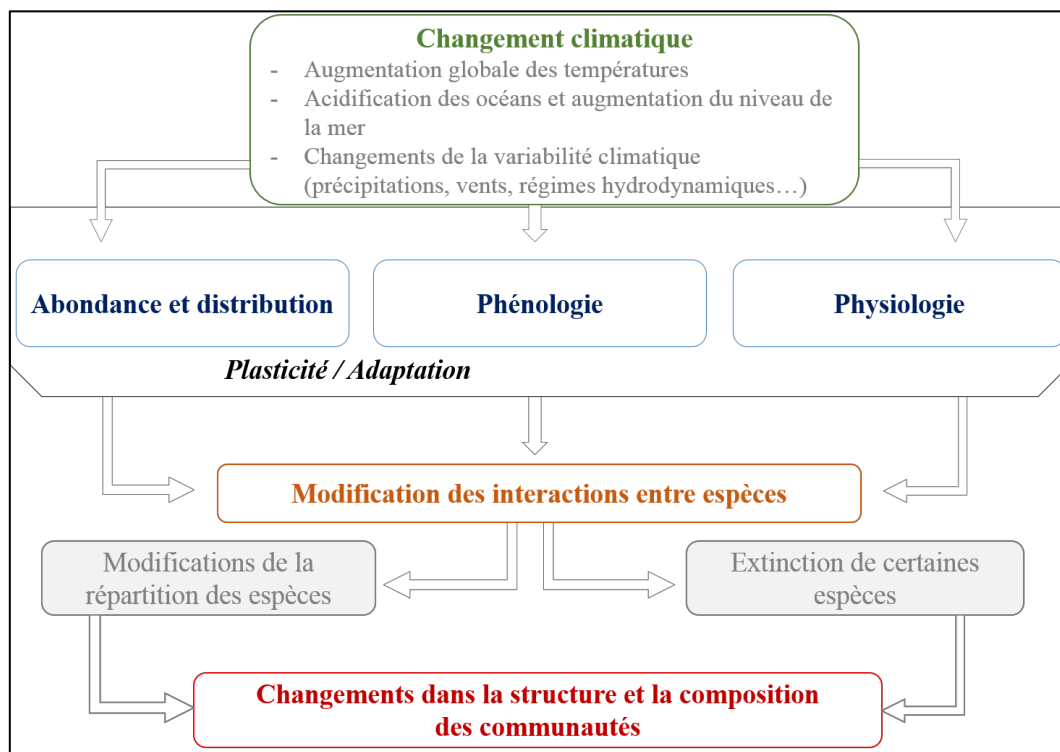


Figure 3 : Voies potentielles des changements dans la structure et la composition des communautés sous l'effet du changement climatique (Réadapté à partir de Hughes, 2000).

La seconde réponse concerne **l'adaptation de l'organisme au nouvel environnement au travers de modifications d'ordre « physiologiques »**. Dans de nombreux cas, le réchauffement du milieu aboutit à une accélération métabolique et à de nouveaux compromis physiologiques dans l'allocation de l'énergie au sein de l'organisme. La plupart des organismes vivants sont adaptés à subir des variations

dans les conditions environnementales dans une gamme de variation donnée. Par exemple, les espèces du désert peuvent tolérer des températures élevées et des périodes de sécheresse et peuvent se reproduire de manière opportuniste après des pluies occasionnelles. En revanche, les espèces tropicales ont souvent des tolérances thermiques étroites privilégiant un environnement plus stable et sont donc très sensibles à des variations brutales. Les espèces endothermes sont celles qui sont le plus soumises à des contraintes fortes en situation de changement climatique. Par exemple, les mammifères doivent réguler leur température corporelle en permanence, et cela a un coût énergétique. A l'inverse, pour les espèces ectothermes, la température détermine directement leur comportement, leurs processus physiologiques et les flux bioénergétiques qui en découlent. C'est le cas de la grande majorité des poissons (e.g. Jobling, 1988 ; Pörtner & Peck, 2010) mais aussi des invertébrés marins. A titre d'exemple, *Macoma balthica* a fait l'objet de nombreuses études, en particulier dans la mer de Wadden occidentale (e.g. Philippart et al., 2003; Beukema et al., 2009). Des relations entre la température de l'eau en hiver et les caractéristiques physiologiques ont été établies chez ce bivalve et il a été démontré que la hausse des températures de l'eau de mer en hiver affecte directement les stocks de *M. Balthica*.

Le troisième type de réponse, relié au second type de réponse, concerne des modifications temporelles dans les grandes étapes du cycle de vie. Ces « modifications phénologiques » permettent alors aux espèces d'occuper à nouveau un milieu favorable offrant des conditions environnementales proches à celles d'avant le changement. Précisément, la phénologie est l'étude de l'apparition d'événements périodiques (annuels le plus souvent) dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat. Chez les plantes, ces événements périodiques sont par exemple l'apparition des premiers bourgeons, la floraison ou la fructification. Chez les animaux, il s'agit par exemple de la date de migration des oiseaux, l'apparition des larves ou des formes adultes des insectes (Walther et al., 2002). L'apparition anormalement décalée (« désynchronisation ») d'événements phénologiques est une conséquence potentielle au changement climatique et, en ce sens, l'étude des modifications phénologiques peut fournir des indicateurs particulièrement sensibles de l'effet du changement climatique (Hughes, 2000). Par exemple, chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*, Thomas et al. (2015) ont montré une corrélation entre les forçages environnementaux printaniers et estivaux (température de

l'eau et concentration en phytoplancton) et les traits de vie de l'huître creuse en baie de Bourgneuf sur la côte atlantique française. Par exemple, une augmentation de la température de l'eau de mer permet un avancement de la date de ponte de l'ordre de 24 jours par degré. Pour le mollusque bivalve *Macoma balthica*, dans la mer de Wadden, la date de ponte est avancée depuis 1970 avec une avance phénologique de 0,44 jour par année sur l'ensemble de la série et 0,99 jour par année depuis 1985 (Philippart, 2003). Ces changements dans la phénologie des espèces d'un même environnement peuvent être importants pour le fonctionnement de l'écosystème parce que le niveau de réponse au changement climatique peut varier selon les groupes fonctionnels et les niveaux trophiques multiples (Edwards & Richardson, 2004), faisant donc apparaître des décalages d'apparition et d'abondance entre les espèces.

L'impact du décalage entre l'apparition d'une espèce et celle de sa proie sur le recrutement d'une population a été développé par Cushing en 1969: il s'agit de la théorie de « Match-Mismatch » (Figure 4). Un scénario dans lequel le pic d'abondance d'une espèce coïncide avec le pic de sa proie est décrit comme un bon "calage/phasage temporel" (« Match ») et se traduit par un taux de survie et de recrutement élevé. A l'inverse, un décalage/déphasage (« Mismatch ») se produit lorsqu'il y a une perturbation de la synchronisation temporelle entre l'abondance maximale de l'espèce prédatrice et de sa proie. Cela peut se traduire par une mortalité importante et un faible recrutement (Cushing, 1990). Par exemple, les printemps chauds récents ont entraîné l'éclosion du papillon de nuit *Operophtera brumata* jusqu'à 3 semaines avant l'apparition de leur source de nourriture (Visser & Holleman 2001). Comme les papillons de nuit nouvellement éclos ne peuvent survivre que quelques jours sans nourriture, cela a entraîné à une mortalité plus élevée et un succès reproductif plus faible. Dans le domaine marin, une étude de Beaugrand et al (2003) a montré l'influence du zooplancton sur la variabilité du recrutement chez la morue. Les périodes de recrutement élevées coïncident avec une correspondance temporelle entre l'apparition des larves de morue et leur proie principale, *Calanus finmarchicus*. Il ressort de ces deux exemples que les décalages phénologiques peuvent se traduire par des espèces gagnantes et des espèces perdantes selon des écosystèmes étudiés comme le montre le tableau 1 réalisé par Donnelly et al 2011.

Tableau 1 : Le décalage des événements phénologiques entre les espèces interdépendantes d'un écosystème peut présenter des avantages pour certaines espèces (les gagnants) et des inconvénients pour d'autres (les perdants) (adapté à partir de Donnelly et al., 2011)

	Espèces gagnantes	Espèces perdantes
Plante – Herbivore	<p>Plante : protection contre les insectes défoliants</p> <p>Herbivore : possibilité de s'adapter à la phénologie de l'hôte grâce à la sélection naturelle (en raison de son cycle de vie rapide)</p> <p>Herbivore : moins de prédateurs</p>	<p>Herbivore : population en déclin (si la reproduction est trop tôt il n'y aura pas assez de nourriture, si elle arrive trop tard, les végétaux seront composés de tanins et donc toxiques pour les herbivores)</p> <p>Plante : en danger face à une augmentation de la population des herbivores</p>
Plante – Insecte – Oiseau – Prédateur	<p>Insecte : pic d'abondance qui se produit avant l'éclosion des oiseaux</p> <p>Oiseau : possibilité d'éviter les prédateurs</p>	<p>Oiseau : pic d'abondance de la source de nourriture est en avance par rapport à la période d'éclosion</p>
Plante – Pollinisateur	<p>De nouvelles interactions entre les plantes et les pollinisateurs peuvent se produire</p>	<p>Pollinisateur : leur plus petite espérance de vie comparée aux plantes peut les rendre plus sensibles au changement climatique</p>
Zooplancton – Phytoplancton (eau douce)	<p>Phytoplancton : Possibilité d'éviter les prédateurs</p> <p>Zooplancton : Possibilité d'éviter les prédateurs</p>	<p>Zooplancton : pic de la source de nourriture plus tôt que le prédateur capable de s'en nourrir</p>
Zooplancton – Phytoplancton (marin)	<p>Phytoplancton : Possibilité d'éviter les prédateurs</p>	<p>Zooplancton : pic de la source de nourriture plus tôt que le prédateur capable de s'en nourrir</p> <p>Zooplancton : population en déclin suite à l'apparition des prédateurs avant la source de nourriture</p>
Poisson – Plancton (marin)	<p>Plancton : apparition avant l'arrivée des prédateurs (poissons)</p>	<p>Poisson : pic de nourriture en avance sur l'arrivée des juvénile</p>

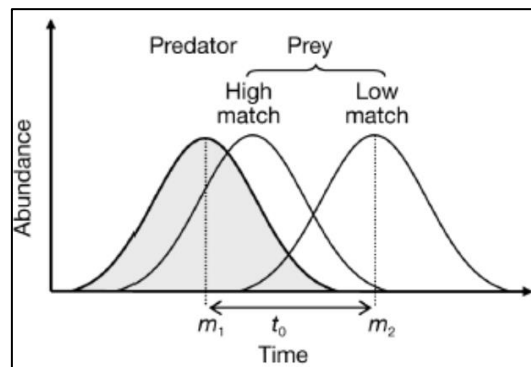


Figure 4 : L'hypothèse du « Match/Mismatch » (MMH). Interaction entre deux niveaux trophiques expliquée par la théorie du MMH. Un bon « Match » est représenté par un chevauchement temporel du prédateur et de sa proie. Une augmentation du décalage temporel (t_0) entre deux pics de population (m_1 , m_2 ; moyenne des pics de population 1 et 2, respectivement) entraîne un faible « Match ». Extrait de Durant et al (2007).

1.1.2. Résumer la variabilité du climat : les indices climatiques

La variabilité des conditions climatiques est une notion complexe à appréhender. Pourtant, c'est bien l'ensemble de la variabilité climatique (variations journalières, hebdomadaires, saisonnières, annuelles, décennales) qui est subit par les organismes vivants sur leur cycle de vie et qui module leurs réponses biologiques. Elle peut cependant être décrite assez simplement grâce à l'utilisation d'indices climatiques régionaux et à leurs distributions temporelles (Cassou, 2004) au cours d'un mois, d'une saison, d'une année ou d'une décennie. Ces indices permettent donc de synthétiser les caractéristiques météorologiques sur un secteur donné du globe et pour une période donnée. Ainsi, grâce à ces indicateurs spécifiques, il est possible de mettre en évidence : (1) des changements soudains sur le court terme (variabilité journalière) ; (2) des effets sur le moyen terme (à l'échelle de la saison) et (3) des tendances sur le long terme (tendance décennale) par exemple dans le cadre du changement climatique (Philippart et al., 2011). Au total, une quinzaine d'indices climatiques sont utilisés dans le monde (Tableau 2). Trois d'entre eux sont principalement utilisés en écologie marine. Deux indices concernent l'océan Pacifique: l'oscillation australe à l'origine du phénomène El Niño dans le sud du Pacifique (ENSO; Figure 5) et l'oscillation décennale Pacifique dans le nord du Pacifique (PDO ; Figure 5). Un troisième indice d'intérêt traduit la variabilité du climat sur l'Atlantique Nord et en Europe et il est lié à l'oscillation de l'Atlantique Nord (NAO ; Figure 5).

Tableau 2 : Liste des régimes climatiques mondiaux (adapté de Stenseth et al., 2003)

Acronyme	Indice climatique	Acronyme	Indice climatique
AAO	Antarctic Oscillation	NPO	North Pacific Oscillation
AMO	Atlantic Multidecadal Oscillation	PDO	Pacific Decadal Oscillation
AO	Artic Oscillation	PNA	Pacific-North American
EA	East Atlantic	PSA	Pacific-South American
EAWR	East Atlantic/Western Russia	SAM	Southern Annular Mode (inverse de l'AAO)
ENSO	El Niño Southern Oscillation	SCAN	Scandinavian pattern
EP	East Pacific	SO	Southern Oscillation
NAM	Northern Annular Mode (identique à l'AO)	TNH	Tropical/Northern Hemisphere
NAO	North Atlantic Oscillation	WP	West Pacific

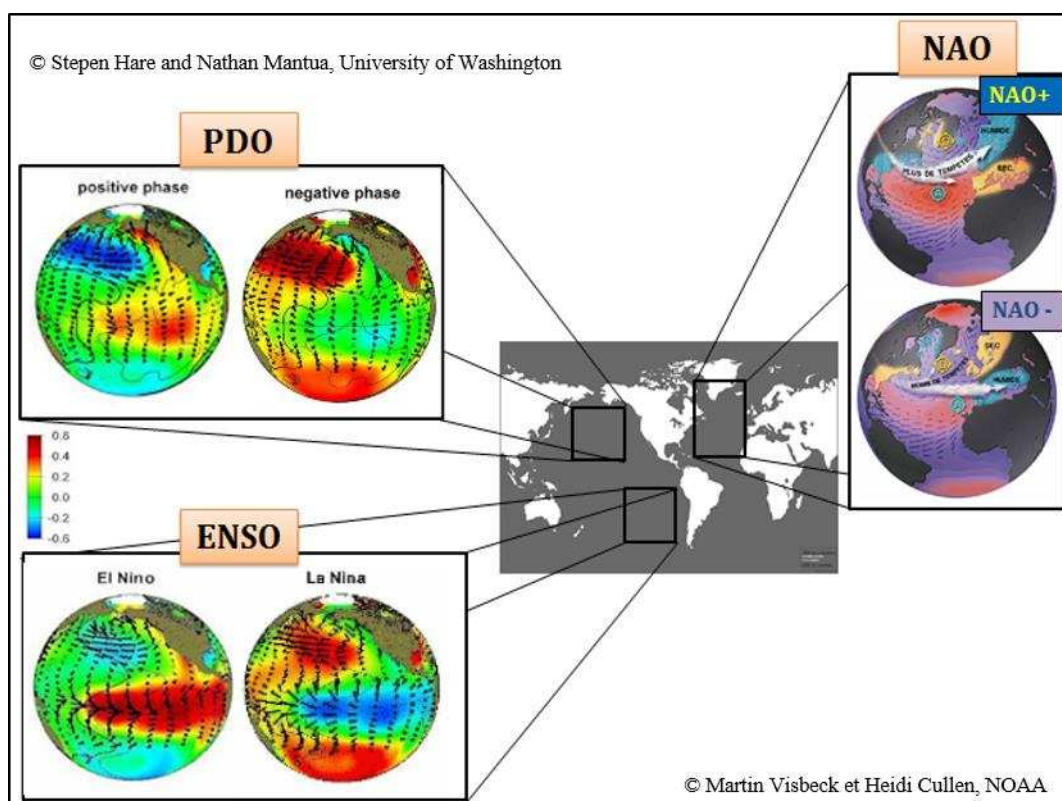


Figure 5: Situation géographique des trois indices climatiques les plus étudiés en écologie marine: NAO (North Atlantic Oscillation) dans l'hémisphère Atlantique Nord, PDO (Pacific Decadal Oscillation) dans le Pacifique Nord, ENSO (El Niño Southern Oscillation) dans le Pacifique Sud

a) L'oscillation australe El Niño dans le sud du Pacifique :

L'ENSO est une perturbation à grande échelle du système océan-atmosphère dans le Pacifique tropical. Elle se définit par des changements océanographiques et météorologiques qui sont produits selon des périodes de temps quasi-régulières (Wolter & Timlin, 2011). El Niño, la phase chaude de l'ENSO, se caractérise par l'affaiblissement des alizés, le réchauffement de la couche de surface de la mer dans le Pacifique Est subtropical, le passage d'une pression atmosphérique basse à une pression atmosphérique élevée près de Darwin, en Australie, et l'effet inverse près des îles polynésiennes (Tahiti), appelé oscillation méridionale (Figure 5). La Niña, la phase froide de l'ENSO, beaucoup moins étudiée, se caractérise par une intensification des alizés, le refroidissement de la couche de surface de la mer dans le Pacifique Est subtropical, une pression atmosphérique très basse près de Darwin (Australie) et une très haute pression près de Tahiti (Figure 5 ; Chiew & McMahon, 2002).

b) L'oscillation décennale Pacifique dans le nord du Pacifique :

Le deuxième indice climatique présent dans le Pacifique est le PDO (« Pacific Decadal Oscillation »). Il présente deux phases: une phase positive marquée par une accumulation d'eau froide et une phase négative marquée par une accumulation d'eau chaude dans le Pacifique Nord (Figure 5). Pendant la phase positive le système de basse pression des Aléoutiennes, dans le Sud-Ouest de l'Alaska, est plus intense et se déplace vers le sud : les tempêtes hivernales dans le Pacifique Nord s'intensifient, les températures de surface de la mer sont anormalement chaudes le long de la côte de l'Amérique du Nord et fraîches dans le Pacifique central. Pendant la phase négative, les conditions s'inversent totalement avec un système dépressionnaire affaibli.

c) L'oscillation de l'Atlantique Nord :

L'oscillation de l'Atlantique Nord est très importante pour nos latitudes car elle détermine très fortement le climat de l'Europe de l'Ouest. Cette oscillation se réfère à une alternance Nord-Sud (Arctique - Atlantique Subtropical) entre le centre de basse pression climatologique près de l'Islande et le centre de haute pression près des Açores. Lorsque l'anticyclone des Açores et la dépression islandaise sont renforcés (respectivement affaiblis), l'indice NAO est en phase positive, notée

NAO+ (respectivement en phase négative, notée NAO-) (Figure 5). Il s'agit du modèle le plus robuste de comportement atmosphérique récurrent dans la région de l'Atlantique Nord. Bien qu'elle soit présente tout au long de l'année, ses fluctuations sont plus marquées au cours de l'hiver (plus précisément de novembre à avril) où l'atmosphère est la plus dynamique (Stenseth et al., 2003). Bien qu'on parle souvent de l'alternance des régimes NAO+/NAO-, deux autres régimes existent dans l'Atlantique Nord: le régime de dorsales atlantique, noté AR et le régime de blocage scandinave, noté BL (Figure 6). Le régime AR est caractérisé par un anticyclone des Açores présent sur l'ensemble du bassin atlantique et le régime BL est caractérisé par un anticyclone très renforcé sur la Scandinavie et le Nord de l'Europe. En hiver, le régime de blocage est souvent responsable des vagues de froid en canalisant les flux d'air sec de Sibérie et le froid vers l'Europe centrale et occidentale. Ainsi, en Europe, ces quatre régimes de temps, respectivement NAO+ (et sa variation estivale AL), NAO-, AR et BL, résument de façon très pertinente la variabilité climatique. Le passage d'un régime de temps à un autre peut se faire sur quelques jours. Mais la persistance d'un régime particulier sur plusieurs jours voire plusieurs semaines va déterminer la caractéristique de l'hiver (ou de l'été) : un hiver comptant de nombreux jours de type NAO+ est un hiver doux et humide. A l'inverse de longues périodes de Blocage Scandinave (BL) traduisent un hiver froid et sec. Il peut aussi y avoir des cycles décennaux dans la répétition de ces régimes de temps : par exemple, de 1940 à 1980, il y a eu peu d'hiver de type NAO+ et donc une prédominance d'hivers plutôt froids (NAO- et BL). Depuis 1980, on assiste à une nouvelle phase présentant souvent des hivers dominés par des régimes NAO+, donc potentiellement moins d'hivers rigoureux. Mais, ce n'est pas parce que la tendance de la décennie est plutôt des hivers doux et humides (prédominance du NAO +) qu'une vague de froid très importante ne peut pas frapper ponctuellement l'Europe correspondant à l'excitation d'un régime BL sur quelques semaines (Cassou, 2004), comme ce fut le cas au cours de l'hiver 2003 ou très récemment l'hiver 2018.

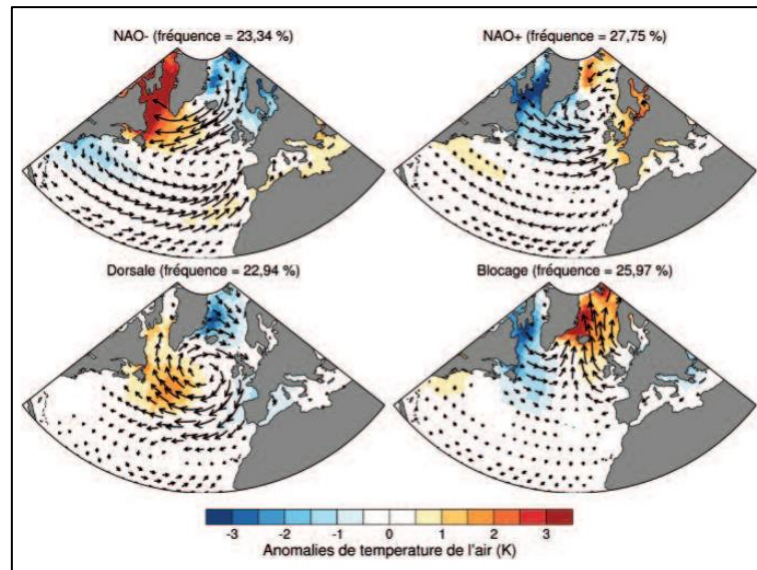


Figure 6: Anomalies de vent à 10 m et de température de l'air à 2 m associées aux quatre régimes de temps pour la saison d'hiver (décembre-mars), calculées à partir de la réanalyse atmosphérique NCEP pour la période 1958-2010. Les fréquences d'occurrence des régimes (en pourcentage) sont indiquées (Barrier et al., 2014).

1.1.3. Indices climatiques et variabilité des traits de vie chez les organismes marins

De nombreuses séries d'observations décennales se sont concentrées sur des modes naturels connus d'oscillations climatiques à des échelles temporelles similaires en relation avec les changements de l'écosystème pélagique (e.g. Drinkwater et al., 2003; Overland et al., 2008). Le tableau 3 énumère les principales études montrant l'importance de la variabilité climatique dans les réponses biologiques de différentes espèces marines.

Tableau 3: Exemples des études rapportant l'effet des indices climatiques sur la variabilité des traits de vie chez les organismes marins.

Espèce	Observations	Situation géographique	Indice climatique	Référence
Calmar veiné <i>Loligo spp.</i>	Pic d'abondance lié aux variations du NAO	Atlantique Nord Est	NAO	Sims et al. 2001
Phytoplancton Sardines Anchois Maquereau	La production en phytoplancton est réduite lors des périodes El Niño. Les sardines stabilisent leur population en migrant plus au Sud (Chili, Pérou) alors que les anchois subissent les modifications environnementales induit par El Niño. Les maquereaux (prédateurs des anchois) ont une abondance plus élevée.	Pacifique Sud	El Niño	Yanez et al. 2001 Alheit & Niquen, 2004
Baleines noires <i>C. finmarchicus</i>	Reproduction affaiblie lors de période NAO ?	Atlantique Nord	NAO	Caswell et al. 1999
Dinoflagellés Diatomées	L'abondance des dinoflagellés dans l'Atlantique Nord Est et la Mer du Nord sont positivement corrélés à l'indice NAO alors que les diatomées sont corrélées négativement.	Atlantique Nord Est Mer du Nord	NAO	Edwards et al 2001
Diatomées	La concentration en diatomées est positivement corrélée à l'indice NAO dans la Manche.	Manche	NAO	Irigoién et al., 2000
Dinoflagellés	L'abondance en dinoflagellés est favorisée par l'indice AMO.	Manche Mer du Nord	AMO	Hernandez-Fariñas et al., 2014
Méduses	L'abondance des méduses (<i>A. aurita</i> et <i>C. lamarckii</i>) est négativement corrélée à l'occurrence de jours NAO+ en hiver.	Mer du Nord	NAO	Lynam et al., 2004
Zooplancton	Les communautés zooplanctoniques de l'Arctique ont migré vers le Nord durant la phase « chaude » de l'AMO.	Océan Arctique	AMO	Sundby, 2009

Zooplancton	L'abondance de l'espèce <i>C. finmarchicus</i> est négativement corrélée au NAO. L'abondance de l'espèce <i>C. helgolandicus</i> est positivement corrélée au NAO.	Atlantique Nord	NAO	Fromentin & Planque, 1996
Zooplancton	L'abondance en zooplancton (principalement des copépodes) est négativement corrélée au NAO dans la Manche,	Manche	NAO	Beaugrand et al., 2000
Zooplancton	L'abondance de l'espèce <i>C. finmarchicus</i> est positivement corrélée au NAO dans le Golfe du Maine.	Golfe du Maine	NAO	Conversi et al., 2001
Morue	Les variations de la température de l'eau causées par la NAO sont liées au recrutement de la morue dans la Mer de Barents et Mer du Labrador	Mer de Barents Mer du Labrador	NAO	Ottersen et al., 2001 Ottersen & Stenseth, 2001
Phytoplancton	Un indice de NAO élevé entraîne un retard du bloom printanier et une diminution de la production en phytoplancton dans la Mer du Labrador et dans la Mer du Nord	Mer du Labrador Mer du Nord	NAO	Dickson et al., 1988 Mann & Drinkwater, 1994 Fromentin & Planque, 1996
Phytoplancton	La biomasse en phytoplancton est positivement corrélée à l'indice NAO dans la Mer du Nord et à l'Ouest de l'Irlande, mais négativement corrélée dans le Nord-Ouest de l'Ecosse.	Mer du Nord	NAO	Edwards, 2000.
Phytoplancton	La production primaire est positivement corrélée au NAO.	Fjord de Gullmar (Côte Ouest de la Suède)	NAO	Lindahl et al., 1998 Belgrano et al., 1999
Corail	Le taux de calcification est fortement corrélé au NAO	Sud-Est des Bermudes	NAO	Cohen et al., 2004

1.2. Problématique de la thèse

Comprendre les fluctuations et la dynamique des populations naturelles constitue, depuis plusieurs décennies, un enjeu majeur de l'écologie terrestre ou marine (Krebs, 1972 ; May & McLean 2007). Outre son intérêt théorique évident, l'étude de la variabilité dans l'abondance d'une population (i.e. fécondité, abondance larvaire, variabilité du recrutement ou dynamique des stocks d'adultes) revêt un caractère particulièrement intéressant lorsqu'il s'agit d'une ressource exploitée. En effet, plus précise est la compréhension de la dynamique spatiotemporelle de la ressource, plus pertinent peut en être le mode de gestion proposé (Hofmann & Powell, 1998). En premier lieu, qu'il s'agisse de population marine ou terrestre, le premier facteur en cause dans les fluctuations des populations naturelles est bien souvent celui des variations climatiques (e.g. Blenckner & Hillebrand, 2002 ; Stenseth et al., 2003 ; Lehodey et al., 2006 ; Menge et al., 2009). L'intérêt pour cette problématique scientifique devient d'ailleurs grandissant depuis une dizaine d'années (e.g. Walther et al., 2002 ; Stenseth et al., 2003 ; Parmesan, 2006 ; Feehan et al., 2009 ; Aburto-Oropeza et al., 2010 ; Donnelly et al., 2011 ; Philippart et al., 2011), compte-tenu du contexte lié à la perspective du changement climatique (Reid & Valdés, 2011).

En écologie marine, le déterminisme des fluctuations dans la dynamique des populations a tout d'abord été étudié pour des raisons halieutiques : c'est à Hjort (1914) que l'on doit les premiers travaux sur cette problématique, puis bien d'autres travaux ont suivi (voir synthèse de Houde, 2008). Bien sûr, pour toutes ces études, fondées presque exclusivement sur des analyses de corrélations, disposer de séries à long terme représente un enjeu tout particulier et si les séries en milieu marin restent moins nombreuses qu'en écologie terrestre, elles ont cependant permis de démontrer l'existence de fluctuations naturelles chez plusieurs populations de poissons et d'en analyser, au moins partiellement, les causes environnementales (e.g. Heath et al. 2012). Ensuite, quand on s'intéresse plus précisément à l'écologie des invertébrés marins, il convient de noter une particularité structurante : beaucoup d'organismes benthiques présentent un cycle de vie benthopélagique se caractérisant par l'existence d'une phase larvaire pélagique dont le bon déroulement sera décisif du recrutement et donc de l'abondance des adultes. En effet, malgré une grande quantité de larves émises lors d'évènements de ponte, la fragilité de ces individus est immense et la variabilité de leur survie l'est tout autant, au moins jusqu'à l'étape de

la métamorphose où la chance de survie augmente. Cette phase larvaire pélagique est d'ailleurs une étape-clés, car elle décidera du milieu physique et hydrologique dans lequel l'adulte évoluera, de ses traits de vie (croissance, reproduction, survie) modulés par l'environnement et par voie de conséquence de l'abondance de la population existante ou de l'installation d'une nouvelle population. La complexité du recrutement et de la dynamique d'une population réside donc dans le nombre important et cumulatif de chaque processus : (1) la fécondité et la période de ponte des adultes (2) l'abondance et la survie larvaire, (3) le transport larvaire et (4) les facteurs contrôlant l'installation ou la fixation. De plus, ces processus sont non-linéaires, interagissent plus ou moins (chaîne de facteur) et opèrent à différents niveaux d'échelle spatiale et temporelle (e.g., Pineda et al., 2009). Sans négliger cette complexité, il ressort que chez les invertébrés marins souvent sessiles, si le recrutement échoue plusieurs fois de suite, la population décline et peut disparaître surtout si d'autres facteurs défavorables s'additionnent, par exemple, des facteurs liés aux pressions anthropiques multiples et variées, en particulier chez les espèces à durée de vie très courte (e.g. Sale, 1991). En outre, chez toutes les espèces et en particulier chez les espèces-ingénieurs d'écosystème, les répercussions affectent aussi fortement la distribution, la structure des communautés, la biodiversité et parfois l'écosystème en entier. Par contre, dès que les conditions redeviennent favorables à la vie larvaire, la forte fécondité individuelle, caractéristique fréquente chez ces espèces, suffit à reconstituer rapidement de nouvelles populations (e.g. Hugues et al., 2000). De ce fait, ces espèces exhibent à la fois un recrutement et des populations intensément variables.

Derrière toutes ces notions fondamentales, se cache une vraie discipline de l'écologie marine : la 'supply-side ecology' (e.g. Grosberg & Levitan, 1992, Underwood & Fairweather, 1989) communément reprise dans la thématique du déterminisme du recrutement. Compte tenu de son importance, ce pan de l'écologie marine fait l'objet d'actives recherches depuis une trentaine d'années, notamment appliquées au cas des invertébrés benthiques. Tout comme Hjort (1914) l'avait montré chez les poissons un siècle avant, les travaux montrent progressivement qu'une partie importante de la variabilité du recrutement est liée à l'influence des facteurs de l'environnement sur les premiers stades de développement (e.g. Blenckner & Hillebrand, 2002 ; Stenseth et al., 2003 ; Lehodey et al., 2006 ; Menge et al., 2009 ; Barbier, 2016). Bien qu'encore rare, certaines études tendent aussi à montrer que les perturbations liées au

changement climatique sont loin d'être aussi triviales que la démonstration du simple effet uni-varié du réchauffement ou de l'acidification. Certains auteurs démontrent effectivement l'existence d'effets croisés complexes, reposant par exemple sur la théorie du « match/mismatch » (Cushing, 1990). A titre d'illustration, le bivalve modèle *Macoma balthica*, maillon trophique essentiel de certains écosystèmes estuariens européens, a fait l'objet d'une véritable analyse dans ce sens. A partir des années 1970, Jan Beukema initie des suivis sur les communautés benthiques en Mer de Wadden aux Pays Bas (e.g. Beukema, 1974). En maintenant sur le long terme ces suivis (> 30 ans), Beukema a ainsi édifié une série temporelle rare en écologie benthique (Philippart et al., 2003 ; Beukema & Dekker, 2005 ; Beukema et al., 2009). Il ressort de cet effort pluri-décennal la démonstration que le réchauffement climatique planétaire entraîne en Mer de Wadden : (1) une diminution de l'effort de reproduction de *M. balthica* ; (2) une avancée de sa date de ponte ; (3) un décalage ('mismatch') entre le pic de larves et le bloom de phytoplancton (qui est uniquement dépendant de la photopériode) ; (4) une diminution des stocks d'adultes et (5) par voie de conséquence, une reformulation imprévisible du réseau trophique de ces estuaires. D'autres démonstrations similaires deviennent progressivement disponibles. Il s'agit par exemple de travaux concernant : *Crassostrea virginica* aux Etats Unis sur les côtes de Louisiane (Soniati et al., 2005) ou du Maryland (Kimmel & Newell, 2007); *Mytilus spp.* sur les côtes de l'Oregon aux Etats Unis (Menge et al., 2009) ; *Pecten maximus* en Irlande (Shephard et al., 2009) ; *Crepidula fornicata* en France (Valdizan et al., 2011) ; *Cerastoderma edule* en Irlande (Morgan et al., 2013). Pour toutes ces études, disposer de séries à long terme représente une matière d'analyse essentielle. Pour enrichir nos connaissances et notre compréhension actuelle des causes de variabilité spatio-temporelle de la reproduction et du recrutement, nous disposons en France, et notamment en Bretagne, de plusieurs séries biologiques comparables aux séries citées précédemment sur différents modèles de bivalves clés de nos écosystèmes côtiers: l'huître creuse *Crassostrea gigas*, l'huître plate *Ostrea edulis* et la coquille Saint Jacques *Pecten maximus*.

Ainsi, le travail de cette thèse a consisté en particulier à améliorer nos connaissances sur les causes de variation des processus de reproduction et la variabilité du recrutement de ces trois principaux bivalves exploités en Bretagne. L'objectif a été d'analyser aux travers de ces différents modèles et des

séries biologiques disponibles, mais aussi grâce à la mise en œuvre d'un modèle bioénergétique de type DEB, les variations des traits de vie de ces trois espèces, notamment ceux liés aux processus reproductifs, en réponse aux forçages et variations hydro-climatiques. Une partie importante de la thèse s'est basée sur l'analyse des séries temporelles disponibles pour ces trois bivalves. Ces séries concernent la biologie et/ou l'environnement (incluant ici le climat et l'hydrologie). Pour la biologie, les variables disponibles sur les traits de vie des bivalves, selon l'espèce considérée, étaient les suivantes : la gamétogénèse et la date de ponte (suivi de populations d'adultes - apparition des larves) ; l'indice de fécondité (indice de condition - effort de reproduction) ; la concentration larvaire (abondance - survie) et l'indice de recrutement (recrutement instantané et cumulé). Pour l'environnement, les forçages étudiés ont été les suivants : le régime de temps macro-échelle et les prévisions du GIEC (e.g. Cassou, 2004) ; les données climatologiques locales (Sources : Météo-France) et les données hydrologiques (Sources : satellites, réseaux Ifremer, sondes autonomes, sortie de modèles numériques). Cette thèse a ensuite eu pour vocation l'analyse plus en détail du lien fonctionnel entre les forçages environnementaux et les réponses biologiques. Pour cela, la mise en œuvre d'un modèle déterministe (DEB) a été souvent une voie privilégiée, mais pas exclusivement. Plus précisément, les différents axes suivis pour l'élaboration de cette thèse ont donc été les suivants :

- Analyser la variabilité de la reproduction et du recrutement au travers des indices disponibles dans ces séries biologiques (croissance, fécondité, date de ponte, abondance larvaire, indice de recrutement) et le cas échéant reconstruire, pour certains traits de vie, les séries biologiques incomplètes via l'utilisation du modèle DEB ;
- Confronter cette variabilité aux forçages environnementaux multi-échelles disponibles en y recherchant des corrélations ;
- Proposer des scénarii d'évolution de ces traits de vie sous différentes contraintes d'évolution climatique (i.e. réchauffement, récurrence de régimes de temps) ;

- Reconstruire et ré-analyser des tendances du passé. Par exemple, la dynamique de recrutement et de colonisation de l'huître creuse *C. gigas* dans l'écosystème rade de Brest ou encore la variabilité du recrutement de l'huître plate *O. edulis* en Baie de Quiberon.

L'un des caractères innovants de cette thèse réside donc dans l'approche multi-échelle : (1) sur le plan temporel, en utilisant des séries historiques complétées par des reconstructions et des projections issues de modèle déterministe ; (2) sur le plan spatial, en couplant une approche macro-échelle (climat sur l'Europe) à des réponses biologiques locales dans différents écosystèmes bretons (rade de Brest - Baie de Quiberon - Baie de Saint Brieuc) et (3) sur le plan biologique, en utilisant différentes espèces de bivalves marins présentes sur un continuum d'habitats benthiques échelonnés de l'étage médio-littoral à l'étage circo-littoral du milieu estuarien au milieu océanique et dans un état écologique contrasté : espèce invasive dans le cas de l'huître creuse, menacée dans le cas de l'huître plate.

1.3. Plan du manuscrit

Les études entreprises au cours de cette thèse visent à contribuer à une meilleure compréhension de la variabilité de la reproduction et du recrutement chez trois espèces clés de bivalves exploités dans les écosystèmes côtiers bretons. Après avoir introduit et présenté le contexte et la problématique dans lesquels se situent la thèse au cours de ce premier chapitre, nous proposons dans un deuxième chapitre de décrire le matériel et les méthodes mis en œuvre au cours de ce projet. On y décrira notamment la biologie des espèces étudiées, les séries temporelles utilisées, ainsi que les techniques d'analyses utilisées (analyses statistiques et déterministes).

Au cours des trois chapitres suivants, les résultats seront présentés pour chacune des espèces : huître creuse, coquille saint jacques puis huître plate. Plus précisément, les chapitres 3 et 4 sont présentés sous la forme d'article scientifique en anglais et concernent l'élaboration d'un modèle DEB pour l'huître creuse (chapitre 3) et la coquille Saint-Jacques (chapitre 4). L'objectif de ces chapitres est de comprendre l'effet de la variabilité climatique dans les différentes étapes du cycle de reproduction afin de (1) reconstruire les tendances du passé et/ou (2) prédire les tendances futures sous les scénarios du GIEC. Ces deux études ont été menées à l'aide de données issues de la rade de Brest mais également de la baie

de Saint-Brieuc pour la coquille Saint-Jacques. Le chapitre 5 est dédié à l'étude des séries temporelles biologiques de l'huître plate dans la baie de Quiberon depuis les années 1980 à aujourd'hui. Cette longue série temporelle permet de comparer la variabilité de la reproduction et du recrutement de cette espèce avec des données climatiques notamment les régimes de temps.

Enfin, le manuscrit s'achève sur un chapitre de comparaison inter espèces et de conclusions générales où des perspectives y sont également formulées afin de compléter ce travail de thèse.

Chapitre 2 : Matériel et Méthode

2.1. Présentation des modèles biologiques étudiées

2.1.1. Trois espèces clés exploitées en Bretagne

L'huître plate, *Ostrea edulis*, la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* et l'huître creuse, *Crassostrea gigas* sont trois espèces de bivalves historiquement et culinairement reconnues en région Bretagne. Par ailleurs, ces trois espèces coexistent dans l'écosystème « rade de Brest » où elles présentent un rôle clé tant sur le plan écologique (deux d'entre elles sont des espèces ingénier) que pour leur place dans les activités d'exploitation halieutique ou conchylicole. Elles ont aussi la particularité d'habiter différentes niches de nos écosystèmes côtiers de l'intertidal au subtidal, de l'estuaire partiellement dessalé aux domaines océaniques abrités et se distinguent aussi par leurs modalités de reproduction (larviparité versus oviparité, ponte printanière ou estivale, vie larvaire plus ou moins longue) et par l'étendue de leur plasticité phénotypique.

Dès le IV^{ème} siècle, la pêche et la culture de l'huître plate s'affirment en Bretagne mais ce n'est qu'au XIX^{ème} siècle que l'ostréiculture est inventée (Chartier-Le Floch, 2016). En effet, avant les années 1860, seule l'huître plate, *Ostrea edulis*, était pêchée sur les littoraux français. Mais une pêche non régulée a entraîné au milieu du XIX^{ème} siècle une diminution drastique des stocks naturels. C'est alors que l'on importa une huître étrangère sur nos côtes, l'huître portugaise *Crassostrea angulata* en 1868 (Figure 7). La culture de cette espèce fut un succès pour combler le manque en huître plate mais des phénomènes d'épizooties sont venus tout remettre en question. Dans les années 1920-1921, une grande crise ostréicole est survenue, ne touchant que les huîtres plates alors que les stocks de cette dernière étaient déjà au plus bas et l'huître portugaise commençait tout juste à s'installer sur nos côtes. Comme décrit par Levasseur (2006), « les huîtres atteintes semblent extérieurement normales mais leurs valves restent entrouvertes et les coquillages finissent par mourir en grand nombre ». La maladie va s'estomper à partir de 1922 pour disparaître en 1925. Les causes de cette grave épizootie sont restées inconnues jusqu'à nos jours (Levasseur, 2006). Heureusement, grâce au succès de captage de l'huître portugaise un peu partout sur les littoraux français, la Bretagne sort de la crise ostréicole dans les années 1930. La période de l'après-guerre en Bretagne est marquée par une conquête des estrans. L'ostréiculture se développe

rapidement à partir de 1947, la Bretagne restant l'espace privilégié, presque exclusif de la culture de l'huître plate (Levasseur, 2006). Mais une nouvelle crise s'annonce entre la fin des années 1960 et le début des années 1970. Les huîtres plates et les huîtres portugaises sont toutes les deux menacées par des maladies. L'huître plate est touchée par une parasitose connue sous le nom de *Martelia refrigens* ou « marteiliose ». Elle se manifeste pour la première fois en Bretagne dans l'Aber-Wrach' en 1968 puis dans la rade de Brest. En 1980, apparaît une nouvelle épizootie sur l'espèce avec l'apparition d'un autre parasite nommé *bonamia* (maladie "bonamiose"). Ces deux maladies parasitaires ont progressivement réduit l'aire de répartition de l'huître creuse au long des côtes françaises, et quant aux huîtres plates elles subsistent encore dans certaines zones dans des conditions fragiles. En parallèle, à partir des années 1966, l'ensemble des bassins ostréicoles français est progressivement touché par une maladie qui nécrose les branchies de l'huître portugaise, *Crassostrea angulata*. A partir de 1970, la crise devient plus sévère, car une seconde épizootie prend le relais de la première : il s'agit de la virose hémocytaire qui provoque sa disparition totale de l'espèce sur les côtes françaises (Levasseur, 2006). L'huître plate, mal en point, l'huître portugaise, disparue, le début des années 1970 est une période particulièrement difficile pour l'ostréiculture. Cependant, des expérimentations avaient été menées dès 1966 afin d'acclimater une nouvelle espèce allogène, *Crassostrea gigas*, l'huître creuse japonaise du Pacifique. Cette huître avait déjà été exportée avec succès du Japon vers la côte Pacifique de l'Amérique du Nord dans les années 1920, l'Australie et la Nouvelle-Zélande dans les années 1950 (Levasseur, 2006). De nos jours, l'huître japonaise est présente dans plus de 48 pays comme le Canada, l'Australie, l'Afrique du Sud ou la France. La culture de cette nouvelle espèce a permis à l'ostréiculture française de repartir et de faire de la France un des premiers pays producteur au monde. Il convient toutefois de noter que, encore en 2018, la culture de l'huître plate n'est pas pour autant abandonnée, et sa rareté (une production nationale autour de 1000 tonnes) permet aux producteurs d'en obtenir un bon prix par rapport aux huîtres creuses. Finalement, comme le montre la figure 8, c'est l'ensemble de la production française qui fluctue au grès des épizooties. Ceci se traduit par le passage de l'élevage d'une espèce à l'autre, avec par ordre de dominance, tout d'abord l'huître plate *Ostrea edulis* puis l'huître portugaise, *Crassostrea angulata* et maintenant l'huître japonaise, *Crassostrea gigas*.

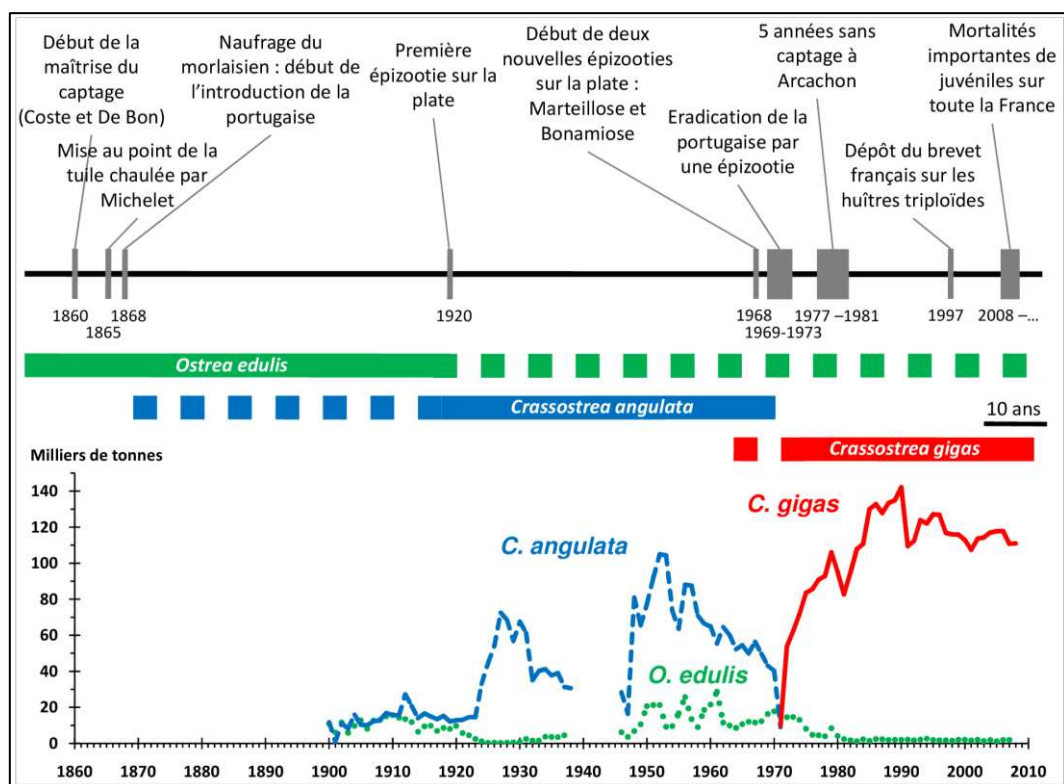


Figure 7: Évolution de la production d'huîtres en France en lien avec les épizooties (Buestel et al., 2009).

En ce qui concerne la coquille Saint-Jacques, ce n'est pas pour ses atouts culinaires qu'elle est dans un premier temps utilisée. Ses premières traces remontent à la préhistoire en tant que parure, et comme « récipient » pour la préparation de pigments (Taborin, 1987). Ensuite, on la retrouve à l'Antiquité pour une toute autre activité. Les coquilles étaient utilisées, avec les coquilles d'huîtres, pour ce qu'on appelle l'ostracisme (le bannissement) de certains citoyens. Pour qu'un citoyen soit banni (parfois jusqu'à 10 ans) il fallait que son nom soit inscrit sur au moins 6000 coquillages (Fifas, 2017). Au moyen-âge, la coquille Saint-Jacques est ensuite reconnue comme un objet religieux. C'est avec le pèlerinage de Saint Jacques le Majeur qu'elle devient, à partir du XIème siècle, un symbole religieux d'importance (Fifas, 2017). Les pèlerins qui sillonnent la France et l'Espagne en direction de Compostelle, où reposent les reliques de l'apôtre, portent cette coquille autour du cou ou la cousent sur leurs vêtements et chapeaux. Elle leur permet de se désaltérer, de se nourrir et de mendier durant leur voyage. La coquille devient dès lors le symbole de la piété. Elle s'inscrit sur les blasons des cités et les armoiries des croisés (Fifas, 2017). A partir de la Renaissance, elle envahit l'art, le célèbre tableau de Botticelli « La naissance de

Vénus » en est un bel exemple, ainsi que l'architecture (Fifas, 2017). En Bretagne, elle est sculptée sur de nombreuses lucarnes et au-dessus des portes des maisons. Par la suite, le motif de la coquille se retrouve en horlogerie, bijouterie et ébénisterie, notamment à travers le style Louis XV. Dans la région de Saint-Brieuc, elle ornait encore il y a peu de temps le mobilier rural (Fifas, 2017). Outre son succès religieux et ornemental, la coquille Saint-Jacques apparaît rarement dans les restes coquilliers anciens, restes d'une activité de pêche, et ne figure pas la réglementation de la pêche à pied au XIX^{ème} siècle (décret-loi de 1853). Petit à petit, en rade de Brest, les coquilles sont pêchées avec le maërl et une forte abondance est observée en 1875 (Fifas, 2017). La première conserverie de coquilles apparaît en 1902 au Faou et les coquilles Saint-Jacques sont pour la première fois recensées dans les statistiques de pêche en 1915 (Fifas, 2017).

De nos jours, la coquille Saint-Jacques est présente sur toute la côte Est de l'Atlantique Nord, du Nord de la Norvège à la côte Ouest de l'Afrique, et également aux Açores et à Madère (Brand, 2006). L'histoire des pêcheries de coquilles Saint-Jacques de l'Atlantique Nord-Est depuis la période suivant la seconde guerre mondiale est essentiellement modulée par deux facteurs : (1) la composante hydro-climatique : l'espèce bénéficie de l'évolution positive des températures (réchauffement global ; Fifas, 2017) et (2) la pêche côtière et la petite pêche qui ciblent cette espèce ont connu au cours des 50 à 60 dernières années de profondes mutations (motorisation puis informatisation) qui ont permis l'augmentation de leur capacité de capture (Fifas, 2004). La coquille Saint-Jacques, de valeur pourtant plus symbolique que commerciale jusqu'au XX^{ème} siècle, s'est trouvée au centre d'une conjonction favorable des deux facteurs précités (Fifas, 2004). Elle est devenue le coquillage incontournable de nos jours. En Bretagne, les deux principaux gisements sont ceux de la Baie de Saint-Brieuc et de la rade de Brest (Fifas, 2004). En 1930, la rade de Brest et, dans un degré moindre, la Bretagne Sud (notamment Belle Ile), étaient caractérisées par les densités les plus élevées pour cette espèce (Fifas, 2004). Par la suite, les stocks de la Manche sont devenus plus importants (Fifas, 2004). La période juste après le conflit mondial 1939-1945 a été marquée par la conjonction d'une dynamique positive de l'abondance de la ressource brestoïse correspondant à un processus d'accumulation de biomasse (jusqu'à des niveaux jamais observés par la suite) et d'une évolution de la capacité de capture de la flottille de pêche passant

notamment par la généralisation de la motorisation survenue vers 1953-1954 (Fifas, 2004). Durant cette période, l'espèce représentait jusqu'à 85% des prises de pêche des bivalves (Fifas, 2004). Cette situation favorable a été stoppée après l'hiver rigoureux de 1963. La pêche de coquilles n'a plus jamais été aussi importante par la suite, la production passant de plus de 2000 tonnes de coquilles débarquées (poids vif) dans les années 50 à moins de 100 tonnes dans les années 70 (Figure 8). Afin de préserver la pêcherie de la coquille Saint-Jacques, espèce emblématique de la rade de Brest, un programme de repeuplement de cette espèce a été engagé dans les années 1980 par le Comité Local des Pêches Maritimes du quartier de Brest, appuyé scientifiquement par l'UBO et le CNEXO (Ifremer) et financièrement par l'état et les collectivités territoriales. Ce programme se fonde sur le semis de coquilles Saint-Jacques juvéniles issus d'élevages réalisés à partir de pontes induites à l'écloserie-nurserie du Tinduff (Plougastel-Daoulas). Les débuts de l'écloserie sont difficiles : la production de juvéniles est trop faible pour constituer un apport significatif pour les pêcheurs. L'arrêt du programme est même envisagé au début des années 90. Mais les performances de la production de juvéniles, notamment grâce au soutien du Contrat de Baie « Rade de Brest », s'améliorent progressivement et entraînent une augmentation des prises dues au repeuplement (les coquilles issues de l'écloserie sont identifiables lors de la pêche par l'existence d'anneaux surnuméraires, visibles sur la coquille, provoqués par les manipulations en élevage et le semis). Le niveau global des prises remonte alors à 350 à 400 tonnes ce qui n'avait jamais été atteint depuis 1963.

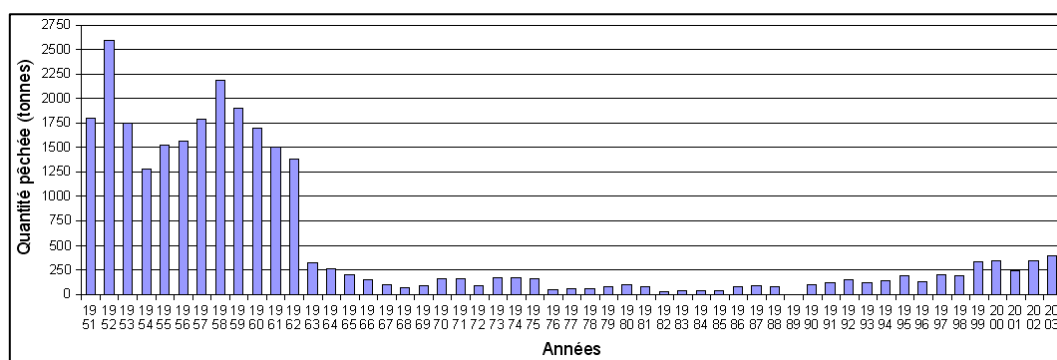


Figure 8: Évolution de la production de coquille Saint-Jacques sur la période 1951 à 2003 en rade de Brest (© Comité local des pêches).

Dans la baie de Saint-Brieuc, malgré l'hiver drastique de 1962-1963, les stocks sont restés suffisamment stables mais l'impact positif de certaines mesures du cadre réglementaire, notamment en

termes de sélectivité des engins de pêche, a été en partie utile. En effet, les pêcheurs ont eux-mêmes instauré des mesures de gestion, portant sur les navires (taille et puissance), les caractéristiques des engins et les temps de pêche autorisés. Cependant, afin de limiter l'effort de pêche global, et donc des captures qui atteignent des volumes très importants dans les années 1970, un système de licences est instauré en 1972, au plus fort des débarquements (12 500T ; Figure 9). L'instauration de licences permet de figer le nombre de navires dans la pêcherie. Mais malgré toutes ces mesures, l'effort de pêche s'intensifie encore, les navires gagnent en puissance (passée de 74 kW par navire en 1973 à 96 kW en 1982, puis à 132 kW en 1990) et le stock atteint un seuil alarmant à la fin des années 1980 (Figure 9). A partir des années 1990 d'autres réglementations sont mises en place limitant la taille et la puissance des bateaux (13 m maximum et puissance maximale de 184KW ; Lesueur et al., 2009). Ces mesures s'ajoutent aux limitations de la durée autorisée de pêche. Enfin l'instauration de quotas journaliers par navire permet également de limiter les quantités capturées.

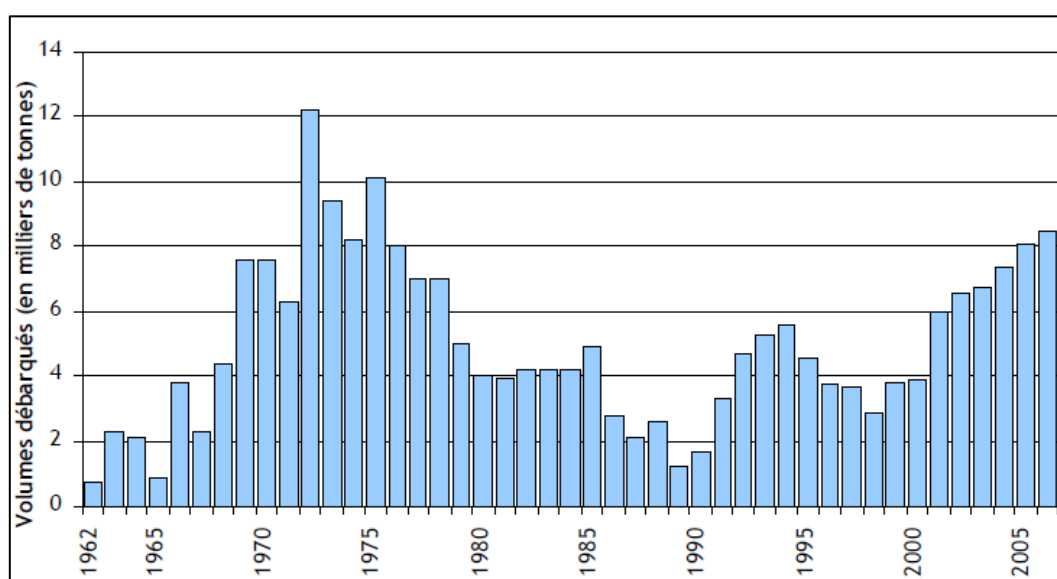


Figure 9: Évolution des débarquements en volume de coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc sur la période 1962 à 2006. (© CAD22)

2.1.2. Éléments d'écologie pour les trois espèces

L'huître creuse vit dans la zone intertidale où elle peut coloniser les substrats rocheux et les substrats meubles, sur des fonds vaseux et sablo-vaseux. Dans ces milieux, les larves se fixent sur des coquilles ou autres petits substrats durs en surface de la vase, puis en grandissant ces huîtres deviennent à leur

tour des supports pour la fixation des naissains. L'huître plate vit, un peu plus profondément, en zone subtidale ou infralittorale jusqu'à 10 m de profondeur. Ces deux espèces sont des espèces dites ingénieuses c'est-à-dire qu'elles sont capables de former des bancs voire des récifs et de moduler elle-même leur habitat. Elles ont la particularité de permettre l'implantation de la faune et de la flore en servant de refuge (Gutierrez et al., 2003) et induisent localement un accroissement de la biodiversité. Par exemple de nombreuses larves et adultes de poissons et d'invertébrés (moules, pétoncles, crabes, ascidies, éponges, etc...) y trouvent refuge et s'y alimentent. Cette fonctionnalité est d'ailleurs plus importante chez l'huître plate que chez l'huître creuse. Grâce à sa structure feuilletée très particulière, une coquille d'huître plate peut héberger jusqu'à 100 espèces différentes d'épibiontes, soit 20 fois plus qu'une surface rocheuse équivalente (Smyth & Roberts, 2010). Compte tenu de sa raréfaction, l'huître plate figure désormais dans la liste des espèces protégées de la convention OSPAR européennes pour la protection et la conservation des écosystèmes marins.

Contrairement aux deux espèces précédentes, *P. maximus* est une espèce qui vit beaucoup plus profondément généralement entre 10 et 45 m de profondeur et en milieu plus océanique. On peut la rencontrer jusqu'au bord du plateau continental, à une profondeur de plus de 210 m (Forbes & Hanley, 1853; Tebble, 1966; Nerot et al., 2012). Elle vit généralement sur des fonds sableux, de fins graviers, de maërl, avec parfois un mélange de vase ou de sédiment fin (Brand, 2006). *P. maximus* s'enfouit généralement sur le fond de façon à ce que sa valve supérieure soit au niveau, ou juste en deçà, de la surface du sédiment (Baird, 1958). Le comportement d'enfouissement implique l'expulsion de l'eau de la cavité palléale par contraction rapide du muscle adducteur, et permet le recouvrement de la valve supérieur par le sédiment préalablement mis en suspension (Brand, 2006). Les coquilles enfouies sont plus difficilement détectées par les prédateurs visuels et ce comportement de protection est ainsi adopté dès qu'elles atteignent une taille de 6-10 mm (Minchin et al., 2000). Les jeunes coquilles (< 15 mm) sécrètent du byssus et sont attachés sur le fond. Toutefois, attachées ou non, les coquilles Saint Jacques, comme la plupart des pectinidés, sont capables de nager en réponse à des stimuli variés (présence de prédateurs, vibrations, etc. ; Brand, 2006). Ce comportement est particulièrement développé chez les

jeunes individus. Le mouvement de nage (aussi qualifié de réponse de fuite) est dû à l'expulsion de puissants jets d'eau de la cavité palléale, générés par l'adduction rapide des valves.

Parmi ces trois espèces étudiées, l'huître creuse est celle présentant une plus grande tolérance aux variations des conditions environnementales. Elle est qualifiée d'euryhaline puisqu'elle peut vivre à des salinités comprises entre 20 ‰ et 40 ‰. Cette espèce est aussi eurytherme puisqu'elle est capable de supporter de larges gammes de températures comprises entre 1,8 °C et 35 °C (FAO, 2017). Ces caractéristiques lui permettent d'être cultivée aussi bien dans des eaux océaniques que dans les estuaires (Miossec et al., 2009 ; FAO, 2017) et expliquent son introduction réussie dans diverses régions du globe. L'huître plate quant à elle supporte des eaux marines limpides ou peu turbides (Martin et al., 1995). Enfin, la coquille Saint-Jacques exige des eaux claires et vit préférentiellement à des températures comprises entre 7 et 20°C et à une salinité de l'ordre de 30-35‰ (Cépralmar, 2013).

Ces trois bivalves sont tous des organismes filtreurs. Ils filtrent l'eau de mer et absorbent ainsi la matière organique et les organismes planctoniques pour se nourrir, mais il est probable que leurs bols alimentaires respectifs soient différents. L'huître plate vit à même le sédiment ce qui fait supposer que son régime alimentaire est enrichie en microphytobenthos alors que l'huître creuse, plus suspensivore (elle se fixe naturellement sur les roches et crée sur les vasières de véritables édifices vers la surface), profite davantage du phytoplancton pélagique présent dans la colonne d'eau (e.g. Pouvreau et al., 2006). L'alimentation de la coquille Saint-Jacques pourrait être basée sur un mélange de nourriture avec une minorité de phytoplancton et une majorité de microphytobenthos (Lorrain et al. 2002 ; Marchais, 2014). Le régime alimentaire de *P. maximus* ne semble donc pas basé sur une seule source de nourriture et la MOP semblerait même être une source supplémentaire pour compenser les limitations en phytoplancton entre les blooms (Lavaud et al. 2014).

2.1.3. Le cycle de reproduction des trois bivalves étudiés

La majorité des bivalves sont dioïques, c'est-à-dire que les sexes sont séparés : certains sont gonochoriques (sexe séparée sans changement de sexe au cours de la vie), comme les moules, mais beaucoup d'entre eux sont caractérisés par un hermaphrodisme alternatif autorisant des changements de sexes au cours du temps, c'est cas de l'huître plate et de l'huître creuse. Par contre, les coquilles Saint

Jacques sont de vrais hermaphrodites, présentant une maturation synchrone de la partie mâle et femelle de la gonade. Cette dernière, bien visible, s'étend sur le côté du muscle adducteur et comprend donc deux parties : la partie mâle, blanchâtre, est supérieure ; la partie femelle, rouge orangé, est inférieure. Les gonades ou "corail" sont de taille réduite et translucides en période de repos sexuel. Ces bivalves présentent un hermaphrodisme synchrone, c'est-à-dire que la gonade produit simultanément des gamètes mâles et femelles dans deux zones distinctes de la gonade (Figure 10). Pour prévenir l'autofécondation, les gamètes mâles sont généralement libérés en premier. En revanche, les hermaphrodites asynchrones, telles que les huîtres, sont soit mâles ou femelles pour un ou plusieurs cycles annuels, après lesquels un changement de sexe se produit. Chez *Ostrea edulis*, lorsque l'huître juvénile atteint la maturité sexuelle, la gonade se développe normalement en tant que mâle et après la ponte la gonade devient femelle. Cette alternance régulière peut se poursuivre tout au long de la vie (Walne, 1974). L'huître creuse *Crassostrea gigas* est dite hermaphrodite protandre alternatif, modalité d'hermaphrodisme où l'organisme est mâle lors des premières maturations, puis femelle mais un retour à l'état mâle est possible. Généralement, on constate chez des individus de 1 an, un pourcentage élevé de mâles, atteignant 70 %. Le pourcentage de femelles augmente avec l'âge et la taille (Guo et al. 1998). Le déterminisme sexuel chez les bivalves reste cependant mal connus et il est admis que les changements de sexe chez les huîtres sont déterminés par des facteurs environnementaux tels que la richesse de la nourriture, ainsi que la température de l'eau (Coe, 1936) avec bien sûr un contrôle hormonal sous-jacent (Wang & Croll 2004; Chávez-Villalba et al. 2011).

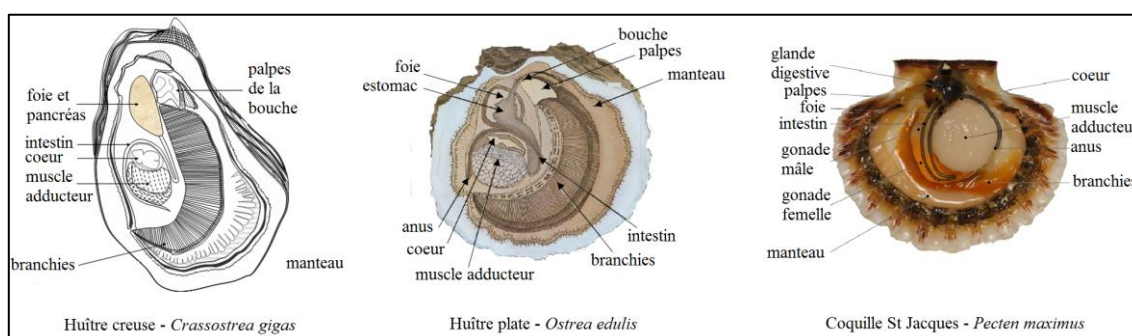


Figure 10: Anatomie interne de trois bivalves : (a) l'huître creuse (© Académie de Dijon), (b) l'huître plate (© Comité National de la Conchyliculture) et (c) la coquille Saint-Jacques (adapté à partir de Lavaud, 2014)

De manière générale, le cycle de reproduction des bivalves comporte plusieurs étapes: l'initiation de la gamétogénèse, la gamétogénèse, la ponte puis la fécondation. S'en suit une phase de vie larvaire dans la colonne d'eau (vie pélagique) puis la fixation à un substrat pour atteindre le stade de naissain (vie benthique). Bien sûr, il existe de grandes variations dans le moment et la durée de chaque étape, tant au sein d'une même espèce qu'entre les espèces (Figure 11). Chez les huîtres, la maturité sexuelle est atteinte au bout d'un an (Soletchnik et al., 1997) alors que les coquilles Saint-Jacques sont matures seulement au cours de la deuxième année (Paulet, 1990). Le cycle de reproduction débute par la maturation des gonades (gamétogénèse) dès la période hivernale chez la coquille Saint-Jacques (Paulet, 1990) alors qu'elle ne commence qu'au printemps (au moment où la température de l'eau dépasse les 10°C) chez les huîtres (Le Dantec, 1968; Pouvreau et Le Pennec, 2006). Une fois la gamétogénèse terminée, l'émission des gamètes va être réalisée dans le milieu extérieur : on parle communément de ponte (Figure 11), même si ce terme est mal employé dans le cas des bivalves. Le déclenchement des premières pontes est généralement lié à différents paramètres environnementaux (température de l'eau, richesse du phytoplancton, photopériode...). C'est à ce stade qu'une différence majeure existe entre l'huître creuse et l'huître plate. Chez l'huître plate, seule l'émission des gamètes mâles se produit dans le milieu extérieur (Figure 11). Les spermatozoïdes sont filtrés par la femelle et les ovocytes sont alors fécondés dans la cavité palléale de la femelle. Les larves y sont ensuite incubées de 7 à 10 jours puis émises dans la colonne d'eau (Martin et al., 1995).

La fécondation donne naissance à des œufs de 70 µm pour la coquille Saint-Jacques et 50 µm pour les huîtres. Ensuite, l'œuf évolue en larve trochophore, caractérisée par la présence de cils, lui permettant de se déplacer par mouvements de rotation (Figure 11). Dès ce stade, la larve est dite pélagique puisqu'elle se déplace dans la colonne d'eau. Quelques heures plus tard (environ 48h après la fécondation), la larve véligère est formée (His, 1991). Toujours pélagique, elle est facilement identifiable grâce à la future coquille en formation, constituée de deux valves reliées par une charnière, et par sa forme caractéristique de D, d'où sa dénomination commune de larve D (Figure 11). D'une hauteur d'environ 60 µm chez l'huître creuse, 120 à 160 µm chez l'huître plate (après les 10 jours d'incubation) et 110 µm chez la coquille Saint-Jacques, cette larve véligère, comme son nom l'indique,

possède un vélum, voile cilié, lui permettant de se déplacer et de capter la nourriture (His, 1991). La croissance de cette larve planctonique est d'au moins 1 mois chez la coquille Saint-Jacques et entre 15 à 25 jours (en fonction de la température et de la nourriture disponible) chez les huîtres pour atteindre une taille commune autour de 250-300 μm (Marteil, 1976 ; Foucher & Fifas, 2012). Ce dernier stade larvaire est appelé pédivéligère (Figure 11). La larve se munit d'un pied lui permettant de sélectionner le support sur lequel elle ira se fixer (His, 1991). C'est aussi cet organe qui sécrètera le ciment pour la fixation. Chez la coquille Saint-Jacques, la larve se fixe sur le substrat (fonds de sable fin légèrement envasé) pendant environ 10 semaines. La morphologie définitive de la coquille apparaît lorsque la taille atteint un centimètre : la jeune coquille acquiert alors le comportement libre de l'adulte et peut ainsi se déplacer si l'endroit choisi ne lui convient plus (absence de nourriture, prédation) (Foucher & fifas, 2012). Chez les huîtres, la recherche d'un substrat pour la fixation va se faire en deux phases. Soit la larve tombe sur le fond et le support trouvé ne lui convient pas : à ce moment-là, elle se remet à nager. Si le support lui convient, une phase de sécrétion de ciment par le pied va lui permettre de se fixer définitivement: c'est sur celui-ci qu'elle grandira pour devenir naissain puis adulte. Pour cela une métamorphose va survenir. Il y a disparition du velum, régression du pied, formation des palpes labiaux (permettant d'entraîner la nourriture vers la bouche) et développement des branchies (His, 1991 ; Figure 11). Une fois fixée, la larve commence sa métamorphose et le développement des organes de l'adulte (Marteil, 1976). Contrairement aux coquilles Saint-Jacques, les larves d'huîtres ne peuvent se fixer qu'une seule fois. A partir de cette étape de fixation, la jeune huître ou coquille est appelée naissain. L'arrivée de ces nouveaux individus au sein du stock reproducteur permet de mesurer ce que l'on appelle le recrutement (Bernard, 2011).

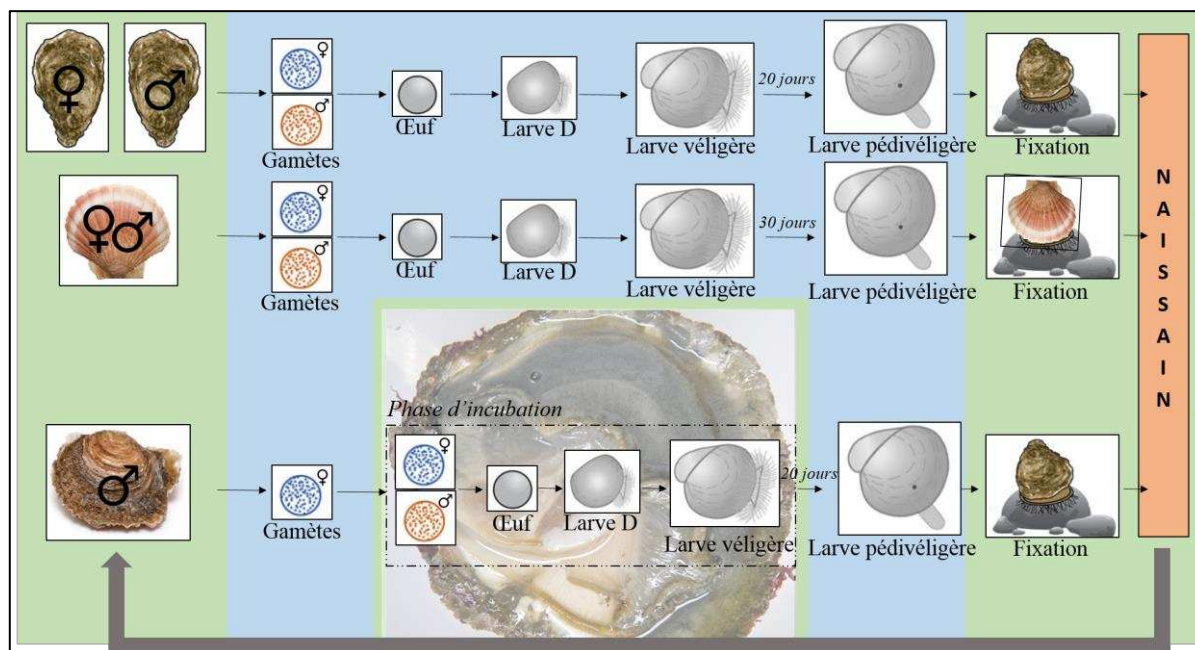


Figure 11: Cycles de vie de l'huître creuse, la coquille Saint-Jacques et l'huître plate

2.2. Séries biologiques utilisées

L'étude de la variabilité climatique sur les réponses biologiques des espèces implique l'existence de séries temporelles complètes et de longue durée (au moins 10 ans ; Lindenmayer & Likens, 2010). Cependant, la mise en place et le suivi de telles séries est compliquée à obtenir d'un point de vue financier et humain. Les séries biologiques présentée dans cette thèse sont une chance et sont extrêmement rares dans le domaine des sciences marines.

2.2.1. La série huître creuse (données RESCO)

Depuis 1993, l'Ifremer opère un réseau suivi des performances d'élevage (i.e. croissance, reproduction et survie) de l'huître creuse dans les principaux secteurs de production ostréicole du littoral métropolitain. Le principe général consiste à disposer, chaque année et dans différents sites géographiques, plusieurs lots d'huîtres sentinelles qui servent de support à différentes mesures réalisées à intervalles de temps réguliers. Ces mesures ont pour objectif de constituer des données de référence permettant de comparer les performances d'élevage en termes de croissance, de reproduction et de survie entre les différents sites (composante spatiale) et les différentes années (composante temporelle). En lien avec le contexte national de la production, les protocoles mis en place dans le cadre de ce suivi ont

considérablement évolué dans le temps : nombre de sites géographiques, nombre et caractéristiques des lots d'huîtres (classe d'âge, origine et ploïdie), fréquences d'échantillonnage, paramètres mesurés, structures d'élevage, paramètres environnementaux associés. Plusieurs réseaux se sont ainsi succédés : REMORA (REseau MOllusques des Rendements Aquacoles) entre 1993 et 2008, RESCO (RESeau d'observations COnchylicoles) à partir de 2009. Depuis 2017, ce suivi couplé avec le réseau national VELYGER (qui suit la reproduction de l'huître) constitue l'observatoire national ECOSCOPA, financé annuellement par la Direction des Pêches Maritimes et de l'Aquaculture. Les données sont diffusées via un site internet et bancarisées au sein de l'application Quadrige2. Les données enregistrées sur la période 1993-2017 sont publiées et téléchargeables sous SEANOE (Seascientific open data edition ; Fleury et al, 2018). Les protocoles sont détaillés dans Fleury et al. (2001) pour REMORA, Bédier (2010) et Fleury (2014) pour RESCO. Sommairement, les lots sentinelles utilisés par le réseau, représentant 3 classes d'âge (« 6 mois », « 18 mois » conservés de l'année précédente et « 30 mois » conservés de l'année précédente). Ces lots sentinelles sont suivis régulièrement (fréquence bi-mensuelle à mensuelle). Lors de chaque passage, des dénombrements sont effectués afin d'évaluer le taux de mortalité, la croissance et la maturation. Sur le plan environnemental, chaque site atelier est instrumenté à l'aide de sondes d'acquisition de mesures à haute fréquence, permettant la récupération en temps réel des paramètres physico-chimiques, tels que la température et la salinité. Une description des caractéristiques du phytoplancton est aussi menée grâce aux suivis opérés par le réseau Rephy. Pour la réalisation de cette thèse, les données issues du site atelier « la pointe du Château » dans la rade de Brest ont été utilisées (tableau 4). Elles concernent le lot "18 mois" et la période comprise entre 2009 et 2014.

2.2.2. La série coquille Saint Jacques (données EVECOS)

Espèce emblématique de la région brestoise, la coquille Saint-Jacques européenne (*Pecten maximus*) a fait l'objet, depuis 1970, de différents travaux en biologie cellulaire de la reproduction, en génétique et physiologie, sur sa nutrition et en bioénergétique, et enfin sur son développement larvaire dans le but d'élaborer un corpus de connaissances permettant d'établir « les Bases Biologiques de l'Aquaculture de cette espèce ». Dans l'esprit de ce travail, les scientifiques du Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR) ont initié la série EVECOS en 1987 et vont démontrer dès 1995

le caractère journalier de la formation des stries et des incréments de croissance que la coquille Saint-Jacques forme sur ses valves. Plus précisément, la série EVECOS mesure la croissance journalière des coquilles et constitue une banque de coquille Saint-Jacques à l'échelle de la façade Atlantique (Saint-Jacquothèque) et distribue les mesures physiologiques effectués par les scientifiques en rade de Brest.

Ainsi, EVECOS centralise trois collections de coquille Saint Jacques:

1. la St Jacquothèque référencant l'ensemble des coquilles St Jacques prélevées dans le Monde et conservées à l'Observatoire.
2. la série EVECOS Classe I (Enregistrement des variations de l'environnement et du climat par la coquille Saint-Jacques) dédiée à l'échantillonnage de coquilles en Rade de Brest (Baie de Roscanvel) pour étudier les variations de croissance au cours de la première année de vie (1987-aujourd'hui).
3. la série EVECOS Classe III dédiée à l'échantillonnage de coquilles âgées de trois ans en Rade de Brest initié en 1989 dans le cadre d'un programme national d'étude du recrutement (PNDR) permettant le suivi de l'état physiologique des coquilles en fonction des saisons et des années.

Dans le cadre de cette thèse, seules les données de la série EVECOS Classe III ont été utilisées. Des individus de la classe III ($n = 20$ à 30) sont prélevés à la drague au moins une fois par mois (chaque quinzaine ou chaque semaine durant les périodes supposées critiques), sur une station de référence entre 1989 et 2003. Le point de prélèvement est situé en rade de Brest sur le banc de Roscanvel (profondeur comprise entre 25 et 30 mètres). Au laboratoire, les coquilles sont disséquées dans le but d'isoler les différents organes (muscle, gonade, glande digestive et reste des tissus) ; une pesée de ces organes frais ainsi qu'une pesée après dessiccation pendant 48h à l'étuve à 100°C sont réalisées pour chacun des individus. Le poids sec d'un organe peut être utilisé directement comme indicateur de son niveau de développement, ou alors un indice, permettant de se libérer d'une variation sur la taille des individus, peut être calculé pour chacun des organes reconnus (Indice Gonadique, Indice Musculaire, Indice de la Glande Digestive et Indice du Reste). Pour la réalisation de cette thèse, les données disponibles sur la période 1998 à 2003 ont été étudiées.

2.2.3. La série huître plate (données Quiberon)

La pratique ostréicole de pose de collecteur dans l'eau pour récolter de jeunes huîtres s'appelle le captage. Cette pratique séculaire n'est plus réalisée que dans deux écosystèmes en France pour l'huître plate : la Baie de Quiberon et la rade de Brest. L'intégralité de la culture de l'huître plate en France repose donc sur l'intensité du recrutement dans ces deux écosystèmes. Mais, tout comme de nombreuses espèces de bivalves (*e.g.*, chez l'huître creuse, Pouvreau et al., 2014), le succès du recrutement de l'huître plate est fortement lié aux facteurs environnementaux : conditions climatiques générales (régime de vent, pluviométrie, ensoleillement) et conditions hydrologiques locales (courant, phytoplancton, température). Pour ces raisons, et afin de bien comprendre les causes de variabilité de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon, l'Ifremer a initié en 1987 un suivi de la reproduction des huîtres plates en Baie de Quiberon (Allenou, 1987). En effet, au début des années 80, la profession connut un appauvrissement du stock des géniteurs et la diminution du nombre des collecteurs. Cependant, la baie de Quiberon resta le premier centre français pour la production de naissain d'huître plate (Allenou, 1987). Aujourd'hui, Ifremer et Cochet Environnement maintiennent toujours ce suivi, ce qui a permis d'aboutir à la constitution de séries temporelles uniques longues de plus de 30 ans. Ce suivi concerne les 3 groupes de paramètres suivants : la maturation des géniteurs, le nombre et la qualité des larves dans l'eau, la fixation des naissains sur les collecteurs (recrutement) ainsi que la température de l'eau.

Tableau 4: Présentation des données biologiques et environnementales utilisées pour la thèse :

Série	Situation géographique	Espèce	Echelle temporelle	Paramètres biologiques	Paramètres environnementales
RESCO	Pointe du Château (rade de Brest, Bretagne)	<i>Crassostrea gigas</i>	2009 à aujourd'hui	Croissance (poids) Maturation (stade gonadique)	Température de l'eau
EVECOS	Lanvéoc (rade de Brest, Bretagne)	<i>Pecten maximus</i>	1989 à 2003	Croissance (poids) Maturation (stade gonadique)	
Quiberon	Baie de Quiberon (Bretagne)	<i>Ostrea edulis</i>	1987 à aujourd'hui	Maturation (stade gonadique) Recrutement Abondance larvaire	
REPHY	Pointe du Château (rade de Brest, Bretagne)		1998 à aujourd'hui		Phytoplancton MOP
SOMLIT	Saint-Anne-de-Portzic (rade de Brest, Bretagne)		2000 à aujourd'hui		Température de l'eau MOP
Microphyto-benthos (Leynaert, 2017)	Lanvéoc (rade de Brest, Bretagne)		2011, 2013, 2014		Microphyto-benthos

2.3. Outils numériques utilisés

Dans ce travail de thèse, l'échelle temporelle des données biologiques disponibles est courte pour l'huître creuse et la coquille Saint-Jacques (6 ans) et longue en ce qui concerne l'huître plate (30 ans). Un travail de reconstruction de données est donc nécessaire pour une série temporelle courte si l'on veut étudier l'effet d'un changement climatique sur sa variabilité. Ainsi, en fonction du profil

temporel des données biologiques disponibles, deux méthodes ont donc été utilisées : le modèle DEB pour les séries temporelles courtes puis l'analyse multivariée pour les séries temporelles longues.

2.3.1. Modélisation et théorie des budgets d'énergie dynamiques (DEB)

Afin d'enrichir les données biologiques de l'huître creuse et de la coquille Saint-Jacques, le modèle répondant à la théorie des budgets d'énergie dynamique (DEB) a été appliqué. L'objectif de la théorie DEB (Kooijman, 2010) est d'expliquer les grandes fonctions physiologiques que sont la croissance, la reproduction ou encore le vieillissement. Pour cela, on décrit la répartition dynamique de l'énergie et de la masse au sein de l'organisme, ce qui correspond aux processus sous-jacents qui permettent d'expliquer les grandes fonctions physiologiques (Nisbet et al., 2011).

La théorie DEB relie les processus suborganiques (biochimiques, génétiques et physiologiques) à la performance de l'organisme et, de ce fait, aux populations, aux écosystèmes et à leur évolution temporelle. L'un de ces principaux avantages est sa capacité à prévoir non seulement les tendances de la mortalité, mais aussi les réactions sublétales telles que les changements de croissance, la taille maximale et le rendement reproductif. Dans ce modèle mécaniste, tous les aspects des mécanismes métaboliques de l'organisme sont généralement fondés sur les taux, ce qui signifie que toutes les prédictions des processus de l'organisme seront directement fonction des taux physiologiques. Le modèle DEB est en mesure de quantifier les principales caractéristiques du cycle biologique en fonction de la quantité réelle d'énergie disponible dans la nourriture et de la température actuelle (ou prévue par les scénarios climatiques) (Montalto et al., 2014). Ainsi, pour l'étude des réponses physiologiques et écologiques dans le contexte du changement global, la théorie DEB représentent un outil potentiellement précieux et fiable, en particulier lorsqu'ils sont couplés à des mesures environnementales appropriées.

D'autre part, pour mieux saisir les phénomènes clés du monde vivant, la théorie DEB se veut générique, c'est-à-dire que son cadre d'application englobe toutes les espèces et toutes les phases de développement, de l'embryon à l'adulte. Ainsi, dans le modèle DEB, le cycle de vie « standard » est décrit par trois stades de vie: embryon, juvénile et adulte (Figure 12). Un embryon mobilise la réserve maternelle pour le développement, la croissance et les processus de maintenance. Une fois que l'individu a atteint un certain seuil d'énergie dans le développement, l'individu est assez complexe pour commencer

à se nourrir, ce qui marque la "naissance", la transition entre l'embryon et le stade juvénile. L'investissement supplémentaire dans le développement conduit à une seconde transition, appelée "puberté" dans la littérature DEB, mais non limitée aux organismes se reproduisant sexuellement. Après la puberté, l'organisme commence à consacrer de l'énergie à la reproduction. D'après la théorie DEB, la bioénergétique d'un organisme peut être décrite selon la dynamique de trois variables d'état : (1) Le volume structurel V qui comprend l'ensemble des tissus somatiques sans les réserves, (2) les réserves E et (3) l'énergie allouée à la maturité E_H et à la reproduction E_R (Figure 12). Le compartiment de réserves est alimenté en énergie depuis les ressources présentes dans le milieu naturel suite à leur ingestion, puis leur assimilation. Une fraction fixe κ de cette énergie est ensuite mobilisée vers la croissance somatique et ses coûts de maintenance associés, avec une priorité pour ces derniers. La partie restante égale à $(1-\kappa)$ est allouée dans un premier temps à la maintenance de la maturité puis à la maturation lorsque l'individu n'est pas encore adulte ou à la reproduction lorsque celui-ci est mature (Figure 12).

Les principaux processus métaboliques illustrés dans la figure 12 sont de quatre types: (1) l'assimilation (nourriture $\Rightarrow E$); (2) la "dissipation", définie comme un travail métabolique qui ne conduit pas à la production de nouveaux matériaux biologiques, c'est-à-dire le maintien de V et E_H avec les frais généraux de croissance et de reproduction; (3) la croissance ($E \Rightarrow V$); et (4) la reproduction ($E \Rightarrow E_R$).

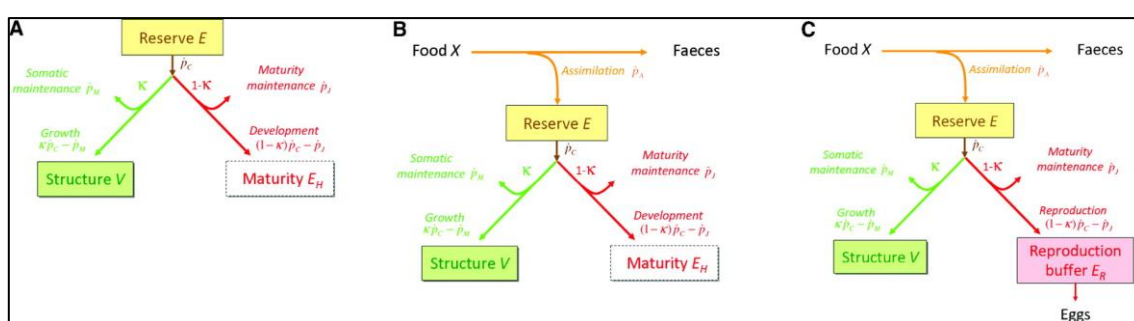


Figure 12: Représentation schématique du modèle DEB standard pour les trois stades de vie (Kooijman, 2010). (A) Un embryon utilise les réserves pour se développer, (B) à la "naissance", un juvénile commence à se nourrir et (C) à la « puberté », un adulte commence à allouer de l'énergie à la reproduction.

Aujourd'hui, les paramètres DEB de plus de 700 espèces ont été estimés et sont en accès libre dans la collection "add-my-pet". Par exemple, ce modèle a été largement utilisé pour modéliser la croissance

ou la reproduction de plusieurs espèces de poissons et bivalves marins en fonction de paramètres environnementaux (Pouvreau et al., 2006 ; Bourlès et al., 2009 ; Pecquerie et al., 2009 ; Rosland et al., 2009 ; Alunno-Bruscia et al., 2011 ; Lavaud et al., 2014). Il a également été largement utilisé pour étudier les différents stades de vie d'une espèce (Rico-Villa et al., 2010 ; Llandres et al., 2015), l'accumulation de contaminants et/ou leurs effets sur les individus (Casas et Bacher, 2006 ; Bodiguel et al., 2009 ; Eichinger et al., 2010 ; Augustine et al., 2012 ; Jager et Zimmer, 2012 ; Pousse, 2017), la dynamique de populations (Diekmann et Metz, 2010 ; Kearney, 2012) ou encore l'effet du changement climatique sur les organismes (Molnár et al., 2011 ; Thomas et al., 2016 ; Montalto et al., 2017).

2.3.2. Analyse de séries temporelles

Dans le domaine des sciences marines, l'analyse des séries temporelles constitue l'une des clés à la compréhension des mécanismes contrôlant la dynamique des océans. Elle permet non seulement d'aider à l'identification des phénomènes représentés par des séquences d'observations, mais aussi à la prévision des événements en alimentant les modèles.

a) Statistique descriptive multidimensionnelle

Parmi les différentes approches méthodologiques possibles, l'analyse des données, ou statistique exploratoire multidimensionnelle, est sans doute celle la plus fréquemment adoptée en écologie. Cette approche consiste à rechercher des structures cachées des données dans un contexte multidimensionnel (Lebart et al., 1995). Pour explorer la structure de ces données, un ensemble de méthodes factorielles existent selon la nature des données. Les trois méthodes les plus courantes de la statistique descriptive multidimensionnelle sont l'Analyse en Composantes Principales (ACP), l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) et l'Analyse des Correspondances Multiples (ACM). L'ACP est la plus répandue des méthodes factorielles. Elle s'applique à un tableau dans lequel un ensemble d'individus est décrit par un ensemble de variables quantitatives. C'est exactement le cas pour les données que nous disposons et que nous voulons étudiés, c'est donc vers cette approche que nous nous sommes penchés.

b) Prédiction par méthode de régression linéaire multiple

Le modèle linéaire général peut être considéré comme une extension de la régression multiple linéaire pour une seule variable dépendante. Le but général de la régression multiple (le terme a été initialement utilisé par Pearson, 1908) est de quantifier la relation entre plusieurs variables indépendantes (ou prédicteurs) et une variable dépendante (ou critère).

En sciences naturelles, des procédures de régression multiple sont largement utilisées en recherche. D'une manière générale, la régression multiple permet au chercheur de se poser la question générale (et avec un peu de chance, d'y répondre) "quel est le meilleur indicateur permettant de prévoir telle ou telle variable ».

En termes de calcul, dans le cas d'une régression linéaire simple, une surface à une dimension dans un espace à deux dimensions ou deux variables est une droite définie par l'équation $y = ax + b$. Cette équation nous indique que la variable y peut être exprimée en termes de (ou en fonction) d'une constante b et d'une pente a multipliée par la variable x . La constante est aussi appelée l'ordonnée à l'origine et la pente porte également le nom de coefficient de régression. Dans le cas d'une régression multiple, lorsqu'il y a plus d'une variable indépendante, la droite de régression ne peut être représentée dans un espace à deux dimensions, mais peut être calculée de la même manière. D'une manière générale, les procédures de régression multiple vont estimer une équation linéaire de la forme :

$$y = b + a_1x_1 + a_2x_2 + \dots + a_kx_k$$

où k est le nombre de prédicteurs.

Les GLMs autorisent une plus large gamme de distribution pour la variable réponse et une variance non constante (McCullagh & Nelder, 1989). Dans les GLMs, la combinaison de variables explicatives est rattachée à la moyenne de la variable réponse par une fonction lien. Cette fonction lien permet, premièrement, d'assurer la linéarité dans le modèle et deuxièmement, de maintenir les prédictions dans une gamme de valeurs cohérente avec la variable réponse (Lassale, 2008).

Dans notre étude sur l'analyse des séries temporelles longues disponibles sur l'huître plate en baie de Quiberon, notre choix c'est logiquement orienté vers cette méthode statistique.

Chapitre 3 : Modélisation des traits
reproducteurs de l'huître creuse
Crassostrea gigas sous des scénarios
climatiques contrastés de 1960 à 2100

Ce premier article, intitulé « Modeling reproductive traits of an invasive bivalve species under contrasting climate scenarios from 1960 to 2100 », fut corédigé par moi-même, les chercheurs Stéphane Pouvreau, Laure Pecquerie, Gonçalo Marques, Yoann Thomas, Elodie Fleury, Yves-Marie Paulet et Christophe Cassou ainsi qu'un ingénieur Sébastien Petton. Soumise au journal *Journal of Sea Research* en Janvier 2018, la version présentée ici fut acceptée pour publication après modifications mineures en Mai 2018. Différents éléments de cet article ont été présentés dans plusieurs conférences nationales et internationales : sous forme de poster lors du colloque biennal des zones ateliers (représentant la zone atelier Brest-Iroise (Zabri)) à Paris (France) en Octobre 2015 et de la conférence Eurasc à Brest (France) en Novembre 2015, sous forme de communication orale lors de la rencontre annuelle de la Journée Scientifique du Lemar à Plouzané (France) en Décembre 2016 et de la 5^{ème} édition du symposium DEB à Tromsø (Norvège) en Mai 2017.

Modeling reproductive traits of an invasive bivalve species under contrasting climate scenarios from 1960 to 2100

Méline Gourault^{1*}, Sébastien Petton¹, Yoann Thomas², Laure Pecquerie², Gonçalo M. Marques³,
Christophe Cassou⁴, Elodie Fleury⁵, Yves-Marie Paulet², Stéphane Pouvreau¹

¹ Ifremer, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), 29840 Argenton-en-Landunvez, France

² Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UBO, CNRS, IRD, Ifremer, Plouzané, France

³ MARETEC, Instituto Superior Técnico, University of Lisbon, 1049-001 Lisboa, Portugal

⁴ C.E.R.F.A.C.S., 31057 Toulouse Cedex 01, France

⁵ Ifremer, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), 29280 Plouzané, France

*Corresponding author. Address: Ifremer, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), 11 Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton-en-Landunvez, France. Tel.: +33 06 33 16 79 91; E-mail address: melaine.gourault@gmail.com (M. Gourault).

Highlights:

- The DEB model available for the Pacific oyster was applied in a new coastal environment: the bay of Brest (France).
- This version was successfully calibrated using a new dataset covering 6 years (from 2009 to 2014) of field monitoring.
- The model successfully predicted in detail the complex reproductive processes of *C. gigas*, especially its spawning behavior.
- Hindcasting and forecasting simulations of the reproductive phenology of *C. gigas* were performed using IPCC scenarios.

Abstract:

Identifying the drivers that control the reproductive success of a population is vital to forecasting the consequences of climate change in terms of distribution shift and population dynamics. In the present study, we aimed to improve our understanding of the environmental conditions that allowed the colonization of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in the Bay of Brest since its introduction in the 1960s. We also aimed to evaluate the potential consequences of future climate change on its reproductive success and further expansion.

Three reproductive traits were defined to study the success of the reproduction: the spawning occurrence, synchronicity among individuals and individual fecundity. We simulated these traits by applying an individual-based modelling approach using a Dynamic Energy Budget (DEB) model. First, the model was calibrated for *C. gigas* in the Bay of Brest using a 6-year monitoring dataset (2009–2014). Second, we reconstructed past temperature conditions since 1960 in order to run the model backwards (hindcasting analysis) and identified the emergence of conditions that favored increasing reproductive success. Third, we explored the regional consequences of two contrasting IPCC climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5) on the reproductive success of this species in the bay for the 2100 horizon (forecasting analysis). In both analyses, since phytoplankton concentration variations were, at that point, unknown in the past and unpredicted in the future, we made an initial assumption that our six years of observed phytoplankton concentrations were informative enough to represent “past and future possibilities” of phytoplankton dynamics in the Bay of Brest. Therefore, temperature is the variable that we modified under each forecasting and hindcasting runs.

The hindcasting simulations showed that the spawning events increased after 1995, which agrees with the observations made on *C. gigas* colonization. The forecasting simulations showed that under the warmer scenario (RCP8.5), reproductive success would be enhanced through two complementary mechanisms: more regular spawning each year and potentially precocious spawning resulting in a larval phase synchronized with the most favorable summer period. Our results evidenced that the spawning dates and synchronicity between individuals mainly relied on phytoplankton seasonal

dynamics, and not on temperature as expected. Future research focused on phytoplankton dynamics under different climate change scenarios would greatly improve our ability to anticipate the reproductive success and population dynamics of this species and other similar invertebrates.

Keywords: DEB model, IPCC scenarios, reproductive traits, *Crassostrea gigas*, Bay of Brest

3.1. Introduction

In the mid-1960s, the Pacific oyster *Crassostrea gigas* was introduced from Japan to several European locations for shellfish aquaculture. Since the early 2000s, a massive spread of this species has been observed (Dutertre et al., 2010), with the expansion of its biogeographic distribution along the northwestern European coasts surpassing the initial introduction area giving the species an invasive status in several coastal ecosystems (Thomas et al., 2016). Today, numerous wild oyster populations can be found along most of Europe's coastlines, from the northern Mediterranean Sea to southern Norway (Miossec et al., 2009), in some cases forming massive and remarkable biogenic reefs (especially along French Atlantic coasts). In Europe, the Bay of Brest (Brittany, western France) is currently the northernmost European site where oyster spat collection is cost-effective for oyster farmers. The most recent evaluation of *C. gigas* adult wild stocks in the bay revealed around 10 000 tons of oysters in 2005 (Lejart, 2009), although they were insignificant in the 1980s. The increase of seawater temperature in many shallow embayments of the Bay of Brest since the 1990s is assumed to allow more successful oyster reproduction, with higher fecundity, more frequent spawning, faster larval development and thus higher recruitment rates (e.g. Thomas et al., 2016).

As a general rule, the reproductive cycle of bivalves involves several key steps: growth and ripening of gametes (gametogenesis and fecundity), gamete release or spawning (partial or total at the individual scale, synchronous or asynchronous between individuals and/or sub-populations), resting stage or regression period (in the case of no spawning) and then subsequent gonad redevelopment (Gosling, 2003). In temperate waters, where both temperature and food availability follow a seasonal cycle, oyster reproduction is also highly seasonal. Although gametogenesis can often continue for months, the spawning process is, in comparison, a very brief event, in the range of few days for *C. gigas*, (e.g. Bernard et al., 2016). This fleeting short duration event is a key step for reproduction and subsequent recruitment success, but perfect synchrony is not always achieved. Firstly, gamete release can be hindered by unfavorable environmental thermic or trophic triggers. In such cases, oysters do not spawn but instead, once ripeness is reached, the gametes start a degeneration process called resorption (see description of this process in Steele & Mulcahy, 1999). Secondly, spawning can be partial for some

individuals and asynchronous between individuals, in which case subsequent larval abundance remains low. Generally, spawning is total and synchronous, ensuring the efficient meeting of gametes between all individuals and maximizing the number of larvae and the subsequent recruitment (Gosling, 2003). In France, *C. gigas* gametogenesis occurs over the spring months and accelerates in June. Spawning events then occur between July and September, as soon as the seawater temperature exceeds 18–19°C. In fact, for this species, it is commonly admitted that temperature has a dual effect. It drives the gametogenesis rate, with a cumulative effect (the “day-degrees” hypothesis, Mann, 1979) and acts as a threshold (instantaneous effect) to trigger spawning (Pouvreau et al., 2006; Castanos et al., 2009; Bernard et al., 2016). In addition, the overall condition index of oysters, especially the number of gametes produced (fecundity), depends directly on food availability (Chavez-Villalba et al., 2002; Enriquez et al., 2009). Consequently, water temperature and phytoplankton concentration are assumed to be the main environmental factors that drive oyster reproductive processes in temperate waters.

The timing of life-history events, such as onset of gametogenesis, spawning and larval metamorphosis, are crucial, as they represent key steps in the population dynamics (Walther et al., 2002). The occurrence of these periodic biological events (i.e. phenology) has been investigated in several ecosystems and for many species. The majority of these studies highlighted that global climate change has profound impacts on species phenology (Parmesan et al., 2007). For example, based on a multi-decennial biological study of *Macoma balthica* in the Wadden Sea, Beukema et al. (2009) showed that global warming leads to a decrease in the reproductive effort of *M. balthica* and an earlier spawning date. Similar exercises were provided for other species: effect of salinity dynamics on spatfall abundance in *Crassostrea virginica* on the coasts of Louisiana (Soniati et al., 2006) and Maryland (Kimmel & Newell, 2007) in the USA, positive correlation between phytoplankton abundance and mussel recruitment in *Mytilus spp.* on the Oregon coast in the USA (Menge et al., 2009) or effect of seawater temperature on the reproduction process in *Pecten maximus* in Ireland (Shephard et al., 2009), *Crepidula fornicata* in France (Valdizan et al., 2011), and *Cerastoderma edule* in Ireland (Morgan et al., 2013). However, these time series are often limited in their spatial and temporal resolutions and additional modeling tools are thus needed to properly analyze climate effects, describe multi-stressor interactions,

and define realistic future scenarios. Since the beginning of the 1990s, several ecophysiological models have been developed in this way (Beiras et al., 1994; Navarro & Thompson, 1996; Barillé et al., 1997). Recently, much interest has been focused on a mechanistic model based on the Dynamic Energy Budget (DEB) theory developed by Kooijman (2010). This generic modeling framework simulates bioenergetic fluxes within a living organism according to the variability of its environment through a set of equations and parameters. The advantage of this model is the possibility it offers to work at the individual level and to couple the life cycle with environmental forcing. This kind of model typically facilitates the study of biological traits in the entire life cycle of an organism and helps to better understand the population dynamics level, although the scaling up from the individual to the population level remains a challenging issue. Within the past ten years, several DEB models have been successfully developed for key bivalves, especially for *Crassostrea gigas* (e.g. Pouvreau et al., 2006; Bernard et al., 2011), *Mytilus edulis* (e.g. Rosland et al., 2009; Filgueira et al., 2011; Thomas et al., 2011), *Pecten maximus* (Lavaud et al., 2014), and *Crassostrea virginica* (Filgueira et al., 2014). More recently, DEB models shown that they are powerful tools to predict the impact of climate change on life traits in species (Thomas et al., 2016; Montalto et al., 2015)

In this context, the specific objective of this study was to examine how the reproductive ecology of *C. gigas* might be affected by climate-driven changes in temperature according to six food dynamics in the Bay of Brest. To achieve this, we chose a challenging approach involving hindcast and forecast simulations of Pacific oyster reproduction from 1960 to 2100. Using a rich biological and environmental dataset resulting from 6 years (2009–2014) of field monitoring in the Bay of Brest (seawater temperature and phytoplankton), and the Dynamic Energy Budget (DEB) model (Bernard et al., 2011), we first explored the current variability of the oyster reproductive pattern (fecundity, spawning dates, and spawning synchronicity). Second, we ran the model backwards in order to reconstruct historical spawning dates and fecundity since 1960 (hindcasting approach), and to reveal tendencies or shifts in the phenology of reproduction of this species since its introduction until the present day. Finally, we simulated the potential evolution of the reproductive patterns of *C. gigas* in the Bay of Brest over the next 100 years (forecasting approach) using results from climate models for two extreme IPCC

(Intergovernmental Panel on Climate Change) regional climate projections: RCP2.6, the “drastic decrease of CO₂ emissions” scenario and RCP8.5 the “business as usual” scenario.

3.2. Material & Methods

3.2.1. Study site

The Bay of Brest (western Brittany, France) is a semi-enclosed marine system (Fig. 13). This shallow bay spans an area of nearly 180 km², with a mean depth of 8 m. It has a maximal tidal range of 8 m during spring tides. Approximately half of the total area has a depth less than 5 m, offering many large and shallow embayments (mud to coarse gravel and maerl benthic beds) that are very favorable for bivalve life cycle. The intertidal and catchment areas of the rivers and streams flowing into the bay derive from the Elorn river (watershed of 402 km²) in the north, and the Aulne river (watershed of 1842 km²) in the south. The bay is connected to the Atlantic Ocean (Iroise Sea) by a small strait (1.8 km wide, 50 m deep). Strong tidal currents (5 knots in the strait and 2.5 knots inside the bay) allow water renewal, preventing eutrophication and stratification.

Shellfish aquaculture and marine fisheries generate important economic activities within the bay, with approximately 40 fishing boats (dredge fishing) and 13 shellfish producers (382 ha of concessions). Many filter-feeding species are exploited, including the flat native oyster (*Ostrea edulis*), the introduced Pacific oyster (*Crassostrea gigas*), the great scallop (*Pecten maximus*), the variegated scallop (*Mimachlamys varia*), the native mussel (*Mytilus edulis*), the warty venus (*Venus verrucosa*), the native and introduced clams (*Rudipates decussatus* and *philippinarum*), and the cockle (*Cerastoderma edule*).

The Pacific oyster, introduced in the mid-1960s, is currently the most important exploited bivalve species, in term of resident biomass, inhabiting the bay. Approximately 500 tons are produced every year, but the wild population, forming massive biogenic reefs in many estuarine areas located in the eastern part of the bay, was estimated to be 10000 tons in 2005 (Lejart, 2009). Local densities within the reefs can reach more than 1000 individuals/m² and the total colonized surface was estimated to be 300 ha, with a mean oyster density of 84 individuals/m² (Lejart, 2009).

Within the Bay of Brest (Fig. 13), our monitoring station was located in the vicinity of the wild oyster reefs in Daoulas Bay at the Pointe du Chateau site (48°20'03''N, 04°19'14.5''W) (see Petton et

al., 2018). This monitoring station is part of a French national monitoring network on oysters (RESCO and VELYGER monitoring programs, <https://wwz.ifremer.fr/velyger/Acces-aux-Donnees/Rade-de-Brest>), which was implemented after the high mortality events that occurred all along the French coast in 2008 (e.g. Pouvreau et al., 2016).

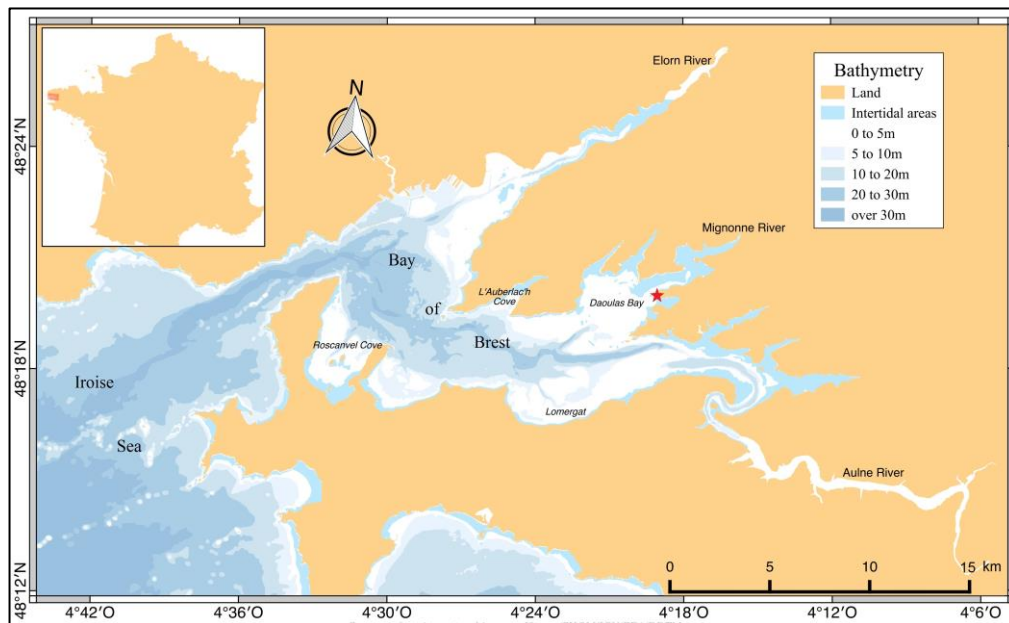


Figure 13: The Bay of Brest (western Brittany, France). The red star indicates our monitoring station (“Pointe du Chateau”), located in the vicinity of a wild oyster reef. Each year, a set of 300 adult oysters (18 months old) collected naturally as wild spat was installed and monitored at this station from March to December (see RESCO, http://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole). We also monitored environmental parameters (seawater temperature, salinity, and phytoplankton) at the same location.

The oyster-DEB model was derived from the standard DEB model described by Kooijman (2010) and was first applied to *C. gigas* by Pouvreau et al. (2006). Model equations and parameter values (Appendix A; Tables A.1, A.2 and A.3) were mostly taken from the model of Bernard et al. (2011), which described the processes of energy allocation to gametogenesis and resorption in starvation conditions (Appendix A; Fig. A). This version of the model was also used and re-described by Thomas et al. (2016). To account for inter-individual variability, we followed the modeling strategy of Thomas et al. (2016), simulating 30 individuals with different initial conditions. The model was initialized with observed oyster individual shell length (L) and dry flesh mass (DFM), following the equations described in Table A3. The 30 simulated individual growth trajectories were then pooled to calculate average growth patterns and standard deviations.

Spawning is triggered when two thresholds are reached: a seawater temperature threshold (T_s) set to 18.7°C and a gonado-somatic index threshold (GSI) of 47.2%, where GSI is defined as a mass ratio between the gonadic and total DFM (Pouvreau et al., 2006). To assess fecundity, individual oocyte production was estimated from the cumulated energy allocated to the gamete buffer with the cost of production of a single oocyte set to 9.3×10^{-4} J. The gonad buffer is entirely emptied when spawning occurs (no partial spawning). Since 30 individual trajectories are simulated from real length and DFM observation, conditions leading to potential spawning asynchrony between individuals could be studied. When the conditions for spawning are not met (T_s and GSI remain below the thresholds), the energy stored in the gonad buffer is used for maintenance during low food conditions, as previously specified by Thomas et al. (2016) and Bernard et al. (2011) and described in Steele & Mulcahy (1999).

Since the Pacific oyster is an intertidal species, an immersion time factor, t_{im} , representing the daily immersion time ratio, was applied to the ingestion function to take into account the influence of tidal emersion on oyster growth (Table A.3; Thomas et al., 2016). In this study, the value of t_{im} was estimated from high frequency measurements (every 15 minutes) during one day. During emersion, seawater temperature was used as a proxy for body temperature. Obviously, this constitutes a first approximation, since it has been demonstrated that extreme temperature variation during aerial exposure may affect oyster metabolism and survival (Seaman, 1991). However, we considered that aerial exposure in temperate environments encountered in the Bay of Brest would have limited effect, as demonstrated by Thomas et al. (2016).

3.2.2. Environmental forcing variables

Two forcing variables are taken into account in the oyster-DEB model, namely food density and seawater temperature (Fig. 14). Both types of data were monitored from 2009 to 2014 in the eastern part of the Bay of Brest at the Pointe du Chateau station ($48^\circ 20' 03''\text{N}$, $04^\circ 19' 14.5''\text{W}$) (Fig. 13, see Petton et al., 2018). Daily Sea Surface Temperature (SST) data were obtained continuously by high-frequency recording with sensors (SP2T/STPS); phytoplankton concentrations were obtained through bi-weekly sampling of seawater and phytoplankton determination and counting under a microscope. As

recommended by previous authors (Pouvreau et al., 2006; Bernard et al., 2011; Thomas et al., 2016), the total phytoplankton concentration (i.e. cell number per liter) was used here as a proxy for food.

The six years of environmental monitoring provided contrasting forcing conditions. The spawning temperature threshold of 18.7°C (which represents the threshold for spawning in the Pacific oyster) was reached in different moment according to the years: around mid-June in 2009 and 2014 (18 June in 2009 and 21 June in 2014) and around mid-July in 2012 and 2013 (23 July in 2012 and 11 July in 2013). The 6-year dataset also provided several food conditions, especially concerning the onset of the spring blooms (28 March in 2014 against 12 June in 2013) and the magnitude of the summer blooms (low in 2011 and high in 2012, 2013 and 2014).

Particulate Inorganic Matter (PIM expressed in mg/L) is known to play a role in oyster ingestion regulation and was previously used by Thomas et al. (2016) in a highly turbid shellfish ecosystem. We tested this third environmental parameter, but PIM concentrations are low in the Bay of Brest (< 10 mg/L) and no effect was found in our model validation step. Thus, we did not consider PIM concentrations as a relevant forcing variable for the Bay of Brest location.

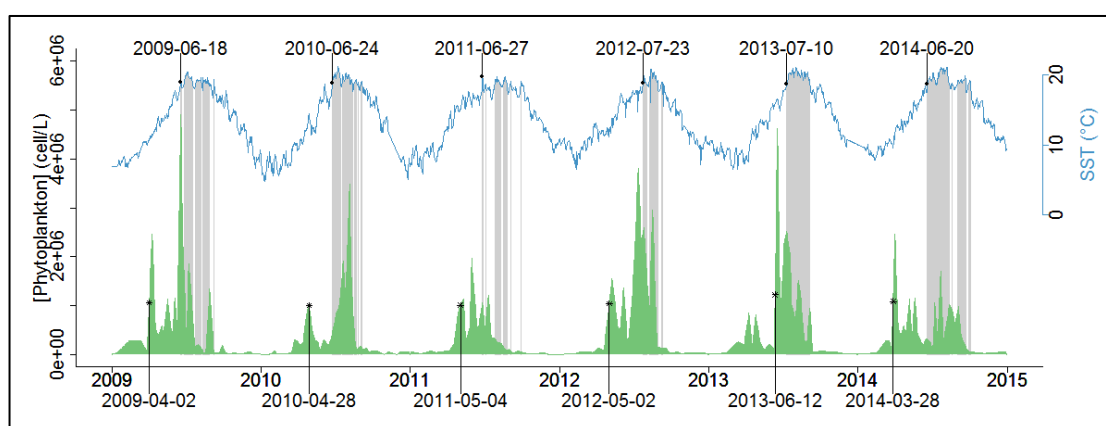


Figure 14: Environmental forcing used for the DEB model simulations, from 2009 to 2014 in the Bay of Brest: phytoplankton concentration (green) and seawater surface temperature (SST, pale blue line). Grey areas indicate temporal windows where SST is higher than 18.7°C, the spawning threshold. The date above the graph indicates the first time SST reaches this threshold in a given year. The date below the graph indicates the first significant bloom apparition (> 1 million cells/liter).

3.2.3. Oyster data for validation procedure

Oyster growth and reproduction were monitored jointly to the environmental monitoring (Fig. 13). Each year, a set of 300 adult oysters (18 months old) was monitored from March to December. The

method used is detailed on the website of the French national monitoring program on oyster growth and survival (RESCO, http://wwz.ifremer.fr/observatoire_conchylicole). Individual shell length (L) and dry flesh mass (DFM) were measured on a subset of 30 individuals, every two weeks from spring to autumn and every month in the winter for the duration of the study (from 2009 to 2014). From the regular monitoring of DFM over time, we were able to characterize four traits of the reproductive cycle: the period of gametogenesis (increase in DFM), onset of spawning (drop in DFM; within an interval of 15 days), fecundity (DFM difference before and after spawning) and autumnal regression (decrease in DFM).

3.2.4. Model calibration

As each study site has its own environmental properties (especially taxonomic phytoplankton composition and subsequent food value, but also spawning triggers potentially linked to low level regional adaptation), some parameters were calibrated for the Bay of Brest by minimizing a sum of squares deviation between the predictions and the data, namely X_k , the half saturation coefficient, which controls the oyster energy uptake, κ_x , the assimilation efficiency, and the two spawning triggers, GSI and T_s . The assimilation efficiency was defined as an affine function of phytoplankton concentration of the type $ax + b$ with $a = -1.8 \times 10^{-7}$ and $b = 0.80$. The b-value corresponds to the maximum value that κ_x can reach (e.g. Barillé et al., 1997; Robert et al., 2006) and the x-value is the phytoplankton concentration.

3.2.5. Hindcasting approach (1960 to 2014)

The model was first used to backwards simulate yearly growth and reproductive traits of Pacific oysters since their introduction in 1960, with the aim of detecting the emerging conditions that permitted a better reproductive success in the Bay of Brest. To take into account enough inter-individual variability, the model simulated 180 individual trajectories each year. Each individual differs in terms of initial condition values (E , E_R , and V ; Table A.2). This “test sample” was created by pooling all the individuals initially sampled during our 6-year monitoring program ($n = 6 \times 30 = 180$ individuals).

Since SST data were not available for the whole period, daily water temperature in the Bay of Brest was calculated between January 1960 and December 2014 by using daily recordings of the air temperature and a logistical regression obtained by the *SSlogis* function implemented in the R software (Appendix B; Fig. B.1). Clearly, using air temperature instead of direct seawater temperature is not ideal, but Pacific oysters in the Bay of Brest always live in shallow embayments where air temperature and water temperature are relatively well correlated (see correlations obtained over the 6 years of monitoring).

For the hindcasting analyses, we also paid particular attention to the periods before and after 1995, since climatologists identified a first temperature shift (in the western English Channel) due to climate change in this year (L'Hévéder et al., 2017).

As phytoplankton concentrations (food source) were also not available over this long historical period, we used our 6-year monitoring as six potential phytoplankton scenarios (i.e. scenarios A to F correspond to the phytoplankton concentrations and variations observed from 2009 to 2014 respectively, Table 5). Briefly, the six years were defined by the onset of the spring bloom (from early to late) and the level of the summer bloom (from low to high). Therefore, six hindcasting analyses were performed from 1960 to 2014 and reproductive success was analyzed under these six potential phytoplankton scenarios.

Tableau 5: Identification and characteristics of the six phytoplankton scenarios. The date of the first bloom is defined when a peak of 1 000 000 cells/L is reached. The onset of the main spring bloom is classified into three categories: Early, Normal, and Late, when the first bloom is observed in March, April, and May/June, respectively. Summer blooms are also classified into three categories according to their concentrations and occurrences.

Year	First yearly bloom date	Max. concentration of bloom (cells/L)	Onset of spring blooms	Summer blooms	Name
2009	2 April	4 900 000	Normal	Normal	A
2010	28 April	3 500 000	Normal	Normal	B
2011	4 May	2 000 000	Late	Low	C
2012	3 May	3 800 000	Late	High	D
2013	13 June	4 600 000	Late	High	E
2014	29 March	2 500 000	Early	High	F

3.2.6. Forecasting approach (2040 to 2100)

Projections of oyster reproduction patterns were made for the 2040–2100 period. The same pool of 180 individuals used for the hindcasting approach and the same six scenarios of phytoplankton concentration were used. Monthly atmospheric temperatures (T_{Atm}) were obtained from regional climatic models, following two IPCC Representative Concentration Pathways (RCP): RCP8.5 and RCP2.6. The RCPs are the latest generation of scenarios that provide inputs to climate models and there are four reference scenarios of changes in radiative forcing for the 2006–2300 period (Appendix C; Fig. C.1). RCPs are temporally and spatially explicit (resolution of approximately 60 kilometers) and provide a quantitative description of concentrations of climate change pollutants and their radiative forcing in the atmosphere (Moss et al., 2010). In this study, we used the two extreme scenarios: RCP8.5 and RCP2.6. A Taylor diagram (see next section) was devised to choose the most suitable model (the CNRM-CM5 model) for our study site among the 14 existing climatic models for each RCP scenario (Fig. C.2). For each scenario, monthly SST was calculated from the monthly T_{Atm} using linear regression (see Appendix B; Fig. B.2).

3.2.7. Statistical analysis

Simulations and observed data were compared using a Taylor diagram. This diagram provides a statistical summary of the agreement between a reference (field data) and modeling results (Taylor, 2001). Three statistical measures are associated with the Taylor diagram: root-mean-square (RMS) difference, normalized standard deviation and Pearson correlation. To compare temperature patterns of climatic scenarios (past, present, and future), we distinguished annual SST and summer SST, since reproductive success is partly dependent on summer seawater temperature. For the historical reconstruction, an analysis of variance (ANOVA) was used to test the null hypothesis of no difference in annual SST or summer SST according to a time factor (before and after ocean warming in 1995). An analysis of variance (ANOVA) with Welch correction was used to test the null hypothesis of no difference in spawning date according to the six phytoplankton profiles for the three temperature conditions over each annual time series (past, and RCP2.6 and RCP8.5 scenarios). Finally, linear regression and Pearson correlation were used to test the trends in reconstructed and predicted life history traits, as well as their relationships with environmental forcing (Appendix D). All statistical analyses were performed using R 3.2.2 software (R Core Team, 2018).

3.3. Results

3.3.1. Model validation

Throughout the six simulated years, there was a good fit between observations and simulations in oyster growth, with a mean correlation coefficient up to 0.9 and a normalized standard deviation close to 1 (Fig. 15).

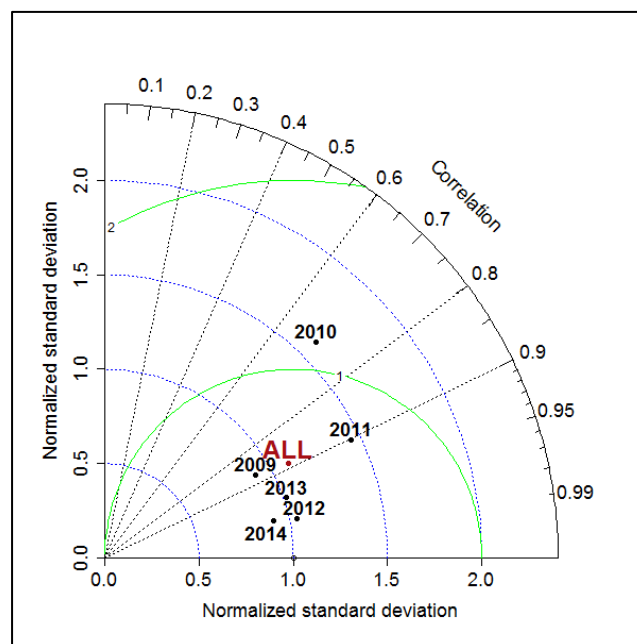


Figure 15: Taylor diagram providing the normalized standard deviation, the Pearson correlation and the root mean square difference (green line) between simulated and observed dry flesh mass. Each simulated year is represented by a black dot. The mean of these 6 years is represented with a dark red dot.

Each year, from March to August, the simulated DFM rose steadily due partly to the increase in gonad weight during active gametogenesis. The highest DFM value was reached prior to spawning (Fig. 16). The simulated spawning date agreed with observations over the entire 6-year period. After spawning (all years except 2013), the slow decrease in weight observed during the autumnal period was accurately reproduced by the model. For the year without spawning (year 2013, see above), the model satisfactorily captured the gonad resorption processes (slow decrease in gonad weight). In comparison to the observed data, the maximum DFM value simulated were similar in 2011, 2012, and 2013. There was a slight overestimation for years 2010 and 2014 and a slight underestimation for 2009 (Fig. 16).

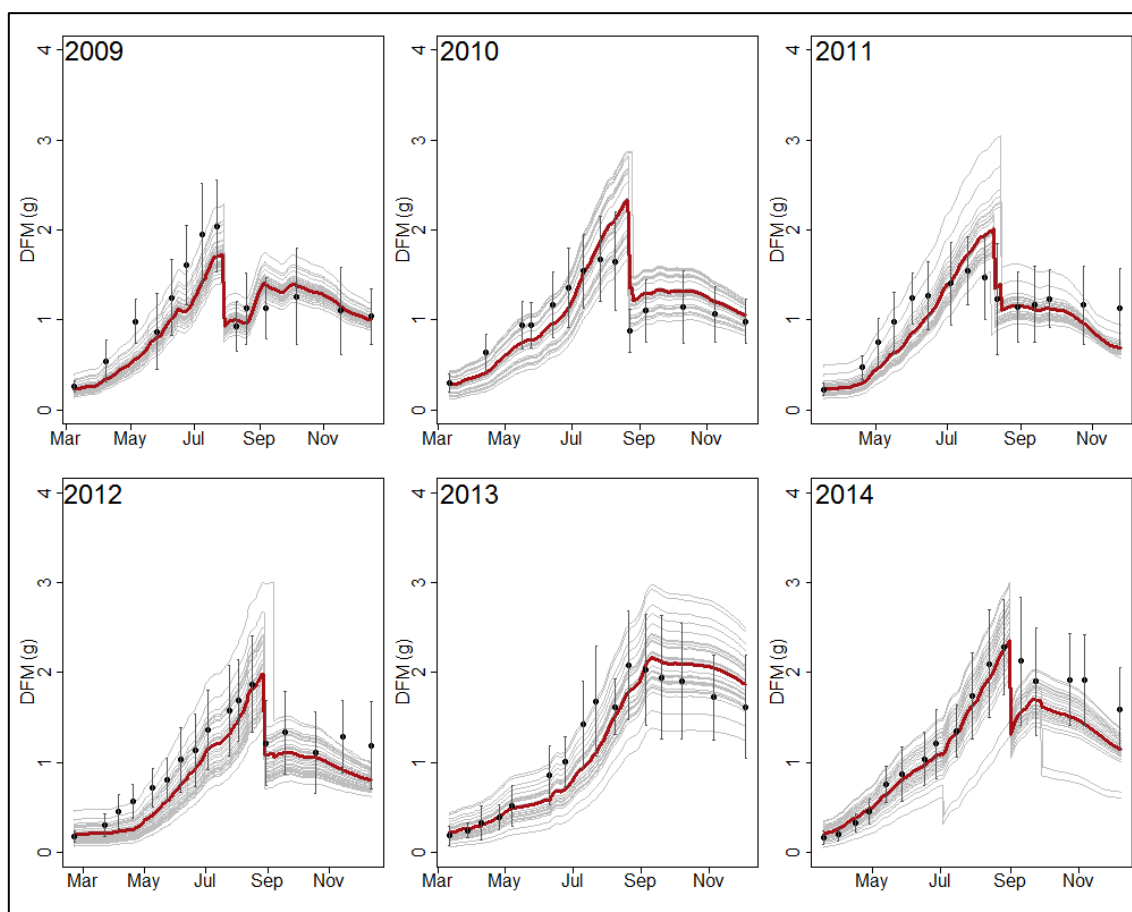


Figure 16: Oyster growth and spawning simulations obtained by the DEB model compared with observed data from 2009 to 2014 (DFM = Dry Flesh Mass). Observed DFM is represented by black dots with standard deviation bars ($n = 30$). Grey lines represent individual growth trajectories simulated by the model. The dark red bold line represents the mean of the 30 trajectories.

Concerning spawning behavior, the observed DFM data (sharp decrease in DFM) showed that spawning took place in July in 2009 and 2011, in August in 2010 and 2012 and in early September in 2014, whereas there was no spawning at all in 2013. The model also succeeded in capturing this type of precise phenomenon. In addition, simulations obtained from individual trajectories ($n = 30$) highlighted three potential types of spawning events (Fig. 16):

- Synchronous and massive events (notation: S), where all individuals spawn at the same time within an interval of a few days: early in the season (mid-July in 2009) or late in the season (end of August in 2010 and 2012).
- Multiple spawning events (notation: MS), showing some individuals that spawn at different times within the season. This is the case in 2014, where two periods of spawning events can be

observed in the simulation curves: 28 individuals spawn once on 1 September whereas the other two individuals spawn twice, first on 3 July and then on 1 October.

- Lack of spawning or "no-spawning" events (2013, notation: NO), showing an absence of DFM loss followed by a slow decrease during autumnal regression.

Concerning the fecundity, which was represented by oocyte production at spawning time, the simulation trends mainly coincided with the observed data (Fig. 16).

3.3.2. Model application: evolution in the reproductive strategy of *C. gigas* from 1960 to 2100

a) Environmental conditions from 1960 to 2100

In the hindcasting analyses (1960 to 2014), the reconstructed mean annual SST (1960–2014) showed a significant increase over the last 50 years (Fig. 17, linear regression: $r^2 = 0.36$, $P < 0.001$ and slope = $0.02^\circ\text{C year}^{-1}$) as the reconstructed mean summer SST for the same period (Fig. 17, linear regression: $r^2 = 0.15$, $P < 0.005$ and slope = $0.02^\circ\text{C year}^{-1}$). More specifically, the mean annual SST and summer SST were significantly higher during the period 1995–2014 (Fig. 17, ANOVA: d.f.=1, $P < 0.001$).

In the forecasting analyses, the projected mean annual and summer seawater temperature showed little or no increase over the next 100 years under RCP2.6 (Fig. 17, Annual SST: linear regression: $r^2 = 0.05$, $P < 0.001$ and slope = $0.00614^\circ\text{C year}^{-1}$; Summer SST: linear regression: $r^2 = 0.04$, $P = \text{n.s.}$ and slope = $-0.01^\circ\text{C year}^{-1}$), whereas a large increase was predicted for the next 100 years under RCP8.5 (Fig. 17, Annual: linear regression: $r^2 = 0.74$, $P < 0.001$ and slope = $0.04^\circ\text{C year}^{-1}$; Summer: linear regression: $r^2 = 0.41$, $P < 0.001$ and slope = $0.04^\circ\text{C year}^{-1}$). Note that differences between RCP 2.6 and RCP 8.5 would occur after 2070, but would be less pronounced in summer than during the rest of the year.

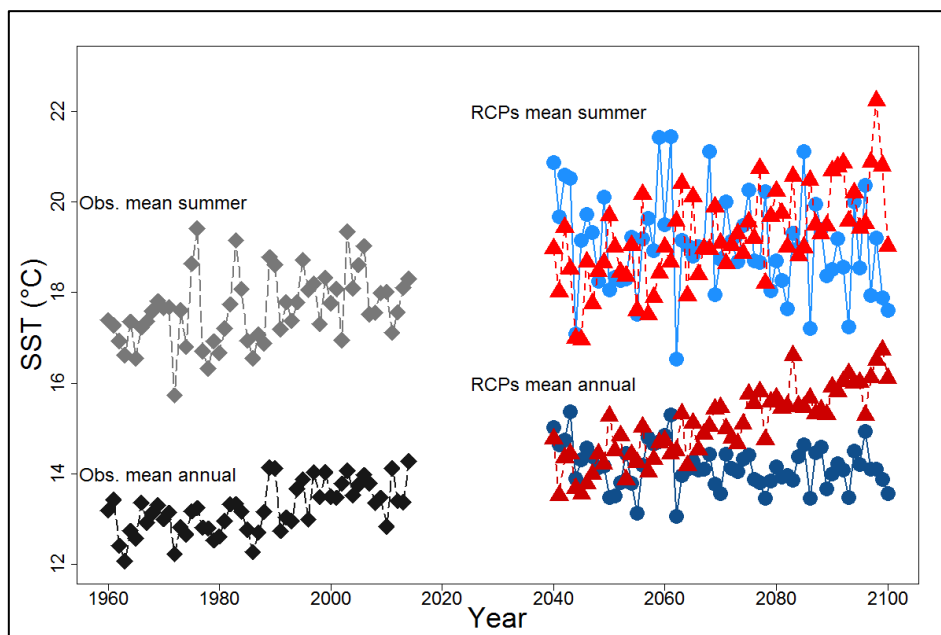


Figure 17 :Historical and forecasted mean annual and mean summer Sea Surface Temperature (SST) in the Bay of Brest; 1960–2014: black and grey diamonds, respectively; 2040–2100: RCP2.6 in dark blue and pale blue circles and RCP8.5 in dark red and red triangles, respectively

b) Simulated phenological changes

Concerning the hindcasting approach (from 1960 to 2014, Fig. 18a), the mean spawning date ranged from 12 August (phytoplankton-scenario A) to 19 September (phytoplankton-scenario F). For the forecasting approach (from 2040 to 2100), under the RCP2.6 scenario (Fig. 18b), which is considered the lowest emissions scenario, the mean spawning date varied from 4 August (phytoplankton-scenario A) to 6 September (phytoplankton-scenario F), which was very similar to the hindcasting results (Fig. 18a). Under the RCP8.5 scenario (Fig. 18c), considered as the warmest scenario, the mean spawning date varied from 1 August (phytoplankton-scenario A) to 10 August (phytoplankton-scenario F), which was earlier than the historical analyses and the RCP2.6 scenario.

Phenological changes were simulated in the past and RCP8.5 climatic scenarios. For half of the phytoplankton scenarios (A, C, and E), an advanced spawning date on the period 1960-2014 was simulated in the range of 0.1–0.25 day y^{-1} (Fig. 18a). Concerning the period 2040-2100, an advanced spawning date was simulated in the range of 0.05 to 1.02 day y^{-1} with RCP8.5 scenario (Fig. 18c), whatever the phytoplankton scenarios tested. No phenological changes was simulated under the RCP2.6 scenario (Fig. 18b). Correlations between spawning dates and summer SSTs were found for many

scenario configurations (Table D.1). In each case, the correlation highlighted an earlier spawning date with an increase of summer SST.

Last, figure 19 illustrates that for both hindcasting and forecasting simulations seasonal phytoplankton profiles had more impact on the spawning date than temperature (Fig. 19), except for the phytoplankton scenario F where the variability due to climate seems stronger. Globally the variability in the spawning date associated with the bloom (ANOVA: $df=5$, $P<0.001$) exceeds the variability associated with climate scenarios (ANOVA: $df=1$, $P>0.001$).

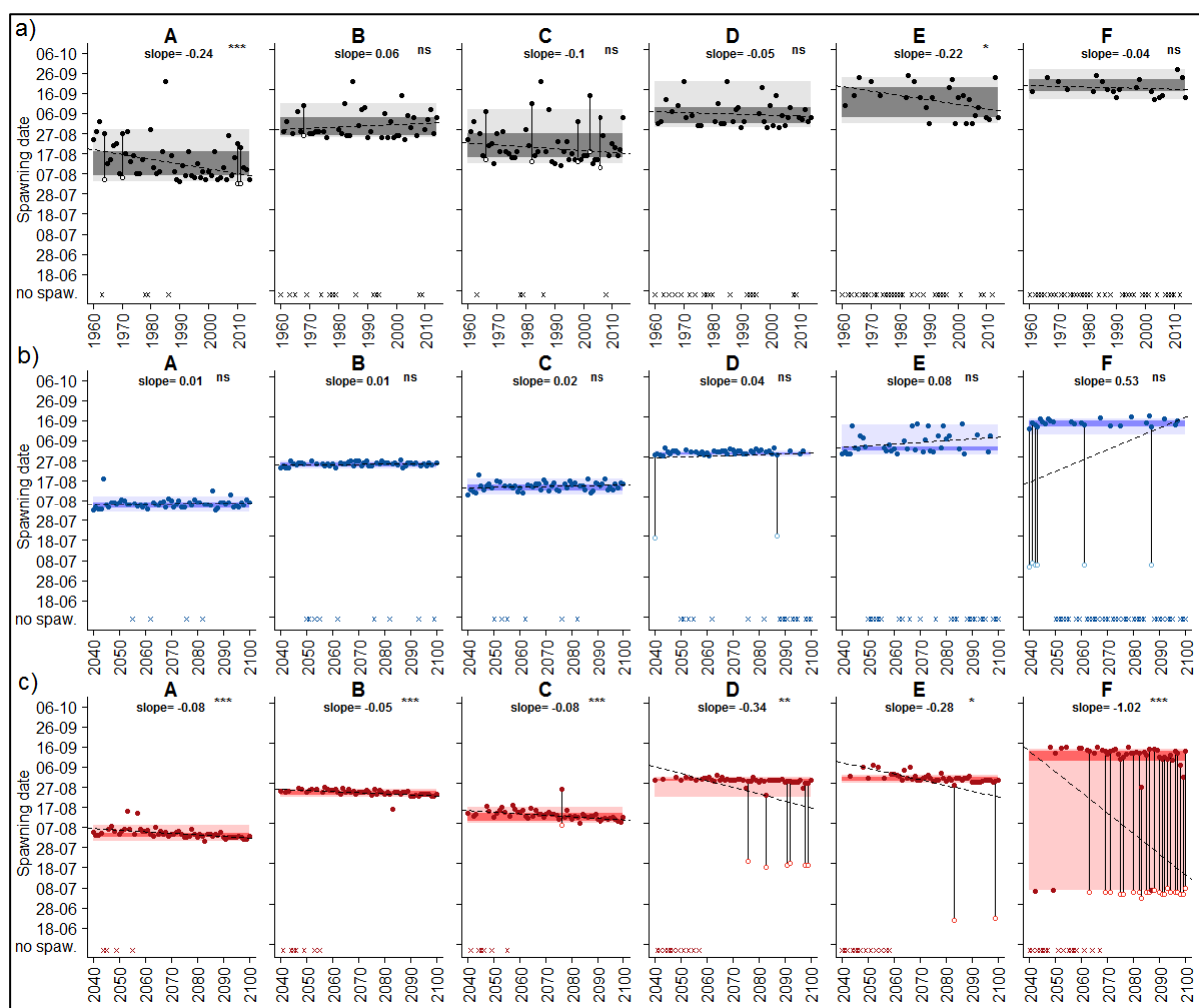


Figure 18: Simulated spawning behavior of the Pacific oyster in the Bay of Brest. (a) Results from hindcasting (from 1960 to 2014) and forecasting analyses under (b) RCP2.6 (blue) and (c) RCP8.5 (red), for the six phytoplankton scenarios (A to F). Three kinds of spawning can be observed: (1) Synchronous and massive (S) events (filled colored dots); (2) Asynchronous and multiple spawning (MS) events (open colored linked dots represent min and max spawning dates) and (3) Lack of spawning (crosses at the bottom of the plot). The dashed black line represents the linear regression of spawning date on time over the entire period. The slope of the regression is given in each graph with its level of significance (n.s. not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

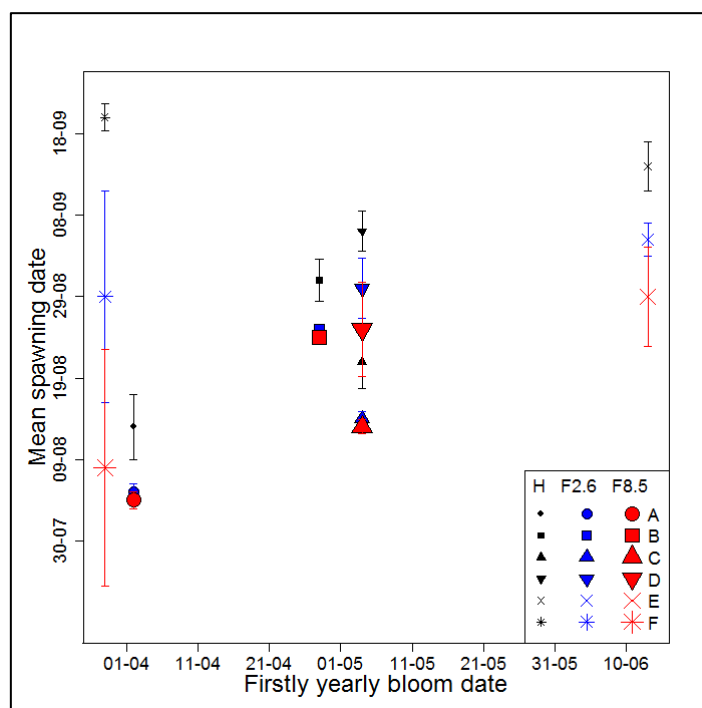


Figure 19: Effect of first bloom date on the first spawning event of the Pacific oyster in the Bay of Brest under each phytoplankton scenario (A to F represented by a symbol) and climatic scenarios (H=Hindcast in black; F2.6=Forecast RCP2.6 in blue; F8.5= Forecast RCP8.5 in red). Standard deviation show the level of synchronicity in the spawning date. A long bar indicates several asynchronous events such as observed under profile F

c) Spawning behavior

Another point highlighted by our results concerns the type of spawning (NO, S or MS) according to climatic and phytoplankton scenarios (Fig. 18 and Fig. 20). From 1960 to 2014, no-spawning events (NO) were more frequent before 1995 for all the phytoplankton scenarios tested. From 1995 to 2014, NO events progressively decreased, and disappeared completely under RCP8.5 after 2070. In contrast, under RCP 2.6, an increase of the NO events is simulated after 2070 and reached a frequency similar to the ones simulated after 1995 in the hindcasting analyses. Only few multiple spawning events (MS) were simulated under the hindcasting analyses with phytoplankton scenarios A and C (Fig. 20). Most of the events were synchronous (S) under RCP2.6, MS events were rare for all phytoplankton scenarios, whereas they became increasingly frequent under the RCP8.5 scenario at the 2070 horizon, in particular under phytoplankton scenarios D and F.

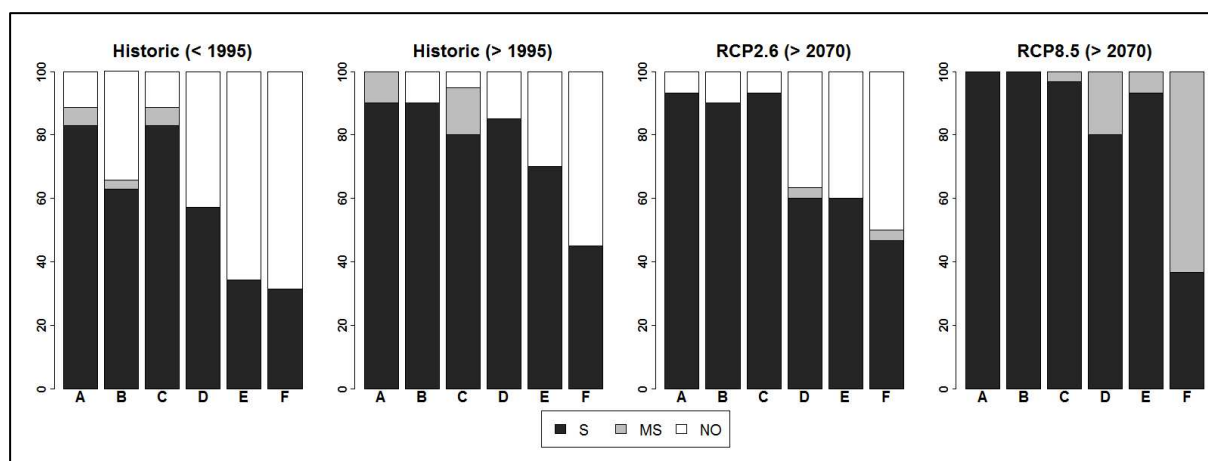


Figure 20: Percentage of the spawning strategy simulated in *C. gigas* according to phytoplankton scenarios (A to F) for the hindcasting and forecasting approaches. (S) Synchronous spawning, all individuals spawn completely and simultaneously, (MS) multiple spawning, individuals spawn at different dates or spawn twice, (NO) no spawning occurred. The historical period was divided into two periods, before and after 1995, following the occurrence of a shift in mean annual temperature, as observed in Figure 17.

d) No real change in fecundity

Figure 21 shows the annual mean fecundity of individuals according to the phytoplankton/climatic scenarios. Significant differences in fecundity existed between phytoplankton scenarios (ANOVA: d.f. = 5, $P < 0.001$), with lower values in scenarios A, B, and C and higher values in scenarios D, E, and especially F. No decadal trends were observed either in the past or in RCP2.6 scenarios. Under the RCP8.5 scenario, all phytoplankton profiles except F presented an increase of the fecundity but with very low slope values. A significant correlation was also found between the individual fecundity and the summer SST (except for the phytoplankton scenario F, see Table D.2).

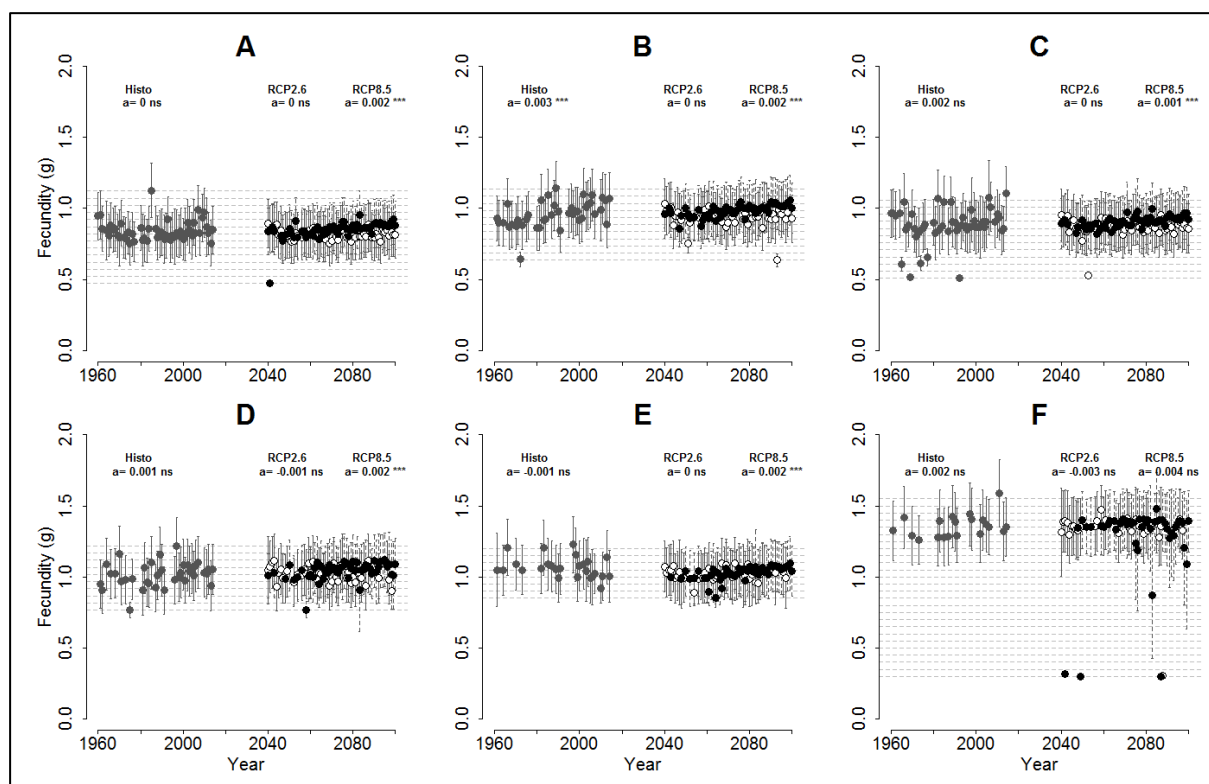


Figure 21: Fecundity of *C. gigas* simulated according to environmental scenarios. Grey dots: hindcasting results from 1960 to 2014, white and black dots: forecasting results from 2040 to 2100 under RCP2.6 and RCP8.5 scenarios, respectively. Results are given for the six phytoplankton profiles (A to F). The slope of the linear regression of fecundity over the entire period is given in each graph with its significance level (n.s. not significant, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$).

3.4. Discussion

This study was the first application of the oyster-DEB model in the Bay of Brest, the northernmost area in France where *C. gigas* currently forms massive biogenic reefs, some 40 years after its introduction in Europe for aquaculture purposes. Our objective was to identify when environmental conditions became more favorable for the reproductive success of this species (hindcasting approach) and what might be expected concerning its reproduction at the 2100 horizon (forecasting approach). We highlighted three major results: first, the unexpected complex coupling effect of phytoplankton dynamics and temperature cycle on the reproductive process; second, the progressive increase of spawning occurrences over time; and third, the potential phenological change in spawning date, especially under the RCP8.5 “business as usual” scenario.

3.4.1. Calibration of the oyster-DEB model in a new environment

Compared to the Bay of Bourgneuf (Thomas et al, 2016), where a similar model was applied, the Bay of Brest presents higher phytoplankton concentrations, especially during summer, leading to potential phenotypic plasticity to these local conditions (Dutertre et al., 2016). In order to apply the model to this new environment, some parameters were re-calibrated: two parameters implicated in feeding processes and two parameters implicated in spawning processes.

For feeding processes, the recalibration concerned the food half saturation coefficient (X_k) and the assimilation efficiency (κ_x). DEB models for filter-feeders commonly use a single value of assimilation independent of the quality/quantity of phytoplankton (e.g. Bernard et al., 2011; Thomas et al., 2016). However, many laboratory experiments have shown that assimilation efficiency is expected to vary according to phytoplankton ingested by oysters, both in terms of quality and quantity (e.g. Barillé et al., 1997; Robert et al., 2006). In case of high blooms, keeping κ_x constant systematically led to an overestimation of oyster growth in the Bay of Brest. Thus, we introduced a decreasing relationship of assimilation efficiency with phytoplankton concentration. As recently discussed for blue mussels (Picoche et al, 2014), *in situ* experiments concerning the dietary regime of oysters would be a real contribution to the improvement of this point in future studies.

Reproducing the spawning traits over the 6 years of monitoring, particularly the spawning dates, was a key step making it possible for us to study *C. gigas* phenology. Particular attention was therefore paid to the two values that are known to control spawning processes: the temperature threshold T_s and the gonado-somatic index (GSI). These two parameters are sufficient to roughly but simply capture all the environmental and endogenous factors that control spawning, as described initially by Sastry (1979). Considering a temperature threshold as a trigger for spawning is largely accepted for this species (e.g. Bernard et al., 2011; Cardoso et al., 2013). However, depending on its habitat, but also on the way water temperature is measured (whether or not this is high frequency, in phase with tidal cycle, etc.), values used for T_s can vary between 17°C (Castaños et al. 2009) and 20°C (Pouvreau et al. 2006). More recently, Thomas et al. (2016) used a 19°C threshold in their study. In hatcheries, technicians know that free-spawning events can occur for *C. gigas* if the water temperature in the tanks exceeds 18.5°C. To avoid accidental spawning in broodstock conditioning, they carefully maintain water temperature below 18°C. The calibration procedure for the Bay of Brest used in the present study gave a threshold value T_s of 18.7°C, which is very close to this empirical hatchery knowledge. Concerning the GSI, values generally vary between 0.40 and 0.60 in *Crassostrea gigas* according to previous studies (Kang et al., 2003; Cardoso et al., 2007). In the present study, we also found that spawning date predictions were sensitive to the GSI value, especially since this parameter is calculated as a ratio between two state variables. A single value of 0.47, for the whole 2009–2014 period, allowed the model to accurately capture the observed spawning dates in the Bay of Brest.

3.4.2. Further improvements

As in previous applications of the oyster DEB model (e.g. Bernard et al., 2011; Thomas et al., 2016), our model correctly mimics growth and reproduction patterns observed in the field in the environment of the Bay of Brest (Fig. 16). Simulated spawning dates were always within the observed ranges and the model was able to simulate the three categories of spawning observed: synchronous spawning (2009–2012), multiple spawning (2014) or no-spawning events (2013). Such a spawning strategy was suspected to occur in the field, but has remained difficult to demonstrate easily (see Bernard et al., 2016). Clearly, many discrepancies remain between the simulations and observations and many

of these could probably be explained by the simplifications made during our modeling strategy. For example, we reproduced part of the observed variability by considering 30 simulated individuals each year. However, except for their initial values (V , E , E_R), the individuals do not differ in terms of DEB parameters. Future work could include the introduction of variability in some key parameters to mimic potential genetic variability within the population (Gangnery et al., 2004).

Concerning the forecasting approach, using IPCC model outputs is supposedly the best way to obtain more realistic temperature dynamics under different climatic scenarios. However, regarding the phytoplankton scenarios, the method used here needs to be improved in future studies. After having considered several options and testing them, it appeared that using the 6 years of phytoplankton dynamics acquired from 2009 to 2014 as six different phytoplankton scenarios for past and future simulations was the best solution. Nevertheless, satisfactory models of phytoplankton dynamics at the regional scale are also currently being developed (e.g. Lévy et al., 2015; Niu et al., 2015). Of course, such models are strongly dependent on area characteristics and require accurate physical, biogeochemical, and biological data. Such models are not yet available for the Bay of Brest, but coupling our approach to these models will be a promising direction for further work.

3.4.3. Larger and earlier spawning in the future

Temperature is known to be a major driving factor for gametogenesis. It not only acts as a trigger for spawning but also as a “cumulative” function that controls gametogenesis (Sastry, 1979; Barber & Blake, 1991). This mechanism is taken into account in the oyster-DEB model as temperature controls all metabolic rates following the Arrhenius function. Here, for all phytoplankton scenarios tested, we have shown that the recent increase of seawater temperature promoted spawning events after 1995. Establishment of oysters in the Bay of Brest was temperature-limited prior to 1995, as has been demonstrated in other areas on the French Atlantic coast (Dutertre et al., 2010; Thomas et al., 2016). It also appeared from our forecasting approach that this phenomenon would be enhanced in the future under the RCP8.5 scenario, for which no-spawning events would completely disappear after 2070. Conversely, under the RCP2.6 scenario, their frequency would be maintained, or even increased, after 2070. Indeed, the RCP2.6 scenario would lead to a progressive return to “normal temperature values”

and spawning behavior obtained under this scenario after 2070 would be similar to that observed in the hindcasting analyses before 1995.

If the occurrence of spawning is guaranteed under warmer conditions, onset of spawning would also be affected. Over the 140-year period tested here (using RCP8.5), the spawning phenology of *C. gigas* would be significantly earlier under five of the six phytoplankton scenarios (A = -0.07 day y⁻¹, B = -0.05 day y⁻¹, C = -0.07 day y⁻¹, D = -0.34 day y⁻¹, and F = -1.00 day y⁻¹; Table D.1.1). This modeling result is in agreement with the existing literature. Studies on the reproductive phenology of terrestrial and aquatic species have often concluded that reproduction processes are advanced by rising temperatures (Parmesan & Yohe, 2003). Although there have been less studies focused specifically on marine invertebrates, they have led to the same conclusion. Martin & Planque (2006) showed for instance, in the English Channel, that the date of the first observation of zoeae was negatively correlated with increasing sea temperature. In a more southern location, the Bay of Bourgneuf, Thomas et al (2016) showed that the spawning date of *C. gigas* was advanced by 4 day y⁻¹ after the 1990s. Similarly, in the Wadden Sea, Philippart et al (2003) demonstrated that the spawning date of the bivalve *Macoma baltica* was earlier, with an average advancement of 0.44 day y⁻¹ since 1970 and a phenological advancement of 0.99 day y⁻¹ since 1985.

3.4.4. A question of timing: unexpected interactions between food and temperature

Although food availability and temperature have been well studied and are both known to regulate reproduction in marine invertebrates (e.g. Olive 1992, 1995; Reitzel et al. 2004), relatively little is understood about the temporal coupling effects of food variability and temperature seasonal cycle. It is assumed that a temperature threshold is the input signal for the spawning window and that phytoplankton is the driver that first impacts the growth of an individual and then allows (or not) the allocation of sufficient energy for the reproduction buffer. Starr et al. (1990) concluded that a major advantage of phytoplankton as a spawning cue is that it integrates various environmental parameters indicating favorable conditions for larval success. The influence of seasonal phytoplankton blooms on oyster reproduction is described in many studies (e.g. Mori, 1979; Deslous-Paoli, 1982; Ruíz et al.,

1992; Kang et al., 2000; Enriquez-Diaz et al., 2009), but not in terms of phasing with the seasonal temperature cycle. Such coupling effects were studied in more detail with a DEB approach by Bernard et al., 2011 and Thomas et al., 2016. Our study gives further insights into this complex coupling/phasing effect. To summarize the results obtained here, Table 6 provides an overview of all the hindcasting and forecasting simulations. According to the year, phytoplankton dynamics can be synchronized with the temperature annual cycle (cases of “Normal blooms”, scenarios A, B, C) or more desynchronized in the case of early blooms (scenario F) or late blooms (scenarios E, D). Such phasing/dephasing will control, to a certain extent, the type and the onset of spawning, ranging from the absence of spawning (NO) to potentially two spawning events during the summer (MS). This summary table also shows the trends according to climatic scenarios.

Tableau 6: Overview and summary of all results obtained through hindcasting and forecasting simulations concerning the spawning occurrence according to environmental conditions of phytoplankton (described in Table 1) and summer temperature (Cold: <13°C; Normal: <14°C; Hot: >14°C). Different phasing between phytoplankton seasonal blooms and temperature values (especially in early summer) gave different responses in terms of spawning events: no occurrence of spawning (NO), synchronous spawning (S, late to precocious), and multiple spawning events (MS).

		Level of the summer temperature		
Date of the bloom	Level of the bloom	Cold	Normal	Hot
Early	High (F)	NO (<1995 & RCP 2.6)	S (late) (RCP 2.6)	MS (precocious + late) (2014 & RCP 8.5)
Normal	Normal (A,B,C)	NO to S (late) (< 1995)	S (normal) (2010 / 2011)	S (precocious) (2009 & RCP 8.5)
Late	High (D,E)	NO (2013 & <1995)	S (late) (2012 & RCP 2.6)	S (precocious) to MS (RCP 8.5)

Modeling approaches of the primary production within the Bay of Brest (but also long-term mesocosms experiments) are now required to further study this question. The nature, onset, and amplitude of phytoplankton blooms are modified by global warming (e.g. Edwards & Richardson, 2004). For example, in the western Scheldt Estuary, an earlier bloom onset was reported with increasing temperature over the last 30 years (Kromkamp & Van Engeland, 2009). Mesocosms experiments also showed that the degree of response varies among taxonomic groups. For instance, spring blooms of

diatoms, which are a principal food source for oysters, are assumed to remain relatively fixed in time as they are dependent on light intensity, which is generally presumed as invariant with global warming (Sommer et al. 1986; Edwards & Richardson, 2004). Nevertheless, cloud cover is expected to increase with climate change (known as “global dimming”; Stanhill & Cohen, 2001; Liepert, 2002; Roderick & Farquhar, 2002). This “global dimming” could alter the timing and magnitude of phytoplankton blooms (Sommer et al. 2012; Winder et al. 2012), leading to potential mismatches. Temperature elevation has also been shown to have a strong negative influence on cell size and peak biomass of phytoplankton (Sommer et al. 2012; Winder et al. 2012). These studies, along with others (e.g. Moran et al. 2010; Hoegh Guldberg & Bruno, 2010), predict a gradual shift towards smaller primary producers and reduced productivity in a warmer ocean. Clearly, there is a number of mechanisms associated with climate change that may have an effect on the timing, quality, and magnitude of phytoplankton blooms and that may have direct consequences for the reproductive success of filter feeders. In the Bay of Brest, there was some evidence that the timing of phytoplankton blooming or phytoplankton peaks have already been modified and/or shifted (e.g. Cloern, 2001). However, these trends were not included, at the moment, in our phytoplankton scenarios. Such modifications should be taken into account in future studies.

3.5. Conclusion

Understanding the responses of species to climate change is one of the most pressing issues biologists face today. Here, by using a modeling tool (DEB model) coupled to IPCC scenarios, our study provides new insights into the reproductive responses of a common and widespread marine invertebrate, the Pacific oyster, with respect to global warming. We have demonstrated that the increase in seawater temperature has allowed more spawning events in the Bay of Brest since 1995 and that this phenomenon would be further enhanced in a warmer world (RCP8.5 scenario), in association with a progressively earlier onset of spawning. However, seawater temperature was not the only driving factor for changes in terms of spawning phenology. The potential variability in the seasonal pattern of phytoplankton blooms also played a predominant role. The phasing of phytoplankton seasonal blooms with the temperature seasonal cycle should lead to significant modifications in the reproductive pattern (no-spawning *versus* multiple spawning events), which may be decisive for the subsequent recruitment dynamics. Therefore, our results show that predicting temperature conditions in the future (IPCC scenarios) would not be sufficient to accurately predict the reproductive success of filter-feeding species. Further research focused on phytoplankton dynamics under different climate change scenarios is now required in the Bay of Brest, a remarkable phytoplankton-rich environment at the northern limit of *C. gigas* populations in France.

3.6. Acknowledgements

This research was funded by a grant from Brittany region and by the University of Western Brittany (UBO). The authors are grateful to the Ifremer staff of the RESCO and VELYGER networks, through which the field data were gathered (<https://wwz.ifremer.fr/velyger/Acces-aux-Donnees/Rade-de-Brest>).

Chapitre 4 : Nouvelles approches sur
l'étude du cycle de reproduction de deux
populations de coquille Saint-Jacques en
Bretagne (France)

Ce deuxième article, intitulé « New insights into the reproductive cycle of two Great Scallop populations in Brittany (France) using a DEB modelling approach », fut corédigé par moi-même, les chercheurs Stéphane Pouvreau, Laure Pecquerie, Aude Leynaert et Yves-Marie Paulet ainsi que le docteur Romain Lavaud. Soumise au journal *Journal of Sea Research* en Janvier 2018, la version présentée ici fut acceptée pour publication après modifications majeures puis mineures en Septembre 2018.

New insights into the reproductive cycle of two Great Scallop populations in Brittany (France) using a DEB modelling approach

Méline Gourault^{1*}, Romain Lavaud², Aude Leynaert³, Laure Pecquerie³, Yves-Marie Paulet³,
Stéphane Pouvreau¹

¹ Ifremer, Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), 29840 Argenton-en-Landunvez, France

² Fisheries and Oceans Canada, Moncton, NB, E1C 9B6, Canada

³ Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UBO, CNRS, IRD, Ifremer, Plouzané, France

*Corresponding author. Address: Site Ifremer Argenton, 11 Presqu'île du Vivier, 29840 Argenton-en-Landunvez, France. Tel.: +33 06 33 16 79 91; E-mail address: melaine.gourault@gmail.com (M. Gourault).

Highlights:

- We aimed at better understanding and quantifying the effect of environmental variables (temperature and food sources) on the reproduction variability of the Great Scallop *Pecten maximus* in Brittany.
- We improved an existing scallop-DEB model at two different levels, by adding a new food source and a more detailed reproduction module.
- We compared reproductive traits of the Great Scallop in two Brittany locations for the period 1998-2003 and we made forecasts at the 2100 horizon within a context of ocean warming.
- We evidenced two different effects of the increase of seawater temperature depending on the location: a most efficient autumnal last spawning in the Bay of Brest and an earlier onset of spawning in the Bay of Saint-Brieuc.

Abstract

The present study aimed to improve understanding of the environmental conditions influencing the reproductive cycle of the great scallop *Pecten maximus* in two locations in Brittany (France). We also evaluated potential consequences of future climate change for reproductive success in each site.

We simulated reproductive traits (spawning occurrences and synchronicity among individuals) of *P. maximus*, using an existing Dynamic Energy Budget (DEB) model. To validate and test the model, we used biological and environmental datasets available for the Bay of Brest (West Brittany, France) between 1998 and 2003. We also applied the scallop DEB model in the Bay of Saint-Brieuc (North Brittany, France) for the same period (1998–2003) to compare the reproductive cycle in different environmental conditions. In order to accurately model the *P. maximus* reproductive cycle we improved the scallop DEB model in two ways: through (1) energy acquisition, by incorporating microphytobenthos as a new food source; and (2) the reproductive process, by adding a new state variable dedicated to the gamete production. Finally, we explored the effects of two contrasting IPCC climate scenarios (RCP2.6 and RCP8.5) on the reproductive cycle of *P. maximus* in these two areas at the 2100 horizon.

In the Bay of Brest, the simulated reproductive cycle was in agreement with field observations. The model reproduced three main spawning events every year (between May and September) and asynchronicity in the timing of spawning between individuals. In the Bay of Saint-Brieuc, only two summer spawning events (in July and August) were simulated, with a higher synchronicity between individuals. Environmental conditions (temperature and food sources) were sufficient to explain this well-known geographic difference in the reproductive strategy of *P. maximus*. Regarding the forecasting approach, the model showed that, under a warm scenario (RCP8.5), autumnal spawning would be enhanced at the 2100 horizon with an increase of seawater temperature in the Bay of Brest, whatever the food source conditions. In the Bay of Saint-Brieuc, warmer temperatures may impact reproductive phenology through an earlier onset of spawning by 20 to 44 days depending on the year.

Keywords: *Pecten maximus*, DEB theory, reproduction cycle, IPCC scenarios, Bay of Brest, Bay of Saint-Brieuc

4.1. Introduction

The great scallop, *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758) inhabits many sublittoral environments along Northeast Atlantic coasts from northern Norway to the Iberian Peninsula (Ansell et al., 1991). In France, the species is particularly abundant along the coast of northern Brittany, where it sustains one of the most important French commercial fisheries both in terms of landings and of socio-economic value (more than 300 fishing boats; ICES, 2015). The main fishing areas are located in the Bay of Brest, connected to the Iroise Sea, and in the Bay of Saint-Brieuc, open to the English Channel (Fig. 1). While some of the highest scallop densities are found in the Bay of Saint-Brieuc, in part due to sustainable exploitation measures, the scallop stock in the Bay of Brest is lower and highly dependent on hatchery produced spat since 1983.

From a biological point of view, scallops, like most other bivalves, are filter feeders and consume phytoplankton. However, since they live settled into the surface layer of the bottom, they are also thought to use the epibenthic layer as an important food source (see review in Shumway, 1990). Concerning the reproductive cycle, *P. maximus* is a functional hermaphrodite species, it has a pelagic larval stage during approximately one month after fertilization, switching to a benthic life after metamorphosis. Its reproductive strategy is more surprising as its spawning period varies according to the geographical location of the population (see review by Gosling (2004)) There can be between one major summer spawning and more than three spawnings in the period from spring to early autumn. At a small regional scale, geographical differences can be very marked: scallops from the Bay of Brest show low inter-individual synchronism, with multiple partial spawnings from early spring to autumn and almost no resting stage, whereas the population from the Bay of St-Brieuc is almost synchronous, with one or two major spawnings over a short period (July-August), with a sexual rest stage then observed in autumn and winter (e.g. Devauchelle and Mingant, 1991; Paulet et al., 1997).

A major part of this phenotypic variability has been attributed to differences in environmental conditions such as food sources, temperature and photoperiod, which are known to influence gametogenesis and fecundity in marine invertebrates. For example, Claereboudt and Himmelman (1996) showed that an increase in temperature and food availability increased reproductive effort in *Placopecten*

magellanicus. In *P. maximus*, quantity and quality of food sources also have an impact on hatching rate (Soudant et al., 1996), and laboratory experiments showed that spring conditions (regular increase of temperature and photoperiod) favoured gonad growth, whereas winter conditions (regular decrease of temperature and daylight duration) were associated with somatic growth of the adductor muscle and digestive gland (Saout et al., 1999; Lorrain et al., 2002). More recently, Chauvaud et al., (2012) and Lavaud et al. (2014) have proposed complementary approaches to quantitatively evaluate effects on environmental factors on growth and reproduction of scallops. However, the relative importance of these variables remains difficult to disentangle, especially under natural conditions.

Climate models and observations to date indicate that the Earth will warm between two (IPCC scenario RCP2.6) and six degrees Celsius (IPCC scenario RCP8.5) over the next century, depending on how fast carbon dioxide emissions increase. The ocean absorbs most of this excess heat, leading to rising seawater temperatures (e.g., IPCC, 2014; Appendix A). Increasing ocean temperatures will deeply affect marine species and ecosystems. Understanding the potential effects of climate change on the timing of life-history events such as the onset of gametogenesis, spawning, hatching and larval metamorphosis is important for benthic ecology but also for aquaculture and fisheries production. The phenology of these key life-history events has been investigated in several ecosystems and in many species (e.g., Beukema et al., 2009; Menge et al., 2009; Shephard et al., 2010; Valdizan et al., 2011; Morgan et al., 2013), although these studies often had limited spatial and/or temporal resolution. Mechanistic modelling provides a complementary tool to analyse climate effects on life-history traits, identify interactions between multiple stressors, and make predictions about future condition scenarios at a larger spatiotemporal scale. In recent decades, bivalve growth and reproduction have been successfully modelled (e.g. Bernard et al., 2011; Thomas et al., 2016; Montalto et al., 2017; Gourault et al., 2018, this issue) using mechanistic models based on Dynamic Energy Budget theory (DEB; Kooijman, 2010). This theory makes it possible to quantify the energy flows within an individual from ingestion to maintenance, growth, development, and reproduction in relation to environmental conditions.

In this context, the present study aims to improve understanding of the environmental factors influencing the reproductive cycle of *P. maximus* using a DEB model and the potential effects of climate

change on the reproductive activity of this species. Our work is based on an existing DEB model developed for the great scallop in the Bay of Brest (Lavaud et al. 2014) that we then improved by adding detail on the reproductive processes. To evaluate the ability of the model to simulate reproductive processes under various conditions, we tested it over six years in the Bay of Brest (1998–2003) and in the two main locations hosting scallop populations in Brittany: the Bay of Brest and the Bay of Saint-Brieuc. In a second step, using two IPCC climate scenarios at the 2100 horizon, we examined the potential consequences of future climate change on the reproductive activity of this emblematic species in each of the two sites.

4.2. Material and Methods

4.2.1. Study sites

The Bay of Brest is a semi-enclosed coastal ecosystem located in western Brittany, France, connected to the Atlantic Ocean by a deep narrow strait. The bay itself covers an area of nearly 180 km², with an average depth of 8 m. Two rivers flow into the bay: the Elorn (watershed of 402 km²) and the Aulne (watershed of 1842 km²) (Fig. 22). Temperature and phytoplankton concentration are continuously monitored at two locations in the Bay: Lanvéoc station in the southern part of the Bay (data provided by the REPHY network - Phytoplankton and Phycotoxin monitoring Network, Ifremer, e.g. Belin et al., 2017) and Sainte-Anne station in the north-western part (data provided by the SOMLIT - “*Service d’Observation en Milieu Littoral*”, INSU-CNRS, Brest). Lanvéoc station (48°29’ N, 04°46’ W; Fig. 22) has a depth range of 6 to 9 m at lowest spring tides and a bottom composed of sandy mud, with broken shells and pebbles. Sainte-Anne station is located at the entrance to the Bay of Brest (48°21’ N, 04°33’ W; Fig. 22).

The Bay of Saint-Brieuc is located in northern Brittany (France), 150 km from the Bay of Brest (48°32’N, 02°40’W; Fig. 22), in the western part of the English Channel. This bay of 800 km² harbours a large wild scallop population in its inshore shallow waters (≤ 30 m). It is subject to an extreme tidal regime with a tidal range between 4 m at neap tides and nearly 13 m during spring tides. Seawater temperature and phytoplankton concentration are monitored at the Bréhat station located in the western part of the bay (Fig. 22).

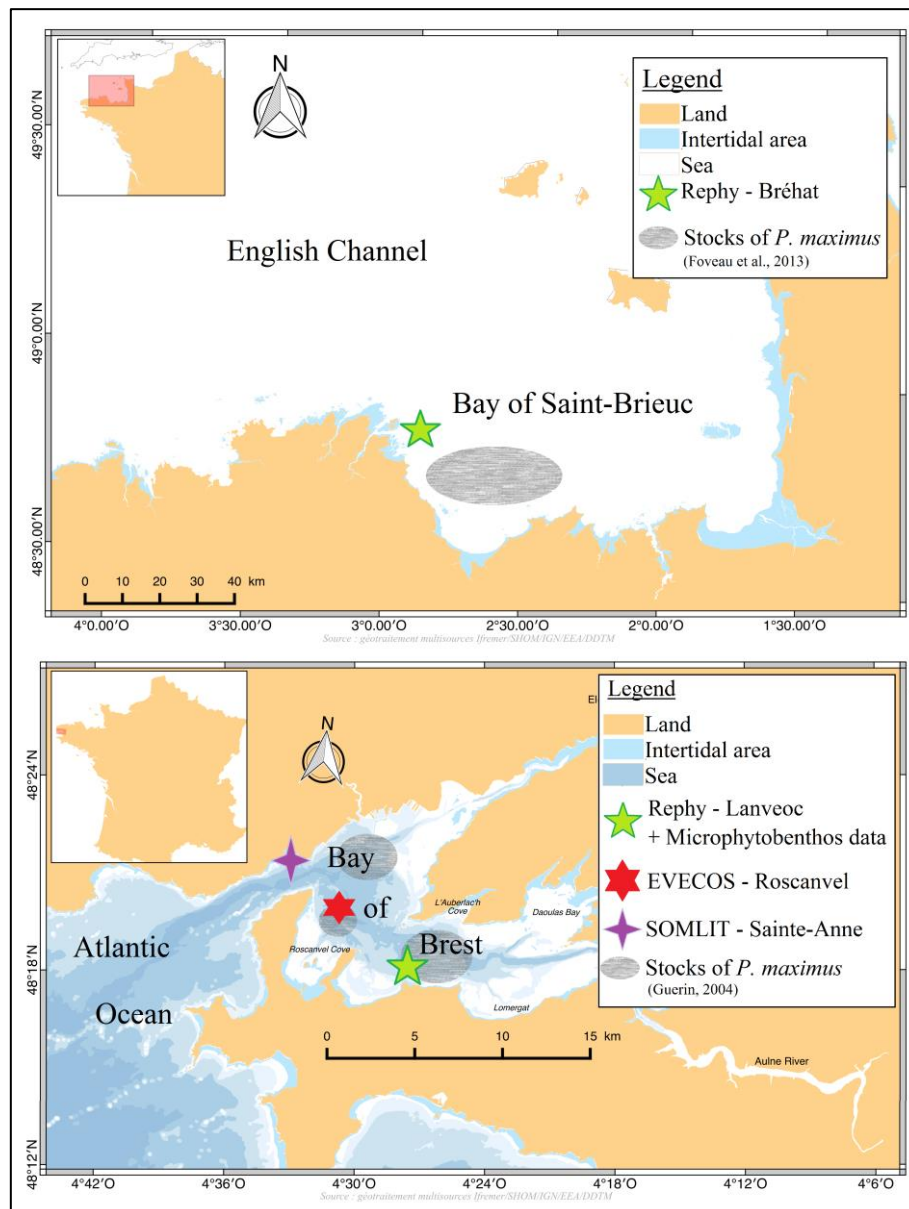


Figure 22: Maps of the two study sites, the Bay of Saint-Brieuc and the Bay of Brest, showing the position of the bimonthly great scallop monitoring area of (EVECOS) and the three environmental monitoring sites: the REPHY stations at Lanvéoc and Bréhat and the SOMLIT station at Sainte-Anne

4.2.2. Scallop biological data

Scallop growth and reproduction were monitored from 1998 to 2003 at Roscanvel in the west of the Bay of Brest ($48^{\circ}20' N$, $04^{\circ}30' W$; Fig. 22). This site, known to host the highest density of *P. maximus* in the bay, is characterized by mixed sandy and silty sediments. It was integrated into a multi-annual monitoring network (EVECOS database provided by the "Observatoire Marin de l'IUEM, Brest, France"). A sample of 20 adult scallops (3 years old) was collected by dredging on a biweekly to monthly basis in 30-m deep waters. The scallops were brought back to the laboratory where the muscle, gonads

and digestive gland were dissected out. Total wet flesh mass and total dry flesh mass (DFM) of each organ were measured for each individual. In order to compare masses obtained for different sized scallops, dry mass was standardized following the formula of Bayne et al. (1987):

$$W_r = \left(\frac{L_r}{L_m}\right)^3 W_m$$

where W_r is the standardized mass of an individual of standard shell height L_r and W_m is the measured mass of an individual of measured shell height L_m . Length and mean daily shell growth rate (DSGR) were measured according to the method proposed by Chauvaud et al. (2012) (see Lavaud et al. 2014 for more detailed information on these data).

Additionally, four additional *P. maximus* reproductive cycle traits were recorded through EVECOS monitoring: the onset of gametogenesis, the number and timing of each main spawning within the reproductive season and the reproductive investment (DFM difference before and after spawning).

4.2.3. The scallop DEB model

The scallop DEB model was derived from the standard DEB model described by Kooijman (2010) and first applied to *P. maximus* by Lavaud et al. (2014). The DEB model is a mechanistic model that describes the dynamics of three state variables: E, the energy in reserve, V, the volume of structure, and E_R , the energy allocated to development and reproduction. To improve the accuracy with which DEB models model reproductive activity, Bernard et al. (2011) refined the processes of energy allocation to gametogenesis and resorption in the model, such that a fourth state variable, E_{GO} , the energy in gametes, was added to the existing scallop DEB model (Fig. 23). Briefly, the model can be explained as follows: the reserve mobilization rate, \dot{p}_{C1} , is divided into two parts. A first constant fraction, κ , is allocated to structural growth and maintenance and the remainder, $1-\kappa$, is allocated to development (in juveniles), reproduction (in adults) and maturity maintenance. Energy allocation to gonad construction is modelled through the gamete mobilization rate, \dot{p}_{C2} . Priority in energy allocation is always given to maintenance costs: \dot{p}_{M1} for maturity maintenance and \dot{p}_J for somatic maintenance. During starvation periods, the gametogenesis flux is re-allocated to somatic and maturity maintenance through secondary maintenance, \dot{p}_{M2} . If \dot{p}_{M2} does not provide enough energy to cover all maintenance costs, the gamete

resorption rate, \dot{p}_{L2} , is activated. In case of extreme starvation, structure can be broken down at the rate \dot{p}_{L1} . The corresponding set of equations can be found in Gourault et al. (2018).

Regarding food assimilation, a classical scaled functional response (Holling type II) is generally calculated in the model (Kooijman, 2010), using one food source (for bivalves, this essentially consists of phytoplankton cells). However, many studies focusing on modelling the energy dynamics of filter feeders have shown the need and benefit of adding a second food source to improve the food proxy (Alunno-Bruscia et al, 2011; Bernard et al., 2011; Saraiva et al., 2011). Lavaud et al. (2014) included the Synthesizing Units (SUs) concept (Kooijman, 2010; Saraiva et al. 2011) into the scallop DEB model to consider selection of particles based on their size and/or quality. The equations for the SU concept can be found in Lavaud et al. (2014).

In this study we compared the previous model of Lavaud et al. (2014), hereafter referred to as “Mod-1”, with our DEB model (with the extra state variable E_{GO}), hereafter referred to as “Mod-2” (Table 7). Two versions of the Mod-2 model were used in order to test different food sources in the model: (1) phytoplankton as a first food proxy and particulate organic matter (POM) as a second food proxy (Mod-2A) and (2) a mix of microphytobenthos and phytoplankton as a first food proxy and POM as a second food proxy (Mod-2B). All the model parameters are given in Table 2. Simulations were performed using R software (3.3.3 version).

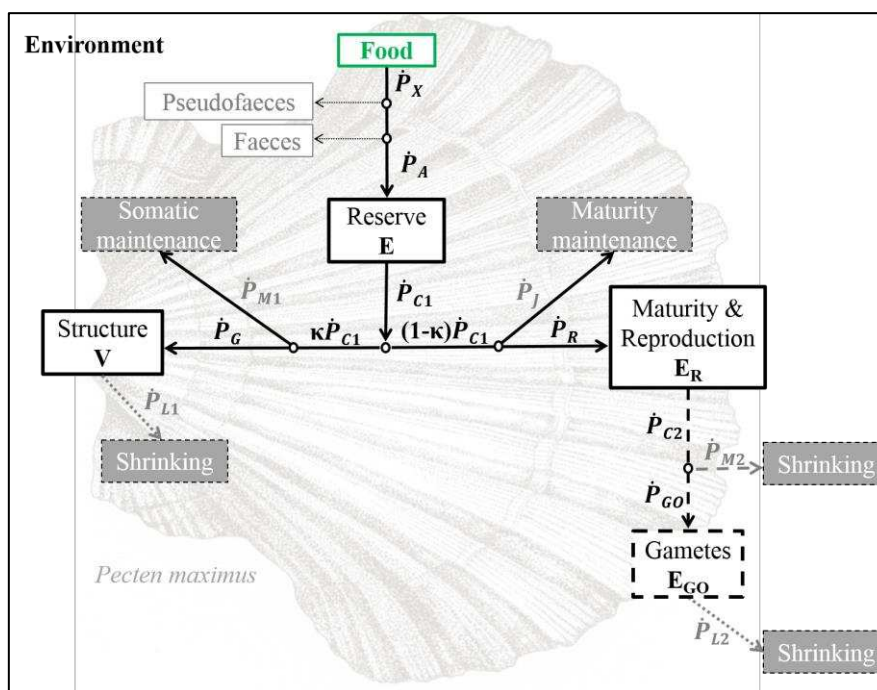


Figure 23: Schema of the *P. maximus* DEB model with four state variables adapted from Bernard et al. 2011 (Mod-2). Sources of energy to pay for somatic maintenance during prolonged starvation are indicated by grey dotted arrows. Modifications of the standard DEB model (3 state variables; Mod-1) are represented by dashed arrows for \dot{P}_{C2} , \dot{P}_{GO} , \dot{P}_{M2} and \dot{P}_{L2}

Table 7: The three scallop DEB models tested in this study (a data only available for the Bay of Brest, b data available for the Bay of Brest and Bay of Saint-Brieuc).

	Mod-1 (Lavaud et al., 2014)	Mod-2A	Mod-2B
State variables	V, E, E _R	V, E, E _R , E _{GO}	V, E, E _R , E _{GO}
X-type food	Phytoplankton ^b	Phytoplankton ^b	Phytoplankton ^b + Microphytobenthos ^a
Y-type food	POM ^a	POM ^a	POM ^a

4.2.4. Model calibration

The model was calibrated with field data observed over the 1998–2003 period in the Bay of Brest. Model parameters (Table 7) were mostly taken from Lavaud et al. (2014), but some parameters were recalibrated for this study. First, we set a new value for the ultimate shell length L_{∞} (i.e., the maximum observed length reached in optimal condition i.e. $f = 1$) at 20 cm instead of 12 cm. Some field studies have shown that adult scallops can reach 16 cm in the most favourable conditions (Mason, 1957;

Chauvaud et al., 2012), so we set $L_{w\infty}$ above this value. According to DEB theory, $L_{w\infty}$ is calculated through the following equation:

$$L_{w\infty} = f \frac{L_m}{\delta_M} = f \frac{\left(\frac{\kappa \{ \dot{p}_{Am} \}}{[\dot{p}_M]} \right)}{\delta_M}$$

where $\{ \dot{p}_{Am} \}$ is the maximum surface specific assimilation, $[\dot{p}_M]$ is the volume-specific maintenance costs, κ is the allocation fraction to growth and maintenance and δ_M is the shape coefficient. We modified the values of κ , $\{ \dot{p}_{Am} \}$ and $[\dot{p}_M]$, while keeping $\delta_M = 0.36$. We estimated the values of $\{ \dot{p}_{Am} \}$ from Strohmeier et al. (2009) and a known value of $[\dot{p}_M]$ at the same reference temperature (Emmery, 2008). Therefore, we were able to recalculate $\kappa = 0.38$.

To account for variability in the initial conditions between individuals, we simulated 20 individuals in each scenario (i.e., 20 different individual growth trajectories) by setting 20 different initial conditions of size and weight (i.e., first sampling of the year from EVECOS monitoring). Initial values for the four state variables (E , V , E_R and E_{GO}) were calculated using the equations given in Table 8 from the measurements obtained in the first sampling of the year. Individual growth simulations were then pooled together to compute average growth patterns and standard deviation.

Three parameters control spawning in our model: the gonado-somatic ratio GSI, photoperiod and phytoplankton concentration. Threshold values for each of these three parameters were set as follows: GSI = 15% (estimated according to biological data from EVECOS monitoring), photoperiod (Photo) = 14 hours (spawning is possible only if the daylength is above 14 h; Saout et al., 1999) and a phytoplankton concentration threshold (Phyto) = $2.50 \cdot 10^5 \text{ cell L}^{-1}$ (average value corresponding to the beginning of a spring bloom; Paulet et al., 1997). In contrast to Lavaud et al. (2014), we calculated the GSI as the ratio between dry gonad mass and DFM, rather than as the ratio between wet gonad weight and cubic length. To assess the reproductive effort, individual DFM loss was estimated as the difference between individual DFM before and after spawning. Because spawning is mostly partial in *P. maximus*, 85% of the energy stored in E_{GO} was released as gametes at spawning and the remaining 15% was kept in the buffer for a potential subsequent spawning if environmental conditions remained optimal until

winter. If conditions deteriorated, energy stored in the reproduction buffer was then used for the maintenance.

Field studies conducted in the Bay of Saint-Brieuc in the 1980s (e.g. Paulet et al., 1988) showed that phytoplankton blooms were much lower in this bay compared with the Bay of Brest. Over the 1998–2003 period, maximum phytoplankton concentrations in the Bay of Saint-Brieuc were always below the phytoplankton concentration threshold set for Bay of Brest. Therefore, we hypothesised that phytoplankton concentration might not be relevant for triggering spawning in this more oligotrophic bay. Consequently, we added a temperature criterion based on the findings of Fifas (2004), who observed a temperature threshold of 16°C for spawning in the Bay of Saint-Brieuc.

Table 8: List of the parameters implemented in the scallop DEB model. All rate parameters are given at $T_I = 15^\circ\text{C}$ ($= 288.15\text{ K}$).

Description	Symbol	Value	Units	Reference
Biological parameters				
Shape coefficient	δ_M	0.36	-	Lavaud et al. (2014)
Length at puberty (reproductive maturity)	L_p	4	cm	Lavaud et al. (2014)
Food assimilation				
Radius of X-type particle	r_X	15	μm	Lavaud et al. (2014)
Radius of Y-type particle	r_Y	15	μm	Lavaud et al. (2014)
Yield of reserve on X-type particle	y_{EX}	0.7	-	Lavaud et al. (2014)
Yield of reserve on Y-type particle	y_{EY}	0.4	-	Lavaud et al. (2014)
Max. specific filtration rate of X-type particle	\dot{F}_{Xm}	6	$\text{J d}^{-1} \text{cm}^2$	this study
Max. specific filtration rate of Y-type particle	\dot{F}_{Ym}	2	$\text{J d}^{-1} \text{cm}^2$	Lavaud et al. (2014)
Mol. weight of X-type particle	w_X	26.95	g mol^{-1}	Lavaud et al. (2014)
Mol. weight of Y-type particle	w_Y	25.4	g mol^{-1}	Lavaud et al. (2014)
Reserve parameters				
Volume-specific maintenance costs	$[\dot{p}_M]$	24	$\text{J cm}^{-3} \text{d}^{-1}$	Emmery (2008)
Energy conductance	\dot{v}	0.183	cm d^{-1}	Van der Veer (2006)
Energy content of 1 g (dry weight) of reserve	ρ_E	19849	J g^{-1}	Lavaud et al. (2014)
Molecular weight of reserve	w_E	23.9	g mol^{-1}	Lavaud et al. (2014)
Structure parameters				
Volume specific cost of growth	$[E_G]$	2959	J cm^{-3}	Lavaud et al. (2014)
Allocation fraction to growth and maintenance	κ	0.38	-	this study
Density of structure	d_V	0.12	g cm^{-3}	Lavaud et al. (2014)
Energy content of 1 g (dry weight) of structure	ρ_V	19849	J g^{-1}	Lavaud et al. (2014)
Yield of structure tissue used for maintenance	Y_{L1}	1	-	Bernard et al. (2011)
Reproduction parameters				
Reproduction efficiency	κ_{Go}	0.70	-	this study
Density of gonad	d_{Go}	0.276	g cm^{-3}	this study
Yield of gonad tissue used for maintenance	Y_{L2}	1	-	Bernard et al. (2011)
Energy content of 1 g of gonad	ρ_{Go}	21630	J g^{-1}	Bernard et al. (2011)
Temperature threshold for spawning	T_S	16	$^\circ\text{C}$	this study
Gonado-somatic index threshold for spawning	GSI	0.15	-	this study
Temperature effect				
Arrhenius temperature	$T_{\Delta T_A}$	8990	K	Lavaud et al. (2014)
Lower boundary tolerance range	T_L	273.15	K	Lavaud et al. (2014)
Arrhenius temperature for lower boundary	T_{AL}	50000	K	Lavaud et al. (2014)

Tableau 9 : Initial state variables of the scallop DEB model. Values vary for each of the 20 individuals simulated, according to their initial length and initial dry flesh mass.

Initial conditions	Symbol	Equation	Units
Initial length	L_0	<i>Observed measurements in the first sampling of the year</i>	cm
Initial dry flesh mass	W_{d0}		g
Initial structure	V_0	$= (\delta_M L_0)^3$	cm ³
Initial reserve	E_0	$= f [E_m] V_0$	J
Initial gametes	E_{GO0}	$= \frac{(W_{d0} \times \rho_{GO})}{\kappa_{GO}}$	J
Initial reproduction	E_{R0}	$= \rho_E (W_{d0} - V_0 d_V) - E_0 - E_{GO0}$	J

4.2.5. Environmental forcing

a) Field data

The environmental variables used as forcing variables in the model are presented in Fig. 24. Three food proxies considered as the main food sources for scallops (e.g. Lorrain et al., 2002; Marchais, 2014) were monitored for our model in the Lanvéoc area (Fig. 22): particulate organic matter (POM, expressed initially in mg. L⁻¹ but transformed *a posteriori* to particles L⁻¹), phytoplankton concentration (in cell L⁻¹) and microphytobenthos concentration (also converted to cell L⁻¹). Microphytobenthos concentration was provided by the IUEM (*Institut Universitaire Européen de la Mer*) observatory (Leynaert, pers. comm.). As microphytobenthos concentration was not available for the studied period (1998–2003), we used a mean annual microphytobenthos profile that we applied for each year from 1998 to 2003 (Fig. 24b). POM data (in mg L⁻¹) were transformed into the number of particles per litre considering each particle to have an average diameter of 30 µm (weight = 1.4 10⁻⁵ g; density = 1) (Lavaud et al. 2014).

Weekly bottom temperatures were measured at Sainte-Anne from 1998 until 2003 by the SOMLIT monitoring network (Fig. 24a). Phytoplankton data and surface seawater temperature in the Bay of Saint-Brieuc from 1998 to 2003 were available from the REPHY monitoring network (Fig. 24c). All these environmental measurements were linearly interpolated to fit the daily time step of the simulations.

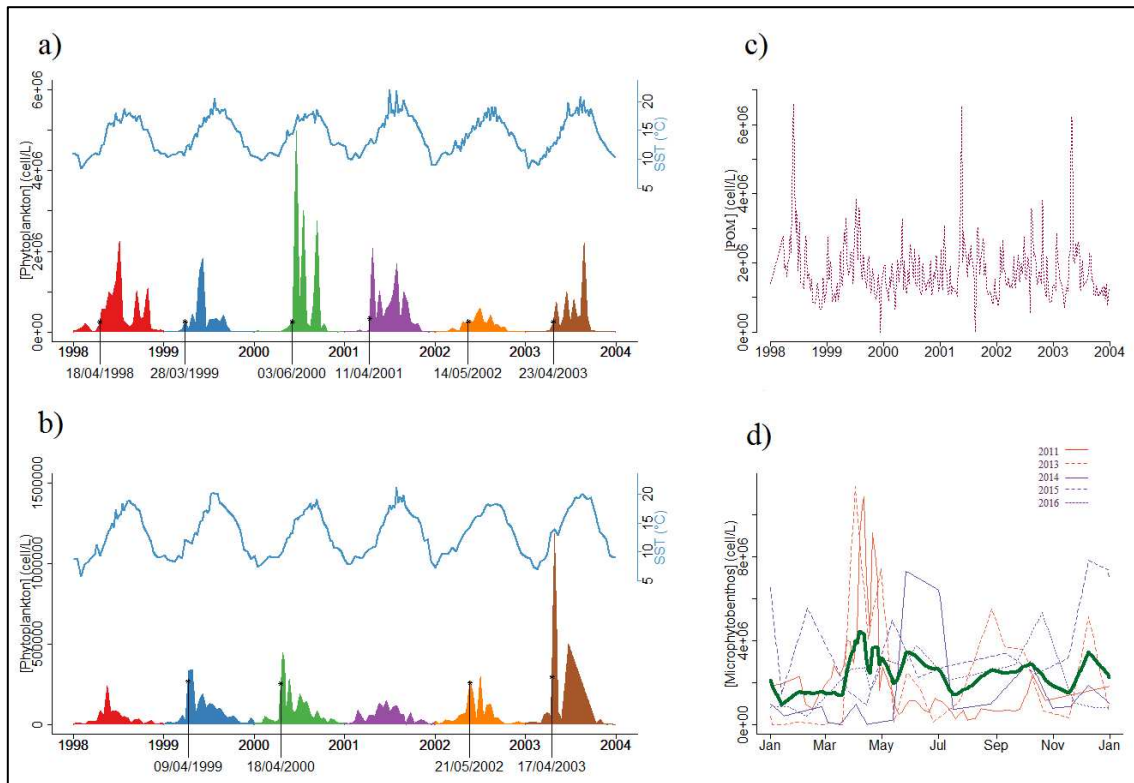


Figure 24: Environmental forcing from 1998 to 2003 in (a,c,d) the Bay of Brest (Lanvéoc station) and (b) Bay of Saint-Brieuc (Saint-Pol station) used for the DEB model simulations. (a,b) phytoplankton concentration (one colour per year; cell/L) and seawater surface temperature (SST, light blue line; °C). The dates on x-axis indicate the time, each year, when the phytoplankton concentration threshold for spawning was reached (2.50105 cell/L). (c) Particulate Organic Matter concentration (POM, magenta line; cell/L) measured in the Bay of Brest. (d) Microphytobenthos concentration measured in 2011 and from 2013 to 2016 in the Bay of Brest. Mean microphytobenthos concentration is shown by a green line.

b) Climatic scenarios and forecasting approach

In order to study the potential effect of climate change on the reproductive cycle of *P. maximus*, we used monthly time series of predicted atmospheric temperature (T_{Atm}) from the RCP2.6 (i.e., an increase of 0.3 to 1.7°C) and RCP8.5 scenarios (a drastic increase of 2.6 to 4.8°C) from 2040 to 2100 (IPCC Representative Concentration Pathways, Appendix C). For each scenario, we converted T_{Atm} into SST by using linear regressions according to the following equation:

$$SST = a \times T_{Atm} + b$$

where a is a coefficient that estimates the determination coefficient, b is a coefficient that represents the intercept (Fig. 25). To the best of our knowledge, no phytoplankton models or projections are currently available for our sites. Therefore, we used the previously recorded time series of phytoplankton, POM

and microphytobenthos in the Bay of Brest from 1988 to 2003 (see previous paragraph) as potential conditions in future scenarios (letters A to F were used to refer to the phytoplankton concentrations observed from 1998 to 2003, respectively).

We analysed patterns in reproductive activity in the simulations performed under the RCP2.6 and RCP8.5 scenarios. In each case, $6 \times 20 = 120$ individual trajectories were simulated, with initial conditions corresponding to initial L and DFM of a representative set of individuals sampled during the 6-year monitoring program (see Scallop data in the results section).

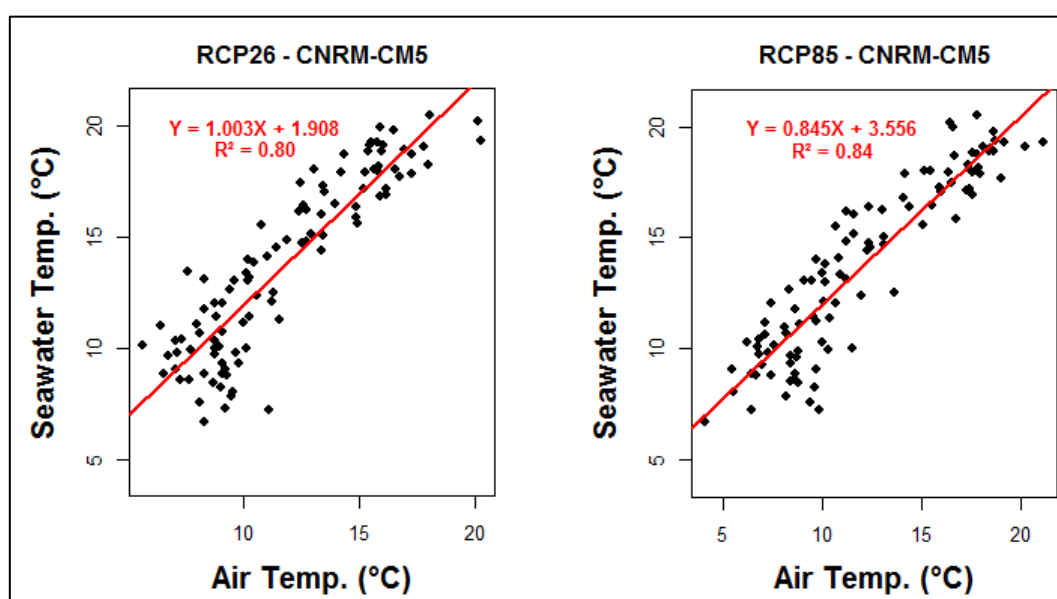


Figure 25: Relations between monthly air temperature from the RCP scenarios and monthly seawater temperature in the Bay of Brest (from 2006 to 2014): on the left, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP2.6 scenario with the CNRM-CM5 model; on the right, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP8.5 scenario with the CNRM-CM5 model.

4.2.6. Statistical analysis

To evaluate the best fit, mean simulations for each model (Mod-1, Mod-2A and Mod-2B) and mean observed data were compared using a Taylor diagram. This diagram provides a statistical summary of the agreement between a reference (observed data) and modelling results (Taylor, 2001). Three statistical measures are presented in the Taylor diagram: the centred root mean square (RMS) difference, normalized standard deviation, and Pearson's correlation coefficient. All statistical analyses were conducted in R version 3.3.3 (R Core Team, 2017).

4.3. Results

4.3.1. Contrasted environmental forcing conditions in the two study sites

Between 1998 and 2003, sea surface temperatures (SST) in the Bay of Brest reached a minimum of 8.3°C in February 1998 and a maximum of 22.1°C in July 2001 (Fig 24a). The overall annual mean was $14.0 \pm 0.3^\circ\text{C}$. The warmest year was 2001, with a yearly mean temperature of 14.5°C. This year also had the warmest summer, with a mean temperature of 18.4°C. The coldest year was 1998, with a yearly mean temperature of 13.7°C. The coldest summer was 2000, with a mean temperature of 16.9°C. Phytoplankton concentration from 1998 to 2003 averaged 328,000 cell/L per year, with an intra-annual SD of 135,000 cell/L. Phytoplankton concentration showed a seasonal pattern, with maximum values in spring and summer and minimum values in winter (Fig 24a). The magnitude and timing of spring and summer blooms showed high inter-annual variability. For example, the spring bloom reached 5,000,000 cell/L in 2000, but the maximum phytoplankton concentration recorded in 2002 was 600,000 cell/L. The bloom onset date also differed among years. The first bloom observed in 2000 (30,000 cell/L) occurred on 20 January, while it was observed on 25 February in 1998 (206,000 cell/L).

The POM concentration showed similar patterns over the study period (Fig. 24a). However, larger peaks were observed in 1998, 2001 and 2003, at about 6,460,000 particles L^{-1} , compared with lower values of 3,640,000 particles L^{-1} in 1999, 2000 and 2002.

Microphytobenthos concentration showed two seasonal trends (Fig. 24b). The first pattern was observed in 2011 and 2013 with a large peak in spring and two smaller peaks in autumn and winter. The second pattern, observed in 2014, 2015, and 2016, showed a peak in early summer and two smaller ones in autumn and winter. The smallest number of microphytobenthic species ($n = 22$) were identified in 2011 and a maximum of 67 species were identified in 2016. For the rest of the study, we used a mean profile of microphytobenthos computed by taking the average of all these observations (Fig. 24d).

In the Bay of Saint-Brieuc, SST fluctuated between a minimum of 5.8°C in February 1998 and a maximum of 21.2°C in July 2001 (Fig. 24b), thus showing a greater range of variation than the Bay of Brest. The average SST was $12.6 \pm 0.5^\circ\text{C}$. The warmest year was 2003 with a mean temperature of

13.6°C. This year also had the warmest summer with a mean temperature of 18.4°C. As in the Bay of Brest, the coldest year was 1998, with a mean temperature of 12.6°C, and 2000 was the coldest summer, with a mean temperature of 16.5°C.

Phytoplankton concentrations were maximal in spring and summer and minimal in winter (Fig 24b). The annual phytoplankton concentration from 1998 to 2003 averaged $40,764 \pm 4,990$ cell L⁻¹. Bloom intensities were lower than in the Bay of Brest, but the magnitude and timing appeared quite different from year to year. For example, the 2003 spring bloom peaked at 1,187,000 cell L⁻¹, while only reaching 150,000 cell L⁻¹ in 2001. The earliest first bloom was observed in 1999, on April 1 (114,000 cell L⁻¹), while the latest was observed in 2001, on May 14 (103,000 cell L⁻¹).

4.3.2. Comparing the DEB models

Simulations of dry flesh mass using model Mod-2A fitted the observations better than simulations from Mod-1 (Fig. 26). The addition of the fourth state variable E_{G_0} seemed to improve prediction of spawning events. Spawning events can be identified on each curve by a sharp decline in DFM. The spawning period was more pronounced using Mod-2A than with Mod-1. For example, under Mod-1, the first spawning occurred on May 11 in 1999 whereas it appeared March 28 under Mod-2A. However, neither model successfully reproduced the observed increase in DFM from March to May. On average, the difference between observed and simulated DFM values from January to May was ± 0.39 g under Mod-1 and ± 0.95 g under Mod-2A. DFM modelled using Mod-2B was more accurate and the increase of DFM in spring fitted the observed data well (± 0.09 g of difference). Similarly to Mod-2A, the spawning period was longer and more realistic than when using Mod-1. The addition of microphytobenthos to phytoplankton for *P. maximus* food intake allowed a better simulation of growth and reproductive activity, especially in the spring. For all years, model Mod-2B gave the best fit between observations and simulations of growth, with a mean correlation coefficient up to 0.9 and a normalized standard deviation close to 1 (Fig. 27). Therefore, for the remaining part of this study, we exclusively used model Mod-2B.

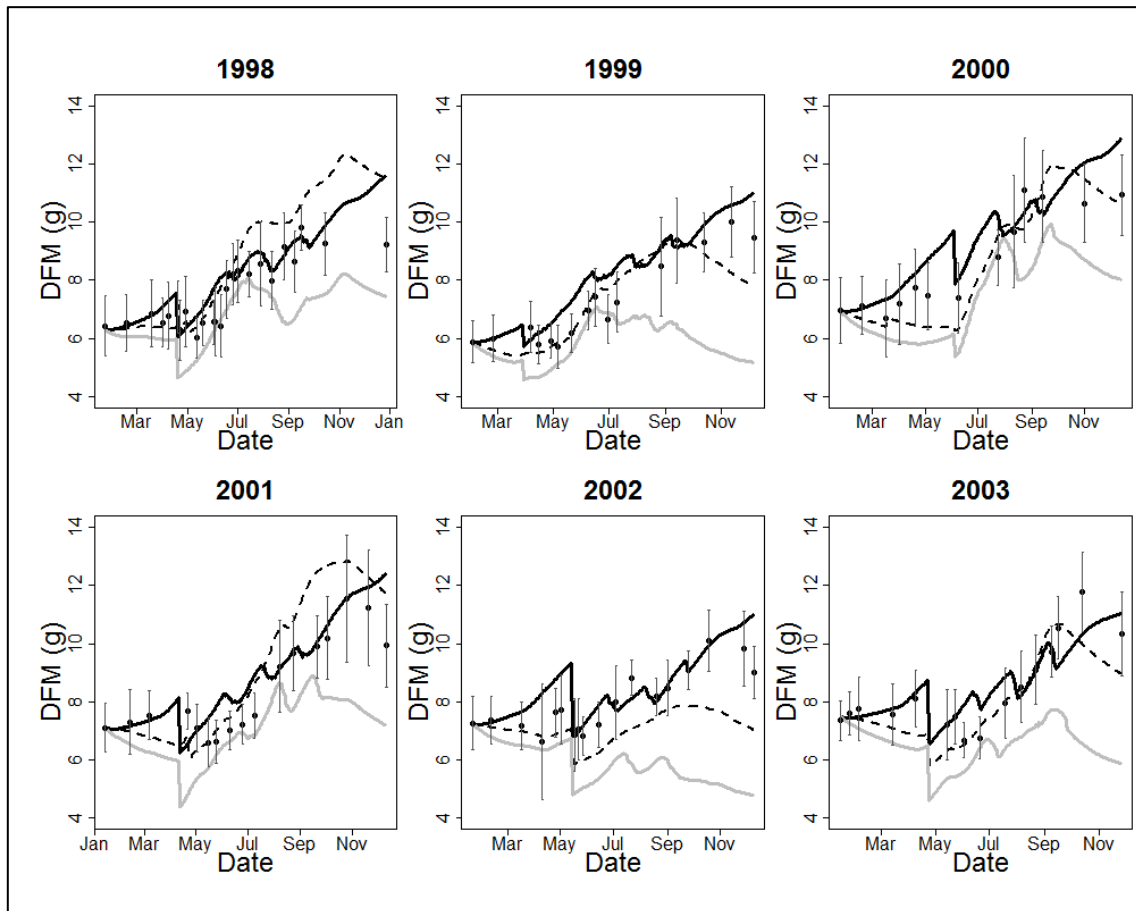


Figure 26: Mean observed (\pm SD, $N = 20$, black dots) and simulated ($N = 20$) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Brest between 1998 and 2003, using Mod-1 (dotted black line), Mod-2A (full grey line) and Mod-2B (full black line).

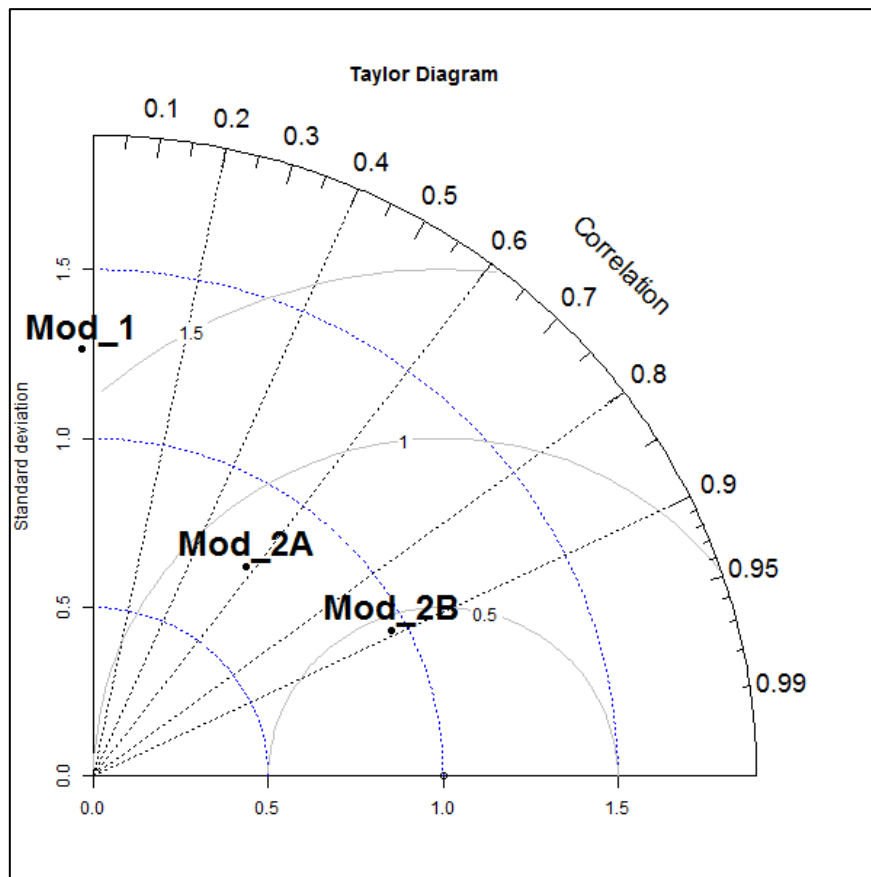


Figure 27: Taylor diagram presenting the normalized standard deviation, Pearson's correlation coefficient and centred root mean squared difference (grey line) between simulated and observed dry flesh mass. The average of the 6 years simulated with each model is shown by a black dot.

4.3.3. Simulation of reproductive activity

Simulations of individual DFM using Mod-2B in the two study areas highlighted three major trends in scallop reproductive activity. Firstly, the number of spawning events per reproductive season varies between years (Fig. 28). At least four spawning events were simulated for almost all individuals in the Bay of Brest except in 2000, when there were only three major spawning events. This could be because the phytoplankton threshold for spawning was only reached in June this year and the summer seawater temperatures were colder (Fig. 24).

Secondly, the spawning period lasted from early spring to early autumn, corresponding to a wide period of 4 to 6 months depending on the year. This temporal window was shorter in 2000 and 2002 (around 100 days) compared with 1998 and 1999 (above 150 days; Fig. 28). The interval between spawning events (i.e. time for gametogenesis) ranged from 25 to 50 days. In the literature, spawning in

P. maximus in the Bay of Brest was reported to span over a 6-month period with intervals of 20 to 50 days (Paulet et al., 1995). Our simulations are in full agreement with these field observations, showing the ability of the model to accurately simulate energy allocation to reproduction and spawning events in *P. maximus*.

The third observed pattern was asynchronicity between individuals, observed every year following the first synchronous spawning (except in 1999 when asynchronicity was also observed for the first spawning event). For instance, in 2003 spawning occurred in all individuals within 8 days while in 1999 it took 29 and 26 days for all the individuals to spawn during the first and fourth spawning events, respectively.

In comparison with results obtained for the Bay of Brest, only two clear spawning events were observed in the Bay of Saint-Brieuc (Fig. 29). Furthermore, in 2000, only 22% of individuals spawned twice. The spawning period was much shorter (~50 days) and only occurred in summer. The first spawning event was mainly synchronous between individuals, except in 1999. In contrast, the second spawning event was mainly asynchronous but the temporal window did not exceed 15 days.

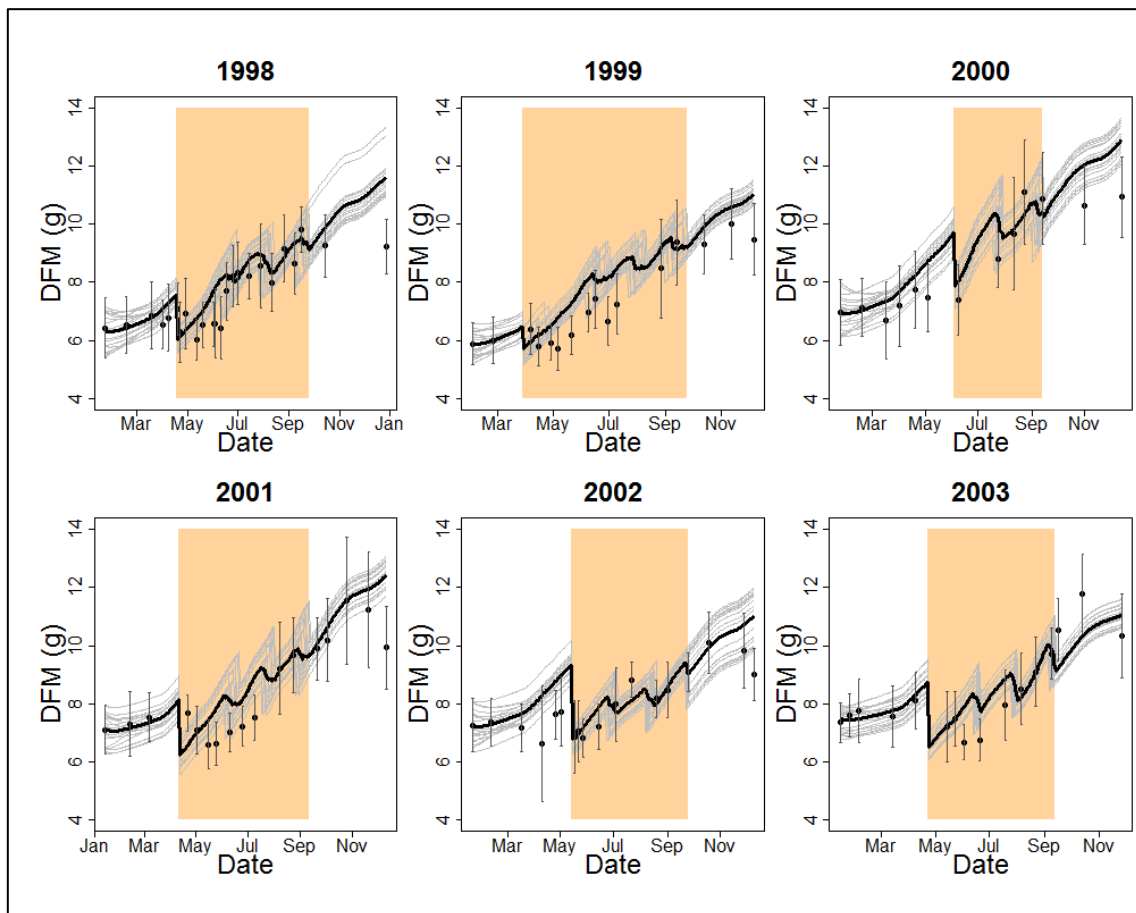


Figure 28: Mean observed (\pm SD, $N = 20$, black dots) and simulated ($N = 20$, thick black line) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Brest between 1998 and 2003 using Mod-2B. Individual growth trajectories of the 20 scallops simulated are indicated by grey lines. The orange area shows the spawning period.

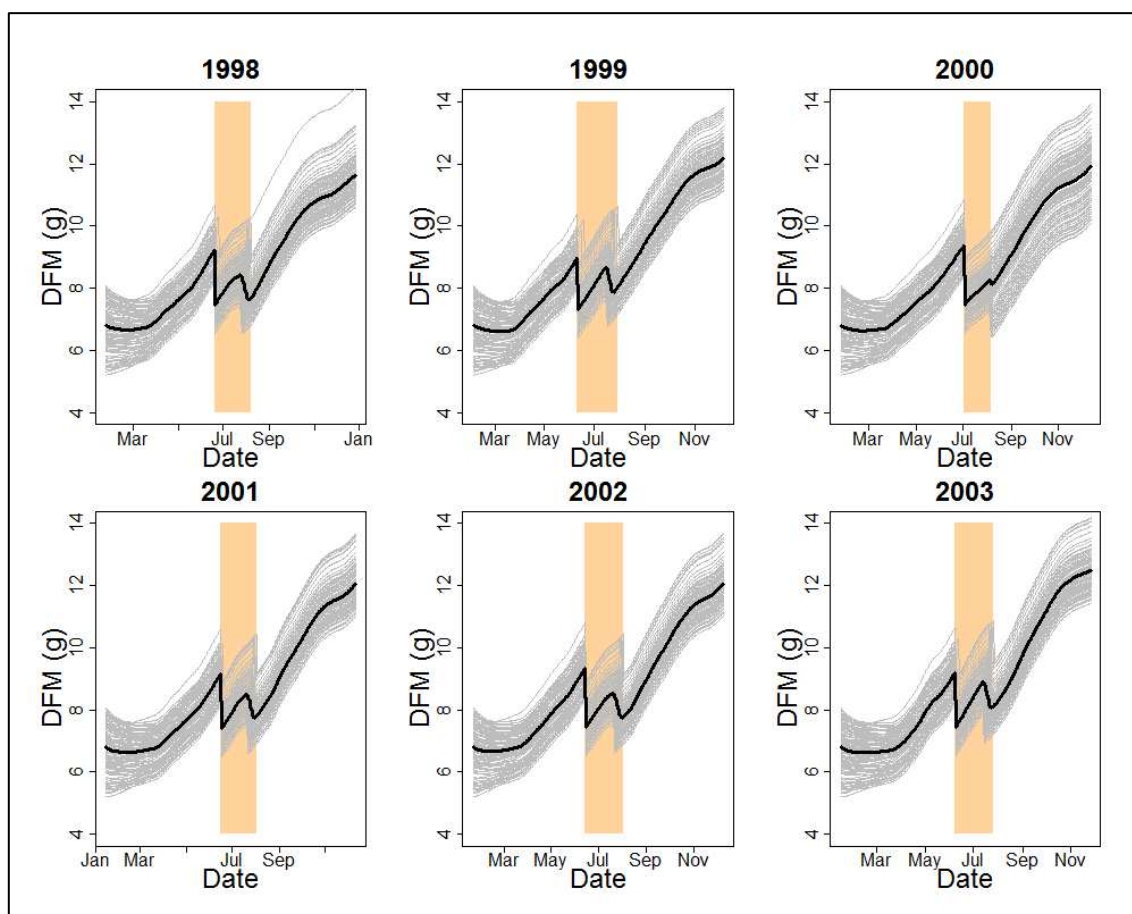


Figure 29: Individual (grey lines) and mean simulated ($N = 120$, thick black line) dry flesh mass (DFM) of 3-year-old scallops in the Bay of Saint-Brieuc in 1998–2003 using Mod-2B. The orange area shows the spawning period.

In order to evaluate the impacts of climate change on the reproduction of *P. maximus* off the coast of Brittany, we simulated DFM in two extreme cases: the RCP2.6 scenario (an increase of 0.3 to 1.7°C) and the RCP8.5 scenario (a drastic increase of 2.6 to 4.8°C) and six phytoplankton conditions (scenarios A to F).

In the Bay of Brest, under the RCP2.6 scenario, spawning dates were similar to current observations and no change in the individual spawning strategies were observed (Fig. 30a-b). Under the RCP8.5 scenario, we observed a decrease of the interval between spawning events after the first one except with phytoplankton regime D during the third spawning event (Fig. 30a-c). The second and third spawnings occurred 5 and 10 days earlier, respectively, under phytoplankton regimes C and E, and the fourth spawning occurred 20 days earlier under phytoplankton regimes B, D and F. Finally, more spawning occurred in autumn with a higher number of individuals spawning four to five times.

Spawning events were less frequent in the Bay of Saint-Brieuc than in the Bay of Brest in both temperature scenarios. Under the RCP2.6 scenario, two spawning events were observed as in the simulation of the current situation (Fig. 30d-e). In contrast, under RCP8.5 scenario, a third spawning event appeared every year (Fig. 30f). Moreover, spawning occurred 30 to 48 days earlier depending on the phytoplankton scenario. The spawning period was slightly shorter under the RCP2.6 scenario (around 40 days), while it was longer under the RCP8.5 scenario, reaching 80 days. Furthermore, asynchronicity between individuals was only observed under the RCP8.5 scenario, especially during the second spawning event.

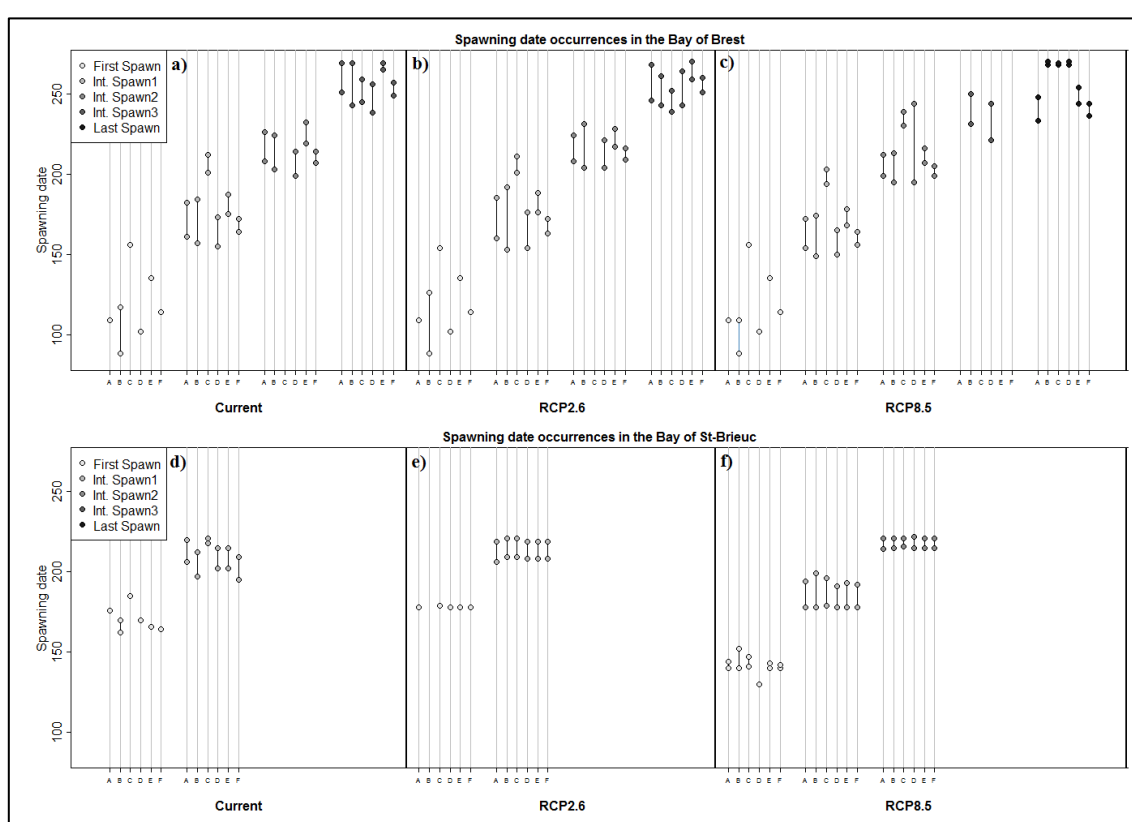


Figure 30: Simulated spawning date (Int. = Intermediate) in the Bay of Brest (a to c) and Bay of Saint-Brieuc (d to f) under three temperature scenarios (current, RCP2.6 and RCP8.5) and six phytoplankton regimes (A to F, corresponding to conditions in years 1998 to 2003). The lines between two points represent the asynchronicity between individuals with the first and last spawning date within a population.

Last, we found two significant relationships, between the date of the first spawning event and spring phytoplankton concentrations on one hand and summer SST (mean value) on the other (Fig. 31). The date of the first spawning event was significantly inversely correlated with summer SST in the Bay of Saint-Brieuc (Fig. 31, linear regression: $r^2 = 0.70$, $p < 0.05$, slope = $- 11 \text{ d } ^\circ\text{C}^{-1}$). In the Bay of Brest, the

date of the first spawning event was significantly inversely correlated with the spring phytoplankton bloom concentration (Fig. 31, linear regression: $r^2 = 0.74$, $p < 0.05$, slope = $- 1.22 \cdot 10^{-4} \text{ d cell L}^{-1}$).

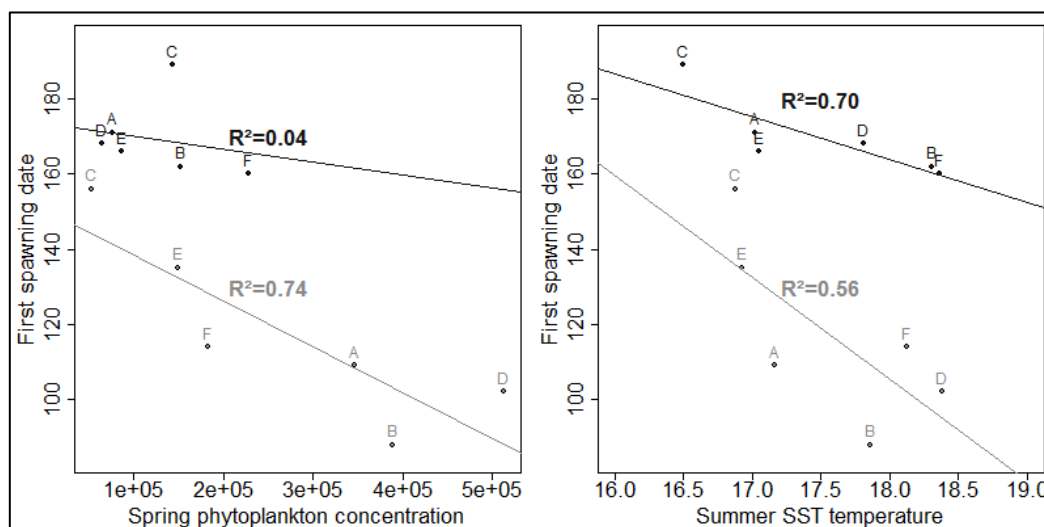


Figure 31: Relationships between environmental conditions (left: spring phytoplankton concentration; right: summer SST temperature) and the first spawning date in the Bay of Brest (grey) and in Bay of Saint-Brieuc (black) for the six phytoplankton regimes (A to F).

4.4. Discussion

The main objective of this study was to quantify the influence of environmental variables (temperature and food sources) on the reproductive processes of the great scallop, *P. maximus*, and explore the potential impacts of climate change on its dynamics. We improved an existing scallop DEB model developed by Lavaud et al. (2014) by detailing the reproductive processes and by adding microphytobenthos as a new food source.

In order to improve the DEB model for *P. maximus*, a fourth state variable was added to describe the fixation of energy in gametes, as done by Bernard et al. (2011) for the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Furthermore, the maximum possible shell length was assumed to be 20 cm rather than the previous assumption of 12 cm, since studies have shown that adult scallops can reach 16 cm in the most favourable conditions (Mason, 1957; Chauvaud et al., 2012) and thus the ultimate length would presumably be above 16 cm. This led to the recalculation of three model parameters: $\{p_{Am}\}$, $[p_M]$ and κ . The new values obtained are different from the previous version in Lavaud et al. (2014), particularly κ . The previous value, fixed at 0.86, was high compared with other bivalve species. For instance, the κ value for *Crassostrea gigas* is around 0.45. Considering that, in some environments, *P. maximus* could spawn more than three times within the same reproductive season and that its gonad represents more than 30 % of the whole flesh weight at maturity, it seems logical that this species would have a high energy allocation ratio (and thus a low value for κ) similarly to *C. gigas*. Considering this, the new value calculated here is probably more consistent with the reproductive capacity of *P. maximus*. These changes do not fundamentally alter the dynamics of the model, but allow more spawning events and higher fecundity than other versions of the model. Of course, further testing in other locations with contrasted forcing conditions as well as with younger age-classes would also be needed to fully validate this updated version of the scallop DEB model.

Another improvement made in the current model concerns trophic resources. Microphytobenthos was added as a new source of food for scallops. Previously, Lavaud et al. (2014) demonstrated that POM constitutes an additional food source allowing scallops to compensate phytoplankton limitation. In addition, our study suggests that microphytobenthos would probably also be a valuable source of food

that could sustain energy acquisition, especially in spring. For the moment, the taxonomic composition of each food source is not detailed in the model, but several studies have shown relationships between specific phytoplankton species and life history traits of the great scallop in Brittany. For example, Chauvaud et al. (1998, 2001) showed, in the Bay of Brest, that growth and food intake of *P. maximus* were dependent on phytoplankton taxonomic composition, and concentration. The related growth cessation depended on massive sedimentation of diatom blooms to toxic dinoflagellate blooms. For example, *P. maximus* food intake and growth were highest when *Cerataulina pelagica* blooms occurred and lowest during *Gymnodinium nagasakiense* blooms. In addition, Lorrain et al. (2000) demonstrated that large bottom concentrations of chlorophyll-*a*, following diatom blooms, could have a negative effect on the ingestion or respiration of *P. maximus* juveniles, either by gill clogging or by oxygen depletion at the water-sediment interface associated with the degradation of organic matter. The current version of the DEB model does not take into account these specific effects which are linked to the type of food that is available. However the current model provides the basis for taking them into consideration in future studies.

One major difficulty with a modelling approach is to obtain a sufficient dataset to calibrate, test and validate a numerical model. When using a bioenergetics model, this implies monitoring growth and reproduction of marine organisms and their surrounding environmental data, at the same place and ideally over a long period (many years) to evaluate temporal phenotypic variability. In our study the Bay of Brest sampling sites (St Anne, Roscanvel, Lanvéoc) are not closed off from each other but are instead located in a very well mixed area within the Bay of Brest (Salomon and Breton, 1991) where scallops are the most abundant. So we can suppose that environmental data are sufficiently representative of conditions encountered by scallops. In the Bay of Saint Brieuc, there is no growth monitoring of scallops and there are too many gaps in the environmental data to apply the model in a satisfactory manner. Our approach is therefore limited but it offers a first application of the model to this new environment and constitutes a stepping-stone for further development of the modelling approach for this bay.

Other limitations of our model that should be mentioned are its systematic overestimation of growth during the autumnal period and an insufficient integration of inter-individual variability. The systematic tendency to overestimate growth could be due to a change in the physiology of scallops at the end of the reproductive season and period leading into winter. Specific ecophysiological experiments should be developed to address this question and improve the model. For the moment, we have applied an individual-based modelling strategy by introducing variability between individuals through the initial condition values. To account for more variability in physiological traits, similar studies, e.g. Thomas et al. (2015) and Bacher and Gangnery (2006) used specific model parameterization of the ingestion function for each individual. For instance, X_k values were allocated to each individual following a Gaussian distribution. It would now be interesting to adapt a similar approach to the scallop DEB model.

Quantitative modelling of reproductive processes (preliminary storage phase, gametogenesis, spawning and/or resorption) is not easy as these processes are typically species-specific. There are no general rules on how to handle reproductive activity in DEB theory, especially regarding reproduction buffer dynamics. Bernard et al. (2011) introduced a fourth state variable in order to improve modelling of reproduction dynamics in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. Numerous marine organisms from temperate waters spawn once or twice at a relatively fixed time each year (Gosling, 2004). For *P. maximus*, however, reproductive activity is more complex, with asynchronous spawning during a highly variable reproductive window. For this preliminary approach, however, we made the assumption that the mechanisms governing reproductive activity would be quite similar among bivalves and thus between oysters and scallops.

The reproductive cycle of *P. maximus* has been studied extensively in many places (e.g. Magnesen and Christophersen, 2008). Concerning our studied area, contrasting patterns were shown between the Bay of Brest and Bay of Saint-Brieuc (Paulet et al., 1995). Scallops in the Bay of Brest usually spawn between April and October, with a massive first spawning in April followed by a second maturation phase until July characterized by one or several smaller spawning events. A third summer maturation phase leads to a last major spawning events during August (Paulet et al., 1995). A late spawning events may be observed in autumn, but only in a few individuals (Saout et al., 2000). In the Bay of Brest, this

seasonal cycle varies strongly between individuals, resulting in a lack of synchronism (Paulet et al., 1995). The results from our simulations, obtained over six years in the Bay of Brest, correspond fairly well to this description. More precisely, the model was able to partly simulate the observed asynchronicity between individuals, and the mechanisms implemented to trigger spawning appeared to be sufficiently relevant to simulate the onset of the first spawning, the temporal spawning window, and the number of spawning events (Fig. 27).

In the Bay of Saint-Brieuc, scallops only spawn from June until mid-August (Paulet et al., 1988; Paulet, 1990). Moreover, the seasonal cycle is known to be similar between individuals, showing a higher synchronism in this area than in the Bay of Brest (Paulet et al., 1988). Of course, the application of our model in the Bay of Saint-Brieuc is only a first attempt and suffers from a lack of forcing data. Nevertheless, it seems that the current version of the model was able to reproduce the different patterns of the reproductive cycle of *P. maximus* observed in this area. This tends to confirm that the environmental factors used here are the main key-drivers of reproduction processes of *P. maximus*.

Despite its limitations, our modelling study suggests that differences in the timing of spawning events might be explained mainly by environmental differences in food and temperature. Among invertebrates, there is much evidence for the influence of exogenous factors (e.g. temperature, food and photoperiod) on the progress of gametogenesis and for regulation by endogenous rhythms on which environmental signals may act as synchronizers (e.g. Mat et al., 2014). Many environmental variables trigger such regulation but, most often, temperature and food availability (Franco et al., 2015; Ubertini et al., 2017) are considered to be the key factors. This is the case for bivalves, particularly pectinids (Lavaud et al. 2014). Scallops are sublittoral, epifaunal and active suspension-feeding bivalves that rely on suspended detrital material, phytoplankton and microphytobenthos as their main food sources (Robert et al., 1994; Chauvaud et al., 2001). Saout et al. (1999) showed that, in *P. maximus*, a simultaneous increase of temperature and photoperiod enhanced gonad growth when food is not limiting. However, it was still not clear which of these two factors is the more influential. Our results obtained in the Bay of Brest show that, within a temporal photoperiod window, spawning is mainly triggered by phytoplankton blooms once the GSI threshold is reached. In this eutrophic area, temperature

might play a secondary role in terms of triggering spawning. For instance, in 2000 and 2002, the first bloom of the year was late compared with the other years (June 3 and May 14, respectively; Fig. 24). Accordingly, for both years, the model simulated a later occurrence of first spawning (June 4 and May 15, respectively; Fig. 29) that fitted well with field observations. By comparison, blooms of phytoplankton in the Bay of Saint-Brieuc were much lower than those observed in the Bay of Brest and presumably not a source of stress. Values were always below the threshold for triggering spawning. In this new environment, phytoplankton blooms were presumably not the trigger for spawning. Based on previous studies, we basically used a temperature threshold in this environment (Fifas, 2004) and the simulations obtained were in accordance with spawning processes observed in this bay.

In the last part of this study, we explored the potential consequences of climate change for the reproductive activity of *P. maximus* in northern Brittany. Predicting the temperature of the future atmosphere and oceans has been a focus of research for a few decades now. The evolution of food supply to organisms, which in the ocean starts with phytoplankton, is comparatively less well understood or predictable. Although the reliability of ocean primary production models is continually improving, predicting the future is (Gradinger et al., 2009; Lavoie et al., 2017) especially for coastal environments. In this context, we believe that our approach, consisting of transposing current food availability time series to future scenarios, is valuable because it allows a greater degree of complexity in predictions as it provides realistic estimates of inter-annual variability. This approach could be complemented by simulations under enhanced phytoplankton productivity, as predicted by recent modelling (Jensen et al., 2017). Only the most extreme scenario (RCP8.5) revealed contrasting predictions with the current one. While distinct reproductive cycles are currently observed between the Bay of Brest and the Bay of Saint-Brieuc, it seems that future environmental conditions would generally extend the spawning period, with an additional spawning event predicted in both locations. However, contrasted impacts also emerged when comparing simulations obtained for the two bays. An increase in seawater temperature advanced the onset of spawning by 20 to 44 days in the Bay of Saint-Brieuc, irrespective of the phytoplankton scenario, while the spawning timeline in the Bay of Brest was unchanged. Warmer temperatures might also lead to better recruitment. Shephard et al. (2009) found that the mean annual recruitment of young

scallops in the Isle of Man was positively related to spring water temperature. Adult gonads were also larger, indicating higher egg production during warmer years. Our simulations led to similar conclusions, showing that an increase in seawater temperature combined with adequate food supply could well enhance scallop recruitment by: (1) increasing the spawning window in late summer and (2) advancing the onset of spawning in spring in the Bay of Saint-Brieuc.

4.5. Acknowledgements

A grant from *Région Bretagne* and the University of Western Brittany (UBO) supported MG during her PhD work. The authors are grateful to the IUEM staff of the EVECOS networks, the IFREMER staff of the REPHY network and the staff of the SOMLIT network, through which all the field data were gathered. We also thank Helen McCombie-Boudry of the Translation Bureau of the University of Western Brittany for improving the English of this manuscript.

Chapitre 5 : Effet de la variabilité
climatique sur le déterminisme de la
reproduction et du recrutement chez
l'huître plate dans la baie de Quiberon:
analyse d'une série de 40 ans de données.

5.1. Introduction

L'impact du changement climatique sur les écosystèmes et leur fonctionnement est devenu une question clé en écologie. En effet, depuis les années 2000, de nombreuses études montrent que le réchauffement climatique entraîne des changements dans l'ensemble des systèmes marins de la Terre (Parmesan, 2006; Thackeray et al. 2010; Donnelly et al. 2011; Wernberg et al. 2011; Stocker, 2014 ; Poloczanska et al. 2016). Tout changement observé dans l'environnement marin associé aux changements climatiques doit toutefois être considéré dans le contexte de variations naturelles à diverses échelles spatiales et temporelles. Parmi ces données, un grand nombre de paramètres biologiques observés a été associé à l'augmentation des températures. Cependant, il reste toujours difficile d'estimer les effets du changement climatique incorporés dans des modes naturels de variabilité (Edwards et al., 2013).

Chez les bivalves marins, le renouvellement des populations est fortement dépendante du succès du recrutement qui est, lui-même, sous la dépendance directe du climat (Parmesan, 2006 ; Philippart et al., 2003). Par exemple, chez certaines espèces, la période de ponte principale correspond aux pics de blooms de picoplancton, favorables aux larves, ou aux périodes de temps chaud et calme, ce qui permet un développement rapide sans dispersion des larves (théorie du « match-mismatch » ; Parmesan, 2006). Chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*, Bernard (2011) a aussi montré que la période de ponte était gouvernée par un régime de temps estival, appelée « Dorsale Atlantique » (Cassou et al., 2005 ; Guemas et al., 2010). En outre, on peut supposer que pour les bivalves dont une partie significative du cycle de reproduction se déroule fin d'hiver et au printemps, l'impact des régimes climatiques hivernaux, tels que les cycles NAO+/NAO-, risque d'être encore plus important que les espèces à reproduction centrée sur l'été.

C'est pourquoi, dans cette étude, nous nous sommes intéressés à une espèce dont la reproduction se déroule en fin de printemps : l'huître plate, *Ostrea edulis*, de la famille des Ostréidés. Espèce native des côtes européennes, l'huître plate *Ostrea edulis* (Linné, 1758) est désormais une espèce en déclin tout le long de son aire de répartition, de la Norvège au Maroc en passant par la mer Méditerranée (Hussenot

et al., 2014). Elle figure depuis 2003 dans la liste des espèces et habitats menacés de la convention OSPAR sur la protection et la conservation des écosystèmes et de la diversité biologique de l'Atlantique Nord-Est (OSPAR, 2008). En France, seuls certains bancs subsistent encore, principalement en Bretagne et en Normandie mais sont fortement menacés si aucune action concrète de conservation et de restauration n'est menée dans les prochaines années (e.g. Pouvreau et al., 2018).

De plus, l'huître plate est une espèce dite ingénieur de l'écosystème : les structures biogéniques qu'elle fabrique constituent des lieux de fixation, de refuge et/ou d'alimentation pour de nombreuses larves, juvéniles et adultes de poissons et d'invertébrés (lieux, bars, daurades, seiches, moules, pétoncles, crabes, galathées, ascidies, éponges, vers, etc ; Duchêne et al., 2015). A ce titre, les bancs d'huîtres dont l'huître plate sont considérés comme l'équivalent des récifs coralliens en milieu tempéré. Or 85% des récifs d'huîtres seraient fortement endommagés ou même détruits dans le monde (Beck et al., 2009).

En ce qui concerne l'ostréiculture de cette espèce, l'approvisionnement en juvénile (le captage) ne repose plus que sur deux sites bretons : la Baie de Quiberon et la rade de Brest. Par ailleurs, comme la production en naissain d'écloserie de cette espèce reste mal contrôlée, l'intégralité de la culture de cette espèce en France repose donc sur l'intensité du recrutement de ces deux derniers secteurs. Tout comme de nombreuses espèces de bivalves, le succès de recrutement est fortement lié aux facteurs environnementaux : conditions climatiques générales (régime de vent, pluviométrie, ensoleillement...) et conditions hydrologiques locales (courant, phytoplancton, température...). Pour ces raisons, et afin de bien comprendre les causes de la variabilité de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon, chaque année depuis 1976, des suivis sont réalisés sur les principaux descripteurs de la reproduction de cette espèce. Ce travail a abouti à la constitution de séries temporelles uniques longues de plus de 40 ans pour certains paramètres. Ce suivi concerne les 3 groupes d'indicateurs biologiques, concernant respectivement la maturation des géniteurs, l'abondance larvaire et le recrutement, desquels peuvent être extraits des indicateurs phénologiques.

L'objectif de notre étude est donc d'analyser les relations entre les grands régimes de temps régnant sur l'Europe du Nord et de l'Ouest (Cassou, 2004) et la phénologie de l'huître plate *Ostrea edulis* au travers de ces longues séries temporelles disponibles en Baie de Quiberon. Plus précisément, à partir de

ces séries temporelles, nous avons analysé l'effet des facteurs hydro-climatiques sur la variabilité des paramètres biologiques (maturation des adultes, abondance et développement larvaire, intensité et modalité du recrutement) afin de mieux comprendre le déterminisme de la reproduction et du recrutement de l'huître plate en Baie de Quiberon. Ce travail a été fait en trois étapes :

- Analyse de la variabilité spatiale de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon afin d'étudier les relations existant entre les différents paramètres étudiés sur 3 sites.
- Analyse des séries chronologiques, afin de mieux interpréter la variabilité saisonnière et inter-annuelle des descripteurs climatiques, hydrologiques et biologiques.
- Analyse des corrélations entre variables par une approche multivariée, puis bi-variée de façon à déterminer précisément les facteurs climatiques et hydrologiques influençant directement et/ou indirectement le cycle de reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon.

5.2. Matériel et méthode

5.2.1. Présentation du site d'étude

La Baie de Quiberon est située sur la façade Atlantique Est. Elle est protégée des vents dominants d'Ouest par la presqu'île et les îles d' Houat, Hoëdic et Belle-Île (Figure 32). Ainsi, étant bien abritée, la baie permet un déroulement complet du cycle de reproduction de l'huître plate. Le climat océanique et doux de cette baie est caractérisé par des hivers sous l'influence du Gulf Stream, dont la variabilité intra-annuelle peut faire varier la température moyenne hivernale de 5.3°C à 9°C selon les années. En été, la température moyenne est nettement plus élevée et varie, en moyenne, entre 15.7°C pour les étés les plus froids et 18.5°C pour les étés les plus chauds. Concernant le cycle de reproduction de l'huître plate dans cette baie, plusieurs sites font l'objet de suivis temporels (Figure 32):

- Le banc Amodié et le banc de Penthièvre (concessions du Comité Régional de la conchyliculture de Bretagne Sud) où sont prélevés chaque année les géniteurs d'huîtres plates.
- Les sites de Men Er Roué, Beaumer et le Pô où sont réalisées les pêches de larves et où sont posés les collecteurs permettant de suivre le recrutement de l'espèce. Les relevés hydrologiques tels que la température de l'eau, la salinité et l'abondance phytoplanctonique sont également disponibles sur ce site grâce au réseau de surveillance REPHY (Réseau de surveillance du phytoplancton et des phycotoxines mis en œuvre par l'Ifremer).

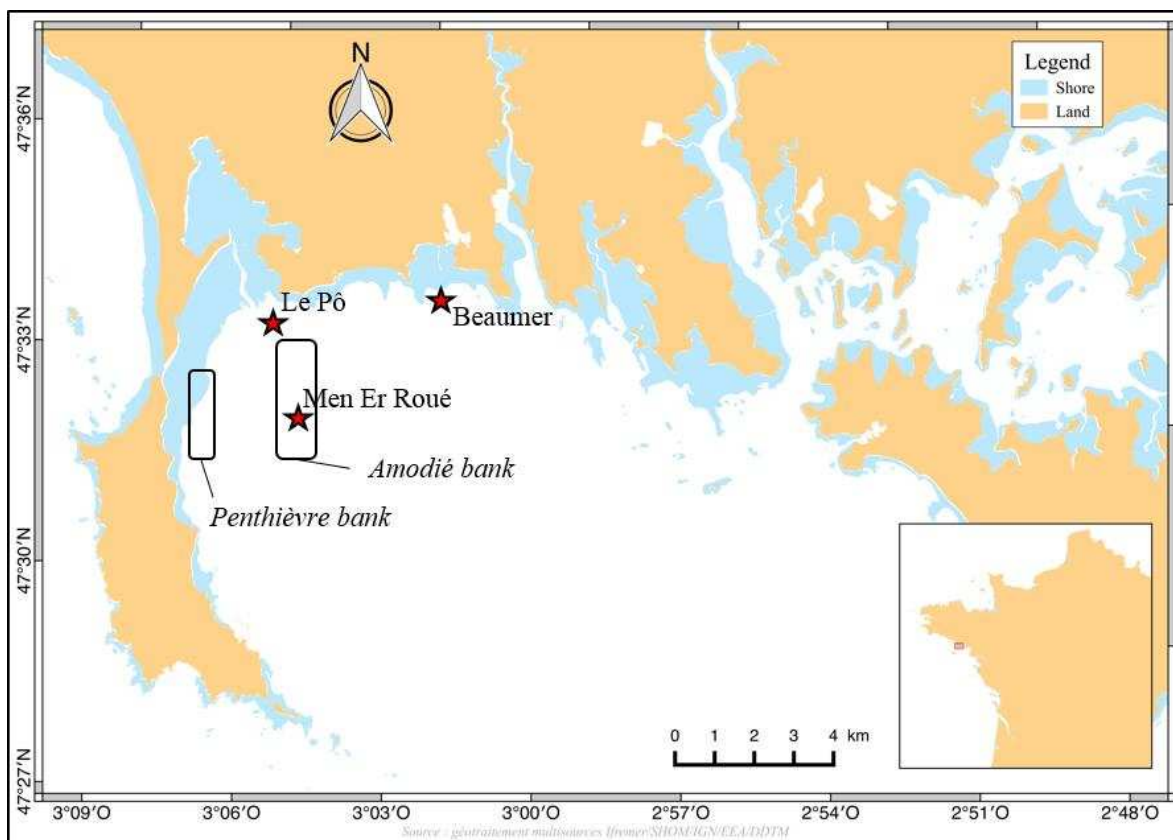


Figure 32: Carte de la baie de Quiberon (Bretagne Sud) et des cinq sites étudiés : Men er Roué (47°32,604 N/3°05,902 W), Beaumer (47°33,836 N/3°02,603 W), le Pô (47°33,379 N/3°06,100 W) et les concessions conchylicoles des bancs de Penthièvre et Amodiés. Le point REPHY se situe sur le site de Men Er Roué.

5.2.2. Paramètres biologiques étudiés et méthodologie associée

Dans le cadre du suivi de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon mis en œuvre depuis plus de 40 ans, plusieurs indicateurs biologiques ont été et sont toujours suivis. Ils concernent la maturation (gamétogénèse) des huîtres adultes, l'abondance et l'évolution des larves ainsi que le recrutement de jeune naissain sur collecteur professionnel (appelé communément « captage »). Ces données, sous forme de séries temporelles sont collectées depuis 1976 dans la Baie de Quiberon, tout d'abord par Ifremer (anciennement ISTPM) puis par le bureau d'études Cochet Environnement depuis 2004 et jusqu'à maintenant.

a) Stade de maturation

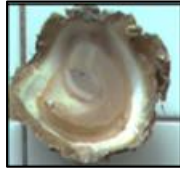



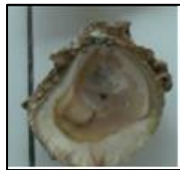

Le suivi de la maturation des huîtres plates adultes permet de prévoir, chaque année, le démarrage de la saison de reproduction, l'évolution des stades de maturation et les différentes périodes

d'émission des larves dans le milieu. Depuis 1976, chaque année, de mai à début septembre, 50 à 100 géniteurs (de 1.5 ans à 5 ans) sont prélevés en plongée, une à deux fois par semaine, sur le site de Men Er Roué (Figure 32). Moins prospecté, le deuxième site de prélèvements des géniteurs, le banc de Penthièvre, fait l'objet d'un suivi plus récent : de 1990 à 1996 puis de 2004 à maintenant.

Une fois au laboratoire, les huîtres plates sont disséquées par ouverture de la valve supérieure, puis les gonades sont observées afin de procéder à une classification de la maturation selon six stades de maturité définis par Marteil (1976 ; Tableau 10). Les résultats sont ensuite exprimés en pourcentage pour chaque stade.

La maturation des huîtres plates se compose de six stades, du stade maigre au stade ardoisé (Tableau 10). Les stades "huîtres laiteuses" et "huîtres ardoisées" sont remarquables car ils correspondent à la phase d'incubation larvaire dans la cavité du manteau de la femelle. Cette étape est facile à observer et les erreurs d'analyse sont peu probables grâce à la couleur laiteuse à grise et à l'abondance de ces larves dans les branchies. Ces stades surviennent juste après la ponte et s'étendent jusqu'à l'expulsion des larves dans la colonne d'eau, ce qui en fait une étape biologique clé du cycle de reproduction. Pour toutes ces raisons, nous avons porté une attention particulière à cette phase d'incubation et à la valeur absolue des pourcentages "laiteuses" et "ardoisées" dans la population d'huîtres.

Tableau 10: Échelles d'évaluation des stades du cycle sexuel chez *Ostrea edulis* (d'après Marteil, 1976)

Stade	Aspect de la gonade	Appellation	Photo
0	Gonade vide, correspond au repos sexuel ou à la fin de l'expulsion des gamètes	Très maigre	
1	Début de la gamétogenèse; multiplication des gonies	Peu grasse	
2	Gonade bien développée mais la dissociation des gamètes est difficile	Grasse	
3	Stade dit de réplétion maximale; gonade hypertrophiée; une épaisse couche blanc crème enveloppe la masse viscérale; les gamètes sont très abondants et obtenus par pression très légère	Très grasse	
4	Stade d'émissions de gamètes puis, chez la femelle, stade d'incubation. On peut le diviser en deux:		
4a	Les toutes jeunes larves forment dans la cavité palléale une masse blanche laiteuse	Laiteuse	
4b	Les larves évoluent et le développement de leur coquille (PI) donne une coloration gris clair puis gris foncé (ardoisée)	Ardoisée	

b) Abondance larvaire

Réalisée en été, la "pêche de larves" permet d'estimer la concentration de larves d'huîtres plates dans la colonne d'eau. Elle débute dès l'apparition d'huîtres ardoisées, en général en juin. Elle s'effectue à l'étale de pleine mer (plus ou moins 2 heures), de 1 à 3 fois par semaine selon les années et selon les conditions climatiques permettant les sorties en mer (Cochet, 2005). Les prélèvements sont effectués sur les trois sites en baie de Quiberon (Men Er roué, Beaumer et le Pô, Figure 32). Pour les sites de Men Er Roué et de Beaumer, de 1976 à 1999, deux prélèvements étaient effectués : l'un à environ un mètre de la surface et l'autre à proximité du fond. Depuis 2000, seul le prélèvement au fond est réalisé, toujours après sondage de la profondeur. De 1976 à 2005, les larves étaient pêchées au filet à plancton équipé d'un flot-mètre et tracté en bateau (Garnier, 1998). Depuis 2005, les prélèvements sont effectués à l'aide d'une motopompe (Cochet, 2005) Mais indépendamment de ces deux méthodes, le contenu du filet de maille 130 μm est recueilli dans un flacon 2 l. Le prélèvement est ensuite fixé au formol à 4% ou à l'éthanol.

L'indication du pourcentage de larves évoluées dans l'échantillon permet de connaître l'état d'avancement des larves vers le stade de fixation. Les larves d'huîtres plates ont une taille qui va de 160 à 280 μm , selon leur âge, avec une forme et une couleur très caractéristiques (Garnier, 1998). De forme arrondie, avec un côté plus aplati, d'où leur nom de larve D, les larves au contour clair sont de plus en plus noires vers le centre et possèdent une double striation radiale et concentrique. Les larves plus évoluées, larves pédivéligères, présentent un large umbo au niveau de la charnière et un aspect plus sombre. Sur la face ventrale, le velum est souvent visible. Après avoir tourné doucement le récipient contenant les larves et attendu leurs dépôts au fond, 50 à 100 larves sont récupérées au hasard à l'aide d'une pipette et déposées sur une lame de comptage (Garnier, 1998). Elles sont alors observées au microscope oculaire et mesurées à l'aide d'un micromètre. Seules les larves de plus de 240 μm sont considérées comme des larves évoluées. On obtient alors le pourcentage de larves évoluées, par rapport au nombre total de larves dans l'échantillon.

c) Recrutement

L'abondance du recrutement peut être observée grâce à la pose des collecteurs témoins temporaires, sur lesquels les larves pédivélégères vont se fixer. Le recrutement sur collecteur est effectué sur les 3 sites de pêche de larves, Men Er Roué, Beaumer et Le Pô (Figure 32). Ce sont d'importants sites de captage pour la profession (Cochet, 2005). Translucides, les post-larves fixées depuis moins d'une semaine sur les collecteurs ont une taille allant de 300 à 1000 μm . Elles se distinguent des autres espèces fixées par les caractéristiques suivantes (Garnier, 1998) : (1) un « œil » noir souvent visible au centre de la coquille ; (2) une coquille larvaire (prodissoconque) de forme arrondie ; (3) une fixation face ventrale ; (4) un umbo symétrique (contrairement à *Crassostrea gigas*) (5) une visualisation du développement de la coquille post larvaire par une zone latérale irisée.

Tableau 11: Récapitulatif des données biologiques étudiées dans la Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur l'ensemble des sites.

Paramètre	Période et fréquence d'observation	Site	Méthode de collecte	Données
Maturation	Mi-mai à début Septembre	Men Er Roué Penthièvre (1990 à 1996 puis 2004 à 2017)	50 à 100 géniteurs par site (âgés de 2 à 5 ans)	Proportion d'individus classés selon leur stade de maturation
	1 à 2 fois par semaine			
Vie larvaire	Mi-mai à début Septembre	Men Er Roué	Prélèvement de 1 ou 2L	Abondance larvaire totale et abondance de larves évoluées (nombre de larves/m ³)
	1 à 4 fois par semaine	Beaumer le Pô		
Recrutement	Mi-Juin à début Septembre	Men Er Roué (1976, puis à partir de 1982)	Pose de collecteurs et relevage après environ une semaine	Nombre de naissain par collecteur
	1 à 4 fois par semaine	Beaumer (à partir de 1985) le Pô (à partir de 1977)		

d) Construction des paramètres phénologiques

A partir des dynamiques saisonnières de ces différents paramètres primaires (stade de maturation, abondance de larves, intensité du recrutement), d'autres indicateurs biologiques ayant trait à la

phénologie du cycle de reproduction peuvent être établis. Il s'agit (1) des dates d'apparitions des laiteuses et ardoisées qui témoignent du démarrage de la reproduction chez l'huître plate, (2) la date du pic maximal de l'abondance larvaire et (3) la date du pic maximal du recrutement.

5.2.3. Paramètres environnementaux

La reproduction de l'huître plate est soumise à différents facteurs hydrologiques tels que l'abondance en phytoplancton, les variations de la température de l'eau, la salinité ou encore la circulation hydrodynamique liée aux vents et aux marées. L'ensemble de cette variabilité environnementale pourrait expliquer les variations du cycle de reproduction et donc celles du recrutement de l'huître plate. Par exemple, le vent est supposé avoir un impact important lors de la phase larvaire de l'huître plate, la température et le phytoplancton sont des facteurs reconnus pour leur rôle clé dans le bon déroulement de la gamétogénèse chez la plupart des organismes marins ectothermes ou encore le cycle des marées qui est connu dans certains écosystèmes pour avoir un effet sur l'émission des larves et sur leur dispersion par le jeu des courants (Korringa, 1940). Afin d'étudier les relations entre la reproduction de l'huître plate et son environnement, différents paramètres environnementaux sont disponibles pour la baie de Quiberon.

a) Données hydrologiques

Dans le cadre du réseau de surveillance REPHY, des prélèvements à la bouteille sont effectués dans la baie de Quiberon sur le site de Men Er Roué depuis 1987. Rapportés au laboratoire, les échantillons sont mis à décanter dans une cuve Uthermol, puis observés au microscope optique inversé (Garnier, 1998) pour réaliser un comptage de chaque espèce de microalgue identifiée. La mesure de la concentration en chlorophylle *a* est également systématiquement réalisée en parallèle.

Des mesures de température de l'eau et de salinité accompagnent les observations du phytoplancton réalisées pour le réseau REPHY. Le suivi de ces paramètres s'effectue depuis 1987 dans la baie de Quiberon, sur le site de Men Er Roué en surface et à mi-profondeur. La température de l'eau en été est également disponible depuis 1976, à plus haute fréquence, dans le cadre du suivi de la reproduction des huîtres plates. Les mesures sont réalisées sur les sites de prélèvements des géniteurs et

les sites de pêche de larves et sont effectuées à l'aide soit d'une bouteille de prélèvement, soit d'une sonde Température/Pression/salinité (Garnier, 1998) en surface et/ou en profondeur.

b) Données météorologiques climatiques

Les facteurs hydrologiques présentés préalablement sont eux-mêmes soumis aux conditions météorologiques de la période (température de l'air, ensoleillement, pluviométrie, vent). La direction et la force du vent dans la Baie de Quiberon sont disponibles de 1985 à aujourd'hui (1985 à 2000 par MétéoFrance à la station de Belle-Île, de 2000 à 2012 par le modèle Arpège et depuis 2012 par le modèle Arôme). Les corrélations entre chaque base de données au niveau des chevauchements ont été vérifiées et sont satisfaisantes ($r > 0.99$). La température de l'air est disponible de 1985 à nos jours par MétéoFrance à la station de Belle-Île. Le cycle et le coefficient des marées ont été reconstitués pour former une base de données quotidienne depuis 1976.

L'ensemble de ces paramètres ont souvent des effets conjugués, parfois antagonistes. Ainsi, l'utilisation de variables synthétiques résumant « le temps qu'il a fait » sur une journée, une saison, une année est souvent judicieuse. Parmi les différentes variables synthétiques utilisables en climatologie, les « régimes de temps » (définis par Cassou, 2004) constituent un indice climatique très aisé à manipuler. L'analyse des anomalies des champs de pression régnant sur l'Atlantique Nord permet de distinguer quatre grands régimes de temps sur l'Europe, qui caractérisent pour chaque journée des conditions météorologiques bien typiques (Figure 6). Ces régimes de temps ont été définis de façon approfondie dans la partie introductive de cette thèse.

5.2.4. Méthodes et logiciels statistiques utilisés

Au total, nous disposons de 5 paramètres biologiques d'intérêt, 5 paramètres phénologiques, 4 paramètres hydrobiologiques, 4 paramètres météorologiques et 8 paramètres climatiques (Tableau 12).

Tableau 12: Liste et abréviation des paramètres biologiques et environnementaux étudiés au sein des analyses composantes principales.

Type de paramètre	Description	Abréviation
Biologique	Proportion d'huître laiteuse	Lai
	Proportion d'huître ardoisée	Ard
	Abondance larvaire totale	Larve_T
	Abondance larvaire évoluée	Larve_E
	Intensité du recrutement	Rec
Phénologique	Date d'apparition des huîtres laiteuses et des huîtres ardoisées	App_Lai App_Ard
	Date d'apparition des larves totales et des larves évoluées	App_Larve_T App_Larve_E
	Date d'apparition des premiers naissains	App_Rec
Hydrobiologique	Intensité de la chlorophylle <i>a</i>	Chloro
	Abondance du phytoplancton	Phyto
	Taux de salinité	Sali
	Température de l'eau	Temp
Météorologique	Température de l'air	Tempair
	Direction et vitesse du vent	Dir_Vent Vit_Vent
Climatique	Régimes de temps en hiver	Bl_hiv Ar_hiv Naom_hiv Naop_hiv
	Régimes de temps en été	Bl_ete Ar_ete Naom_ete Al_ete

Afin d'établir des comparaisons interannuelles, une homogénéisation des données a dû être réalisée. En effet, pour chaque paramètre le pas de temps des données brutes n'est pas identique. Ainsi, les valeurs de tous les paramètres ont été regroupées par date commune. Pour toutes les années, chaque mois, deux dates sont sélectionnées, par exemple, pour le mois de Juin les données relevées la première quinzaine de Juin sont regroupées sous la date du 01/06 (somme pour les paramètres biologiques et climatiques et moyenne pour les paramètres hydrologiques et météorologiques) et les données relevées la deuxième quinzaine de Juin sont regroupées sous la date du 15/06. Ainsi, on obtient 24 valeurs par année.

Les relations entre les données environnementales et biologiques ont été analysées sur différentes périodes annuelles (Tableau 13). En effet, les données biologiques sont liées à la reproduction, et en particulier à des phénomènes saisonniers du processus de la reproduction : la période

de ponte a lieu fin printemps-début été, la période larvaire a lieu pendant l'été (Juin à Août) et le recrutement a lieu à la fin de l'été (Août-Septembre). Ainsi, les données environnementales ont été utilisées sur différentes périodes temporelles : annuelle (moyenne annuelle de chaque paramètre), estivales (moyenne des mois de Juin-Juillet-Août), automnales (moyenne des mois de Septembre-Octobre-Novembre), hivernales (moyenne des mois de Décembre-Janvier-Février) et printanières (moyenne des mois de Mars-Avril-Mai).

Tableau 13: Liste et abréviation des paramètres environnementaux saisonniers étudiés au sein des analyses composantes principales.

Type de paramètre	Description	Abréviation
Hydrobiologique	Intensité de la chlorophylle <i>a</i> en été	Eté_Chloro
	Intensité de la chlorophylle <i>a</i> en automne	Aut_Chloro
	Intensité de la chlorophylle <i>a</i> en hiver	Hiv_Chloro
	Intensité de la chlorophylle <i>a</i> au printemps	Pri_Chloro
	Abondance du phytoplancton en été	Eté_Phyto
	Abondance du phytoplancton en automne	Aut_Phyto
	Abondance du phytoplancton en hiver	Hiv_Phyto
	Abondance du phytoplancton au printemps	Pri_Phyto
	Taux de salinité en été	Eté_Sali
	Taux de salinité <i>a</i> en automne	Aut_Sali
	Taux de salinité en hiver	Hiv_Sali
	Taux de salinité au printemps	Pri_Sali
	Température de l'eau en été	Eté_Temp
	Température de l'eau <i>a</i> en automne	Aut_Temp
	Température de l'eau en hiver	Hiv_Temp
	Température de l'eau au printemps	Pri_Temp
Météorologique	Température de l'air en été	Eté_Tempair
	Température de l'air en automne	Aut_Tempair
	Température de l'air en hiver	Hiv_Tempair
	Température de l'air au printemps	Pri_Tempair
	Direction et vitesse du vent en été	Eté_Dir_Vent Eté_Vit_Vent
	Direction et vitesse du vent en automne	Aut_Dir_Vent Aut_Vit_Vent
	Direction et vitesse du vent en hiver	Hiv_Dir_Vent Hiv_Vit_Vent
	Direction et vitesse du vent au printemps	Pri_Dir_Vent Pri_Vit_Vent
Climatique	Régimes de temps en hiver	Bl_hiv Ar_hiv Naom_hiv Naop_hiv
	Régimes de temps en été	Bl_ete Ar_ete Naom_ete Al_ete

L'analyse descriptive des paramètres biologiques est basée sur l'ensemble des données disponibles depuis 1976 dans chaque site. L'analyse multivariée des paramètres biologiques avec les paramètres environnementaux est basée sur l'échelle temporelle 1996-2016 suite à l'indisponibilité de des données en chlorophylle *a* avant 1996.

Nous avons testé les variations intra-annuelles des paramètres par la réalisation du test de Kruskal-Wallis. Les corrélations de Pearson ont été calculées entre chaque paire de variables. Une analyse multivariée est effectuée afin de synthétiser l'ensemble des informations disponibles. En premier lieu, les données sont analysées à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP), qui permet de discerner des associations ou oppositions entre les différentes variables. Le même poids a été attribué aux années et aux variables et les données ont été centrées-réduites, afin de s'affranchir des différentes unités de mesure des variables. Enfin, dans le but de quantifier le lien qu'il peut exister entre un descripteur biologique et un ensemble de variables environnementales nous avons utilisé le modèle linéaire généralisé (Generalized Linear Model – GLM). Les différents modèles obtenus ont été classés en fonction de leur AIC, i.e. un critère basé sur la vraisemblance qui prend en compte le nombre de paramètres estimés dans le modèle (Akaike, 1981), avec une différence minimale de deux unités entre le meilleur modèle et le suivant. Enfin, pour évaluer la fidélité des modèles avec les données brutes, un diagramme de Taylor a été utilisé (Taylor, 2001). Trois mesures statistiques sont présentées dans le diagramme de Taylor : la moyenne quadratique centrée, l'écart-type normalisé et le coefficient de corrélation de Pearson.

Le logiciel R, dans sa version 3.3 a été utilisé pour les analyses.

5.3. Résultats

5.3.1. Variabilité spatio-temporelle des 3 indicateurs biologiques de la reproduction

a) Stade de maturation

Les figures 33 et 34 montrent, par année, la répartition du pourcentage d'huîtres laiteuses et ardoisées au sein de la population tout au long de la saison de reproduction (Mai - Septembre) sur deux sites en Baie de Quiberon. Pour rappel, le banc de Penthivière est situé en zone peu profonde et découvre en partie lors des très grandes marées alors que le banc de Men Er Roué est situé plus profondément et ne découvre jamais.

Tout d'abord, ces figures montrent que la variation de ces deux stades de maturation suit la même dynamique d'une année à l'autre. Par exemple en 2004, les trois pics observés pour les huîtres laiteuses sont reproduits pour les huîtres ardoisées. Cette corrélation entre les stades est vraie pour toutes les années. De plus, ces figures montrent, indépendamment du site échantillonné, la grande variation temporelle du taux d'huîtres laiteuses et ardoisées sur le plan saisonnier mais aussi sur le plan interannuel. Par exemple, pour le site de Men Er Roué, l'année 2004 ou 2007 se caractérise par une très large fenêtre d'observation d'huîtres laiteuses et ardoisées, avec une apparition de ce stade très précoce à la fin du mois de Mai et des valeurs élevées sur toute la période d'observation (près de 20%). Au contraire, pour certaines années récentes (2010, 2011, 2012, 2014), les valeurs en pourcentage sont plus faibles, inférieures à 10 % et la fenêtre d'observation beaucoup plus courte, avec une apparition tardive du stade ardoisé, début Juillet.

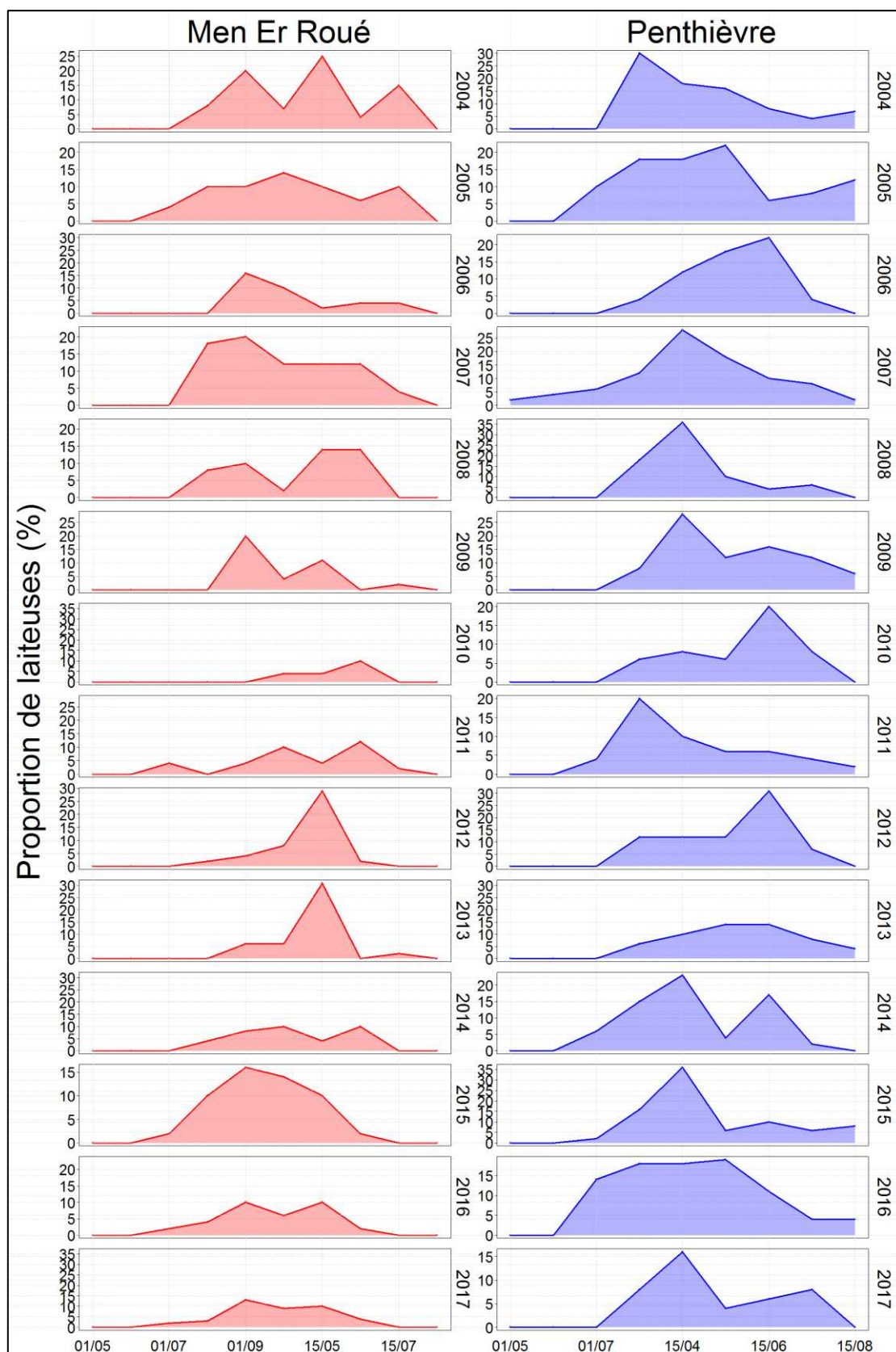


Figure 33: Évolution temporelle de la proportion des huîtres plates laiteuses sur le site de Men Er Roué (gauche) et Penthièvre (droite) dans la Baie de Quiberon des années 2004 à aujourd'hui.

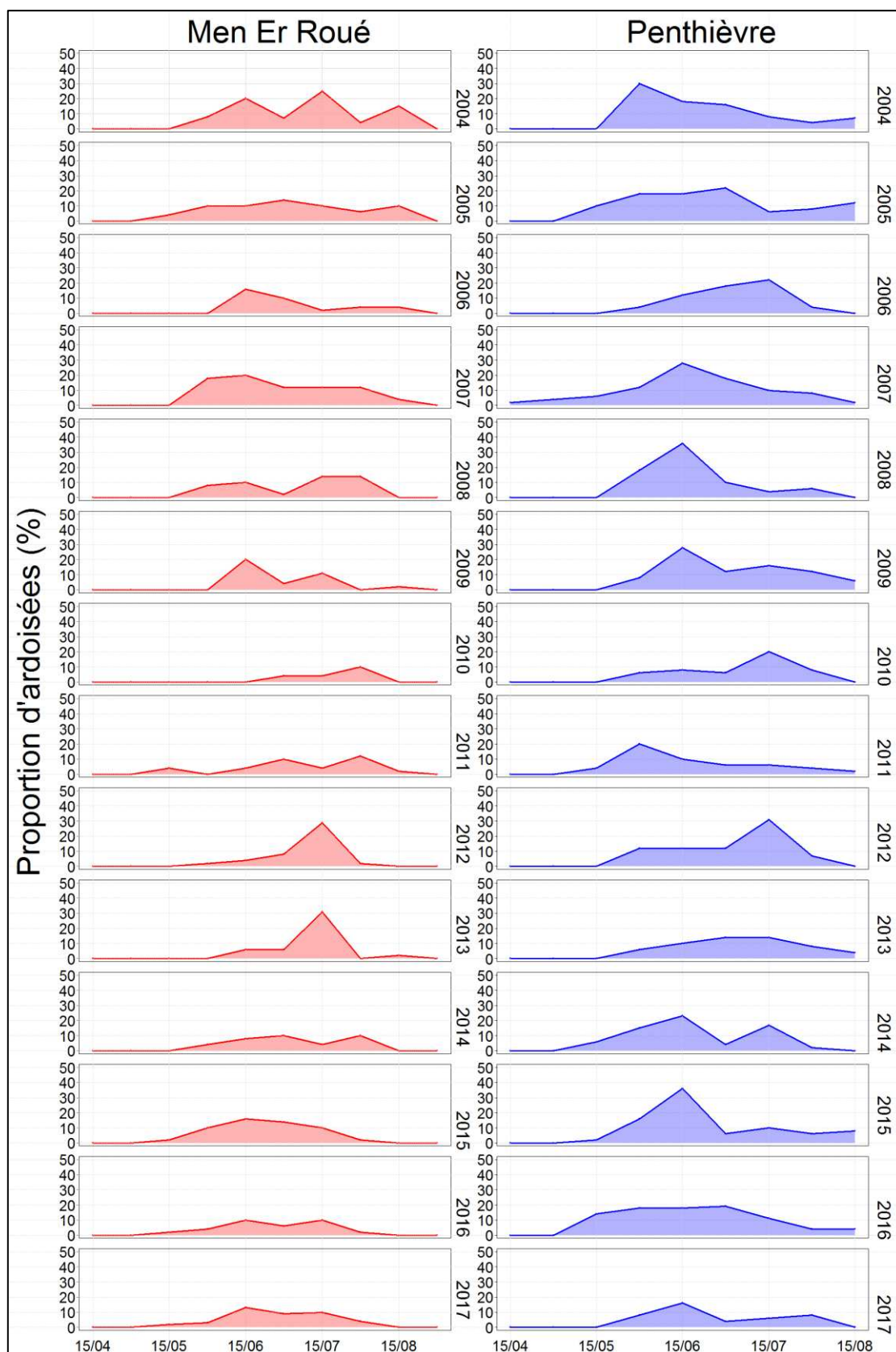


Figure 34: Évolution temporelle de la proportion des huîtres plates ardoisées sur le site de Men Er Roué (gauche) et Penthièvre (droite) dans la Baie de Quiberon des années 2004 à aujourd'hui.

Si l'on compare les observations entre les deux sites étudiés, la figure 35 montre que la proportion d'huîtres laiteuses et ardoisées est plus importante sur le banc de Penthièvre que sur le site de Men Er Roué. En moyenne, 4 % d'huîtres ardoisées sont recensées à Men Er Roué contre 8% à Penthièvre et 6% d'huître laiteuses sont recensées à Men Er Roué contre 9% à Penthièvre. De plus, l'apparition de ces stades est plus tardive sur le site de Men Er Roué (autour du 1^{er} Juin pour les huîtres laiteuses et autour du 15 Juin pour les huîtres ardoisées) comparé au banc de Penthièvre (autour du 15 Mai pour les huîtres laiteuses et autour du 1^{er} Juin pour les huîtres ardoisées).

En résumé, les variations annuelles observées pour ces deux stades de maturation sont similaires entre les deux sites mais les taux sont toujours plus forts sur le banc de Penthièvre que sur le site de Men Er Roué (tableau 14). De plus, la date d'apparition de ces stades est plus précoce, d'une quinzaine de jours, à Penthièvre que sur le site de Men Er Roué.

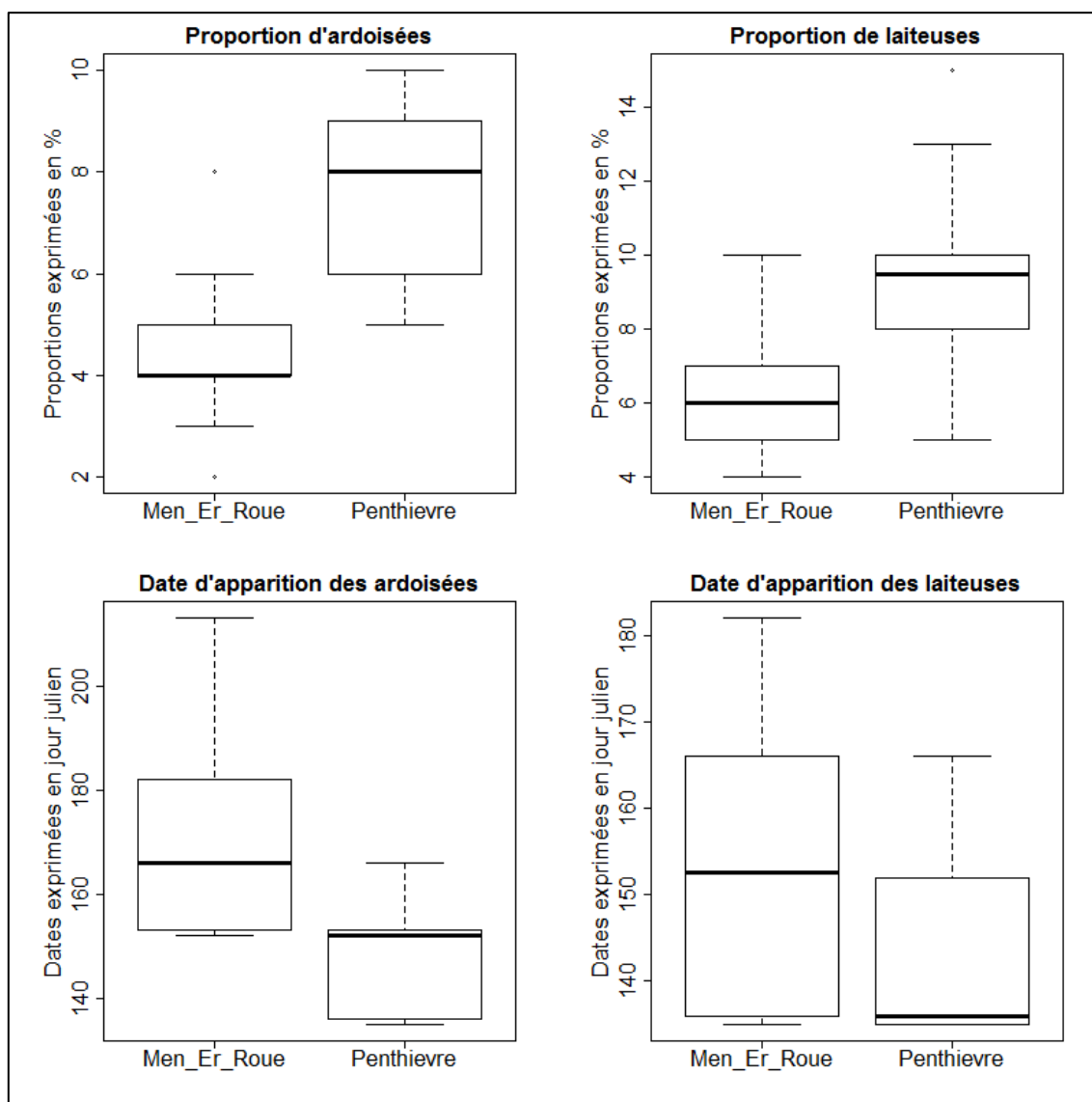
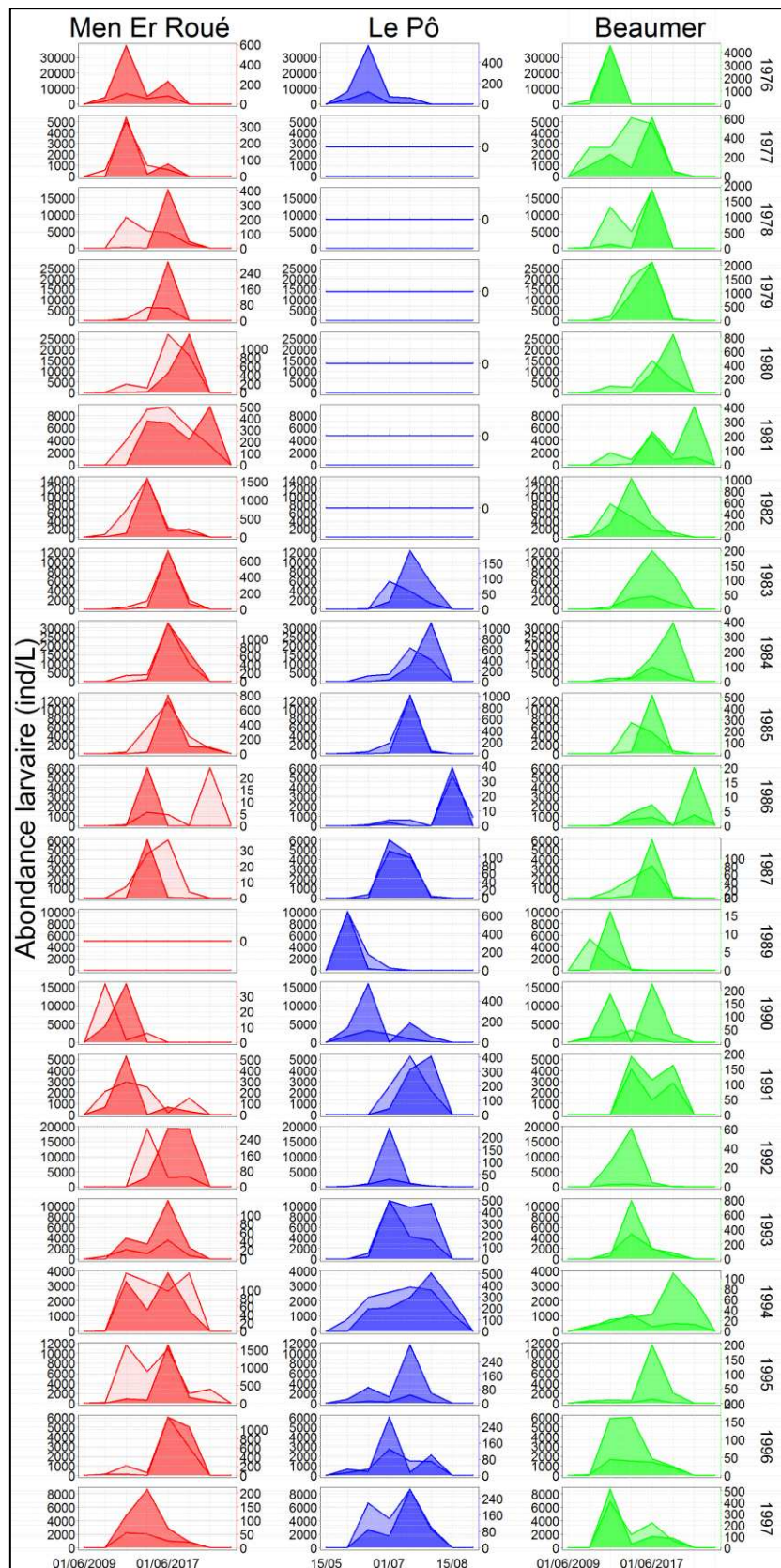


Figure 35: Comparaison des taux et de la date d'apparition d'huître laiteuses et ardoisées observées sur les sites de Men Er Roué et Penthièvre (variations observées de 2004 à 2017).

b) Abondance larvaire

Quelques jours après le stade "huîtres ardoisées" (< 4 jours), les larves sont relâchées dans l'eau à taille très homogène de 180 μm . Pour le paramètre « abondance larvaire », les données sont disponibles sur 3 stations dans la Baie de Quiberon : Men Er Roué, le Pô et Beaumer. La figure 36 montre, par année, la distribution estivale de l'abondance larvaire totale et l'abondance de larves évoluées, pour les trois stations. En ce qui concerne la distribution spatiale, il y a bien sûr des différences d'une station à l'autre (tableau 14), ces différences peuvent être très faibles (par exemple 2002, 2004, 2015, 2016) mais parfois plus importantes (2010, 2017). Mais les variations temporelles d'une année à l'autre sont

nettement plus importantes que la variabilité spatiale: la comparaison 2006 vs 2012 est un bon exemple. Enfin, un troisième résultat concerne la variation intra-saisonnière. Les variations saisonnières (début d'apparition des larves - nombre de pics en saison) sont généralement les mêmes entre les stations: certaines années, le période d'apparition des larves est précoce (début juin 2017), d'autres années, le début de la saison est tardif (début juillet 2012, 2013), et ce de façon homogène entre les stations.



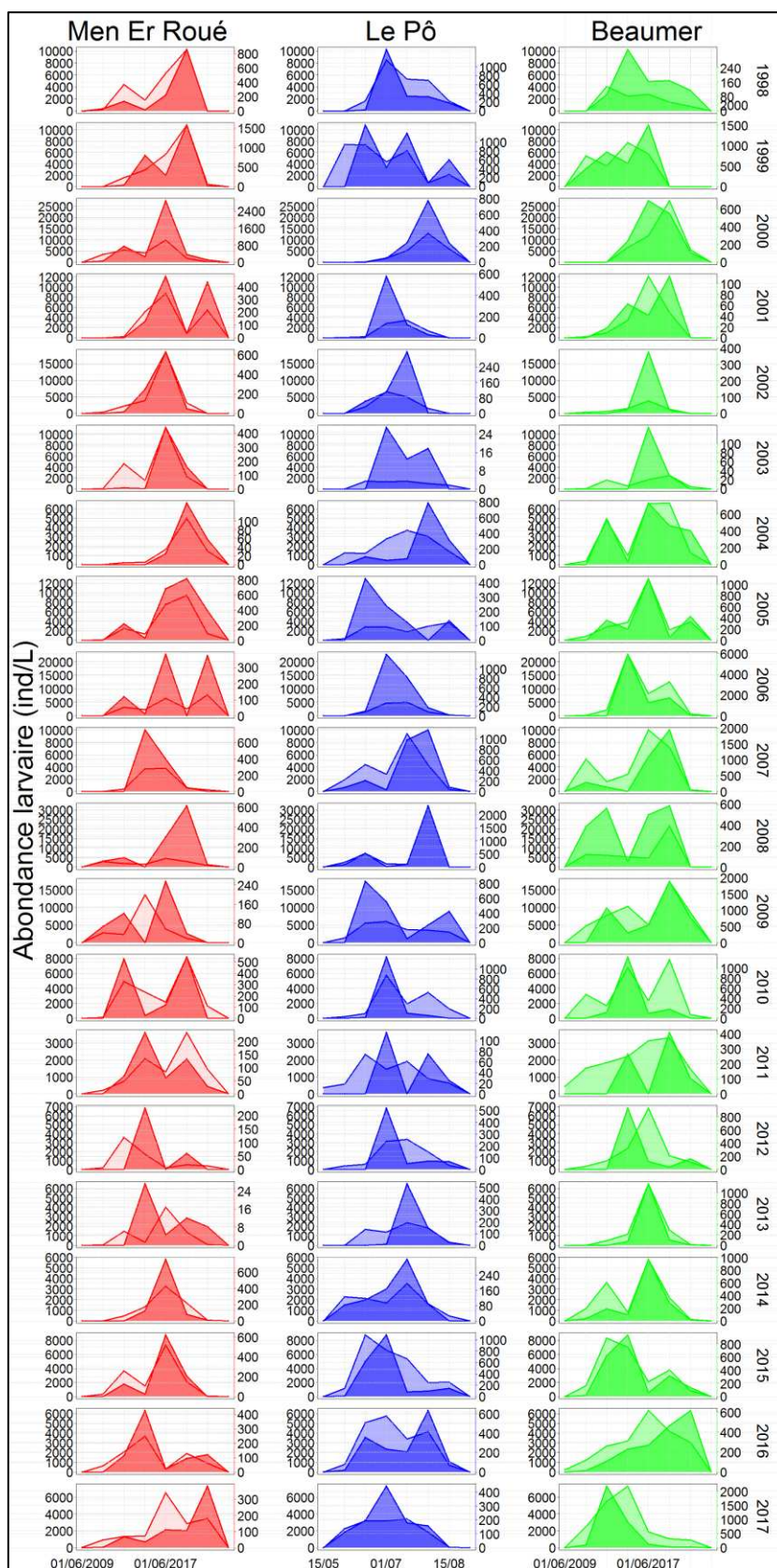


Figure 36: Evolution temporelle de l'abondance larvaire totale (ordonnée à gauche, polygone clair) et évoluée (ordonnée à droite, polygone foncé) des huîtres plates sur le site de Men Er Roué (gauche), le Pô (milieu) et Beaumer (droite) dans la Baie de Quiberon des années 1976 à 2017.

En moyenne, la concentration de larves totales est plus élevée sur le site de Men Er Roué (environ 2000 larves/L contre en moyenne 1500 larves/L sur le site de Pô) mais la concentration en larves évoluées est plus élevée sur le site de Beaumer (environ 150 larves/L contre une moyenne de 100 larves/L sur le site de Pô). L'abondance maximale en larve totale est relevée sur le site de Pô en 2008 (31200 larves/L) et l'abondance maximale en larve évoluée est relevée sur le site de Beaumer en 2006 (4600 larves/L). Cependant, comme le montre le tableau 14, ces différences ne sont pas significatives. L'abondance larvaire totale ou évoluée est donc considérée comme globalement similaire entre ces trois stations. De même, en ce qui concerne la phénologie, la date d'apparition moyenne du premier pic des larves totales et évoluées est proche entre les trois stations (autour du 15 Juillet). On remarque également que le plus grand pic de larves totales correspond également au pic de larves évoluées pour quasiment toutes les années (exception en 2010 et 2016 par exemple). Enfin, l'abondance de larves évoluées est dix fois inférieure à celle de l'abondance des larves totales. Si la différence spatiale est faible, la différence interannuelle est par contre très forte. En effet, la variation temporelle de l'apparition des pics larvaires est différente selon les années, par exemple sur le site de Men Er Roué, les plus importants pics de larves sont observés autour du 30 Mai en 1989 et seulement autour du 30 Août en 1986.

En résumé, les variations annuelles observées pour l'abondance larvaire totale et évoluée sont similaires entre les trois sites. On note également une similarité dans le nombre de larves pêchées sur ces trois sites. De plus, la date d'apparition des premiers pics larvaires est semblable dans ces trois sites de la baie de Quiberon. Cependant, la variabilité interannuelle est très forte avec des larves présentes tôt dans l'année (au mois de Mai comme en 1989) ou tard (au mois d'Août comme en 1986).

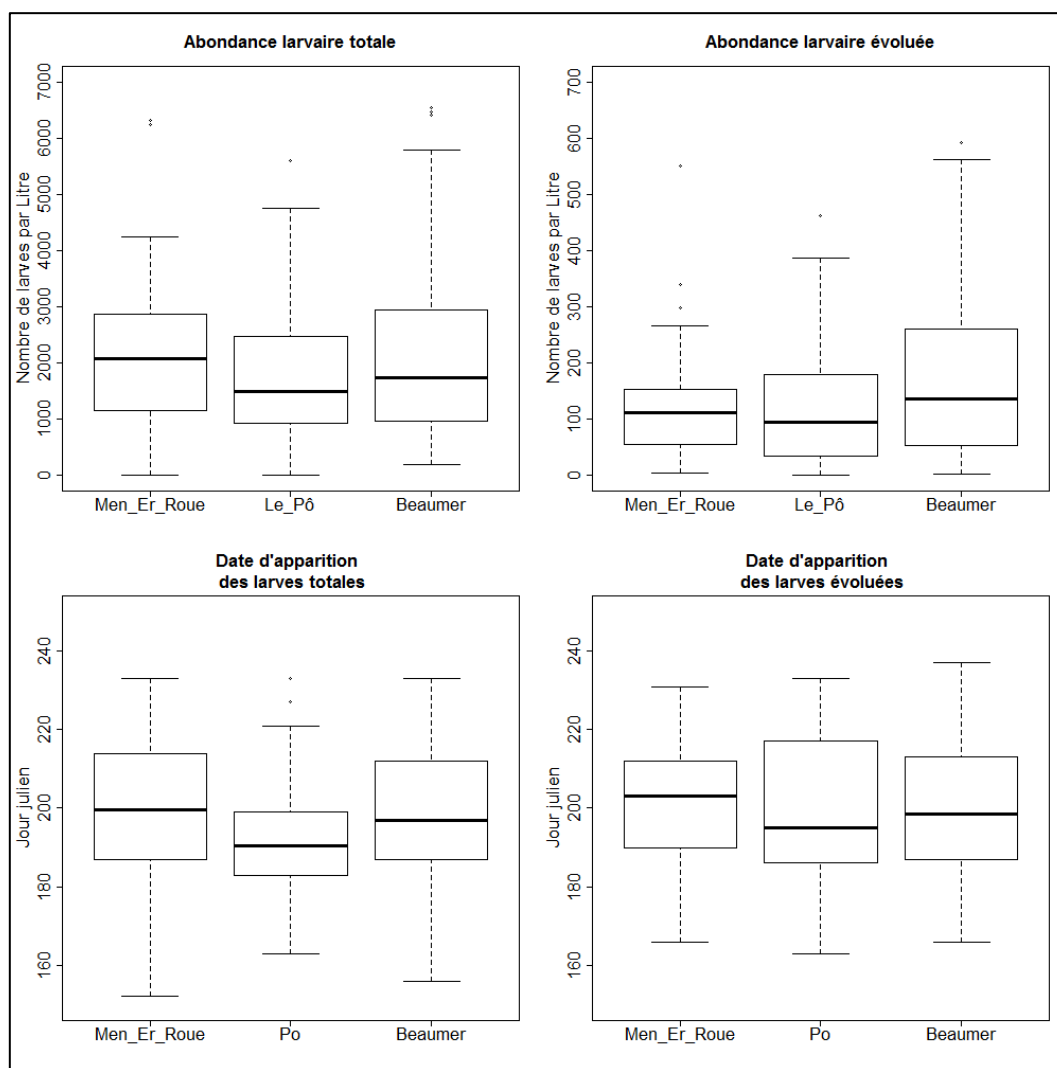


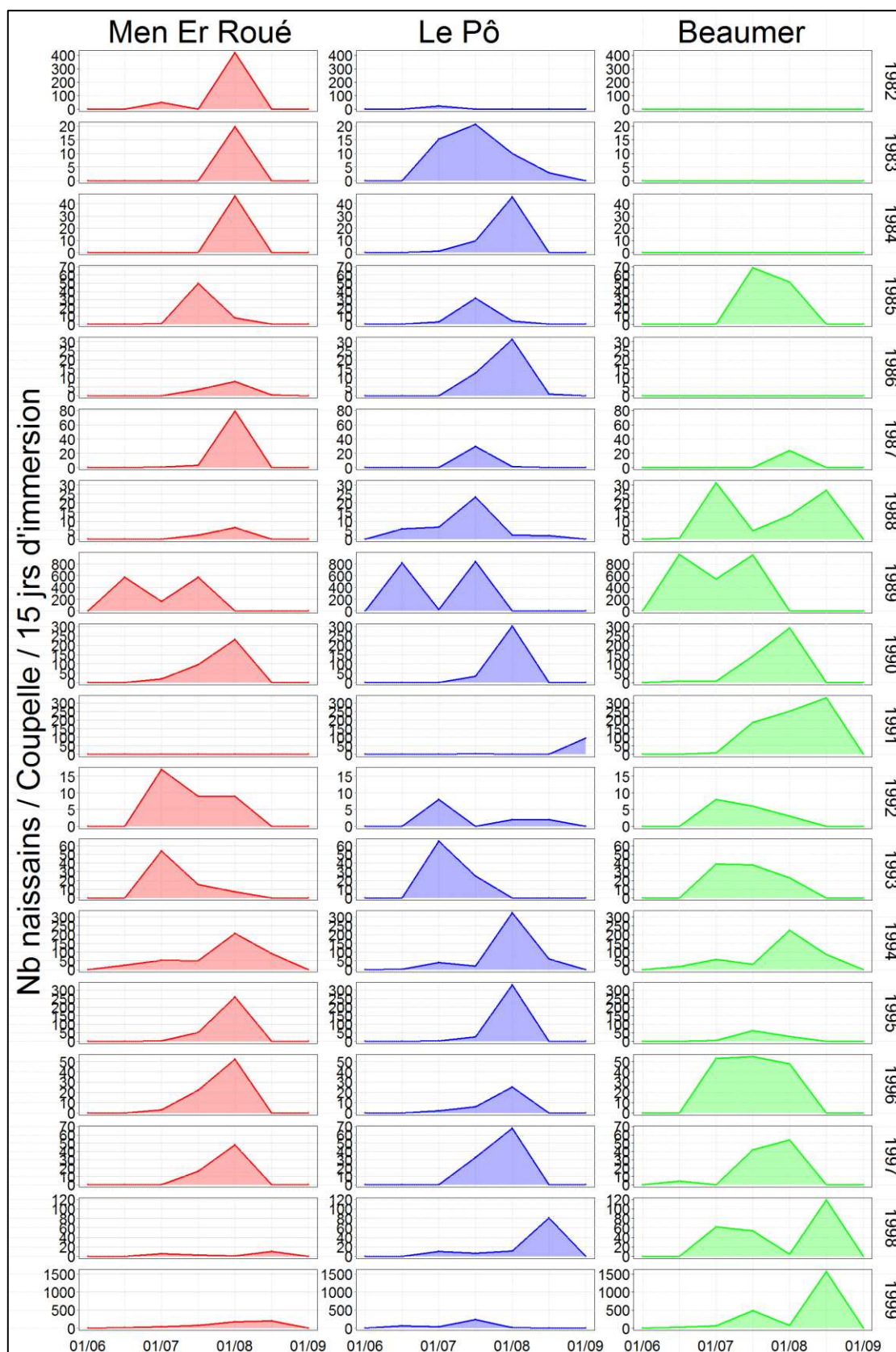
Figure 37: Comparaison de l'abondance larvaire et de la date d'apparition des larves sur les sites de Men Er Roué, le Pô et Beaumer (variations observées de 1976 à 2017).

c) Recrutement

Quelques jours après l'apparition des larves évoluées dans l'eau (4 à 5 jours), on peut observer de jeunes post-larves récemment recrutés sur les collecteurs. Pour ce troisième indicateur biologique, les données sont également disponibles sur les 3 stations suivies dans la baie de Quiberon (Men Er Roué, le Pô et Beaumer). La figure 36 montre donc, par année, la dynamique estivale du recrutement sur collecteur (standardisé pour une exposition moyenne de 15 jours) pour les trois stations.

En ce qui concerne la distribution spatiale, il y a quelques différences entre les stations : le recrutement est généralement plus élevé près de la côte (Beaumer, Le Pô) et plus faible sur la station plus profonde (Men Er Roué). Cependant, ces observations ne sont pas significativement différentes

(Tableau 14). En revanche, les variations temporelles d'une année à l'autre au sein d'un même site sont significativement différentes (2012 vs 2017, par exemple). Les variations saisonnières (début du recrutement - nombre de pics en saison) sont généralement les mêmes d'une station à l'autre: certaines années, le recrutement est précoce (début juin 2017, 2005, 2003, 2015), d'autres années, il est tardif (début juillet 2012, 2013, 2011) et parfois on peut observer deux pics importants au cours d'une même saison: un pic en début de saison et un autre en fin de saison (2007, 2009 par exemple).



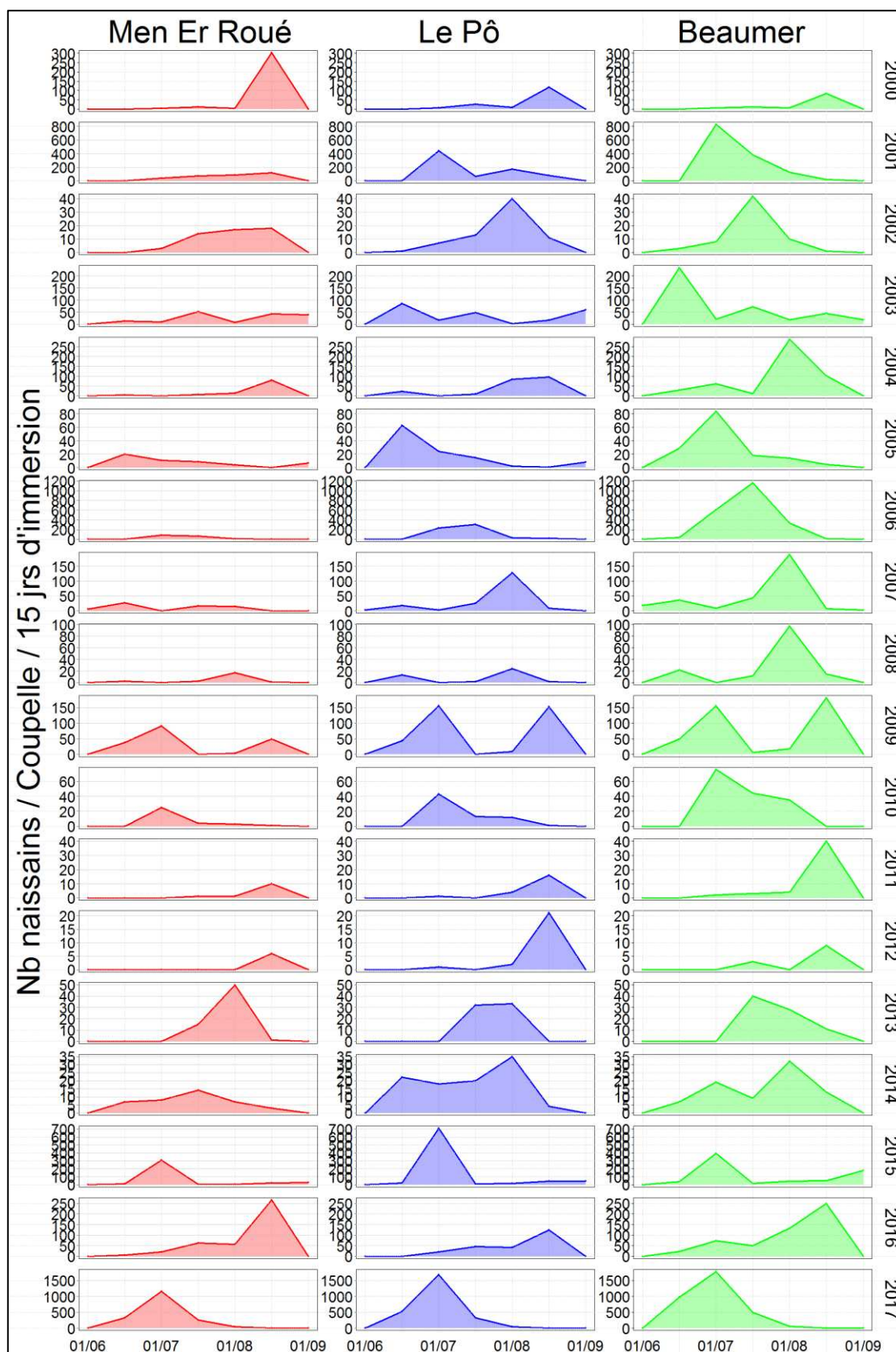


Figure 38: Évolution temporelle du recrutement de naissain d’huître plate sur le site de Men Er Roué (gauche), le Pô (milieu) et Beaumer (droite) dans la Baie de Quiberon des années 1982 à 2017.

En moyenne, le recrutement est plus élevé sur le site de Beaumer (environ 20 naissains/coupelle) que sur les autres sites (environ 15 naissains/coupelle) mais la différence n'est pas significative (Figure 39). L'intensité maximale du recrutement est relevée sur le site de Beaumer en 1999 (1565 naissains/coupelle). En ce qui concerne la phénologie du recrutement, la date d'apparition moyenne du premier pic des naissains est proche dans les trois stations (autour du 5 Août). Comme pour les précédents descripteurs biologiques, ces séries temporelles montrent une faible différence spatiale par rapport à la variabilité interannuelle. La fenêtre temporelle du recrutement est différente selon les années, par exemple sur le site de Men Er Roué, l'année 2012 présente une faible intensité du recrutement (5 naissains/coupelle) et une apparition tardive (les naissains ont été collectés qu'à partir du 10 Août pour une courte durée de 20 jours), contrairement à l'année 2017 où l'intensité du recrutement est beaucoup plus forte (1100 naissains/coupelle) et l'apparition très précoce et étendue sur plusieurs semaines (les naissains collectés du 1^{er} Juin au 1^{er} Août, soit 61 jours).

En résumé, les variations annuelles observées pour l'intensité du recrutement et sa fenêtre d'observation dans la baie de Quiberon sont similaires entre les trois sites d'étude. Par contre la variabilité interannuelle y est très forte.

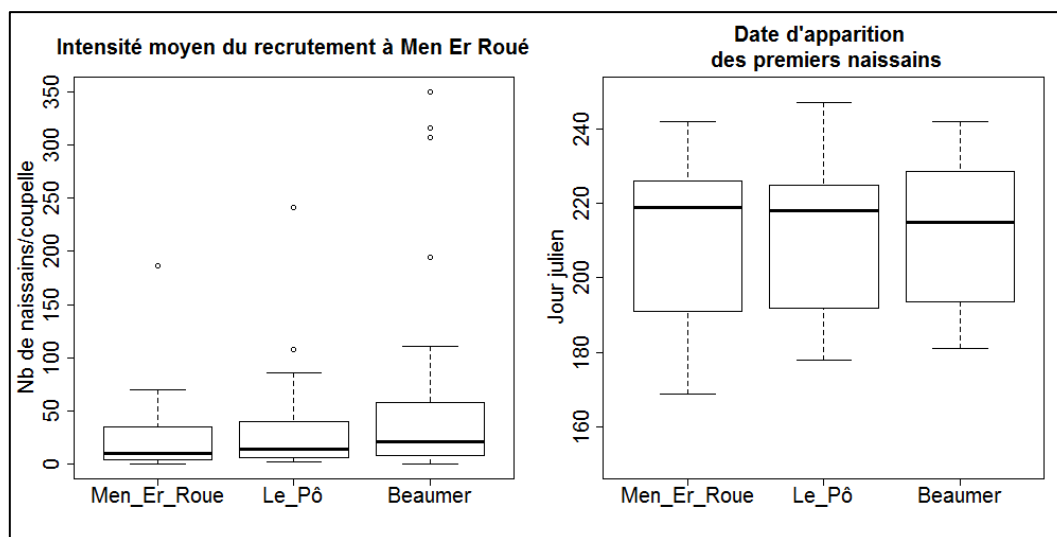


Figure 39: Comparaison de l'abondance larvaire et de la date d'apparition des larves sur les sites de Men Er Roué, le Pô et Beaumer (variations observées de 1976 à 2017).

Tableau 14: Résultats du test de Kruskal-Wallis sur l'effet de la date et du site d'étude sur les trois paramètres biologiques suivis (maturation, abondance larvaire et recrutement) sur la période complète (1987-2017).

Variables	Date			Station			Date x Station		
	df	F	p.value	df	F	p.value	df	F	p.value
<i>Larves</i>									
Larve totale	23	59,4	<0,001	2	0,9	0,4	46	0,5	1
Evoluées	23	26,2	<0,001	2	2,5	0,08	46	1,05	0,4
<i>Maturation</i>									
Maigre	23	47,1	<0,001	1	5,5	0,02	23	0,7	0,8
Peu grasse	23	73,8	<0,001	1	41,6	<0,001	23	4,4	<0,001
Grasse	23	81,6	<0,001	1	40,7	<0,001	23	5,6	<0,001
Très grasse	23	87,8	<0,001	1	10,9	<0,001	23	3,2	<0,001
Laitéuse	23	67,1	<0,001	1	3,5	0,06	23	1,7	0,02
Ardoisée	23	56,6	<0,001	1	0,4	0,5	23	1	0,5
<i>Recrutement</i>									
Naissain collecté	23	12,5	<0,001	2	4,6	0,01	46	0,9	0,6

Les p. value en gras représentent les effets significatifs.

En résumé, l'étude préliminaire de la variabilité des trois paramètres-clés de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon montre que, même si il existe des différences spatiales au sein de la Baie, la variabilité temporelle et notamment interannuelle reste la plus élevée. Ainsi, pour la suite de l'étude, l'analyse porte sur la variabilité temporelle en relation avec les paramètres environnementaux, en focalisant sur le secteur pour lequel les séries temporelles sont les plus complètes : le site de Men Er Roué situé au cœur de la baie de Quiberon.

5.3.2. Effet des paramètres environnementaux : aspect descriptif

a) Présentation détaillée du jeu de données

Le jeu de données disponible sur le site de Men Er Roué permet de disposer de séries temporelles quasi continues depuis 1987 (e.g. Figures 40 à 46). Ce jeu de données est composé de paramètres environnementaux (climatiques, météorologiques, hydrobiologiques) et de paramètres biologiques caractérisant la reproduction de l'huître plate depuis 1976.

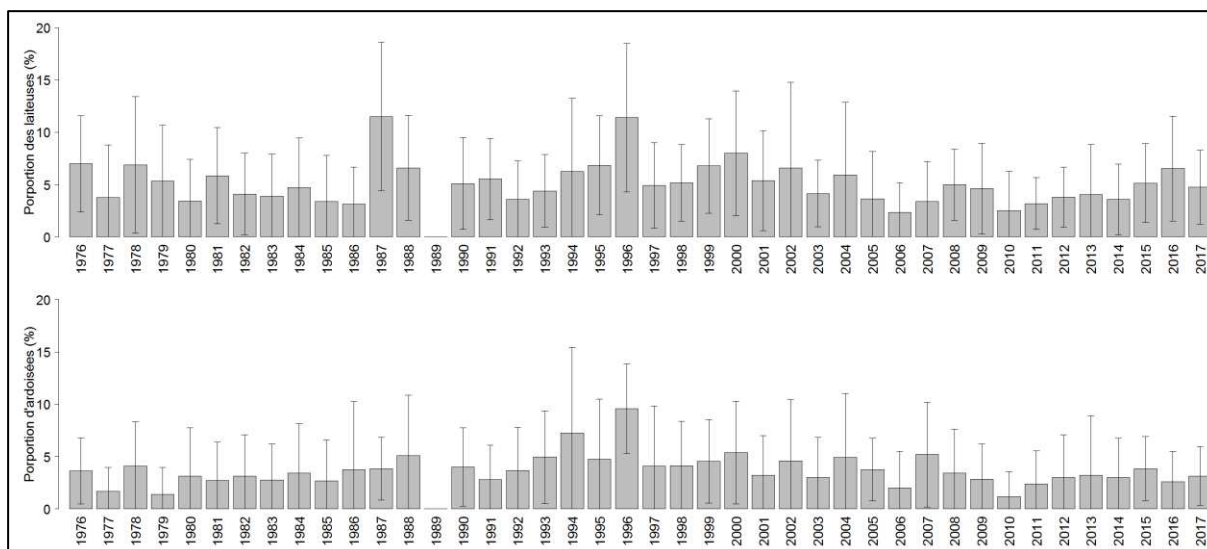


Figure 40: Variabilité temporelle des deux derniers stades de reproduction chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

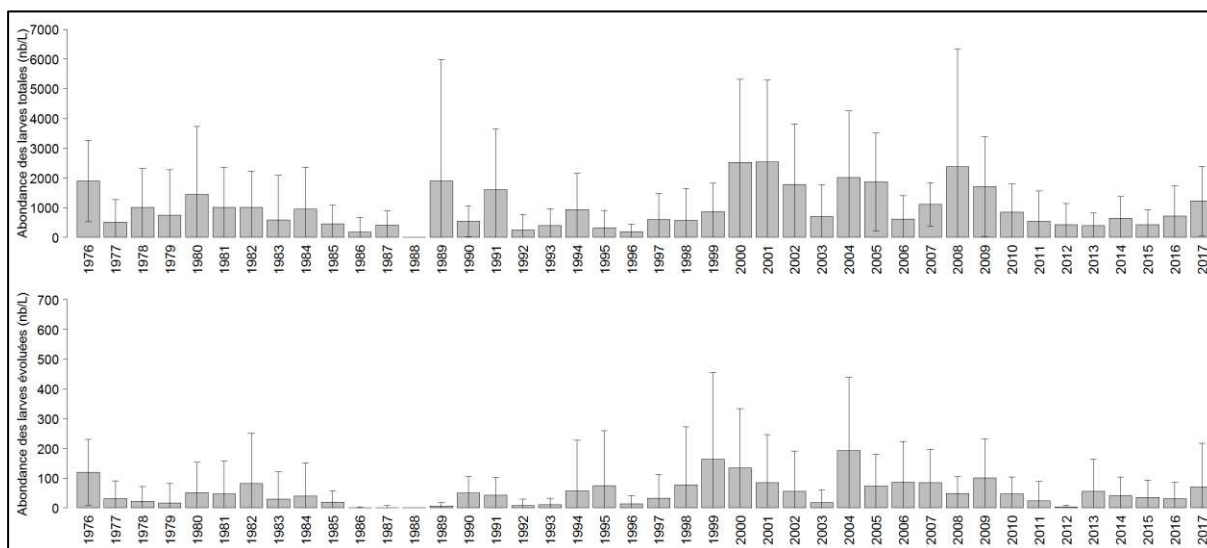


Figure 41: Variabilité temporelle de l'abondance larvaire chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

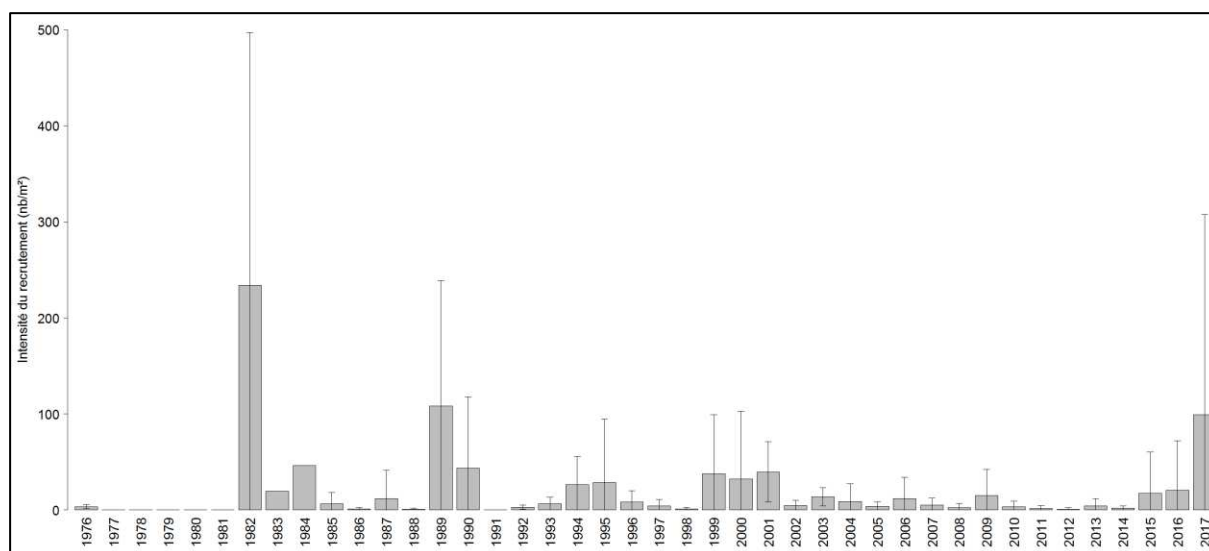


Figure 42 : Variabilité temporelle de l'intensité du recrutement chez l'huître plate suivie en Baie de Quiberon de 1976 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

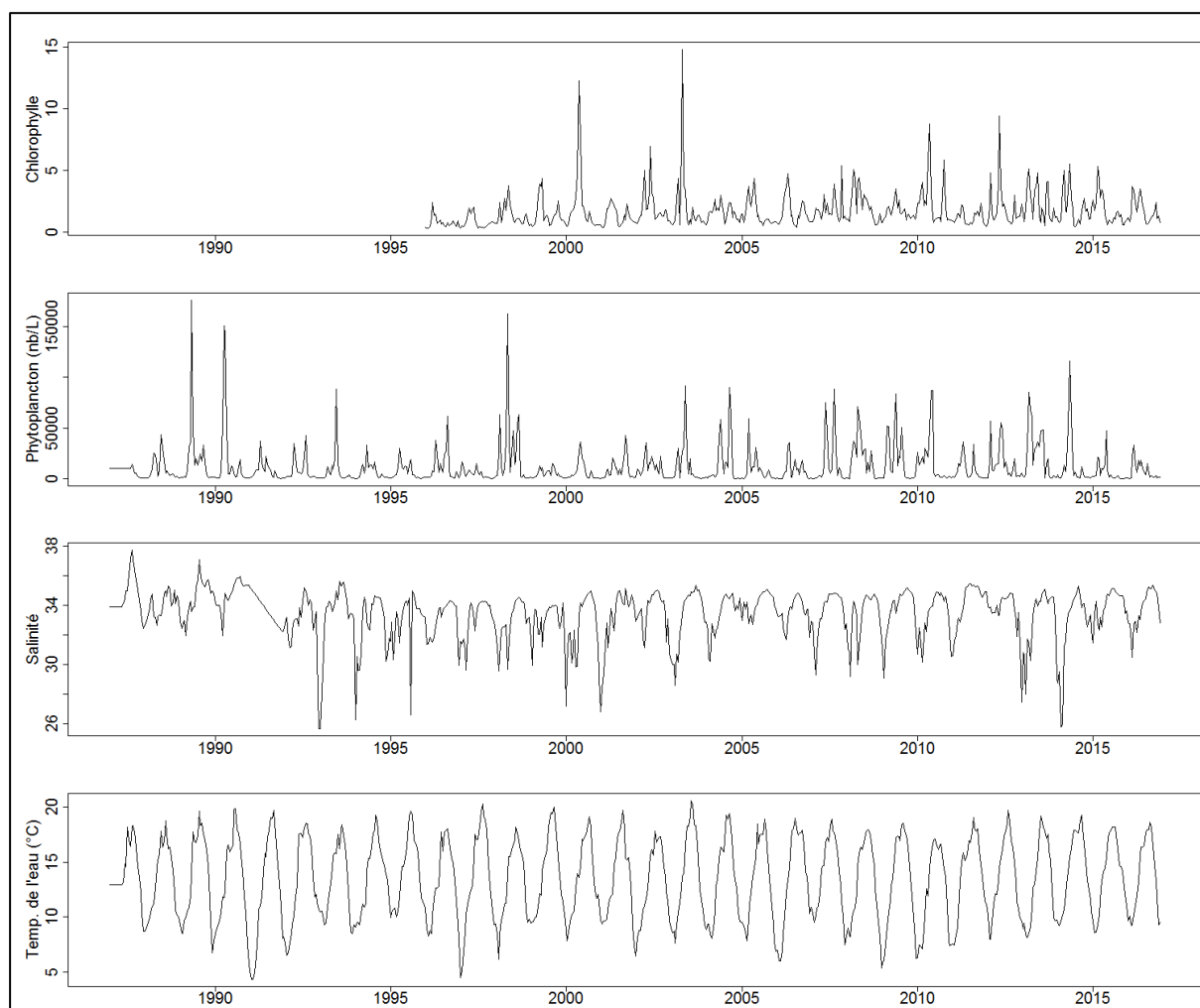


Figure 43: Variabilité temporelle des paramètres hydrobiologiques en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

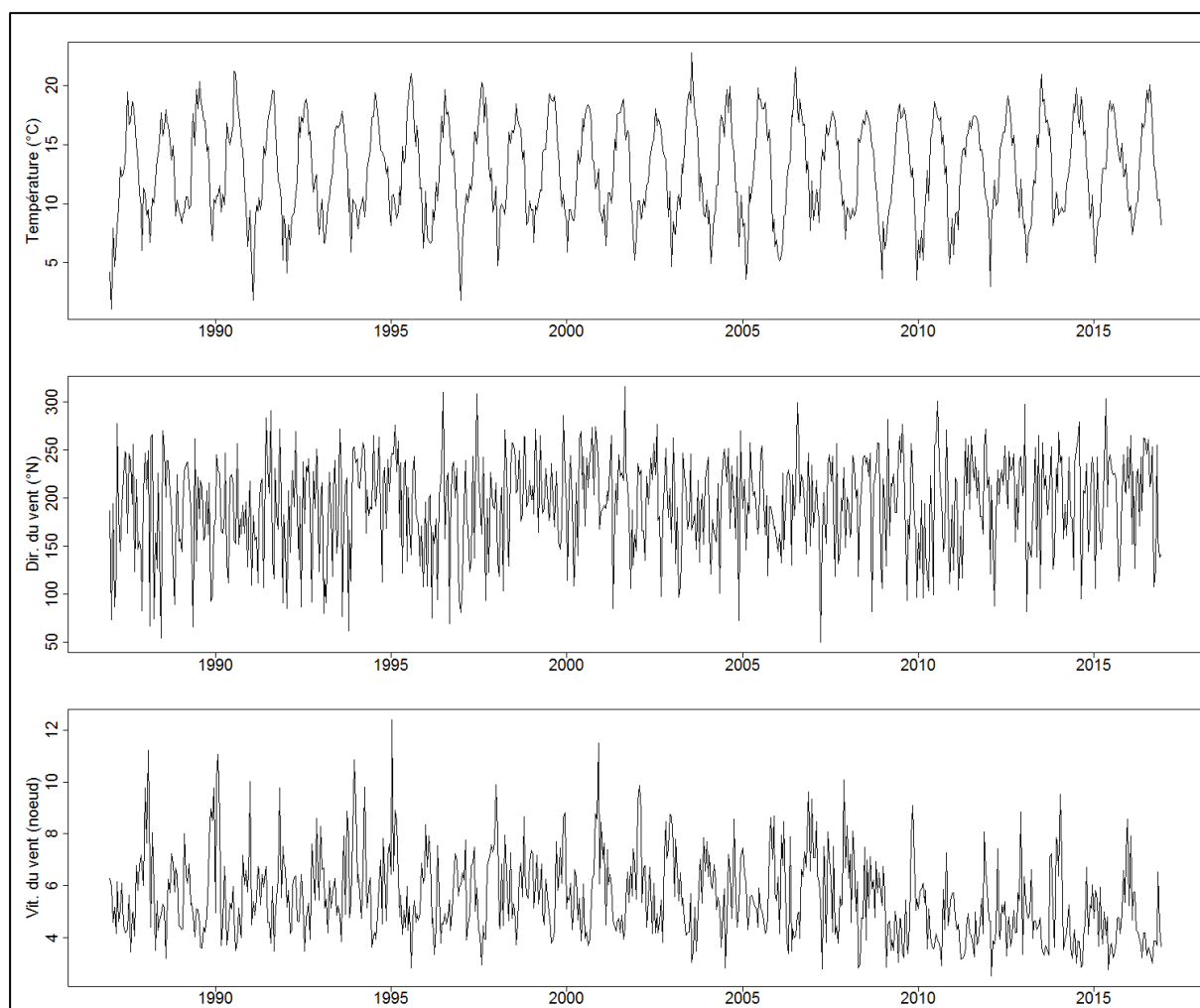


Figure 44 : Variabilité temporelle des paramètres météorologiques en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

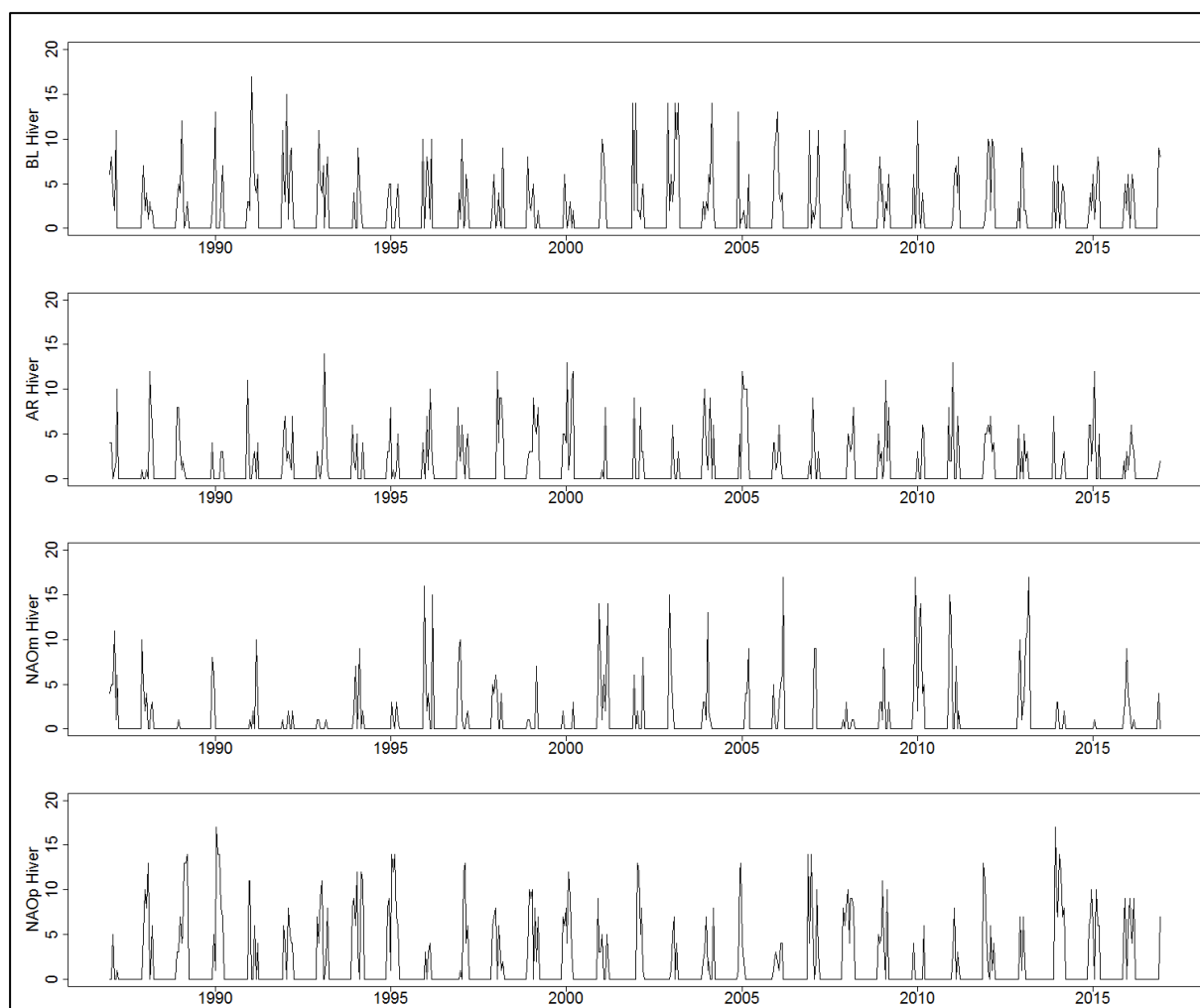


Figure 45 : Variabilité temporelle des indices climatiques hivernaux en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

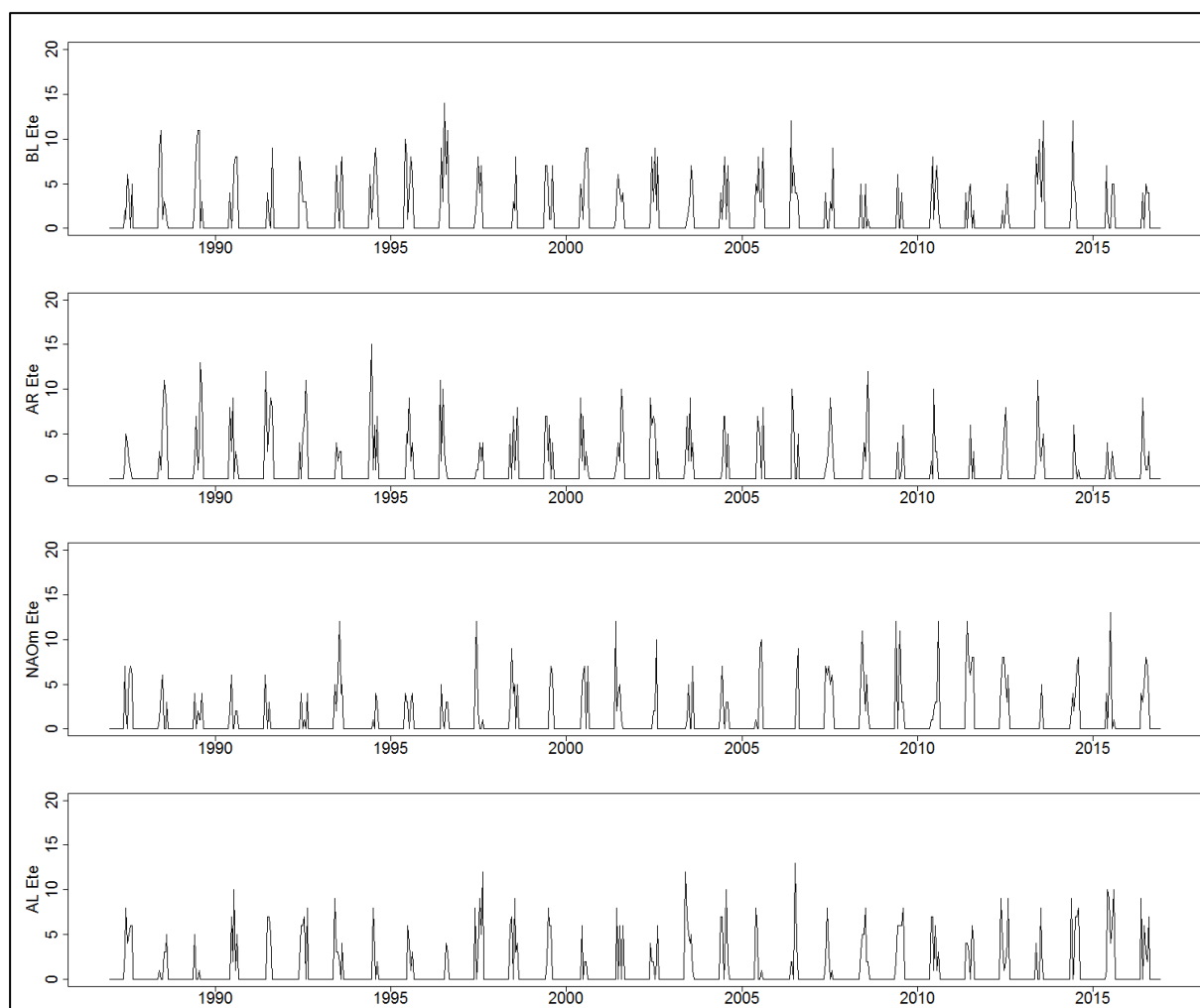


Figure 46 : Variabilité temporelle des indices climatiques estivaux en Baie de Quiberon de 1987 à 2017 sur le site de Men Er Roué.

b) Analyses multi-variées

Afin d'analyser les relations entre ces paramètres de manière globale, une série d'Analyses en Composante Principale (ACP) a été mise en œuvre. L'ACP permet de représenter de façon synthétique l'ensemble de la variabilité du jeu de données sur différents plans factoriels.

Un premier ensemble d'ACP (« ACP maturation ») représente les relations entre les variables environnementales annuelles (Figure 47) et saisonnières (Figure 48) et les variables biologiques et phénologiques liées à la maturation de l'huître plate (Proportion d'huîtres laiteuses et ardoisées ; Date d'apparition des huîtres laiteuses et ardoisées ; Figures 47 et 48).

En ce qui concerne l'ACP annuelle, le premier plan totalise 57,6% de l'inertie. Les variables actives (représentées en noir) sont toutes bien expliquées par les deux premiers axes sauf la salinité. Les variables biologiques sont aussi toutes bien représentées sur ce premier plan factoriel. Cette première analyse globale permet de ressortir les relations suivantes :

- La date d'apparition des huîtres laiteuses et ardoisées est négativement corrélée aux températures de l'air et de l'eau. Ainsi, les années plutôt chaudes sont favorables à des dates précoces d'apparition des ardoisées.
- La proportion des laiteuses et des ardoisées est positivement corrélée à la vitesse du vent. Ainsi, les années aux vents forts sont plutôt favorables à un taux élevé d'huîtres laiteuses et ardoisées, en relation probable à la remise en suspension du microphytobenthos.

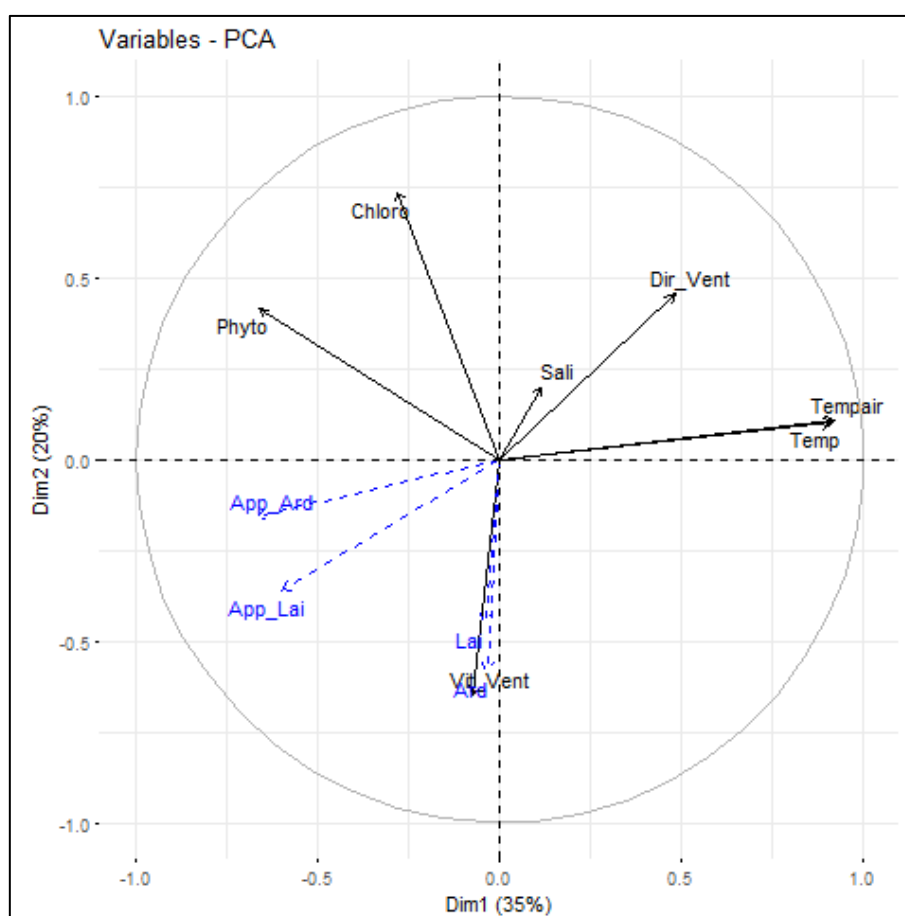


Figure 47: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites à la maturation de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

En ce qui concerne les ACP saisonnières, le premier plan du nuage des variables de chaque ACP annuelle totalise respectivement 55% de l'inertie pour la saison estivale, 53,2% de l'inertie pour la saison automnale, 51% de l'inertie pour la saison automnale et 51,4% de l'inertie pour la saison hivernale. Les variables actives (représentées en noir) sont toutes bien expliquées par les deux axes de chaque ACP, à l'exception de la salinité pour l'ACP des paramètres estivaux et hivernaux, la direction du vent et la chlorophylle *a* pour l'ACP des paramètres automnaux. Ces premières analyses saisonnières permettent de ressortir les relations suivantes:

- La date d'apparition des laiteuses et des ardoisées est liée aux régimes de temps de l'été et de l'hiver, aux températures de l'eau et de l'air en hiver, à la direction du vent et à la concentration en chlorophylle *a* au printemps.
- Les proportions des ardoisées et des laiteuses sont fortement liées au régime AR en été et leurs dates d'apparition au régime BL.
- Les paramètres environnementaux de la saison automnale n'ont aucun impact sur les données de maturation de l'huître plate.

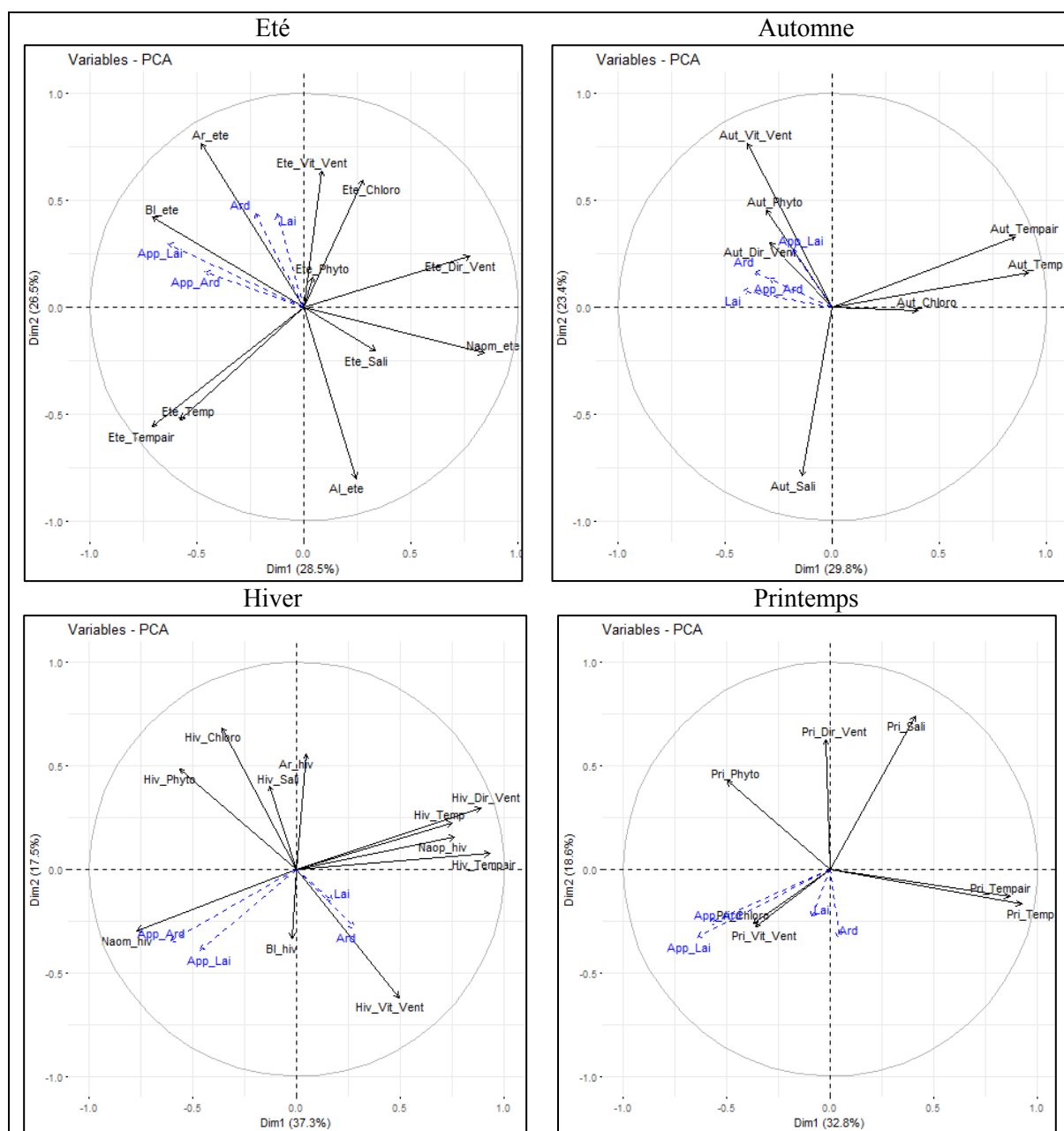


Figure 48 : ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à la maturation de l’huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

Un second ensemble d’ACP (« ACP larves ») représente les relations entre les variables environnementales annuelles (Figure 49) et saisonnières (Figure 50) et les variables biologiques et phénologiques liées à l’abondance larvaire de l’huître plate (Abondance des larves totales et évoluées ; Date d’apparition du premier pic des larves totales et évoluées ; Figures 49 et 50). Cette première analyse globale permet de voir l’absence de relations entre les paramètres liés à l’abondance larvaire et les moyennes annuelles des paramètres environnementaux, contrairement à l’ACP précédente.

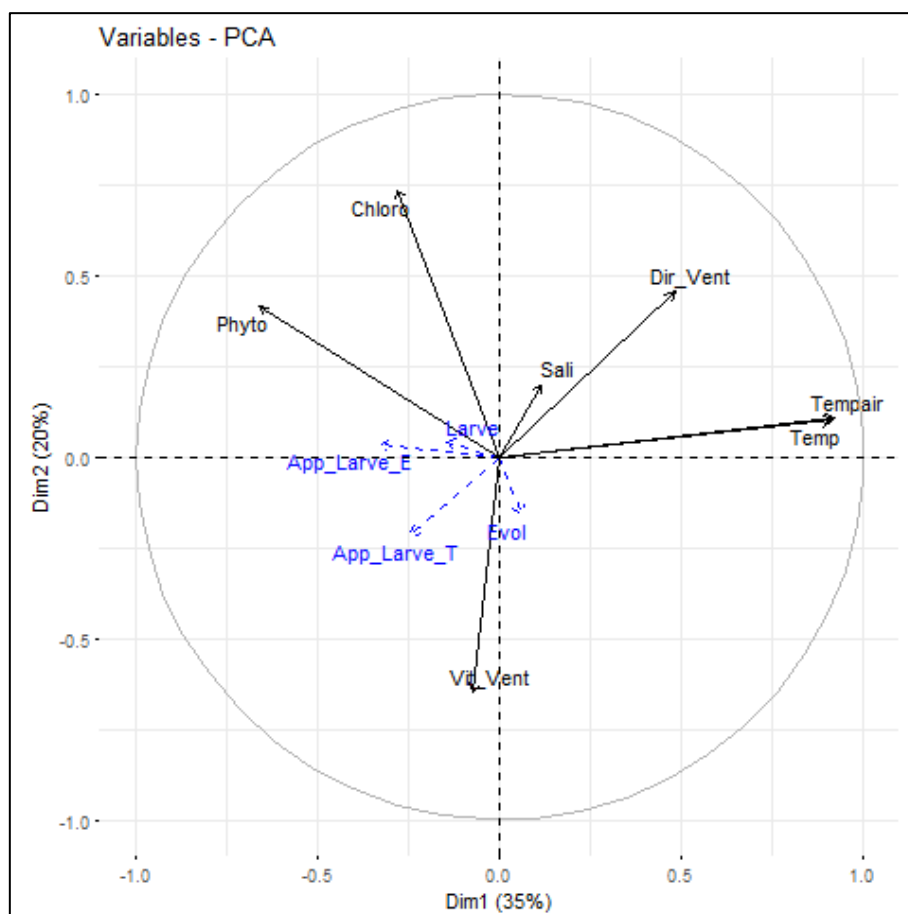


Figure 49: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites à l'abondance larvaire de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

En ce qui concerne les ACP saisonnières, les relations qui ressortent sont les suivantes :

- L'apparition des larves évoluées, en hiver, est positivement corrélée au régime NAO-, mais surtout anti-corrélée au régime NAO+, à la vitesse du vent et l'abondance en chlorophylle *a* au printemps.
- L'abondance des larves totales est positivement liée à la chlorophylle *a* en été.
- Les paramètres environnementaux de la saison automnale n'ont aucun impact sur les données larvaires de l'huître plate.

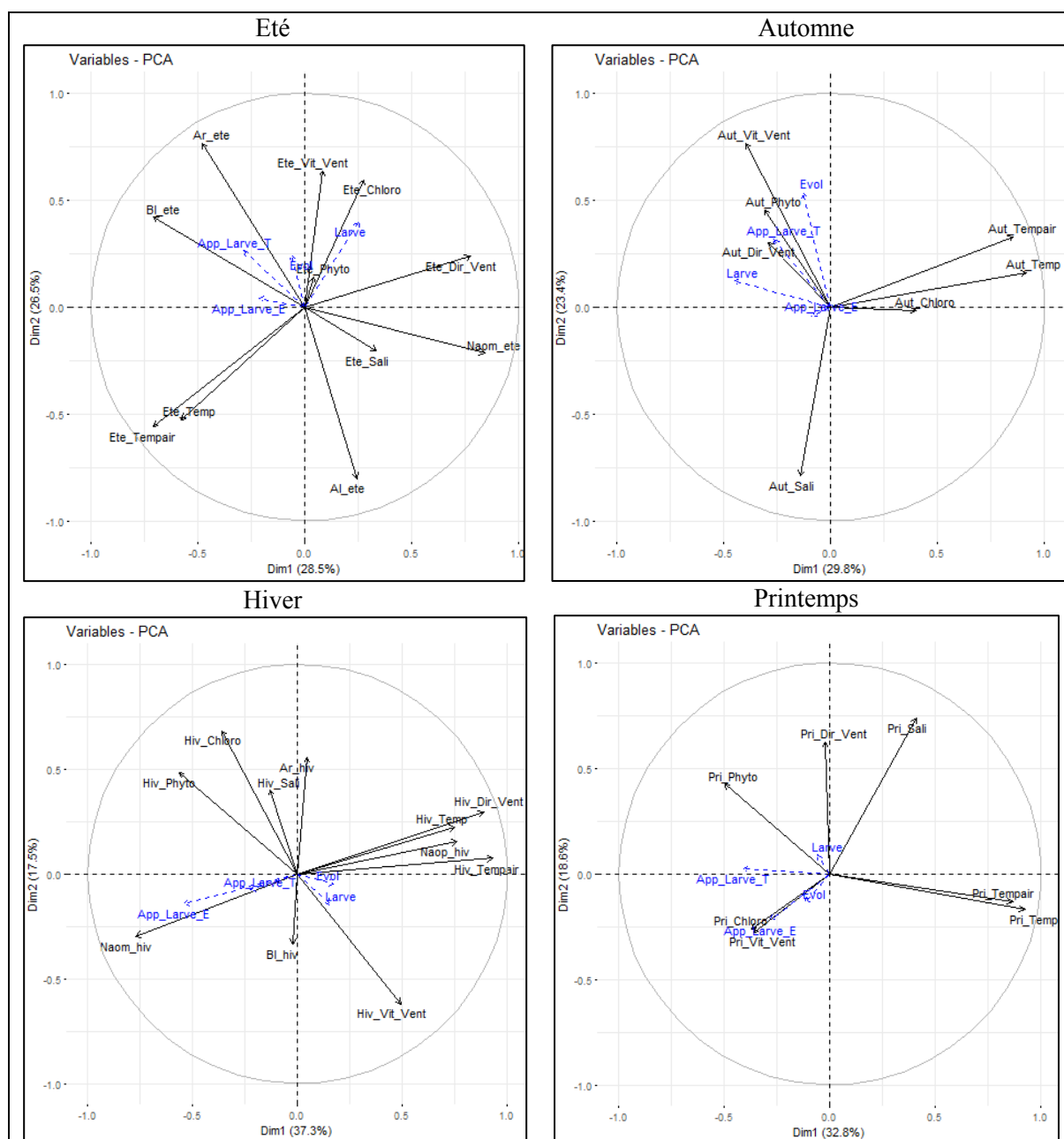


Figure 50: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à l'abondance larvaire de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

Un troisième ensemble d'ACP (« ACP recrutement ») représente les relations entre les variables environnementales annuelles (Figure 51) et saisonnières (Figure 52) et les variables biologiques et phénologiques liées à l'intensité du recrutement de l'huître plate (Nombre de naissains collectés sur une coupelle; Date d'apparition des premiers naissains sur les collecteurs ; Figures 51 et 52).

La variable biologique qui est le mieux représentée sur le plan factoriel de l'ACP annuelle est l'intensité du recrutement (Rec). Cette première analyse globale permet de ressortir les relations suivantes :

- Aucun lien fort n'existe entre les paramètres environnementaux annuels et l'intensité du recrutement

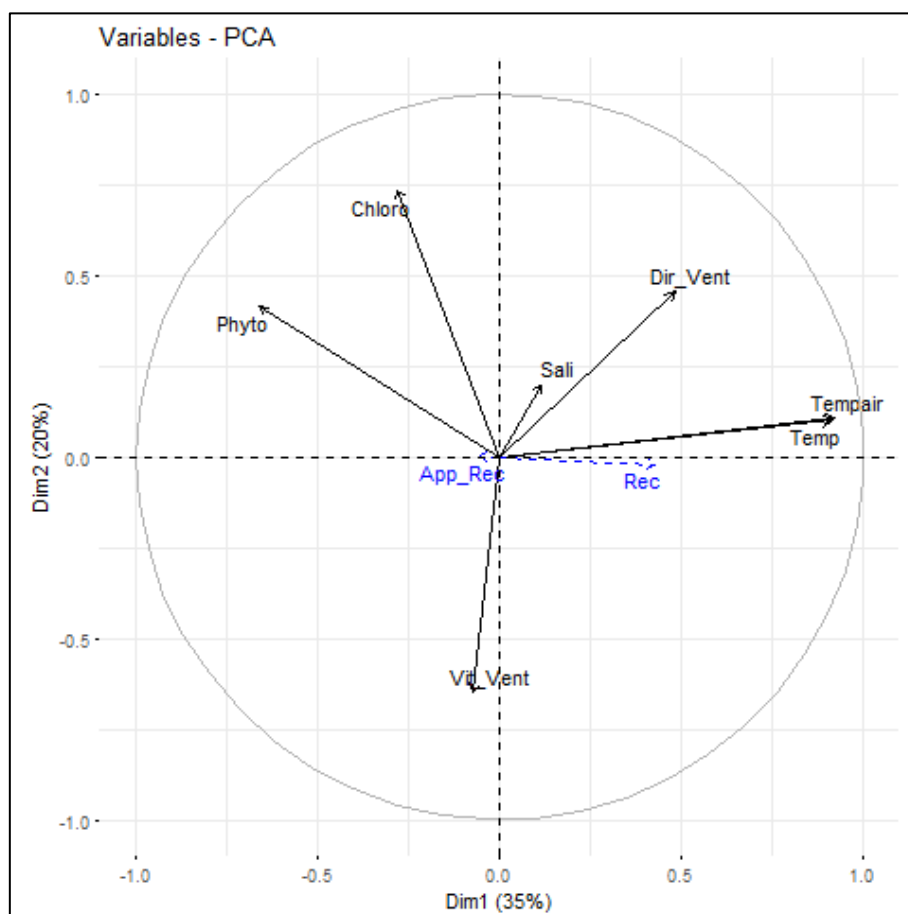


Figure 51: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales annuelles et les variables biologiques attraites l'intensité du recrutement de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

En ce qui concerne les ACP saisonnières, les relations qui ressortent sont les suivantes :

- L'apparition des premiers naissains est positivement corrélée à la vitesse du vent et l'abondance en chlorophylle *a* au printemps.
- Par contre, les paramètres environnementaux de la saison estivale, automnale et hivernale n'ont aucun impact sur les données de recrutement de l'huître plate.

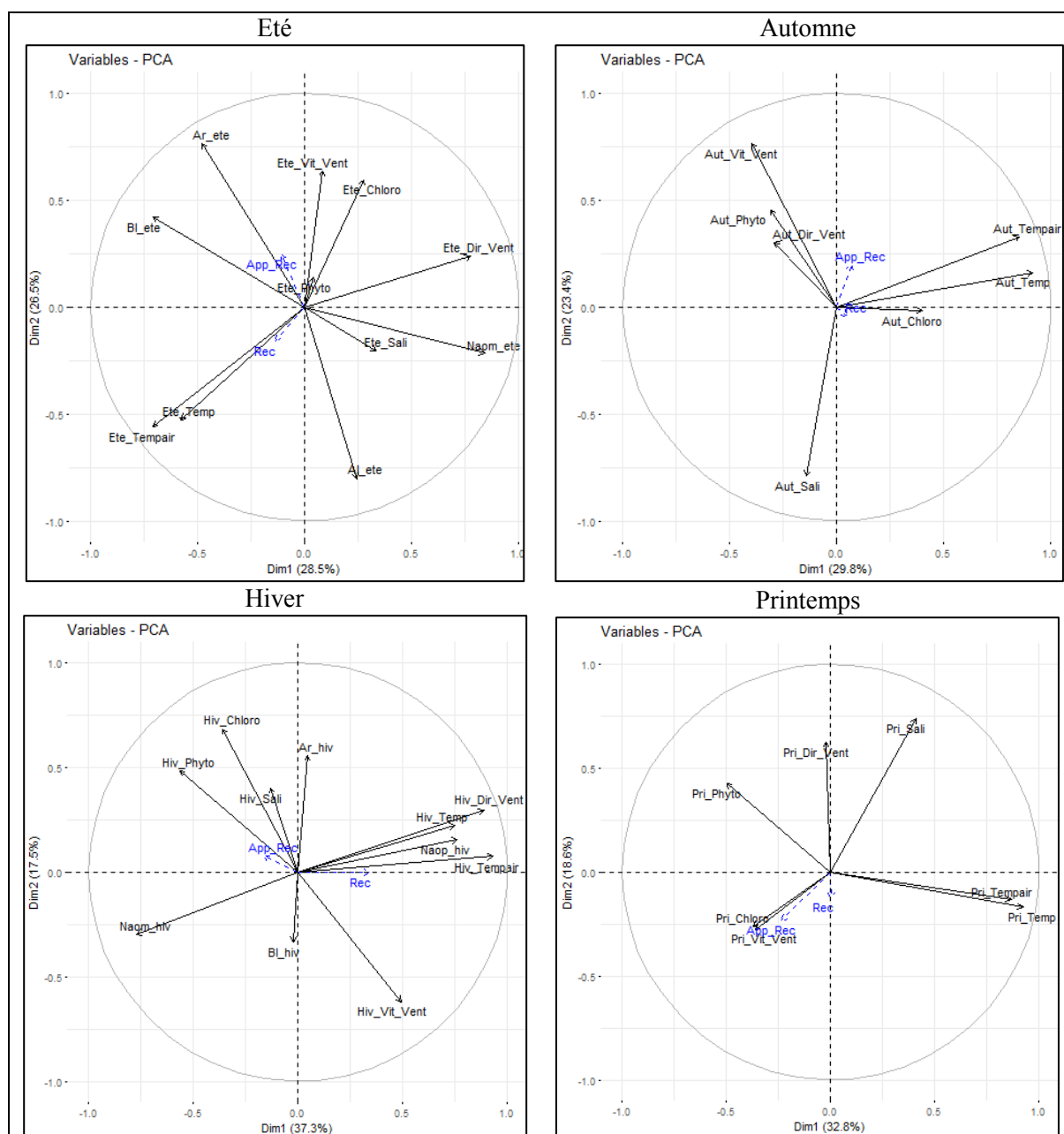


Figure 52: ACP montrant les similarités entre les variables environnementales estivales et automnales (en haut, de gauche à droite), les variables environnementales hivernales et printanières (en bas, de gauche à droite) et les variables biologiques attraites à l'intensité du recrutement de l'huître plate dans la baie de Quiberon de 1996 à 2016.

c) Analyses bi-variées

Les ACP précédentes ont permis de repérer les variables environnementales les plus impliquées dans la variabilité des indicateurs biologiques liées à la reproduction chez l'huître plate en Baie de Quiberon. Ainsi, d'après ces résultats nous pouvons ressortir que les paramètres biologiques sont fortement liés aux régimes climatiques, notamment aux conditions NAO+/NAO- en hiver, mais aussi à certains régimes (AL/AR) en été. Quant aux variables environnementales, les variations printanières,

estivales et hivernales semblent les plus corrélées aux paramètres biologiques, notamment en ce qui concerne la vitesse du vent et l'abondance en chlorophylle *a*.

Grâce à ces informations données par les ACP, on peut établir qu'il existe un lien fort entre les données biologiques et les régimes de temps. Afin de préciser cette relation, la figure 53 représente une matrice de corrélation (corrélation de Pearson) entre les variables biologiques et les régimes de temps. En complément, la figure 54 illustre de façon graphique les corrélations les plus fortes obtenues entre les régimes de temps et certaines variables biologiques.

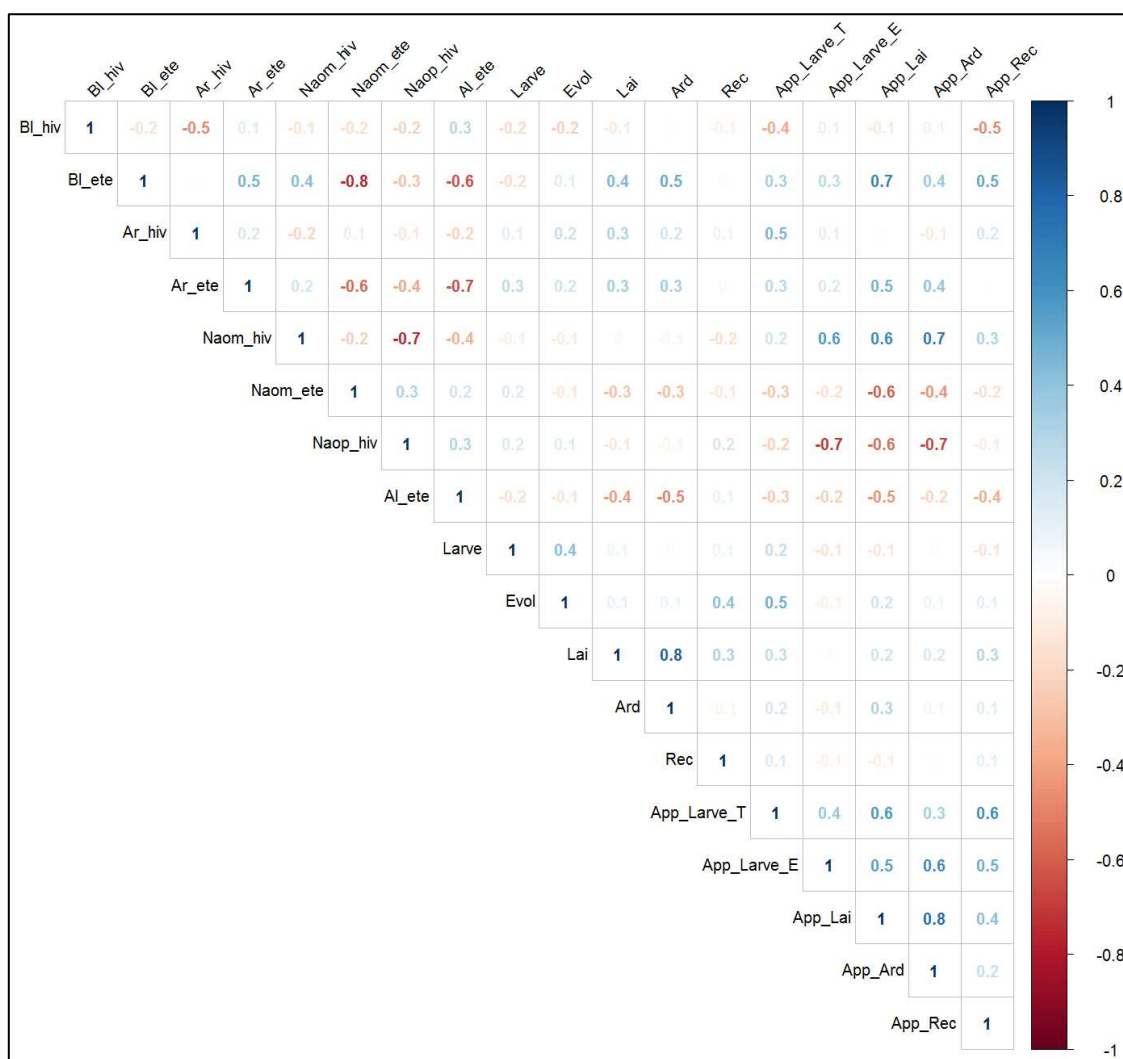


Figure 53: Matrice de corrélation entre les régimes de temps et les variables biologiques (coefficient de corrélation de Pearson)

Il convient cependant de noter que certaines corrélations existent entre régimes de temps d'hiver et d'été et peuvent compliquer la lecture des corrélations avec les indicateurs biologiques. Cependant,

si l'on s'intéresse uniquement aux coefficients > 0.50 et aux relations avec les variables biologiques, on peut retenir deux résultats majeurs :

- Le premier concerne l'effet du régime hivernal NAO+ (Figure 54) ; l'occurrence de jours NAO+ en hiver favorise (1) un avancement de la date d'apparition des laiteuses, (2) des ardoisées ainsi que (3) des larves évoluées (inversement avec le régime NAO- en hiver).
- Le deuxième concerne l'effet du régime estival BL (Figure 55) ; l'occurrence de jours BL en été augmente la proportion d'huîtres laiteuses, mais retarde leur apparition tout en retardant l'apparition des premiers naissains mais pas des larves (inversement avec le régime AL en été).

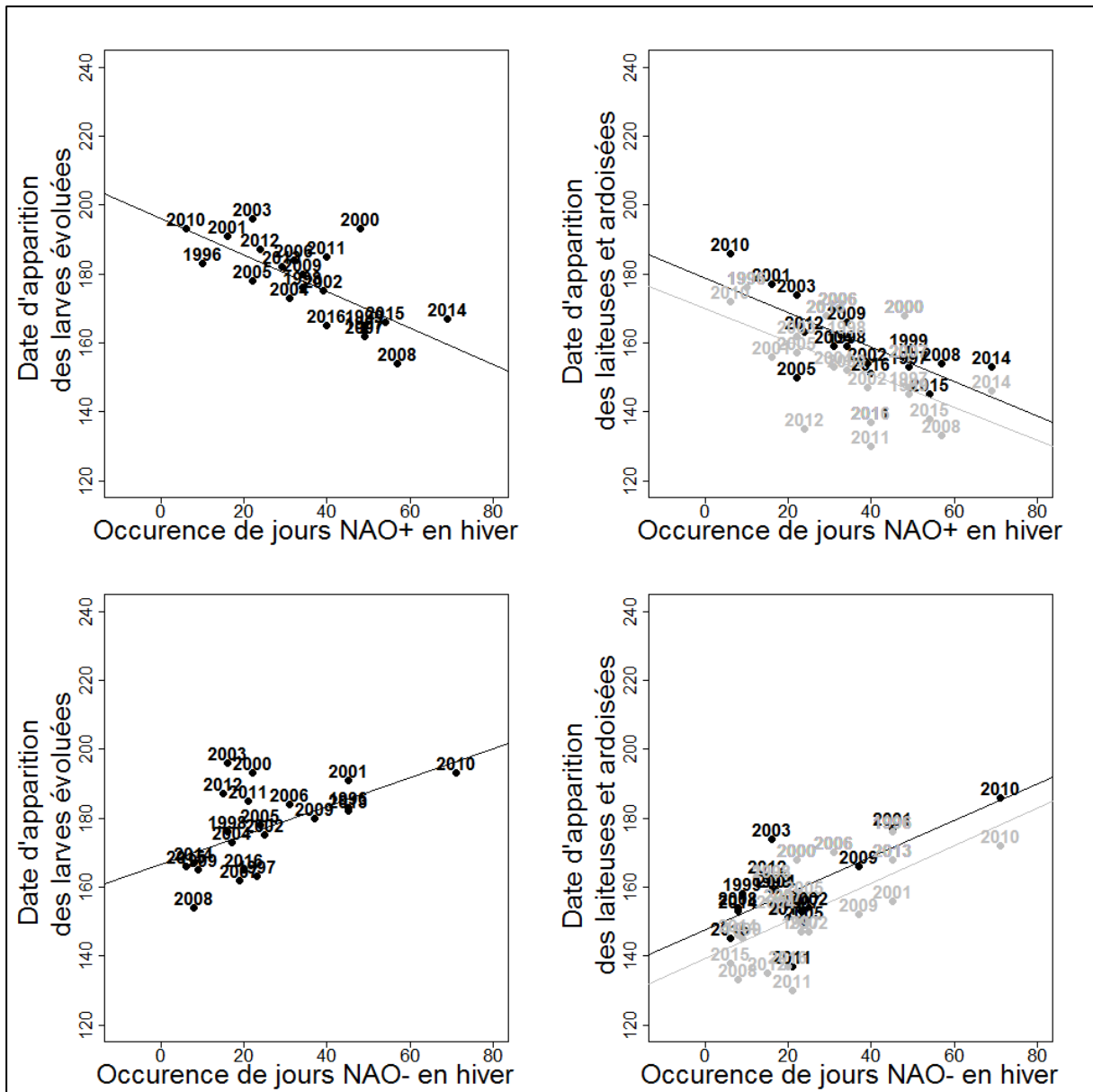


Figure 54: Relation linéaire entre des régimes NAO- et NAO+ et les variables phénologiques de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon de 1996 à 2016.

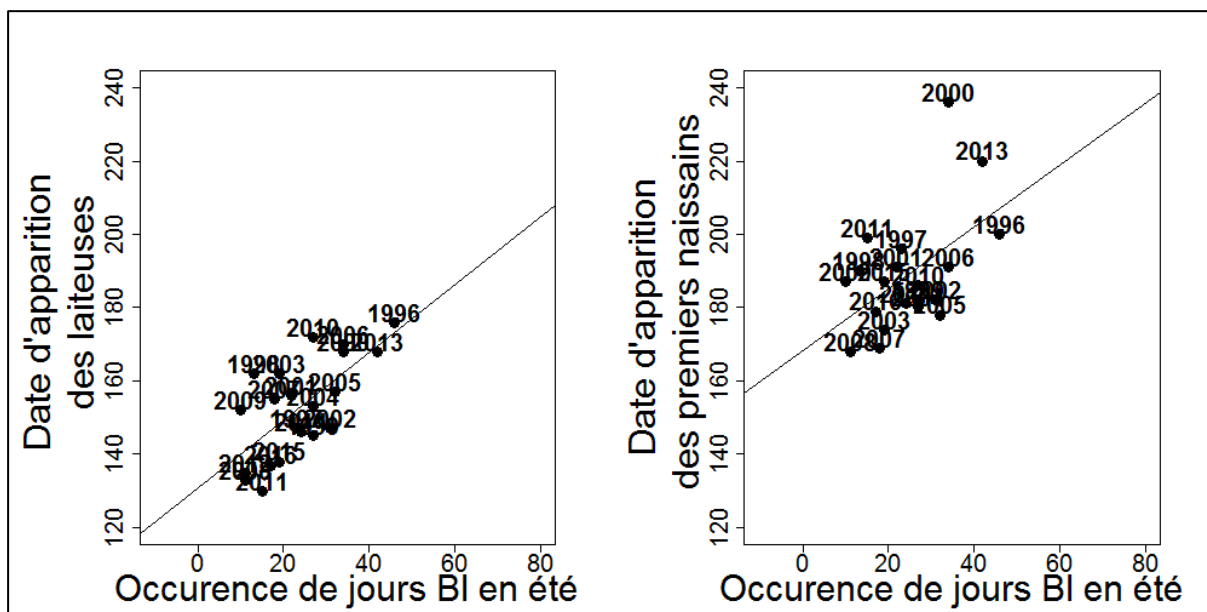


Figure 55: Relation linéaire entre du régime BL en été et la date d'apparition des laiteuses et de premiers naissains de l'huître plate en Baie de Quiberon de 1996 à 2016.

5.3.3. Effet des paramètres environnementaux : modélisation statistique

Les analyses précédentes montrent qu'il existe des relations fortes entre certains facteurs environnementaux et les paramètres biologiques qui décrivent le cycle de reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon. Dans cette partie, nous allons tenter de modéliser, par une approche de modèle linéaire généralisé, la variabilité des paramètres biologiques en fonction des variables environnementales les plus explicatives extraites de nos analyses précédentes. Le modèle linéaire généralisé (GLM) peut être utilisé dans de nombreuses situations afin d'analyser des variables qui présentent différents types de distribution statistique. Dans notre cas, les données phénologiques suivent une loi normale et les données d'abondance et de comptage une loi de poisson.

Compte tenu de sa richesse, le jeu de données environnementales peut présenter des informations redondantes et cela peut avoir des répercussions sur l'analyse et la stabilité du modèle GLM. Afin de résoudre ce problème dit de « multi-colinéarité », une matrice des corrélations a été calculée et pour toutes corrélations supérieures à 0,70, une des deux variables impliquées est retirée du processus de modélisation (Fielding et Haworth, 1995). La Figure 56 présente la matrice de corrélation générale. En supprimant les variables fortement corrélées, il reste 13 variables environnementales : la concentration en chlorophylle *a* (annuelle, hivernale et printanière), la concentration en phytoplancton (annuelle et hivernale), le taux de salinité (annuelle et estivale), la température de l'eau (annuelle et estivale), la direction du vent (annuelle, printanière et estivale) et la vitesse du vent (annuelle).

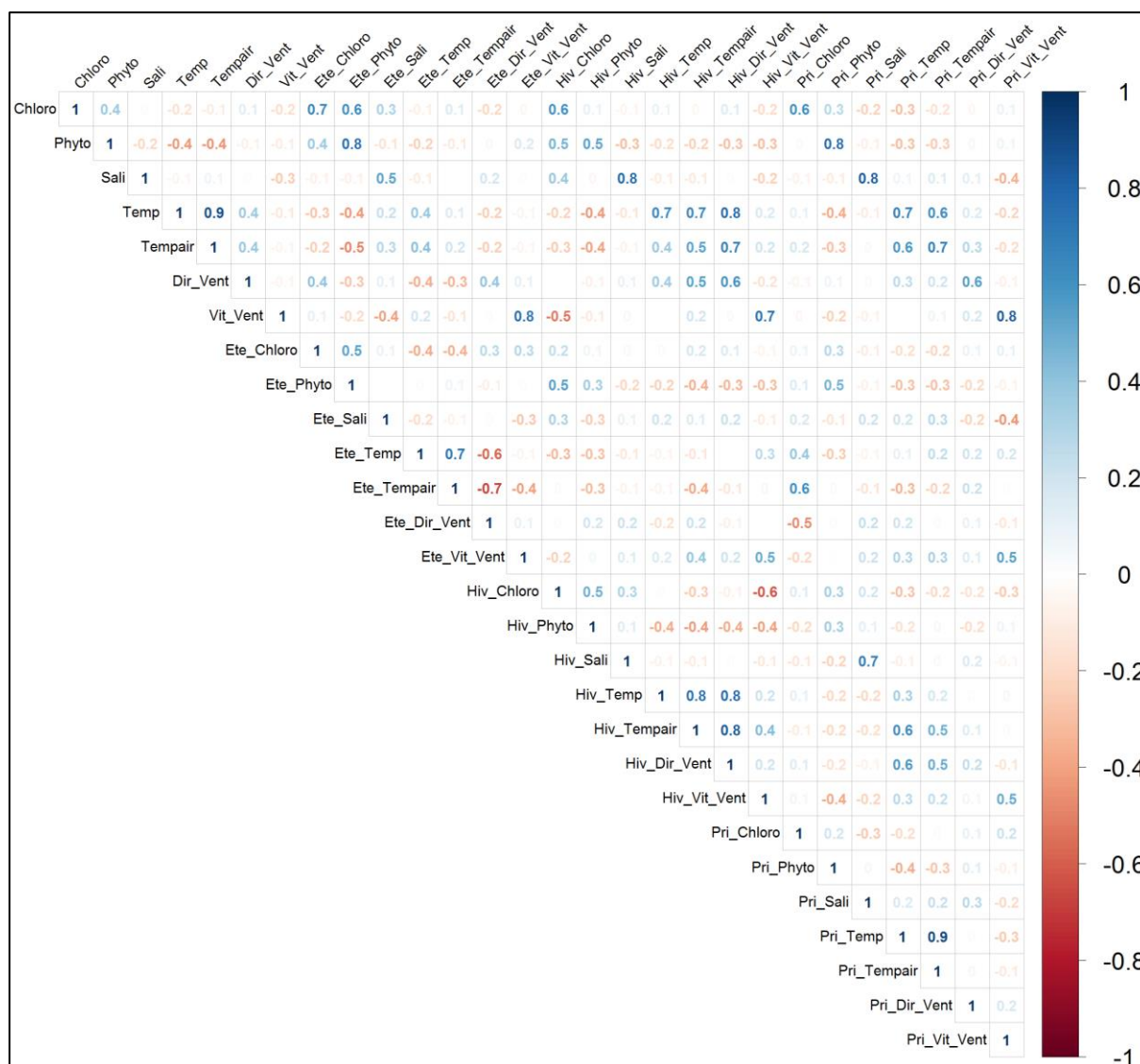


Figure 56: Matrice de corrélation entre les paramètres environnementaux (annuels et saisonniers) et les variables biologiques (coefficient de corrélation de Pearson)

La Figure 57 représente les données observées et les données obtenues grâce aux meilleurs modèles GLM proposés pour chacune des 10 variables biologiques et phénologiques (classées en fonction du critère AIC, Tableau 15). Toutes les variables biologiques et phénologiques sont liées significativement avec les variables environnementales mais chacune avec un ensemble de prédicteurs précis (Tableau 15).

Parmi les variables climatiques, les variables régime de temps « NAO+_hiv » et « BI_été » sont les plus choisies dans les modèles qui décrivent les variables phénologiques, en particulier la date d'apparition des huîtres ardoisées et des larves évoluées pour le « NAO+_hiv » et la date d'apparition

des huîtres laiteuses et des premiers naissains pour le « Bl_été ». Parmi les 10 meilleurs modèles de ces quatre descripteurs phénologiques (soit 40 modèles), on retrouve 23 fois cette variable « NAO+_hiv » et 21 fois la variable « Bl_été ». Le régime de temps « Bl_été » est également inclus dans 16 modèles des paramètres biologiques, en particulier la proportion des huîtres laiteuses où il apparaît dans les dix meilleurs modèles (Tableau 15). De façon secondaire, viennent ensuite d'autres régimes de temps : le régime de temps « Ar_hiv » est inclus dans les dix meilleurs modèles décrivant la date d'apparition des larves totales. Le régime de temps « Bl_hiv » est inclus dans neuf modèles (parmi les dix meilleurs, Tableau 15) décrivant la date d'apparition des premiers naissains. Les régimes de temps « Nao-_été », « Ar_été » et « Al_été » sont très peu représentés dans tous les modèles confondus (respectivement huit fois, une fois et quatre fois). Enfin, le régime de temps « Nao-_hiv » apparaît dans les modèles de 7 descripteurs biologiques et en particulier celui décrivant la date d'apparition des huîtres laiteuses.

En ce qui concerne les variables environnementales (annuelles et saisonnières), quasiment tous les modèles en ont retenu au moins une. De la plus fréquente à la moins fréquente, parmi les 10 meilleures modèles de chaque descripteur biologique et phénologique, on trouve la direction du vent (impliquée dans 49 modèles), la salinité (impliquée dans 38 modèles) et la chlorophylle *a* (impliquée dans 26 modèles). Parmi les variables environnementales saisonnières, la direction du vent estivales (17 fois) et printanières (13 fois) ainsi que la salinité estivale (13 fois) sont les plus choisies.

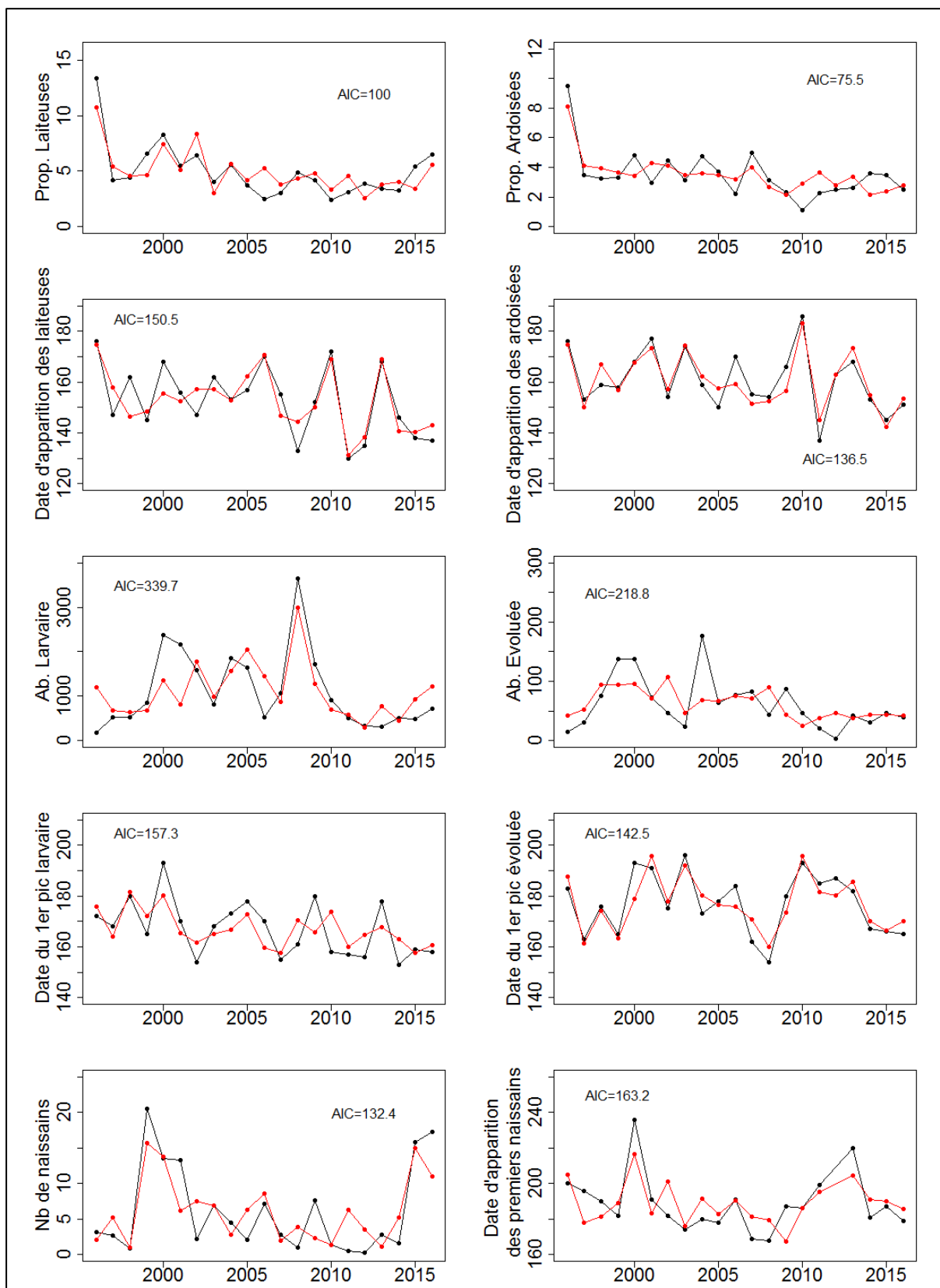


Figure 57: Comparaison entre les données issues des meilleures modèles GLM de prédiction (en rouge) et les données brutes (en noir) pour tous les paramètres biologiques (maturation, abondance larvaire et intensité du recrutement) de l'huître plate en baie de Quiberon de 1996 à 2016.

Tableau 15: Classement des 10 meilleurs modèles calculés par la méthode GLM à l'aide du critère AIC, pour chaque descripteur biologique. Le meilleur modèle (n°1) de chaque paramètre est celui retenu dans les graphes de la figure 57.

Modèle	AIC	Rang AIC	Modèle	AIC	Rang AIC
Abondance Larves Totales			Date d'Apparition des Larves Totales		
Temp + Naom_hiv + Hiv_Phyto	339.7	1	Sali + Temp + Ar_hiv	157.3	1
Temp + Dir_Vent + Hiv_Phyto	339.9	2	Temp + Ar_hiv + Hiv_Chloro	157.6	2
Temp + Bl_ete + Hiv_Phyto	340.2	3	Sali + Ar_hiv + Naom_hiv	157.8	3
Chloro + Ete_Dir_Vent + Hiv_Chloro	341.1	4	Ar_hiv + Naom_hiv + Hiv_Chloro	158.0	4
Chloro + Vit_Vent + Ete_Dir_Vent	342.2	5	Bl_ete + Ar_hiv	158.3	5
Chloro + Ete_Temp + Hiv_Chloro	342.4	6	Ar_hiv + Naom_ete	158.4	6
Chloro + Vit_Vent + Naom_ete	342.8	7	Bl_ete + Ar_hiv + Pri_Dir_Vent	158.4	7
Temp + Dir_Vent + Vit_Vent	342.8	8	Sali + Ar_hiv + Naop_hiv	158.4	8
Temp + Naop_hiv + Hiv_Phyto	342.9	9	Sali + Ar_hiv	158.4	9
Chloro + Dir_Vent + Vit_Vent	343.8	10	Sali + Bl_ete + Ar_hiv	158.5	10
Abondance Larves Evoluées			Date d'Apparition des Larves Evoluées		
Dir_Vent + Vit_Vent	218.8	1	Sali + Naop_hiv + Ete_Sali	142.5	1
Vit_Vent + Bl_hiv	219.0	2	Naop_hiv + Ete_Sali	151.5	2
Vit_Vent	219.1	3	Bl_hiv + Naop_hiv + Ete_Sali	151.9	3
Dir_Vent + Vit_Vent + Bl_hiv	219.2	4	Dir_Vent + Naop_hiv + Pri_Dir_Vent	152.0	4
Vit_Vent + Bl_hiv + Pri_Dir_Vent	219.7	5	Naop_hiv + Ete_Sali + Ete_Dir_Vent	152.1	5
Vit_Vent + Bl_hiv + Hiv_Phyto	219.7	6	Naop_hiv + Ete_Sali + Hiv_Chloro	152.3	6
Vit_Vent + Pri_Dir_Vent	219.9	7	Dir_Vent + Naop_hiv + Ete_Sali	152.6	7
Dir_Vent + Vit_Vent + Hiv_Phyto	219.9	8	Ar_hiv + Naop_hiv + Ete_Sali	152.8	8
Dir_Vent + Vit_Vent + Naom_hiv	220.0	9	Bl_ete + Naop_hiv + Ete_Sali	152.9	9
Vit_Vent + Hiv_Phyto	220.1	10	Naop_hiv + Ete_Sali + Pri_Chloro	152.9	10
Proportion Laitieuses			Date d'Apparition des Laitieuses		
Bl_ete + Ete_Dir_Vent + Hiv_Chloro	88.4	1	Temp + Bl_ete + Ete_Temp	150.5	1
Bl_ete + Ar_hiv + Ete_Dir_Vent	88.6	2	Sali + Bl_ete + Naop_hiv	150.9	2
Temp + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	90.0	3	Sali + Temp + Bl_ete	153.5	3
Bl_ete + Ete_Sali + Ete_Dir_Vent	90.3	4	Sali + Naom_hiv + Naom_ete	153.6	4
Chloro + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	90.4	5	Vit_Vent + Bl_ete + Naom_hiv	154.2	5
Bl_ete + Ete_Dir_Vent	90.6	6	Sali + Bl_ete + Naom_hiv	154.2	6
Bl_ete + Naom_hiv + Ete_Dir_Vent	90.6	7	Vit_Vent + Naom_hiv + Naom_ete	154.5	7
Sali + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	90.9	8	Temp + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	154.6	8
Phyto + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	91.0	9	Bl_ete + Naom_hiv + Ete_Temp	154.9	9
Bl_ete + Ete_Temp + Ete_Dir_Vent	91.2	10	Sali + Naom_ete + Naop_hiv	155.1	10
Proportions Ardoisées			Date d'Apparition des Ardoisées		
Chloro + Ar_ete + Pri_Dir_Vent	75.5	1	Chloro + Sali + Naop_hiv	136.5	1
Ete_Sali + Hiv_Phyto + Pri_Dir_Vent	76.1	2	Sali + Ar_hiv + Naop_hiv	138.3	2
Bl_ete + Naom_hiv + Ete_Dir_Vent	76.2	3	Sali + Naop_hiv + Ete_Temp	140.0	3
Chloro + Bl_ete + Naom_hiv	76.3	4	Sali + Naom_hiv + Naop_hiv	140.4	4
Dir_Vent + Naom_hiv + Al_ete	76.5	5	Sali + Naop_hiv + Pri_Chloro	140.7	5
Chloro + Naom_ete + Al_ete	76.6	6	Sali + Naop_hiv	141.1	6
Bl_ete + Naom_hiv + Pri_Chloro	76.6	7	Sali + Naop_hiv + Hiv_Chloro	142.0	7
Chloro + Bl_ete + Ete_Dir_Vent	76.6	8	Sali + Temp + Naop_hiv	142.0	8
Bl_ete + Ete_Dir_Vent + Hiv_Chloro	76.7	9	Sali + Naop_hiv + Al_ete	142.5	9
Chloro + Al_ete + Pri_Dir_Vent	76.7	10	Sali + Bl_hiv + Naop_hiv	142.7	10
Recrutement			Date d'Apparition des Naissains		
Phyto + Dir_Vent + Pri_Chloro	132.4	1	Dir_Vent + Bl_ete + Pri_Dir_Vent	163.2	1
Phyto + Pri_Dir_Vent	132.6	2	Bl_hiv + Bl_ete	163.3	2
Phyto + Dir_Vent	132.8	3	Dir_Vent + Bl_hiv + Bl_ete	164.0	3
Phyto + Sali + Pri_Dir_Vent	132.8	4	Bl_hiv + Bl_ete + Pri_Dir_Vent	164.2	4
Phyto + Dir_Vent + Naom_ete	132.9	5	Vit_Vent + Bl_hiv + Bl_ete	164.2	5
Phyto + Pri_Chloro + Pri_Dir_Vent	133.0	6	Bl_hiv + Bl_ete + Ar_ete	164.3	6
Chloro + Phyto + Pri_Dir_Vent	133.4	7	Bl_hiv + Bl_ete + Ete_Sali	164.3	7
Phyto + Dir_Vent + Ete_Temp	133.6	8	Sali + Bl_hiv + Bl_ete	164.4	8
Phyto + Dir_Vent + Ete_Sali	133.6	9	Bl_hiv + Bl_ete + Ar_hiv	164.9	9
Phyto + Sali + Dir_Vent	133.6	10	Bl_hiv + Bl_ete + Naom_ete	164.9	10

Parmi les modèles GLM réalisés trois sont particulièrement puissants et fidèles aux données observées (Figure 58). Il s'agit de ceux reproduisant la date d'apparition des huîtres laiteuse, des huîtres ardoisées et du recrutement (apparition des premiers naissains).

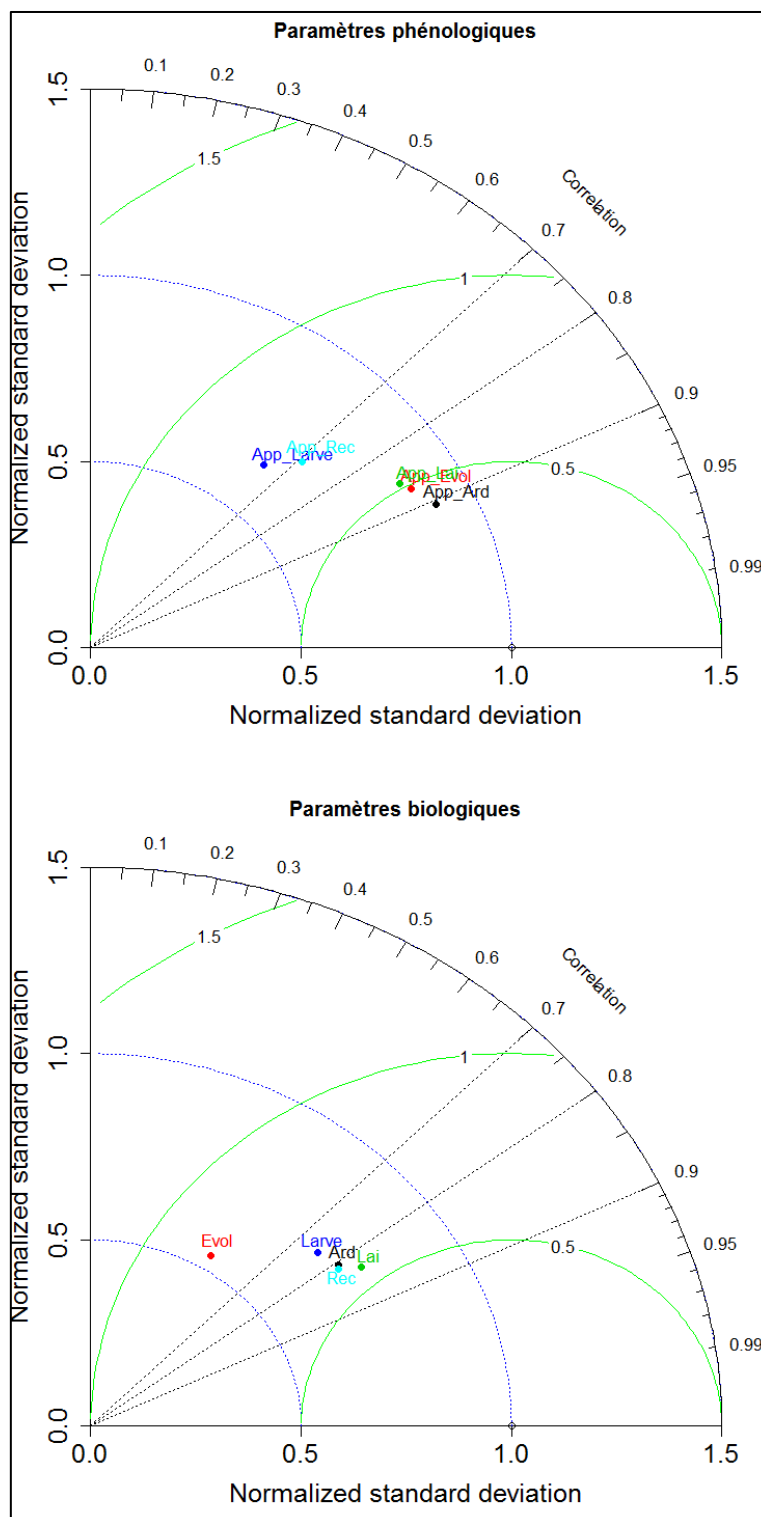


Figure 58: Diagramme de Taylor comparant les modèles GLM des paramètres phénologiques (haut) et biologiques (bas)

5.4. Discussion

5.4.1. Qualité du jeu de données

La collecte de cette grande base de données sur le long terme a été permise par le travail régulier de différentes équipes et laboratoires. Mais forcément, différentes personnes ont été successivement en charge des suivis. Ces changements de personnels ont pu provoquer des biais au niveau de la reconnaissance des stades de maturation des géniteurs, des comptages des larves (totale, évoluée) ainsi qu'au niveau de l'identification des naissains sur les collecteurs. Cependant, il est important de noter que depuis les quinze dernières années, une seule et même personne est en charge de ces suivis (bureau d'étude Cochet environnement) ce qui fiabilise la comparaison interannuelle des données. Une autre source de biais dans ce jeu de données provient de la grande variabilité interannuelle (et parfois intra-annuelle) de la stratégie d'échantillonnage. Les dates de début et fin d'échantillonnage ont beaucoup variées selon les années, et certains phénomènes précoces ou tardifs ont pu être mal observés. Mais, là aussi, on note que depuis 2004 toute la collecte de données est effectuée par le bureau d'étude Cochet-Environnement qui a complètement stabilisé le plan d'échantillonnage.

Il n'en demeure pas moins que ces trois séries de paramètres biologiques concernant la maturation, l'abondance larvaire et le recrutement d'une espèce d'invertébrés marins sont disponibles depuis 1976. Si ce genre de série de long terme est rare en écologie terrestre, il l'est encore plus en écologie marine (Parmesan, 2006 ; Soletchnik et al., 2013).

5.4.2. Des effets climatiques significatifs

La reproduction de l'huître plate, *Ostrea edulis*, en Baie de Quiberon a fait l'objet de nombreux travaux, les premiers datant de plusieurs décennies (Boury, 1928 ; Leenhardt, 1924). Les études de Korringa (1940) et Marteil (1960, 1976) ont abouti à une première caractérisation du lien entre les différentes étapes de la reproduction et quelques paramètres environnementaux (température, courant, salinité). Plus récemment, quelques travaux se sont intéressés au comportement reproducteur de l'huître en réponse aux variations de son environnement (Martin et al., 1995). On peut rester cependant surpris du faible nombre d'études sur l'écologie et l'écophysiologie sur les vingt dernières années pour cette

espèce native européenne. Une très grande partie des études sur les bivalves marins d'intérêt aquacole ou halieutique ont en effet porté ces dernières années sur la moule *Mytilus edulis* et *gallo-provincialis* (Toupoint et al., 2012 ; Flye Sainte Marie et al., 2009), la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (e.g. Chauvaud et al., 2012 ; Lavaud et al., 2014)_mais surtout l'huître creuse *Crassostrea gigas* (e.g. Pouvreau et al., 2014 ; Thomas et al., 2016). Dans ce contexte, l'objet de notre étude était de proposer un nouveau regard sur cette espèce en France au travers d'une analyse des causes de la variabilité de sa reproduction et de son recrutement en Baie de Quiberon à partir du traitement de séries de données collectées depuis 40 ans. Si la plupart de nos résultats sont en accord avec ceux démontrés dans les précédents travaux, ils révèlent aussi de nouveaux faits marquants, notamment en relation avec les régimes de temps, ce qui est très pertinent dans le cadre du contexte de changement climatique actuel.

L'originalité de notre étude réside en effet dans la mise en évidence de liens entre la reproduction de l'huître plate et les indices climatiques macro-échelles. Il apparaît que lors des années NAO+, les hivers en baie de Quiberon sont plus doux et favorisent une anomalie positive de la température de l'air, puis de l'eau se traduisant en Mai-Juin par une apparition plus précoce des stades avancés de maturation des adultes d'huîtres plates, mais aussi par une apparition plus précoce des larves évoluées. Ces résultats rejoignent et généralisent ceux de : (1) Marteil (1960) qui avait démontré que les températures de l'air et de l'eau des hivers doux permettaient une reprise plus précoce de la gamétogénèse (en février), après une phase de repos sexuel hivernale et (2) Martin et al. (1995) qui a démontré que les températures du mois de février jouaient un rôle majeur dans la reprise de la gamétogénèse, pour les espèces *Ostrea edulis* et *Crassostrea gigas*. La relation s'inverse lors des hivers dominés par un régime NAO-, responsable généralement d'un temps froid sur l'Europe. Ces résultats montrent donc, de façon originale, l'effet général d'un régime macro-échelle (ici le régime NAO+) sur la phénologie de reproduction de cette espèce européenne, avec des effets mémoires de plus de 6 mois. En outre, l'apparition des larves plus précocement pourrait engendrer un phénomène de décalage avec les sources de nourriture potentielle (Théorie du match-mismatch), mais nous n'avons pas de séries temporelles sur le nanoplancton permettant d'analyser cet éventuel effet. Pour information, de premiers suivis cytométriques ont démarré en baie de Quiberon en 2018.

Un deuxième effet majeur qui se dégage de notre étude est lié à l'occurrence du régime de Blocage en été (BL). La récurrence estivale de ce régime se traduit par une apparition plus tardive des huitres laiteuses (et de façon moins significative des huitres ardoisées), mais aussi du recrutement. Ce régime se traduit généralement par des conditions anticycloniques assez stables, un temps chaud et ensoleillé et potentiellement des régimes de vent d'est (vent de terre pour la baie de Quiberon). Ces derniers pourraient être responsables d'un refroidissement des eaux en Baie et donc un décalage de certains paramètres biologiques. Ce point mériterait cependant d'être mieux analysé, mais son rôle semble secondaire par rapport aux effets NAO+.

5.4.3. Rôle du phytoplancton

Il ressort de ces analyses que l'effet du régime NAO+ semble en effet s'expliquer plus au travers de son action sur la température qu'au travers de son action sur le phytoplancton. Mais le rôle du phytoplancton mériterait d'être analysé plus en détail. Sur l'huître creuse (e.g. Pouvreau et al., 2006; Thomas et al., 2016; Gourault et al., 2018), mais aussi sur de nombreuses espèces d'invertébrés, la concentration en phytoplancton dans la colonne d'eau reste un paramètre clé de l'effort de reproduction. Il ressort d'ailleurs quelques corrélations d'intérêt entre phytoplancton et maturation de l'huître plate au travers des analyses GLM ainsi que au sein de certaines ACP. Une étude spécifique sur le rôle du phytoplancton tant sur le plan quantitatif que qualitatif serait à envisager. Cela dit, il faut noter que les paramètres utilisés pour décrire la nourriture disponible dans le milieu en Baie de Quiberon sont des paramètres mesurés en surface (chlorophylle a et flore totale). Or, contrairement à l'huître creuse qui est une espèce vivant sur l'estran rocheux (ou élevée sur table ostréicole), l'huître plate est une espèce benthique, vivant plus en relation avec l'interface eau-sédiment. Il se peut donc que le suivi des paramètres « colonne d'eau » ne soit pas adapté pour caractériser la nourriture consommée par *O. edulis* à proximité du fond. Cette discussion fait écho ici à ce qui a été entrepris sur la partie coquille St Jacques. Ainsi, pour mieux caractériser la nourriture disponible à proximité des bancs d'huîtres plates, des mesures de micro-phytobenthos pourraient être mises œuvre à l'avenir (e.g. Leynaert et al, 2009).

5.4.4. Perspectives et améliorations du traitement des données

En guise de perspectives, il conviendrait d'explorer plusieurs points afin d'affiner l'analyse de ce jeu de données. En termes statistiques, l'utilisation de méthodes plus sophistiquées et adaptées aux séries temporelles (DLM, modèle ARIMA, etc...) pourrait constituer une piste afin de mieux modéliser la dynamique de la reproduction de l'huître plate. Une approche utilisant la technique des arbres de régression pourrait aussi être intéressante. En outre, la prévision de la date d'apparition des ardoisées peut être réalisée de façon purement statistique à partir du nombre de jours en régime NAO+ en hiver. Mais afin de mieux comprendre le déterminisme d'un point de vue écophysiologique, l'une des perspectives futures de ce travail pourrait résider dans la mise en place d'un modèle bioénergétique de l'adulte chez *Ostrea edulis* (de type DEB, e.g. Pouvreau et al., 2006). Pour l'instant, des premiers travaux ont été réalisés sur ce modèle (Elbers & Koojman, 2015) mais beaucoup de réflexion sur son élaboration reste à faire, notamment en raison de la singularité liée à la phase d'incubation larvaire chez cette espèce et d'un probable effet du microphytobenthos sur la bio-énergétique cette espèce.

Chapitre 6 : Discussion générale

6.1. Synthèse des résultats

L'objectif général de cette thèse était d'analyser l'effet de la variabilité (passée, présente et future) des facteurs environnementaux sur les processus écologiques de la reproduction et du recrutement de trois espèces de bivalves emblématiques des côtes bretonnes, à partir d'une approche originale combinant l'analyse statistique de longues séries temporelles et l'utilisation de modèles déterministes de type DEB.

Plus précisément, il s'agissait de réaliser les tâches suivantes:

1. Analyser la variabilité de la reproduction et du recrutement au travers des indicateurs biologiques disponibles dans ces séries temporelles (croissance, fécondité, date de ponte, abondance larvaire, stade de maturation, indice de recrutement) et le cas échéant reconstruire, pour certains indicateurs, les séries biologiques incomplètes via l'utilisation de modèles DEB (**Chapitres 3 à 5**) ;
2. Confronter cette variabilité aux forçages environnementaux multi-échelles disponibles : régime de temps macro-échelle (notamment indice NAO+), données climatologiques (Météo-France), suivis hydrologiques *in situ* (Satellites, Prélèvements d'eau et/ou Sondes) (**Chapitres 3 à 5**);
3. Proposer des scénarii d'évolution de ces traits de vie sous différentes contraintes d'évolution climatique (i.e. Scénarios du GIEC) (**Chapitres 3 à 4**);
4. Ré-analyser des tendances du passé (**Chapitres 5**)

Les acquis de cette thèse ont été présentés sous la forme de trois travaux de recherches cohérents et indépendants, dont deux sont publiés. Nous souhaitons, par la rédaction de ce dernier chapitre, mettre en avant leur complémentarité et réaliser un effort de synthèse permettant de faire progresser les connaissances en écologie de la reproduction des bivalves marins, notamment pour ces trois bivalves clés présents en Bretagne.

Dans les chapitres 3 et 4, en utilisant un outil de modélisation numérique (modèle DEB) couplé aux scénarios climatiques du GIEC, nous avons mis en évidence de nouvelles perspectives sur les réponses reproductrices de deux invertébrés marins communs et répandus sur nos côtes, l'huître creuse du Pacifique *Crassostrea gigas* et la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*, face au réchauffement climatique. En ce qui concerne l'huître creuse, nous avons démontré que l'augmentation de la température progressive de l'eau de mer a permis un plus grand nombre de pontes dans la rade de Brest depuis 1995. Des travaux antérieurs (Pouvreau et al., 2006 ; Lejart, 2009 ; Thomas et al., 2016) ont montré qu'une température seuil minimale est nécessaire au déclenchement de l'émission des gamètes et que les températures hivernales et du début de printemps conditionnent l'initiation de la gamétogenèse et la cinétique du développement gonadique chez l'huître creuse. Le réchauffement des eaux de l'Iroise (Dutertre et al., 2010 ; Thomas et al., 2016) a permis de dépasser la température seuil minimale de 18-20°C nécessaire à la ponte mais également d'initier plus précocement la gamétogenèse et d'accélérer le développement gamétique. Le réchauffement des eaux côtières, depuis le début des années 90, a accéléré le phénomène de prolifération de *C. gigas* sur les côtes bretonnes et seule la région des Abers dans le Finistère nord où les températures estivales de l'eau dépassent rarement les 17,5°C est encore indemne de cette invasion (Thomas et al., 2016).

Nous avons aussi montré que ce phénomène serait encore amplifié dans un environnement plus chaud (scénario RCP8.5), en association avec un début de ponte progressivement plus précoce (mois de Juillet). Cette avance phénologique permettrait un développement larvaire lui aussi plus précoce, se déroulant avant Septembre et donc garantissant un meilleur recrutement : c'est d'ailleurs exactement ce qui s'est passé au cours de l'été 2018 (Réseau VELYGER).

Concernant la coquille Saint-Jacques, l'effet de la température sur les événements de ponte n'a pas le même impact selon l'écosystème étudié. Dans la rade de Brest, la température de l'eau n'a pas d'incidence sur le déclenchement de la ponte alors que, plus au Nord, dans la baie de Saint-Brieuc, l'augmentation de la température de l'eau permet un avancement de la date de ponte (entre 20 à 44 jours). Par contre, dans la rade de Brest, le réchauffement de la température aura une incidence sur l'augmentation de la fenêtre de reproduction avec l'apparition potentielle d'une ponte surnuméraire en

fin de saison (ponte automnale). Enfin, la différence dans la stratégie de la reproduction chez *P. maximus* dans les deux sites étudiés (baie de Saint-Brieuc et rade de Brest) est bien expliquée par le modèle DEB : la température de l'eau module le déclenchement de la ponte en baie de Saint-Brieuc alors qu'il s'agit de la concentration en phytoplancton dans la rade de Brest.

Cependant, notre travail illustre aussi que la température de l'eau de mer n'est pas le seul facteur déterminant des changements en termes de phénologie de la ponte. La variabilité potentielle liée à la dynamique temporelle des blooms phytoplanctoniques (nombre de blooms, intensité, démarrage et fin) joue aussi un rôle prédominant en particulier dans le milieu très productif offert par la rade de Brest. Pour ces deux espèces, nous avons montré que le profil saisonnier des dynamiques du phytoplancton et son phasage-déphasage par rapport au cycle saisonnier des températures était responsable de modifications importantes dans le cycle de reproduction de chaque année (de l'absence de ponte à des périodes de pontes multiples). L'effet croisé de ces deux paramètres environnementaux pourrait donc être très déterminant pour la dynamique de recrutement qui suit ces événements de ponte. Par conséquent, nos résultats montrent que si la prévision des conditions futures de température (scénarios du GIEC) est essentielle, elle n'est pas suffisante pour anticiper avec précision les éventuelles modifications dans le cycle de reproduction des invertébrés marins. Des recherches ciblées sur la dynamique du phytoplancton en fonction de différents scénarios de changement climatique sont maintenant nécessaires dans la rade de Brest.

En complément, dans le chapitre 5, nous avons réalisé une analyse rétrospective du cycle de reproduction et du recrutement chez l'huître plate *Ostrea edulis* dans un autre écosystème de Bretagne, la baie de Quiberon. L'utilisation d'un modèle linéaire généralisé nous a permis, en premier lieu, de sélectionner les variables environnementales les plus corrélées dans les différents processus biologiques et phénologiques étudiés. La relation des paramètres phénologiques avec les régimes de temps NAO+ en hiver explique une partie de la variabilité de la reproduction de l'huître plate en baie de Quiberon : plus l'occurrence de jours NAO+ est forte en hiver plus l'apparition des huîtres laiteuses et ardoisées est tôt dans l'année.

Les bivalves jouent un rôle important dans les écosystèmes côtiers. Cet environnement est soumis à de fortes variations climatiques et hydrodynamiques et ces variations peuvent avoir un impact important sur la capacité de reproduction et le recrutement des bivalves. Comme on a pu le montrer dans cette étude au travers de 3 espèces modèles, l'augmentation des températures des milieux côtiers associées à des modifications de l'abondance en phytoplancton au cours de la saison productive aura sans nul doute un impact important sur la reproduction et le recrutement des bivalves.

Comprendre et anticiper les réponses biologiques des espèces face au changement climatique est l'un des problèmes les plus urgents auxquels les biologistes sont confrontés aujourd'hui. Nos résultats obtenus dans la rade de Brest et la baie de Quiberon, viennent étayer les observations de précocité phénologique observée dans de multiples écosystèmes (Visser et al. 1998, Stenseth & Mysterud 2002, Walther et al. 2002, Edwards & Richardson 2004, Poloczanska et al. 2016). Comme le montre la figure 59, toutes espèces confondues, le réchauffement global de la planète est propice à un avancement des événements phénologiques. En ce qui concerne les mollusques benthiques toutes les études actuelles montrent également un avancement des événements phénologiques. Cependant, il est important de relever que dans cette revue bibliographique, faite par Poloczanska et al. 2016, le nombre d'études relatant de mollusques benthiques est très faible par rapport aux autres espèces. Ainsi, les informations révélées dans notre étude sur l'évolution des événements phénologiques de trois espèces de bivalves par leur originalité viennent compléter l'étude faite. Bien sûr, il est aussi important de noter que les réponses observées face au changement climatique peuvent également dépendre de la façon dont les événements phénologiques sont mesurés (Wolkovich et al, 2012). Par exemple, les événements liés à la reproduction peuvent être mesurés en étudiant une population tout au long d'une saison pour déterminer un pic ou en repérant le premier et le dernier individu à se reproduire. (Fitter & Fitter, 2002 ; Barbraud & Weimerskirch, 2006). Ces différentes techniques de mesure d'événements phénologiques peuvent conduire à des estimations très différentes des taux de réponse face au changement climatique.

D'une façon générale, si il ressort de ces synthèses (Poloczanska et al., 2013 ; Parmesan & Yohe, 2003 ; Poloczanska et al. 2016 ; Ling et al, 2008 ; Beaugrand et Kirby, 2010 ; Edwards & Richardson, 2004 ; Barbraud & Weimerskirch, 2006) que la phénologie d'un grand nombre d'espèces marines et

terrestres a été modifié au cours des dernières décennies, il existe aussi une variabilité considérable dans l'ampleur et l'évolution des réponses (Parmesan, 2007 ; Poloczanska et al, 2013 ; Sunday et al., 2015). Cette variabilité pose un défi à la science écologique et la gestion des espèces affectées par le changement climatique car cela peut entraver les exercices de prédictions. C'est aussi le cas de notre étude : beaucoup de nos tentatives de prédictions se heurtent à la survenue probable d'effets croisés et de réponses multivariées.

Au-delà des effets croisés des facteurs environnementaux sur la réponse biologique d'une espèce, c'est aussi les relations interspécifiques qui rendent complexes tout exercice de prédiction. Des réponses phénologiques différentes d'une espèce à l'autre entraîneront des inadéquations temporelles (déphasage, décalage entre la proie et son prédateur) entre les niveaux trophiques (Visser et Both, 2005 ; Thackeray et al., 2010). Le changement climatique modifiera l'étendue saisonnière et temporelle des zones favorables à la reproduction, à la croissance et à la survie des espèces marines (par ex. Shoji et al., 2011) aussi bien pour le prédateur que pour ses proies. Les impacts directs sur le métabolisme et les impacts indirects sur l'abondance en phytoplancton modifieront les taux de croissance et la taille du corps, et donc les taux de reproduction et, en fin de compte, la dynamique des populations (Neuheimer et al., 2011 ; Rogers et al., 2011). Pour prédire les conséquences écologiques, sociales et économiques du changement climatique à une échelle plus grande que le simple niveau spécifique comme nous venons de le faire, il serait important de généraliser cette approche à l'écosystème. Enfin, le changement climatique agira aussi avec d'autres facteurs de stress anthropiques sur les écosystèmes marins, tels que la pêche, la pollution et l'intensification de la navigation (risque d'introduction d'espèces, Sorte et al., 2010), qui peuvent également entraîner des changements complexes des écosystèmes (Hoegh-Guldberg et al., 2014). Anticiper le changement apparaît véritablement comme un réel défi et il est probable que des processus, des événements imprévus prendront le dessus des démarches scientifiques.

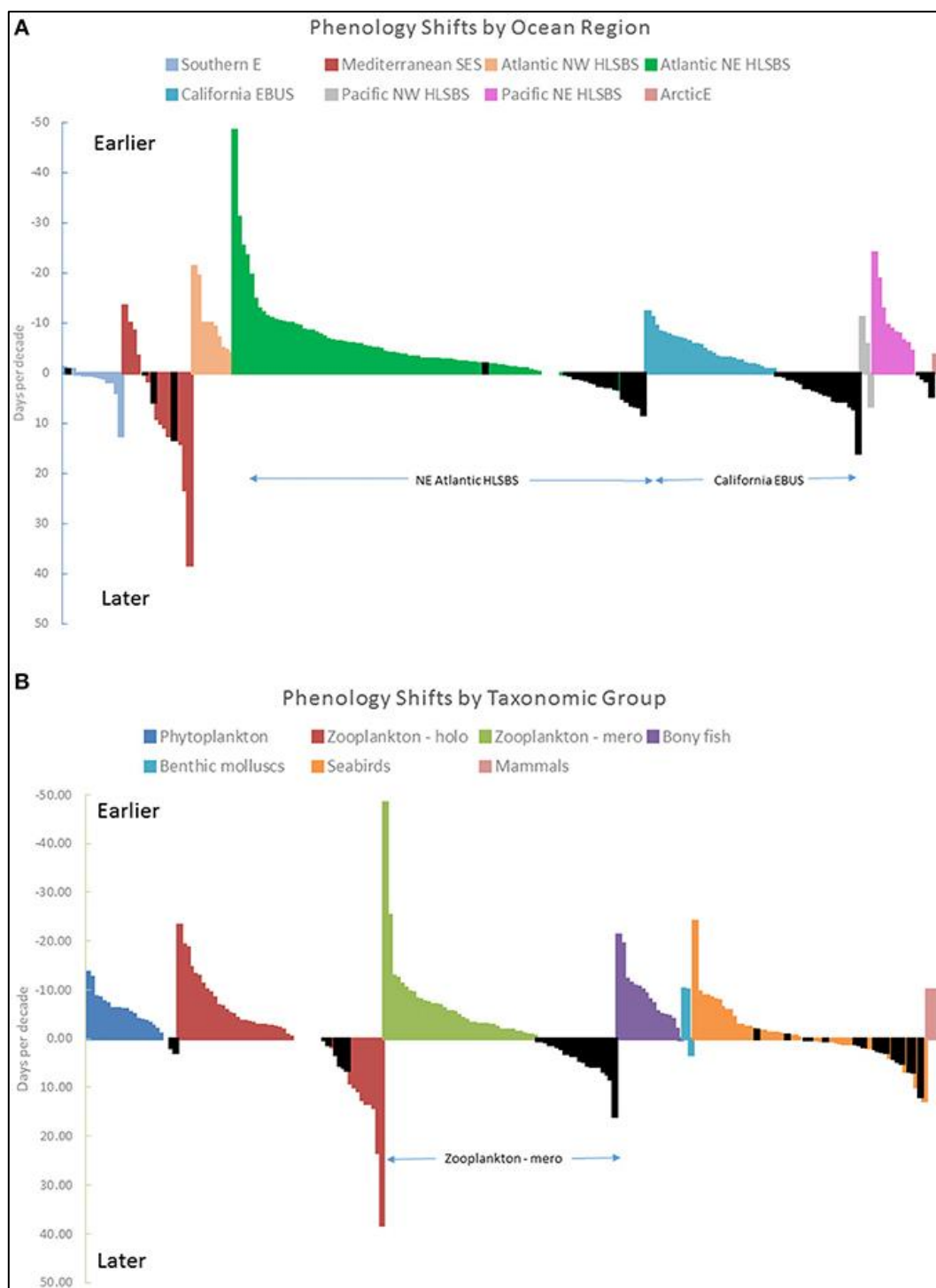


Figure 59: Changements phénologiques (jour par décennie) selon (A) les océans et (B) les groupes taxonomiques. Les barres de couleur correspondent à l'effet réel du changement climatique, les barres noires correspondent à un effet équivoque du changement climatique et l'absence de barre illustre l'absence de changement phénologique. D'après Poloczanska et al. 2016.

6.2. Perspectives de recherche et d'application

6.2.1. Modélisation de la dynamique du phytoplancton dans la rade de Brest

Au vu de nos résultats, il est incontestable que la prévision des conditions futures de la dynamique du phytoplancton en fonction de différents scénarios de changement climatique est maintenant nécessaire dans la rade de Brest. Mais la tâche n'est pas simple. Le phytoplancton présente une grande diversité en termes d'espèces et de physiologie, et le nombre d'espèces identifiées est en constante évolution grâce à l'amélioration des méthodes d'observation (génétique, microscopie électronique (Chapelle, 2016)). Il est aussi montré, *in situ*, que chaque espèce de phytoplancton peut avoir un rôle différent sur la croissance ou la reproduction selon une très récente étude qui reprend 10 ans de suivi (Gangnery et Pouvreau, 2018, comm. pers.).

Pourtant, les premiers modèles d'écosystèmes marins ont été élaborés dans les années 1950 malgré des capacités techniques de programmation limitées (Steele, 1959). Ils se sont depuis largement développés avec la mise à disposition d'outils informatiques performants (Chapelle, 2016). Différentes stratégies peuvent être employées pour modéliser la dynamique du phytoplancton (Chapelle, 2016) : modéliser de grands groupes fonctionnels de phytoplancton, par exemple en se basant sur la taille des espèces (Huret et al., 2007; Huret et al., 2010; Penard, 2009 ; Cugier et al., 2005; Menesguen et al., 2007), modéliser une espèce au sein de la communauté phytoplanctonique, dans ce cas, le modèle a pour objectif de simuler l'évolution d'une ou plusieurs espèces déterminées au sein de l'écosystème. Les espèces toxiques sont majoritairement ciblées dans ce genre de modèle, notamment *Alexandrium minutum* (Chapelle et al., 2008). Une troisième stratégie est de modéliser un grand groupe d'espèces et de simuler ainsi la dynamique de compétition inter-spécifique. Lehman et al. (1975) avaient déjà simulé dans l'épilimnion d'un lac un cycle annuel de plusieurs dizaines d'espèces de phytoplancton. En mer d'Iroise, un modèle a été réalisé pour comprendre la variabilité spatiale (à méso-échelle et sub-méso-échelle) et temporelle (au cours d'un cycle saisonnier) de la biomasse et de la composition (diversité dans les traits) des communautés phytoplanctoniques dans un environnement côtier tempéré (Cadier, 2016).

Une autre approche (basée sur la théorie DEB : 'dynamic energetic budget') (Kooijman, 2010) de la diversité au sein des modèles de phytoplancton a été proposée par Bruggeman & Kooijman (2007). D'après Cadier (2016), l'un des avantages de ces approches, qui sont néanmoins plus coûteuses en termes de moyens de calcul, est de permettre une diminution du nombre d'hypothèses sur la valeur des paramètres, ceux-ci étant variables au sein de chaque groupe fonctionnel. Cela permet à ce type de modèle d'être facilement transposable d'une région à une autre puisqu'il fait l'hypothèse que n'importe quel 'type' phytoplanctonique ou 'espèce' peut se trouver à n'importe quel endroit et que l'environnement façonne la diversité émergente.

Ces approches très prometteuses pourraient s'appliquer dans la rade de Brest et serait très enrichissante pour la continuité de notre travail. De plus, la composition des communautés phytoplanctoniques en rade de Brest est aujourd'hui bien connue (Quéguiner et Tréguer, 1984; Birrien et al., 1991; Ragueneau et al., 1996 ; Laruelle et al., 2009). Les stations de mesure de SOMLIT, située à la jonction entre la Mer d'Iroise et la rade de Brest (48° 21' 32 N; 4° 33' 07 W), et Lanvéoc, dans la partie sud de la rade (48° 17' 41 N ; 4° 27' 12W) mais aussi la station SMART en Baie de Daoulas (Petton et al., 2018) ont fait l'objet de nombreuses études (Fouillaron et al., 2007) ou de suivis haute fréquence (SOMLIT) qui devraient être suffisants pour servir de bases à un modèle de dynamique du phytoplancton.

6.2.2. Cartographie des habitats benthiques de l'huître creuse, de l'huître plate et de la coquille st Jacques en rade de Brest

La réalisation de cette thèse n'a été possible que grâce à la disponibilité des séries temporelles biologiques mises en place sur trois espèces de bivalves des côtes bretonnes. Cette richesse de données est très rare dans le domaine des sciences marines. Cette rareté de suivi biologique sur le long terme est notamment due aux moyens humains et financiers qu'il impose mais aussi à la constance des équipes de recherche. Pourtant, d'un point de vue science et recherche, ce type de données est la base pour toute question scientifique. En ce qui concerne l'huître creuse et l'huître plate, les suivis mentionnés dans ce travail sont toujours en activité grâce à la persévérance de certains biologistes. En plus, des suivis sur le

cycle de reproduction et la dynamique du recrutement, il serait également judicieux de suivre l'évolution des stocks de ces espèces dans la rade.

D'une manière générale, une estimation de stock vise à répondre à deux questions principales : quel est l'état actuel de l'espèce dans l'environnement étudié ? Comment la population est-elle répartie ? Les réponses à ces questions sont à la fois importantes en termes scientifiques, pour établir un état de référence au point de vue écologique, et en termes économiques, en ce qui concerne des espèces pêchées ou exploitées, afin de gérer la ressource.

Les trois espèces étudiées dans ce travail ont chacune leur intérêt dans la rade de Brest : l'huître creuse est une espèce invasive, que l'on retrouve un peu partout dans la rade, et qui y est également cultivée. La coquille Saint-Jacques est une espèce emblématique de la rade, présente naturellement et pêchée depuis les années 50. La surpêche a d'ailleurs coûté très chère aux stocks naturels, d'où la création d'une écloserie à coquille Saint-Jacques pour repeupler la rade. Et enfin l'huître plate, qui est une espèce en sursis rade, et qui a également fait les frais d'une surpêche. D'ailleurs, un projet d'écloserie d'huître plate a récemment vu le jour afin de repeupler cette espèce qui fait maintenant partie des espèces en voie d'extinction établie par la liste rouge de l'UICN (Union Internationale pour la Conservation de la Nature).

Dans la rade de Brest, Guérin (2006) a réalisé une cartographie complète afin d'étudier les populations de crépidules. A titre d'exemple, ce travail serait tout à fait transposable pour les trois espèces clés de notre étude avec une régularisation annuelle des échantillonnages. De plus, en ce qui concerne l'huître creuse, un plan d'échantillonnage a déjà été réalisé par Lejart (2009) afin d'estimer des stocks adultes d'huître creuse dans la Rade de Brest. Une ré-estimation de ces stocks serait intéressant afin de réactualiser l'état des stocks d'huîtres en Rade de Brest dix ans après.

6.2.3. Amélioration et développement de modèle bioénergétique à partir de données *in situ*

L'utilisation d'un modèle déterministe bioénergétique (DEB) a été choisi pour simuler la croissance et la reproduction de l'huître creuse et de la coquille Saint-Jacques. Ces modèles déjà

existants, ont été améliorés dans cette thèse afin d'étudier plus spécifiquement la variabilité de la reproduction. Cependant, comme on l'a vu dans nos résultats, certains aspects méritent beaucoup d'améliorations. En particulier, tout ce qui est attrait à la sélection de nourriture. Dans le modèle de l'huître creuse, on pourrait, comme ce qui a été fait pour la coquille Saint-Jacques, affiner la sélection et la préférence de certaines espèces. Cela impliquerait aussi la mise en place d'expérimentations *in situ* pour connaître les différents taux d'ingestion, de filtration et d'assimilation de l'huître en fonction des espèces sélectionnées.

Afin de faciliter le calcul des paramètres du modèle DEB, les membres de l'équipe de développement du modèle ont mis en place un outil, le « Add_my_pet », qui permet, à partir d'un jeu de données sur la physiologie d'une espèce choisie, de calculer l'ensemble des paramètres du modèle. Pour l'instant cette technique est très utile pour des données expérimentales réalisées en laboratoire. En effet, cette routine fonctionne avec des valeurs de température et de concentration en nourriture « fixes ». Il serait intéressant de développer cet outil pour des données provenant du milieu naturel et donc prendre en compte la dynamique de la source de nourriture et la variation en température.

Bibliographie

- Aburto-Oropeza, O., Paredes, G., Mascareñas-Osorio, I., & Sala, E. (2010). Climatic influence on reef fish recruitment and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 410, 283-287.
- Akaike, H. (1981). Likelihood of a model and information criteria. *Journal of econometrics*, 16(1), 3-14.
- Alheit, J., & Niquen, M. (2004). Regime shifts in the Humboldt Current ecosystem. *Progress in Oceanography*, 60(2-4), 201-222.
- Allenou, J. P. (1987). Suivi de la reproduction des huîtres plates en Baie de Quiberon. Été 1987.
- Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Gouilletquer, P., Pouvreau, S. (2011). A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *J. Sea Res.* 66, 340–348.
- Ansell, A. D. (1991). Three European scallops: *Pecten maximus*, *Chlamys (Aequipecten) opercularis* and *C.(Chlamys) varia*. *Scallops: Biology, Ecology and Aquaculture*, 715-751.
- Augustine, S., Gagnaire, B., Adam-Guillermin, C., Kooijman, S.A.L.M., (2012). Effects of uranium on the metabolism of zebrafish, *Danio rerio*. *Aquat. Toxicol.* 118–119, 9–26
- Bacher, C. & Gangnery, A. (2006). Use of Dynamic Energy Budget and Individual Based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *J. Sea Res.* 56, 140–155.
<http://doi:10.1016/j.seares.2006.03.004>
- Baird, R. H. (1958). Measurement of condition in mussels and oysters. *ICES Journal of Marine Science*, 23(2), 249-257.
- Barber, B.J. & Blake, N.J. (1991) Reproductive physiology. In SHUMWAY, SE. (Ed.). *Scallop: biology, ecology and aquaculture*. Amsterdam: Elsevier.
- Barbier, P. (2016). Déterminisme du recrutement des bivalves sous contraintes environnementales et

- anthropiques (Doctoral dissertation, Muséum National d'Histoire Naturelle).
- Barbraud, C., & Weimerskirch, H. (2006). Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(16), 6248-6251.
- Barillé, L., Héral, M. & Barillé-Boyer, A.L. (1997) Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. *Aquatic Living Resources*, 10(1), 31-48.
- Barrier, N., Treguier, A. M., Cassou, C., & Deshayes, J. (2014). Influence des régimes de temps atmosphériques sur la circulation océanique de l'Atlantique Nord. *Rubrique: Océan et atmosphère*.
- Bayne, B. L., Hawkins, A. J. S., & Navarro, E. (1987). Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L.(Bivalvia: Mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 111(1), 1-22.
- Beaugrand, G., & Kirby, R. R. (2010). Climate, plankton and cod. *Global Change Biology*, 16(4), 1268-1280.
- Beaugrand, G., Brander, K. M., Lindley, J. A., Souissi, S., & Reid, P. C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426(6967), 661.
- Beaugrand, G., Reid, P. C., Ibanez, F., Lindley, J. A., & Edwards, M. (2002). Reorganization of North Atlantic marine copepod biodiversity and climate. *Science*, 296(5573), 1692-1694. Beaugrand et al., 2000
- Beck, A., & Teboulle, M. (2009). A fast iterative shrinkage-thresholding algorithm for linear inverse problems. *SIAM journal on imaging sciences*, 2(1), 183-202.
- Bédier E. (2010). Observatoire national Conchylicole - Campagne 2010. RST/LER/MPL-2011-03.
- Beiras, R., Pérez Camacho, A. & Albentosa, M (1994) Comparison of the scope for growth with the growth performance of *Ostrea edulis* seed reared at different food concentrations in an open-flow system. *Marine Biology*, 119, 227-233.
- Belgrano, A., Lindahl, O., & Hernroth, B. (1999). North Atlantic Oscillation primary productivity and

- toxic phytoplankton in the Gullmar Fjord, Sweden (1985–1996). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1418), 425-430.
- Belin, C. and co-authors (2017). REPHY – French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal waters (2017). REPHY dataset - French Observation and Monitoring program for Phytoplankton and Hydrology in coastal waters. 1987-2016 Metropolitan data. SEANOE. <http://doi.org/10.17882/47248>
- Bernard, I. (2011). *Écologie de la reproduction de l’huître creuse, Crassostrea gigas, sur les côtes atlantiques françaises : vers une explication de la variabilité du captage*. Sciences agricoles. Université de La Rochelle.
- Bernard, I., De Kermoisan, G. & Pouvreau, S. (2011) Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* : Investigation through DEB theory. *Journal of Sea Research*, 66(4), 349–360. doi:10.1016/j.seares.2011.07.009
- Bernard, I., Massabuau, J.C., Ciret, P., Sow, M., Sottolichio, A., Pouvreau, S. & Tran, D. (2016) In situ spawning in a marine broadcast spawner, the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Timing and environmental triggers. *Limnology and Oceanography*, 61(2), 635-645. doi: 10.1002/lno.10240
- Beukema, J. J. (1974). Seasonal changes in the biomass of the macro-benthos of a tidal flat area in the Dutch Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 8(1), 94-107.
- Beukema, J. J., & Dekker, R. (2005). Decline of recruitment success in cockles and other bivalves in the Wadden Sea: possible role of climate change, predation on postlarvae and fisheries. *Marine Ecology Progress Series*, 287, 149-167.
- Beukema, J., Dekker, R. & Jansen, J. (2009) Some like it cold: populations of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) suffer in various ways from a warming climate. *Marine Ecology Progress Series*, 384, 135–145. doi:10.3354/meps07952
- Birrien, J. L., Wafar, M. V. M., Corre, P. L., & Riso, R. (1991). Nutrients and primary production in a shallow stratified ecosystem in the Iroise Sea. *Journal of plankton research*, 13(4), 721-742.

- Bodiguel, X., Maury, O., Mellon-Duval, C., Roupsard, F., Le Guellec, A. M., & Loizeau, V. (2009). A dynamic and mechanistic model of PCB bioaccumulation in the European hake (*Merluccius merluccius*). *Journal of Sea Research*, 62(2-3), 124-134.
- Bourles, Y., Maurer, D., Le Moine, O., Geairon, P., Mazurie, J., Gangnery, A., ... & Gouletquer, P. (2009, January). Modelling *Crassostrea gigas* growth and reproduction in different contrasted ecosystems by using dynamic energy budgets: generic validation of the oyster-DEB model. In *Aquaculture Europe 2009, Trondheim, 14-17 August 2010*.
- Boury, M. (1928). Etude sur la reproduction des huîtres. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 1(2), 87-98.
- Brand, A. R. (2006). Scallop ecology: distributions and behaviour. In *Developments in Aquaculture and Fisheries science* (Vol. 35, pp. 651-744). Elsevier.
- Bruggeman, J., & Kooijman, S. A. (2007). A biodiversity-inspired approach to aquatic ecosystem modeling. *Limnology and Oceanography*, 52(4), 1533-1544.
- Buestel, D., Ropert, M., Prou, J., & Gouletquer, P. (2009). History, status, and future of oyster culture in France. *Journal of Shellfish Research*, 28(4), 813-820.
- Cadier, M. (2016). Diversité des communautés phytoplanctoniques en relation avec les facteurs environnementaux en mer d'Iroise: approche par la modélisation 3D (Doctoral dissertation, Université de Bretagne occidentale-Brest).
- Cardoso, J.F.M.F., Nieuwland, G., Witbaard, R., van der Veer, H.W. & Machado, J.P. (2013) Growth increment periodicity in the shell of the razor clam *Ensis directus* using stable isotopes as a method to validate age. *Biogeosciences*. 10, 4741-4750. doi:10.5194/bg-10-4741-2013
- Cardoso, J.F.M.F., Langlet, D., Loff, J.F., Martins, A.R., Ij, J., Santos, P.T. & Van Der Veer, H.W. (2007) Spatial variability in growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) along the west European coast. *Journal of Sea Research*, 57, 303–315. doi:10.1016/j.seares.2006.11.003

- Casas, S., & Bacher, C. (2006). Modelling trace metal (Hg and Pb) bioaccumulation in the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, applied to environmental monitoring. *Journal of Sea Research*, 56(2), 168-181.
- Cassou, C. (2004). Du changement climatique aux régimes de temps: l'oscillation nord-atlantique. *La Météorologie*, 45, 21-32.
- Cassou, C., Terray, L., & Phillips, A. S. (2005). Tropical Atlantic influence on European heat waves. *Journal of climate*, 18(15), 2805-2811.
- Castaños, C., Pascual, M. & Camacho, A. P. (2009) Reproductive biology of the nonnative oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793), as a key factor for its successful spread along the rocky shores of northern Patagonia, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 28(4), 837-847.
- Caswell, H., Fujiwara, M., & Brault, S. (1999). Declining survival probability threatens the North Atlantic right whale. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(6), 3308-3313.
- Cépralmar (2013). Diversification des élevages conchylicoles : la coquille saint Jacques.
- Chapelle, A. (2016). Modélisation du phytoplancton dans les écosystèmes côtiers. Application à l'eutrophisation et aux proliférations d'algues toxiques.
- Chartier-Le Floch, 2016. Histoires de Bretagne. <http://ablogjeanfloch.over-blog.com/>
- Chauvaud, L., Donval, A., Thouzeau, G., Paulet, Y.M., Nézan, E. (2001). Variations in food intake of *Pecten maximus* (L.) from the Bay of Brest (France): influence of environmental factors and phytoplankton species composition. *C. R. Acad. Sci. III* 324, 743–755.
- Chauvaud, L., Patry, Y., Jolivet, A., Cam, E., Le Goff, C., Strand, Ø., Charrier, G., Thébault, J., Lazure, P., Gotthard, K., Clavier, J. (2012). Variation in size and growth of the great scallop *Pecten maximus* along a latitudinal gradient. *PLoS ONE* 7, e37717.
- Chauvaud, L., Thouzeau, G., Paulet, Y.M. (1998). Effects of environmental factors on the daily growth rate of *Pecten maximus* juveniles in the Bay of Brest (France). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 227, 83–111.

- Chávez-Villalba, J., Pommier, J., Andriamiseza, J., Pouvreau, S., Barret, J., Cochard, J. C. & Le Pennec, M. (2002) Broodstock conditioning of the oyster *Crassostrea gigas*: origin and temperature effect. *Aquaculture*, 214(1), 115-130.
- Chávez-Villalba, J., Soyeux, C., Huvet, A., Gueguen, Y., Lo, C., & Moullac, G. L. (2011). Determination of gender in the pearl oyster *Pinctada margaritifera*. *Journal of Shellfish Research*, 30(2), 231-240.
- Chiew, F. H., & McMAHON, T. A. (2002). Global ENSO-streamflow teleconnection, streamflow forecasting and interannual variability. *Hydrological Sciences Journal*, 47(3), 505-522.
- Claereboudt, M. R., & Himmelman, J. H. (1996). Recruitment, growth and production of giant scallops (*Placopecten magellanicus*) along an environmental gradient in Baie des Chaleurs, eastern Canada. *Marine Biology*, 124(4), 661-670.
- Cloern, J. E. (2001) Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, vol. 210:223-253.
- Cochet, H. (2005). Suivi de la reproduction des huîtres plates en Baie de Quiberon. Rapport annuel Ifremer 2005.
- Coe, W. R. (1936). Environment and sex in the oviparous oyster *Ostrea virginica*. *The Biological Bulletin*, 71(2), 353-359.
- Cohen, A. L., Smith, S. R., McCartney, M. S., & van Etten, J. (2004). How brain corals record climate: an integration of skeletal structure, growth and chemistry of *Diploria labyrinthiformis* from Bermuda. *Marine Ecology Progress Series*, 271, 147-158.
- Conversi, A., Piontkovski, S., & Hameed, S. (2001). Seasonal and interannual dynamics of *Calanus finmarchicus* in the Gulf of Maine (Northeastern US shelf) with reference to the North Atlantic Oscillation. *Deep Sea Research Part II: Topical studies in Oceanography*, 48(1-3), 519-530.
- Cugier, P., Billen, G., Guillaud, J. F., Garnier, J., & Ménesguen, A. (2005). Modelling the eutrophication of the Seine Bight (France) under historical, present and future riverine nutrient loading. *Journal of Hydrology*, 304(1-4), 381-396.

- Cushing, D. H. (1969). The regularity of the spawning season of some fishes. *ICES Journal of Marine Science*, 33(1), 81-92.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. In *Advances in marine biology* (Vol. 26, pp. 249-293). Academic Press.
- Deslous-Paoli, J. M. (1982) Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *TETHYS*, 10(4), 365-371.
- Devauchelle, N., & Mingant, C. (1991). Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquatic Living Resources*, 4(1), 41-51.
- Dickson, R. R., Meincke, J., Malmberg, S. A., & Lee, A. J. (1988). The “great salinity anomaly” in the northern North Atlantic 1968–1982. *Progress in Oceanography*, 20(2), 103-151.
- Diekmann, O., Gyllenberg, M., Metz, J. A., Nakaoka, S., & de Roos, A. M. (2010). Daphnia revisited: local stability and bifurcation theory for physiologically structured population models explained by way of an example. *Journal of mathematical biology*, 61(2), 277-318.
- Donnelly C, Strömqvist J, Arheimer B. (2011). Modelling climate change effects on nutrient discharges from the Baltic Sea Catchment. *IAHS Publication*.348:1–6.
- Drinkwater, K. F., Belgrano, A., Borja, A., Conversi, A., Edwards, M., Greene, C. H., ... & Walker, H. (2003). The response of marine ecosystems to climate variability associated with the North Atlantic Oscillation. *Geophysical Monograph-American Geophysical Union*, 134, 211-234.
- Duchêne, J., Bernard, I. & Pouvreau, S. (2015). Vers un retour de l'huître indigène en rade de Brest. In : *Espèces*. 2015. n° 16, p. 51–57.
- Dulvy, N. K., Rogers, S. I., Jennings, S., Stelzenmüller, V., Dye, S. R., & Skjoldal, H. R. (2008). Climate change and deepening of the North Sea fish assemblage: a biotic indicator of warming seas. *Journal of Applied Ecology*, 45(4), 1029-1039.
- Durant, J. M., Hjermmann, D. Ø., Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2007). Climate and the match or

- mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate research*, 33(3), 271-283.
- Dutertre, M., Beninger, P. G., Barillé, L., Papin, M. & Haure, J. (2010) Rising water temperatures, reproduction and recruitment of an invasive oyster, *Crassostrea gigas*, on the French Atlantic coast. *Marine Environmental Research*, 69(1), 1-9.
- Dutertre, M., Ernande, B., Haure, J. & Barillé, L. (2016) Spatial and temporal adjustments in gill and palp size in the oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Molluscan Studies*, 1-8. doi:10.1093/mollus/eyw025
- Edwards, M., Reid, P., & Planque, B. (2001). Long-term and regional variability of phytoplankton biomass in the Northeast Atlantic (1960–1995). *ICES Journal of Marine Science*, 58(1), 39-49.
- Edwards, M., Beaugrand, G., Helaouët, P., Alheit, J., & Coombs, S. (2013). Marine ecosystem response to the Atlantic Multidecadal Oscillation. *PLoS One*, 8(2), e57212.
- Edwards, M. (2000). Large-scale temporal and spatial patterns of marine phytoplankton in the north-east Atlantic.
- Edwards, M. & Richardson, A. J. (2004) Impact of climate change on marine pelagic phenology and trophic mismatch. *Nature*, 430, 881–884.
- Eichinger, M., Loizeau, V., Roupsard, F., Le Guellec, A. M., & Bacher, C. (2010). Modelling growth and bioaccumulation of Polychlorinated biphenyls in common sole (*Solea solea*). *Journal of Sea Research*, 64(3), 373-385.
- Elbers, B. & Kooijman, B.. (2015). AmP *Ostrea edulis*, version 2015/12/27.
- Emmery, A. (2008). Modélisation de la croissance et de la reproduction de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* selon la théorie «Dynamic Energy Budget» : variabilité environnementale et croissance individuelle. Univeristy of Western Brittany (Master thesis).

- Enriquez-Diaz, M., Pouvreau, S., Chavez-Villalba, J. & Le Pennec, M. (2009) Gametogenesis, reproductive investment, and spawning behavior of the Pacific giant oyster *Crassostrea gigas*: evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture International*, 17,491-506.
- FAO (2017). Programme d'Information sur les espèces aquatiques cultivée. *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). http://www.fao.org/fishery/culturedspecies/Crassostrea_gigas/fr
- Feehan, J., Harley, M., & Van Minnen, J. (2009). Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(3), 409-421.
- Fielding, A. H., & Haworth, P. F. (1995). Testing the generality of bird-habitat models. *Conservation biology*, 9(6), 1466-1481.
- Fifas, S. (2017). Finalement, elles ont chaud ou froid les coquilles Saint-Jacques ? Conférence Ifremer. https://wwz.ifremer.fr/webtv_eng/Conferences/Chaud-ou-froid-les-coquilles-Saint-Jacques
- Fifas, S. (2004). La coquille Saint-Jacques en Bretagne. Rapport Ifremer. Direction des Ressources Vivantes. Ressources Halieutiques. 14p.
- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L.A. & Grant, J. (2014) A fully-spatial ecosystem-DEB model of oyster (*Crassostrea virginica*) carrying capacity in the Richibucto Estuary, Eastern Canada. *Journal of Marine System*, 136, 42–54. doi:10.1016/j.jmarsys.2014.03.015
- Filgueira, R., Rosland, R. & Grant, J. (2011). A comparison of scope for growth (SFG) and dynamic energy budget (DEB) models applied to the blue mussel (*Mytilus edulis*). *Journal of Sea Research*, 66, 403–410. doi:10.1016/j.seares.2011.04.006
- Fitter, A. H., & Fitter, R. S. R. (2002). Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*, 296(5573), 1689-1691.
- Fleury E., Normand J., Lamoureux A., Bouget J-F., Lupo C., Cochenec-Laureau N., Petton S., Petton B., Pouvreau S. (2018). RESCO REMORA Database : National monitoring network of mortality and growth rates of the sentinel oyster *Crassostrea gigas* . SEANOE . <http://doi.org/10.17882/53007>

- Fleury P-G., Cornette F., Claude S., Palvadeau H., Robert S., D'Amico F., Le Gall P., Vercelli C. (2001). REseau MOllusques des Rendements Aquacoles huitre creuse (REMORA) ; Résultats des stations nationales. Année 2000. DRV/RA/RST/01-02
- Fleury E. (2014). RESCO - Réseau d'observations Conchylicoles : Campagne 2013. RST/LER/MPL-2014-06.
- Flye Sainte Marie, J., Alunno-Bruscia, M., Gangnery, A., Rannou, E., Rosland, R., & Strand, Ø. (2009, January). Individual mussel growth model using DEB (Dynamic Energy Budget) theory: revisiting the DEB parameter values for *Mytilus edulis*. In Aquaculture Europe 2009, Trondheim, 14-17 August 2010.
- Forbes, E., & Hanley, S. C. T. (1853). A history of British Mollusca, and their shells (Vol. 1). J. van Voorst.
- Foucher, E., & Fifas, S. (2012). Eléments de connaissance sur le cycle biologique de la Coquille Saint-Jacques européenne (*Pecten maximus*) en Manche.
- Foullaron, P., Claquin, P., L'Helguen, S., Huonnic, P., Martin-Jézéquel, V., Masson, A., ... & Leynaert, A. (2007). Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: a mesocosm experiment in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351(1-2), 188-198.
- Foveau A., Foucher E., Desroy N., (2013). Identification biogéographique des gisements de coquilles Saint-Jacques en Manche. Réunion finale du projet ANR CoManche. Caen, France. 10-11 décembre 2013.
- Franco, C., Aldred, N., Sykes, A. V., Cruz, T., Clare, A. S (2015). The effects of rearing temperature on reproductive conditioning of stalked barnacles (*Pollicipes pollicipes*). *Aquaculture*, vol 448, 410-417. Doi:10.1016/j.aquaculture.2015.06.015
- Fromentin, J. M., & Planque, B. (1996). Calanus and environment in the eastern North Atlantic. II. Influence of the North Atlantic Oscillation on *C. finmarchicus* and *C. helgolandicus*. *Marine*

Ecology Progress Series, 134, 111-118.

- Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2004) Application of a population dynamics model to the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, reared in Thau Lagoon (France). *Aquaculture* 229:289–313.
- Garnier, J., Billen, G., Hanset, P., Testard, P., & Coste, M. (1998). Développement algal et eutrophisation dans le réseau hydrographique de la Seine. *La Seine en son bassin: Fonctionnement écologique d'un système fluvial anthropisé*. Elsevier, Paris, 593-626.
- Gosling, E. (2004). *Bivalve Molluscs. Biology, Ecology and Culture*. Edition Fishing News Books. 444p.
- Gosling, E.M. (2003) *Bivalve molluscs: biology, ecology and culture*. Blackwell Publishing, Oxford, U.K, 456 p.
- Gourault, M., Petton, S., Thomas, Y., Pecquerie, L., Marques, G.M., Cassou, C., Fleury, E., Paulet, Y-M., Pouvreau, S (2018, in press). Modelling reproductive traits of an invasive bivalve species under contrasted climate scenarios from 1960 to 2100. *Journal of Sea Research*.
- Gradinger, R. (2009). Sea-ice algae: Major contributors to primary production and algal biomass in the Chukchi and Beaufort Seas during May/June 2002. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(17), pp.1201-1212.
- Grosberg, R. K., & Levitan, D. R. (1992). For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. *Trends in ecology & evolution*, 7(4), 130-133.
- Guemas, V., Salas-Mélia, D., Kageyama, M., Giordani, H., Voltaire, A., & Sanchez-Gomez, E. (2010). Summer interactions between weather regimes and surface ocean in the North-Atlantic region. *Climate dynamics*, 34(4), 527-546.
- Guérin, L. (2006). *La crépidule en Rade de Brest: un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement*. University of Western Brittany (PhD thesis).
- Guo, X., Hedgecock, D., Hershberger, W. K., Cooper, K., & Jr, S. K. A. (1998). Genetic determinants

- of protandric sex in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* Thunberg. *Evolution*, 52(2), 394-402.
- Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos*, 101(1), 79-90.
- Hansen, J., Sato, M., & Ruedy, R. (2012). Perception of climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 109(37), E2415-E2423.
- Heath, M. R., Neat, F. C., Pinnegar, J. K., Reid, D. G., Sims, D. W., & Wright, P. J. (2012). Review of climate change impacts on marine fish and shellfish around the UK and Ireland. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 22(3), 337-367.
- Hernandez-Farinas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A., & Bacher, C. (2013). Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of marine science*, 71(4), 821-833.
- Hillebrand, H., & Blenckner, T. (2002). Regional and local impact on species diversity—from pattern to processes. *Oecologia*, 132(4), 479-491.
- His, E., (1991). *Biologie et écotoxicologie des véligères de Crassostrea gigas (Thunberg) dans le Bassin d'Arcachon*. PhD thesis, University of Bordeaux I, France.
- Hjort, J. (1914). Fluctuations in the great fisheries of northern Europe viewed in the light of biological research. ICES.
- Hoegh Guldberg, O. and Bruno, J. F. (2010). The Impact of Climate Change on the World's Marine Ecosystems. *Science*, Vol. 328, Issue 5985, 1523-1528. doi: 10.1126/science.1189930
- Hofmann, E. E., & Powell, T. M. (1998). Environmental variability effects on marine fisheries: four case histories. *Ecological Applications*, 8(sp1), S23-S32.
- Houde, E. D. (2008). Emerging from Hjort's shadow. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 53-70.
- Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?. *Trends*

- in ecology & evolution, 15(2), 56-61.
- Huret, M., Petitgas, P., & Woillez, M. (2010). Dispersal kernels and their drivers captured with a hydrodynamic model and spatial indices: a case study on anchovy (*Engraulis encrasicolus*) early life stages in the Bay of Biscay. *Progress in Oceanography*, 87(1-4), 6-17.
- Huret, M., Gohin, F., Delmas, D., Lunven, M., & Garçon, V. (2007). Use of SeaWiFS data for light availability and parameter estimation of a phytoplankton production model of the Bay of Biscay. *Journal of Marine Systems*, 65(1-4), 509-531.
- Hussenot, M., Pouvreau, S., Duchene, J., Freulon, H., Arzul, I., & Lapegue, S. (2014). Synthèse PERLE. Programme d'Expérimentation et de recherche sur L'huître plate *ostrea Edulis*.
- ICES, (2015). Report of the Scallop Assessment Working Group (WGScallop), 6-10 October 2014, Nantes, France. ICES CM 2014\ACOM:24. 35 pp.
- IPCC, (2014). Climate Change 2014: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, R.K. Pachauri and L.A. Meyer (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 151 pp.
- Irigoiien, X., Harris, R. P., Head, R. N., & Harbour, D. (2000). The influence of diatom abundance on the egg production rate of *Calanus helgolandicus* in the English Channel. *Limnology and Oceanography*, 45(6), 1433-1439.
- Jager, T., & Zimmer, E. I. (2012). Simplified dynamic energy budget model for analysing ecotoxicity data. *Ecological Modelling*, 225, 74-81.
- Jensen, L.Ø., Mousing, E.A. and Richardson, K. (2017). Using species distribution modelling to predict future distributions of phytoplankton: Case study using species important for the biological pump. *Marine Ecology*, 38(3).
- Jobling, M. (1988). A review of the physiological and nutritional energetics of cod, *Gadus morhua* L., with particular reference to growth under farmed conditions. *Aquaculture*, 70(1-2), 1-19.

- Kang, Ch-K., Park, M.S., Lee, P. Y., Choi, W-J.& Lee, W-Ch. (2000) Seasonal variations in condition, reproductive activity, and biochemical composition of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg), in suspended culture in two coastal bays of Korea. *Journal of Shellfish Research*. 19(2),771-778.
- Kang, S.G., Choi, K.S., Bulgakov, A.A., Kim, Y. & Kim, S.Y. (2003) Enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) used in quantification of reproductive output in the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Korea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 282, 1-21.
- Kearney, M. (2012). Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Functional Ecology*, 26(1), 167-179.
- Kimmel, D. G., & Newell, R. I. (2007). The influence of climate variation on eastern oyster (*Crassostrea virginica*) juvenile abundance in Chesapeake Bay. *Limnology and Oceanography*, 52(3), 959-965.
- Kooijman, S.A.L.M. (2010) Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press, 514 p.
- Korringa, P. (1940). Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. Amsterdam..
- Krebs, C. J. (1972). The experimental analysis of distribution and abundance. *Ecology*. New York: Harper and Row.
- Kromkamp, J.C. & Van Engeland, T. (2009) Changes in phytoplankton biomass in the western Scheldt estuary during the period 1978-2006, in: ASLO Aquatic Sciences Meeting 2009: A Cruise Through Nice Waters, 25-30 January 2009, Nice, France,141 p.
- Laruelle, G. G., Regnier, P., Ragueneau, O., Kempa, M., Moriceau, B., Longphuir, S. N., ... & Chauvaud, L. (2009). Benthic–pelagic coupling and the seasonal silica cycle in the Bay of Brest (France): new insights from a coupled physical–biological model. *Marine Ecology Progress Series*, 385, 15-32.
- Lassalle, G. (2008). Impacts des changements globaux sur la distribution des poissons migrateurs

- amphihalins: une approche par modélisation à l'échelle continentale (Doctoral dissertation, Bordeaux 1).
- Lavaud, R. (2014). Variabilité environnementale et adaptabilité énergétique de la coquille Saint-Jacques, *Pecten Maximus*, face au changement climatique.
- Lavaud, R., Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F., Emmery, A., Strand, Ø. & Kooijman, S.A.L.M. (2014). Feeding and energetics of the great scallop, *Pecten maximus*, through a DEB model. *Journal of Sea Research*. 94, 5–18. doi:10.1016/j.seares.2013.10.011
- Lavoie, D., Lambert, N. and Gilbert, D. (2017). Projections of Future Trends in Biogeochemical Conditions in the Northwest Atlantic Using CMIP5 Earth System Models. *Atmosphere-Ocean*, pp.1-23.
- Le Dantec, J. (1968). Ecologie et reproduction de l'huitre portugaise (*Crassostrea Angulata LAMARCK*) dans le bassin d'Arcachon et sur la rive gauche de la Gironde. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 32(3), 237-362.
- Lebart, L., Morineau, A., & Piron, M. (1995). *Statistique exploratoire multidimensionnelle (Vol. 3)*. Paris: Dunod.
- Leenhardt, H. (1924). Compte rendu d'expériences faites dans le Morbihan sur les huîtres et leur reproduction. *Notes et mémoires*, 40.
- Lehman, J. T. (1975). Reconstructing the Rate of Accumulation of Lake Sediment: The Effect of Sediment Focusing 1. *Quaternary Research*, 5(4), 541-550.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., ... & Roy, C. (2006). Climate variability, fish, and fisheries. *Journal of Climate*, 19(20), 5009-5030.
- Lejart, M. (2009) Etude du processus invasif de *Crassostrea gigas* en Bretagne: Etat des lieux, dynamique et conséquences écologiques (Doctoral dissertation, Université de Bretagne occidentale-Brest, 256 p).
- Lesueur, M., Roncin, N., Le Gallic, B., & Ropars-Collet, C. (2009). La pêche de la coquille Saint-

- Jacques en baie de Saint-Brieuc: description de la pêcherie et des systèmes de gestion et de contrôle.
- Levasseur, O. (2006). Histoire de l'Huître en Bretagne. Morlaix, Skol Vreizh, coll.«Collection bleue, 58, 83.
- Lévy, M., Jahn, O., Dutkiewicz, S., Follows, M.J. & d'Ovidio, F. (2015). The dynamical landscape of marine phytoplankton diversity. *J.R.Soc. Interface* 12: 20150481. doi:10.1098/rsif.2015.0481
- Leynaert, A., Longphurt, S. N., Claquin, P., Chauvaud, L., & Ragueneau, O. (2009). No limit? The multiphasic uptake of silicic acid by benthic diatoms. *Limnology and Oceanography*, 54(2), 571-576.
- Leynaert, A. (2016). Observatoire de l'Institut Universitaire et Européen de la Mer, série Microalgues. <https://www-ium.univ-brest.fr/observatoire/observation-cotiere/faune-flore/microalgues>
- L'Hévéder, B., Speich, S., Ragueneau, O., Gohin, F. & Bryère, P. (2017) Observed and projected sea surface temperature seasonal changes in the Western English Channel from satellite data and CMIP5 multi-model ensemble. *International Journal of Climatology*, 37, 2831–2849. doi:10.1002/joc.4882
- Liepert B.G. (2002). Observed reductions of surface solar radiation at sites in the United States and worldwide from 1961 to 1990. *Geophysical Research Letters*, Vol. 29, N°10, 1421. doi:10.1029/2002GL014910
- Linacre, E. (1992). *Climate data and resources: a reference and guide*, Routhledge.
- Lindahl, O., Belgrano, A., Davidsson, L., & Hernroth, B. (1998). Primary production, climatic oscillations, and physico-chemical processes: the Gullmar Fjord time-series data set (1985–1996). *ICES Journal of Marine Science*, 55(4), 723-729.
- Lindenmayer, D. B., & Likens, G. E. (2010). The science and application of ecological monitoring. *Biological conservation*, 143(6), 1317-1328.
- Ling, S. D., Johnson, C. R., Frusher, S., & King, C. K. (2008). Reproductive potential of a marine

- ecosystem engineer at the edge of a newly expanded range. *Global Change Biology*, 14(4), 907-915.
- Llandres, A. L., Marques, G. M., Maino, J. L., Kooijman, S. A. L. M., Kearney, M. R., & Casas, J. (2015). A dynamic energy budget for the whole life-cycle of holometabolous insects. *Ecological Monographs*, 85(3), 353-371.
- Lorrain, A., Paulet, Y.M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C. (2002). Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 275, 47–61.
- Lorrain, A., Paulet, Y.M., Chauvaud, L., Savoye, N., Nézan, E., Guérin, L. (2000). Growth anomalies in from coastal waters (Bay of Brest, France): relationship with diatom blooms. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 80, 667–673.
- Lynam, C. P., Hay, S. J., & Brierley, A. S. (2005). Jellyfish abundance and climatic variation: contrasting responses in oceanographically distinct regions of the North Sea, and possible implications for fisheries. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 85(3), 435-450.
- Magnesen, T. & Christophersen, G. (2008). Reproductive cycle and conditioning of translocated scallops (*Pecten maximus*) from five broodstock populations in Norway. *Aquaculture*, 285(1), 109-116.
- Mann, K. H., & Drinkwater, K. F. (1994). Environmental influences on fish and shellfish production in the Northwest Atlantic. *Environmental Reviews*, 2(1), 16-32.
- Mann, R. (1979) Some biochemical and physiological aspects of growth and gametogenesis in *Crassostrea gigas* and *Ostrea edulis* grown at sustained elevated temperatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 59, 95-110.

- Marchais, V. (2014). Relations trophiques entre producteurs primaires et quatre consommateurs primaires benthiques dans un écosystème côtier tempéré. University of Western Brittany (PhD thesis).
- Marteil, L. (1960). Écologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* Linné et *Gryphaea angulata* Lamarck. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 24(3), 326-346.
- Marteil, L. (1976). La conchyliculture française. 2ème partie. Biologie de l'huître et de la moule. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes*, 40(2), 149-346.
- Martin, A. G., Littaye-Mariette, A., Langlade, A., & Allenou, J. P. (1995). Cycle de reproduction naturelle de l'huître plate *Ostrea edulis*.
- Martin, J. & Planque, B. (2006) Variability in the onset of hatching of *Maja brachydactyla* Balss, 1922 (Brachyura: Majidae) in the English Channel in relation to sea temperature. *Invertebrate Reproduction & Development*, 49(3), 143-150. doi: 10.1080/07924259.2006.9652205
- Mason, J. (1957). The age and growth of the scallop, *Pecten maximus* (L.), in Manx waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 36, 473–492.
- Mat, A., Massabuau, J.C., Ciret, P., Tran, D. (2014). Looking for the clock mechanism responsible for circatidal behavior in the oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, vol 161, issue 1, 89-99.
- May, R., & McLean, A. R. (Eds.). (2007). *Theoretical ecology: principles and applications*. Oxford University Press on Demand.
- McCarty, J. P. (2001). Ecological consequences of recent climate change. *Conservation biology*, 15(2), 320-331.
- McCullagh, P., & Nelder, J. A. (1989). *Generalized linear models* (Vol. 37). CRC press.
- Ménesguen, A., Cugier, P., Loyer, S., Vanhoutte-Brunier, A., Hoch, T., Guillaud, J. F., & Gohin, F. (2007). Two-or three-layered box-models versus fine 3D models for coastal ecological modelling? A comparative study in the English Channel (Western Europe). *Journal of Marine Systems*, 64(1-4), 47-65.

- Menge, B.A., Chan, F., Nielsen, K.J., Lorenzo, E.D. & Lubchenco, J. (2009) Climatic variation alters supply-side ecology: impact of climate patterns on phytoplankton and mussel recruitment. *Ecological Monographs*, 79, 379–395. doi:10.1890/08-2086.1
- Minchin, D., Haugum, G., Skjæggestad, H., & Strand, Ø. (2000). Effect of air exposure on scallop behaviour, and the implications for subsequent survival in culture. *Aquaculture International*, 8(2-3), 169-182.
- Miossec, L., Le Deuff, R. M. & Gouletquer, P. (2009) Alien species alert: *Crassostrea gigas* (Pacific oyster). ICES Cooperative Research Report No. 299, 42 p.
- Molnár, P. K., Derocher, A. E., Klanjscek, T., & Lewis, M. A. (2011). Predicting climate change impacts on polar bear litter size. *Nature Communications*, 2, 186.
- Montalto, V., Palmeri, V., Rinaldi, A., Kooijman, S. A. L. M., & Sarà, G. (2014). Dynamic energy budget parameterisation of *Brachidontes pharaonis*, a Lessepsian bivalve in the Mediterranean Sea. *Journal of sea research*, 94, 47-51.
- Montalto, V., Martinez, M., Rinaldi, A., Sarà, G. & Mirto, S. (2017). The effect of the quality of diet on the functional response of *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819): Implications for integrated multitrophic aquaculture (IMTA) and marine spatial planning. *Aquaculture* 468, 371–377. doi:10.1016/j.aquaculture.2016.10.030
- Montalto, V., Rinaldi, A. & Sarà, G. (2015). Life history traits to predict biogeographic species distributions in bivalves. *The science of Nature* , 102: 61. doi: 10.1007/s00114-015-1313-4
- Morán, X. A. G., López-Urrutia, A., Calvo-Díaz, L., Li, W. K. W. (2010). Increasing importance of small phytoplankton in a warmer ocean. *Glob. Change Biol.* 16, 1137–1144. doi:10.1111/j.1365-2486.2009.01960.x
- Morgan, E., O' Riordan, R.M. & Culloty, S.C. (2013) Climate change impacts on potential recruitment in an ecosystem engineer. *Ecology and Evolution*, 3, 581–94. doi:10.1002/ece3.419

- Mori, K. (1979) Effects of artificial eutrophication on the metabolism of the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, 53, 361-369.
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., Vuuren, D.P. Van, Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P. & Wilbanks, T.J. (2010) The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463, 747–756. doi:10.1038/nature08823
- Navarro, J.M. & Thompson, R.J. (1996) Physiological energetics of the horse mussel *Modiolus modiolus* in a cold ocean environment. *Marine Ecology Progress Series*, 138, 135-148.
- Nerot, C., Lorrain, A., Grall, J., Gillikin, D. P., Munaron, J. M., Le Bris, H., & Paulet, Y. M. (2012). Stable isotope variations in benthic filter feeders across a large depth gradient on the continental shelf. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 96, 228-235.
- Neuheimer, A. B., Thresher, R. E., Lyle, J. M., & Semmens, J. M. (2011). Tolerance limit for fish growth exceeded by warming waters. *Nature Climate Change*, 1(2), 110.
- Nisbet, R. M., Anderson, K. E., Pecquerie, L. and Harrison, L. (2011). Integrating bioenergetics, spatial scales, and population dynamics for environmental flow assessment. California Energy Commission, PIER 500-02-004.
- Niu, L., Van Gelder, P.H.A.J.M., Guan, Y. & Vrijling, J.K. (2015). Uncertainty Analysis and Modelling of Phytoplankton Dynamics in Coastal Waters. *Journal of Environment Protection and Sustainable Development*, Vol. 1, No. 4, 193-202.
- Olive, P.J.W. (1992). The adaptive significance of seasonal reproduction in marine invertebrates: the importance of distinguishing between models. *Invertebr Reprod Dev*, 22: 165–174.
- Olive, P.J.W. (1995). Annual breeding cycles in marine invertebrates and environmental temperature: probing the proximate and ultimate causes of reproductive synchrony. *J Therm Biol* 20: 79–90.

- OSPAR Commission, 2008: Marine Biodiversity Monitoring and Assessment: Activities to improve synergies between EU directives and international.
- Ottersen, G., & Stenseth, N. C. (2001). Atlantic climate governs oceanographic and ecological variability in the Barents Sea. *Limnology and Oceanography*, 46(7), 1774-1780.
- Ottersen, G., Planque, B., Belgrano, A., Post, E., Reid, P. C., & Stenseth, N. C. (2001). Ecological effects of the North Atlantic oscillation. *Oecologia*, 128(1), 1-14.
- Overland, J., Rodionov, S., Minobe, S., & Bond, N. (2008). North Pacific regime shifts: Definitions, issues and recent transitions. *Progress in Oceanography*, 77(2-3), 92-102.
- Parnesan, C. (2006). Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 637-669.
- Parnesan, C. (2007). Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming. *Global Change Biology*, 13(9), 1860-1872.
- Parnesan, C., & Yohe, G. (2003) A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 421, 37-42.
- Parnesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., ... & Tennent, W. J. (1999). Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature*, 399(6736), 579.
- Paulet, Y. M. (1990). Rôle de la reproduction dans le déterminisme du recrutement chez *Pecten maximus* (L) de la baie de Saint-Brieuc. University of Western Brittany (PhD thesis).
- Paulet, Y. M., Bekhadra, F., Devauchelle, N., Donval, A., Dorange, G. (1995). Cycles saisonniers, reproduction et qualité des ovocytes chez *Pecten maximus* en rade de Brest. In 3e Rencontres Scientifiques Internationales du contrat de baie de la rade de Brest. Brest 14-16 mars 1995.
- Paulet, Y. M., Lucas, A., Gerard, A. (1988). Reproduction and larval development in two *Pecten maximus* (L.) populations from Brittany. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 119(2), 145-156.

- Paulet, Y.M., Bekhadra, F., Devauchelle, N., Donval, A., Dorange, G. (1997). Seasonal cycles, reproduction and oocyte quality in *Pecten maximus* from the Bay of Brest. *Ann. Inst. Océanogr.* 73, 101–112.
- Pecquerie, L., Petitgas, P., & Kooijman, S. A. (2009). Modeling fish growth and reproduction in the context of the Dynamic Energy Budget theory to predict environmental impact on anchovy spawning duration. *Journal of Sea Research*, 62(2-3), 93-105.
- Penard, C. (2009). Détection satellitaire et modélisation opérationnelle de la production végétale non-fixée dans la bande côtière bretonne / Remote sensing et operationnal modelling of non-fixed algal production on the French Brittany coastal shelf. PhD Thesis, Université de Bretagne Occidentale. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00015/12603/>.
- Petton, S., Le Roy, V., Bellec, G., Queau, I., Le Souchu, P. & Pouvreau, S. (2018) Marine environmental station database of Daoulas bay. SEANOE. doi: 10.17882/42493
- Philippart, C. J., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J. W., Drinkwater, K. F., Hawkins, S. J., ... & Reid, P. C. (2011). Impacts of climate change on European marine ecosystems: observations, expectations and indicators. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 52-69.
- Philippart, C.J.M., van Aken, H.M., Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadee, G.C. & Dekker, R. (2003) Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, 48 (6), 2171-2185.
- Picoche, C., Le Gendre, R., Flye-Sainte-Marie, J., Françoise, S., Maheux, F., Simon, B. & Gangnery, A. (2014) Towards the Determination of *Mytilus edulis* Food Preferences Using the Dynamic Energy Budget (DEB) Theory. *PLoS ONE*, 9, e109796.
- Pineda, J., Reynolds, N., Starczak, V.R. (2009). Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. *Popul Ecol* 51, 17-32
- Poloczanska, E. S., Brown, C. J., Sydeman, W. J., Kiessling, W., Schoeman, D. S., Moore, P. J., ... &

- Duarte, C. M. (2013). Global imprint of climate change on marine life. *Nature Climate Change*, 3(10), 919.
- Poloczanska, E. S., Burrows, M. T., Brown, C. J., García Molinos, J., Halpern, B. S., Hoegh-Guldberg, O., ... & Sydeman, W. J. (2016). Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Frontiers in Marine Science*, 3, 62.
- Pörtner, H. O., & Peck, M. A. (2010). Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of fish biology*, 77(8), 1745-1779.
- Pousse, E. (2017). Modélisation basée sur la théorie des budgets d'énergie dynamique de la cinétique de bioaccumulation des toxines paralysantes chez l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Thèse, Université de Bretagne Occidentale.
- Pouvreau S., Petton S., Queau I., Bellec G., Talarmain E., Le Souchu P., Alunno-Bruscia M., Auby I., Maurer D., D'Amico F., ... & Bouquet A-L. (2014). Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France : Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2013. R.INT.BREST RBE/PFOM/PI 2014-1. <http://doi.org/10.13155/31091>
- Pouvreau S., Fleury E., Petton S., Corporeau C., Lapegue S. (2018). Observatoire national du cycle de vie de l'huître creuse en France. Rapport annuel ECOSCOPA 2017. R.INT.BREST RBE/PFOM/PI 2018-1. <http://archimer.ifremer.fr/doc/00449/56030/>
- Pouvreau, S., & Lepenneç, M. (2006). Ecophysiologie de la reproduction chez l'huître creuse, *Crassostrea gigas*.
- Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A. & Alunno-Bruscia, M. (2006) Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, reared under various environmental conditions. *Journal of Sea Research*, 56, 156–167.
- Pouvreau, S., Maurer, D., Auby, I., Lagarde, F., Le Gall, P., Cochet, H., Bouquet, A.L., Geay, A. & Mille, D. (2016) VELYGER Database: The Oyster Larvae Monitoring French Project. SEANOE. doi:10.17882/41888

- Quéguiner, B., & Tréguer, P. (1984). Studies on the Phytoplankton in the Bay of Brest (Western Europe). Seasonal Variations in Composition, Biomass and Production in Relation to Hydrological and Chemical Features (1981—1982). *Botanica marina*, 27(10), 449-460.
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- R Core Team (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Ragueneau, O., Quéguiner, B., & Tréguer, P. (1996). Contrast in biological responses to tidally-induced vertical mixing for two macrotidal ecosystems of Western Europe. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 42(5), 645-665.
- Reid, P. C., & Valdés, L. (2011). ICES status report on climate change in the North Atlantic.
- Reitzel, A.M., Miner, B.G. & McEdward, L.R. (2004). Relationships between spawning date and larval development time for benthic marine invertebrates: a modeling approach. *Mar Ecol Prog Ser*, 280: 13–23.
- Rico-Villa, B., Bernard, I., Robert, R., & Pouvreau, S. (2010). A Dynamic Energy Budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture*, 305(1-4), 84-94.
- Robert, R., Rico-Villa, B. & Mingant, C. (2006) Influence of sole and plurispecific diets on larval consumption and development of Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Oyster Research Institute News*, 18, 19-24.
- Robert, R., Moal, J., Campillo, M.J., Daniel, J.Y., (1994). The food value of starch rich flagellates for *Pecten maximus* (L.) larvae. Preliminary results. *Haliotis* 23, 169–710.
- Roderick, M.L. & Farquhar, G.D. (2002). The cause of decreased pan evaporation over the past 50 years. *Science*, 298(5597), 1410-1. doi: 10.1126/science.1075390

- Rosland, R., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Strohmeier, T. (2009) Applying dynamic energy budget (DEB) theory to simulate growth and bio-energetics of blue mussels under low seston conditions. *Journal of Sea Research*, 62, 49–61.
- Sale, P.F. (1991). *The ecology of fishes on coral reefs*. Academic press.
- Salomon, J.C., Breton, M. (1991). Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. In: *Environmental hydraulics*, Lee and Cheung, editors, Balkema, Rotterdam, pp. 459-464.
- Saout, C. (2000). *Contrôle de la reproduction chez *Pecten maximus* (L.) : études in situ et expérimentales*. University of Western Brittany (PhD thesis).
- Saout, C., Quéré, C., Donval, A., Paulet, Y.M., Samain, J.F., (1999). An experimental study of the combined effects of temperature and photoperiod on reproductive physiology of *Pecten maximus* from the Bay of Brest (France). *Aquaculture* 172, 301–314.
- Saraiva, S., van der Meer, J., Kooijman, S.A.L.M., Sousa, T., (2011). DEB parameters estimation for *Mytilus edulis*. *J. Sea Res.* 66 (4), 289–296.
- Sastry, A.N. (1979) Pelecypoda (excluding Ostreidae), 113–292, in: Giese, A.C. & Blake, N. J. [eds.], *Reproduction in marine vertebrates*, Vol. 5., Academic.
- Seaman, M. N. L. (1991) Survival and aspects of metabolism in oysters, *Crassostrea gigas*, during and after prolonged air storage. *Aquaculture*, Vol. 93, issue 4, 389-395. doi: 10.1016/0044-8486(91)90228-Y
- Shephard, S., Beukers-Stewart, B., Hiddink, J.G., Brand, A.R. & Kaiser, M.J. (2009) Strengthening recruitment of exploited scallops *Pecten maximus* with ocean warming. *Marine Biology*, 157, 91–97. doi:10.1007/s00227-009-1298-7
- Shoji, J., Toshito, S. I., Mizuno, K. I., Kamimura, Y., Hori, M., & Hirakawa, K. (2011). Possible effects of global warming on fish recruitment: shifts in spawning season and latitudinal distribution can

- alter growth of fish early life stages through changes in daylength. *ICES Journal of Marine Science*, 68(6), 1165-1169.
- Shumway, E.S. (1990). A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture. *Journal of the world aquaculture society*, 21(2), 65-104.
- Sims, D. W., Genner, M. J., Southward, A. J., & Hawkins, S. J. (2001). Timing of squid migration reflects North Atlantic climate variability. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1485), 2607-2611.
- Smyth, D., & Roberts, D. (2010). The European oyster (*Ostrea edulis*) and its epibiotic succession. *Hydrobiologia*, 655(1), 25-36.
- Soletchnik, P., Razet, D., Geairon, P., Faury, N., & Gouletquer, P. (1997). Écophysiologie de la maturation sexuelle et de la ponte de l'huître creuse *Crassostrea gigas*: réponses métaboliques (respiration) et alimentaires (filtration, absorption) en fonction des différents stades de maturation. *Aquatic Living Resources*, 10(3), 177-185.
- Soletchnik, P., Robert, S., & Le Moine, O. (2013). Suivi expérimental de la croissance de la moule, *Mytilus edulis*, sur les bouchots des Pertuis Charentais entre 2000 et 2010. Etude des performances de croissance en liens avec l'environnement des élevages.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J.J., Gaedke, U, Ibelings, B., Jeppesen, E., Lüring, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., van Donk, E. & Winder, M.(2012). Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, Vol. 43:429-448. doi:10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert W. & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv fur Hydrobiologie* 106:433–471.
- Soniat, T.M.; Klinck, J.M.; Powell, E.N & Hofmann, E.E (2006) Understanding the Success and Failure of Oyster Populations: Climatic Cycles and *Perkinsus Marinus*. *Journal of Shellfish Research*, 25(1), 83-93: doi:10.2983/0730-8000(2006)25[83:utsafo]2.0.co;2.

- Soudant, P., Marty, Y., Moal, J., Robert, R., Quéré, C., Le Coz, J. R., Samain, J. F. (1996). Effect of food fatty acid and sterol quality on *Pecten maximus* gonad composition and reproduction process. *Aquaculture*, 143(3-4), 361-378.
- Stanhill, G. & Cohen, S. (2001). Global Dimming: A Review of the Evidence for a Widespread and Significant Reduction in Global Radiation with Discussion of Its Probable Causes and Possible Agricultural Consequences. *Agricultural and Forest Meteorology*, 107, 255-278. doi:10.1016/S0168-1923(00)00241-0
- Starr, M., Himmelman, J. & Therriault, J. (1990) Direct coupling of marine invertebrate spawning with phytoplankton blooms. *Science*, 247(4946):1071.
- Steele, J. H. (1959). The quantitative ecology of marine phytoplankton. *Biological Reviews*, 34(2), 129-158.
- Steele, S., & Mulcahy, M. (1999) Gametogenesis of the Oyster *Crassostrea gigas* in southern Ireland. *J. Mar. Biol. Ass. UK.*, 79, 673–686. <http://doi.org/10.1017/S0025315498000836>
- Stenseth, N. C., & Mysterud, A. (2002). Climate, changing phenology, and other life history traits: nonlinearity and match–mismatch to the environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(21), 13379-13381.
- Stenseth, N. C., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Mysterud, A., Lima, M., Chan, K. S., ... & Ådlandsvik, B. (2003). Studying climate effects on ecology through the use of climate indices: the North Atlantic Oscillation, El Niño Southern Oscillation and beyond. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1529), 2087-2096.
- Stocker, T. (Ed.). (2014). *Climate change 2013: the physical science basis: Working Group I contribution to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Strohmeier, T., Strand, Ø., Cranford, P., (2009). Clearance rates of the great scallop *Pecten maximus* and blue mussel *Mytilus edulis* at low natural seston concentrations. *Mar. Biol.* 156 (9), 1781–1795.

- Sunday, J. M., Pecl, G. T., Frusher, S., Hobday, A. J., Hill, N., Holbrook, N. J., et al. (2015). Species traits and climate velocity explain geographic range shifts in an ocean-warming hotspot. *Ecol. Lett.* 18, 944–953. doi: 10.1111/ele.12474
- Sundby, S. (2009). Impacts of multidecadal climate oscillations on marine ecosystems and fish stocks. In IOP Conference Series: Earth and Environmental Science (Vol. 6, No. 7, p. 072062). IOP Publishing.
- Taborin, Y. (1987). Les Coquillages dans la parure paléolithique en France. Thèse de doctorat en Histoire. Université Panthéon-Sorbonne (Paris).
- Taylor, K.E. (2001) Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 106, 7183–7192.
- Tebble, N. (1966). British bivalve seashells. British Museum (Natural History) publication n° 647, London. 212 p.
- Thackeray, S. J., Sparks, T. H., Frederiksen, M., Burthe, S., Bacon, P. J., Bell, J. R., ... & Clutton-Brock, T. I. M. (2010). Trophic level asynchrony in rates of phenological change for marine, freshwater and terrestrial environments. *Global Change Biology*, 16(12), 3304-3313.
- Thomas, Y., Mazurié, J., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Bouget, J.-F., Gohin, F., Pouvreau, S. & Struski, C. (2011) Modelling spatio-temporal variability of *Mytilus edulis* (L.) growth by forcing a dynamic energy budget model with satellite-derived environmental data. *Journal of Sea Research*, 66 (4), 308–317.
- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P. & Gernez, P. (2016) Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: A bioenergetics modelling approach. *Journal of Biogeography*, 43, 568-579. doi:10.1111/jbi.12665
- Toupoint, N., Gilmore-Solomon, L., Bourque, F., Myrand, B., Pernet, F., Olivier, F., & Tremblay, R. (2012). Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: effect on

- recruitment. *Ecology*, 93(8), 1922-1934.
- Ubertini, M., Lagarde, F., Mortreux, S., Le Gall, P., Chiantella, C., Fiandrino, A., Bernard, I., Pouvreau, S., Roque d'Orbcastel, E. (2017). Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Thau lagoon: Evidence of an environment-dependent strategy. *Aquaculture*, vol. 473, 51-61. doi:10.1016/j.aquaculture.2017.01.025
- Underwood, A. J., & Fairweather, P. G. (1989). Supply-side ecology and benthic marine assemblages. *Trends in Ecology & Evolution*, 4(1), 16-20.
- Valdizan, A., Beninger, P. G., Decottignies, P., Chantrel, M. & Cognie, B. (2011) Evidence that rising coastal seawater temperatures increase reproductive output of the invasive gastropod *Crepidula fornicata*. *Marine Ecology Progress Series*, 438, 153-165.
- van Vuuren, D.P., Edmonds, J., Kainuma, M. et al. (2011) The representative concentration pathways: an overview. *Climatic Change*, 109-5. doi:10.1007/s10584-011-0148-z
- Visser, M. E., & Both, C. (2005). Shifts in phenology due to global climate change: the need for a yardstick. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272(1581), 2561-2569.
- Visser, M. E., & Holleman, L. J. (2001). Warmer springs disrupt the synchrony of oak and winter moth phenology. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1464), 289-294.
- Visser, M. E., Van Noordwijk, A. J., Tinbergen, J. M., & Lessells, C. M. (1998). Warmer springs lead to mistimed reproduction in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 265(1408), 1867-1870.
- Walne, P.R. (1974). Culture of bivalve molluscs. 50 years' Experience at Conwy. Fishing News (Books) Ltd. England, 173pp.

- Walther, G. R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., & Bairlein, F. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416, 389–395.
- Wang, C., & Croll, R. P. (2004). Effects of sex steroids on gonadal development and gender determination in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Aquaculture*, 238(1-4), 483-498.
- Wernberg, T., Russell, B. D., Moore, P. J., Ling, S. D., Smale, D. A., Campbell, A., ... & Connell, S. D. (2011). Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1-2), 7-16.
- Winder, M., Berger, S. A., Lewandowska, A., Aberle, N., Lengfellner, K, Sommer, U & Diehl, S (2012). Spring phenological responses of marine and freshwater plankton to changing temperature and light conditions. *Marine Biology*. doi:10.1007/s00227-012-1964-z
- Wolkovich, E. M., Cook, B. I., Allen, J. M., Crimmins, T. M., Betancourt, J. L., Travers, S. E., ... & Ault, T. R. (2012). Warming experiments underpredict plant phenological responses to climate change. *Nature*, 485(7399), 494.
- Wolter, K., & Timlin, M. S. (2011). El Niño/Southern Oscillation behaviour since 1871 as diagnosed in an extended multivariate ENSO index (MEI. ext). *International Journal of Climatology*, 31(7), 1074-1087.
- Yáñez, E., Barbieri, M. A., Silva, C., Nieto, K., & Espindola, F. (2001). Climate variability and pelagic fisheries in northern Chile. *Progress in Oceanography*, 49(1-4), 581-596.

Annexes

Appendix A: Supplementary details on the oyster-DEB model design, and additional figure (Fig. A) and tables (Tables A.1 and A.2).

The DEB model is a mechanistic model that describes the dynamics of three state variables: E , the energy stored in reserves, V , the volume of structure, and E_R , the energy allocated to reproduction. To improve the accuracy of the DEB model for reproductive output, Bernard et al. (2011) refined the processes of energy allocation to gametogenesis and resorption. A fourth state variable was then added: EGO, the energy store in gametes. Briefly, the model dynamics can be explained as follows: the reserve mobilization rate \dot{p}_{C1} is divided in two parts. A first constant fraction, κ , is allocated to structural growth and maintenance, and the remainder, $1-\kappa$, is allocated to development/reproduction and maturity maintenance. In the same way, gonad construction is modeled through the gamete mobilization rate, \dot{p}_{C2} . In case of starvation, priority is given to the maintenance costs: \dot{p}_{M1} for maturity maintenance and \dot{p}_J for somatic maintenance. Thus, gametogenesis flux is allocated to somatic and maturity maintenance through the secondary maintenance, \dot{p}_{M2} . If \dot{p}_{M2} is not enough to cover all maintenance costs, the gamete resorption rate, \dot{p}_{L2} takes over. In case of extreme starvation, the structure is broken down at the rate \dot{p}_{L1} .

Table A.1: Equations of the *C. gigas* DEB model (Thomas et al., 2016)

Description	Symbol	Equation	Value	Units
Compound parameters				
Max. surface specific assimilation	$\{\dot{p}_{Am}\}$	$= \kappa_X \{\dot{p}_{Xm}\}$	770	J.cm ⁻²
Max. reserve density	$[E_m]$	$= \frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{v}$	4209	J.cm ⁻³
Growth efficiency	κ_G	$= \frac{dV\rho V}{[E_G]}$	0.6	-
Volume-specific costs for gonad	$[E_G]_{GO}$	$= \frac{d_{GO}\rho_{GO}}{\kappa_{GO}}$	7500	J.cm ⁻³
Volume at puberty (reproductive maturity)	V_p	$= (\delta_M L_p)^3$	0.074	cm ³
Functional response	f	$= \frac{X}{X+Xk \left(1+\frac{EIM}{Xky}\right)}$		-
Fluxes				
Assimilation	\dot{p}_A	$= \{\dot{p}_{Am}\} f V^{2/3}$		J.d ⁻¹
Reserve mobilization	\dot{p}_{C1}	$= E \frac{[E_G] \frac{\dot{v}}{1} + [\dot{p}_M]}{V^3} \frac{E}{[E_G] + \kappa \frac{E}{V}}$		J.d ⁻¹

Somatic maintenance cost	\dot{p}_M	$= [\dot{p}_M] V$	J.d ⁻¹
Somatic maintenance from E	\dot{p}_{M1}	$= \begin{cases} \dot{p}_M & \text{if } \kappa \dot{p}_{C1} > \dot{p}_M \\ \kappa \dot{p}_{C1} & \text{otherwise} \end{cases}$	J.d ⁻¹
Growth	\dot{p}_G	$= \kappa \dot{p}_{C1} - \dot{p}_{M1}$	J.d ⁻¹
Maturity maintenance	\dot{p}_J	$= \begin{cases} \frac{1-\kappa}{\kappa} V [\dot{p}_M] & \text{if } V < V_P \\ \frac{1-\kappa}{\kappa} V_P [\dot{p}_M] & \text{otherwise} \end{cases}$	J.d ⁻¹
Reproduction	\dot{p}_R	$= (1 - \kappa) \dot{p}_{C1} - \dot{p}_J$	J.d ⁻¹
Gamete mobilization	\dot{p}_{C2}	$= \begin{cases} E_R \left(\frac{\dot{v}}{V^{\frac{1}{3}}} + \frac{[\dot{p}_M]}{[E_G]} \right) \left(1 - \frac{\kappa E}{[E_G] V + \kappa E} \right) & \text{if } V \geq V_P \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$	J.d ⁻¹
Emergency maintenance	\dot{p}_{M2}	$= \begin{cases} 0 & \text{if } \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} = 0 \\ \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} & \text{if } 0 < \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} < \dot{p}_{C2} \\ \dot{p}_{C2} & \text{if } \dot{p}_{C2} \leq \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} \end{cases}$	J.d ⁻¹
Gonad allocation	\dot{p}_{GO}	$= \dot{p}_{C2} - \dot{p}_{M2}$	J.d ⁻¹
Resorption of gonad	\dot{p}_{L2}	$= \begin{cases} 0 & \text{if } \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2} = 0 \\ \frac{\dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2}}{Y_{L2}} & \text{if } 0 < \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2} < \frac{Y_{L2} E_{GO}}{pdt} \\ \frac{E_{GO}}{pdt} & \text{if } \frac{Y_{L2} E_{GO}}{pdt} < \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2} \end{cases}$	J.d ⁻¹
Lysis of structure	\dot{p}_{L1}	$= \begin{cases} 0 & \text{if } \dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2} - Y_{L2} \dot{p}_{L2} = 0 \\ \frac{\dot{p}_M - \dot{p}_{M1} - \dot{p}_{M2} - Y_{L2} \dot{p}_{L2}}{Y_{L1}} & \text{otherwise} \end{cases}$	J.d ⁻¹
State variables			
Reserve	$\frac{dE}{dt}$	$= \dot{p}_A - \dot{p}_{C1}$	J

Structure	$\frac{dV}{dt}$	$= \frac{\kappa_G \dot{p}_G - \dot{p}_{L1}}{\rho_V d_V}$		cm^3
Reproduction	$\frac{dE_R}{dt}$	$= \begin{cases} \dot{p}_R - \dot{p}_{C2} \\ 0 \end{cases}$	$\begin{matrix} \text{if } V \geq V_P \\ \text{otherwise} \end{matrix}$	J
Gametes	$\frac{dE_{GO}}{dt}$	$= \kappa_{GO} \dot{p}_{GO} - \dot{p}_{L2}$		J

Table A.2: Initial values of the state variables of the *C. gigas* DEB model. Values vary among individuals according to their initial length (L_0) and initial dry flesh mass (W_{d0}).

Initial conditions	Symbol	Equation	Value	Units
Initial structure	V_0	$= (\delta_M L_0)^3$		cm^3
Initial reserve	E_0	$= f [E_m] V_0$		J
Initial gametes	E_{GO0}		0	J
Initial reproduction	E_{R0}	$= \rho_E (W_{d0} - V_0 d_V) - E_0 - E_{GO0}$		J

Table A.3: List of the parameters used in the DEB model of *C. gigas*. All rate parameters are provided at $T_1 = 20^\circ\text{C}$ (= 293.15 K)

Description	Symbol	Value	Units
Biological parameters			
Shape coefficient	δ_M	0.175	-
Length at puberty (reproductive maturity)	L_p	2.400	cm
Reserve parameters			
Maximum surface-specific ingestion rate	$\{\dot{p}_{X_m}\}$	1025	$\text{J.cm}^{-2}.\text{d}^{-1}$
Volume-specific maintenance costs	$[\dot{p}_M]$	44	$\text{J.cm}^{-3}.\text{d}^{-1}$
Energy conductance	\dot{v}	0.183	$\text{cm}.\text{d}^{-1}$
Assimilation efficiency	κ_X	[0;0.80]	-
Energy content of 1 g (dry weight) of reserve	ρ_E	19600	J.g^{-1}
Structure parameters			
Volume specific cost for growth	$[E_G]$	3900	J.cm^{-3}
Allocation fraction to growth and maintenance	κ	0.45	-
Density of structure	d_V	0.15	g.cm^{-3}
Energy content of 1 g (dry weight) of structure	ρ_V	15600	J.g^{-1}
Yield of structural tissue used for maintenance	Y_{L1}	1	-
Reproduction parameters			
Reproduction efficiency	κ_{G_0}	0.90	-
Density of gonad	d_{G_0}	0.31	g.cm^{-3}
Yield of gonad tissue used for maintenance	Y_{L2}	0.25	-
Energy content of 1 g of gonad	ρ_{G_0}	21630	J.g^{-1}
Temperature threshold for spawning	T_S	18.70	$^\circ\text{C}$

Gonado-somatic index threshold for spawning	G_{SI}	0.472	-
Environmental parameters (Bay of Brest)			
Food half saturation coefficient	X_k	500000	cell/L
PIM half saturation coefficient	X_{ky}	60	mg/L
Percentage of immersion (mean)	t_{im}	0.836	-
Temperature effect			
Arrhenius temperature	T_A	5800	K
Lower boundary tolerance range	T_L	281.15	K
Upper boundary tolerance range	T_H	300.15	K
Arrhenius temperature for lower boundary	T_{AL}	75000	K
Arrhenius temperature for upper boundary	T_{AH}	30000	K

Appendix B: Supplementary details on the interpolation of seawater temperature data, and additional figures (Fig. B.1 and B.2).

A dataset of air and seawater temperatures from 2006 to 2014 were analyzed for the station Pointe du Chateau in the Bay of Brest (Brittany, France) (Fig. B.1). Seawater temperature data were acquired with probes fixed on a metallic structure positioned at 50 cm above the sediment bottom on the foreshore in the intertidal zone. Since 2006, several types of probes have been used, which are listed with the data: EBI 85 from Global Water (<http://www.globalw.com>), DS5 Hydrolab from OTT (<http://www.ott.com>), and SP2T, STPS or SMATCH from NKE (<http://www.nke-instrumentation.fr>). For each of these probes, temperature and salinity accuracies are also available. Time frequency of recording can differ from one probe to another but tends to be 15 minutes (Petton et al., 2018). Air temperature data were recorded daily by METEO FRANCE at the Lanvéoc site.

Air temperature shows more extreme values compared with seawater temperature. Therefore, a moving average of five days was used to smooth air temperature data. Then, the relation between air and seawater temperature was examined, revealing an S-shaped relationship. A logistic type function was then used. This technique was developed by Mohseni et al. (1998) in order to examine air and water temperature relationships on a daily or weekly basis. It is a three parameter model defined using the following equation:

$$SST = Asym / (1 + e^{\frac{xmid-AT}{scal}})$$

Where *Asym* (°C) is a coefficient that estimates maximum seawater temperature and represents the asymptote and *xmid* (°C) is a coefficient that represents the x value at the inflection point of the curve. The value of *SSlogis* will be *Asym*/2 at *xmid*. *Scal* (°C) is the scale parameter on the input (values at which to evaluate the model) axis. SST is the seawater surface temperature and AT is the air temperature.

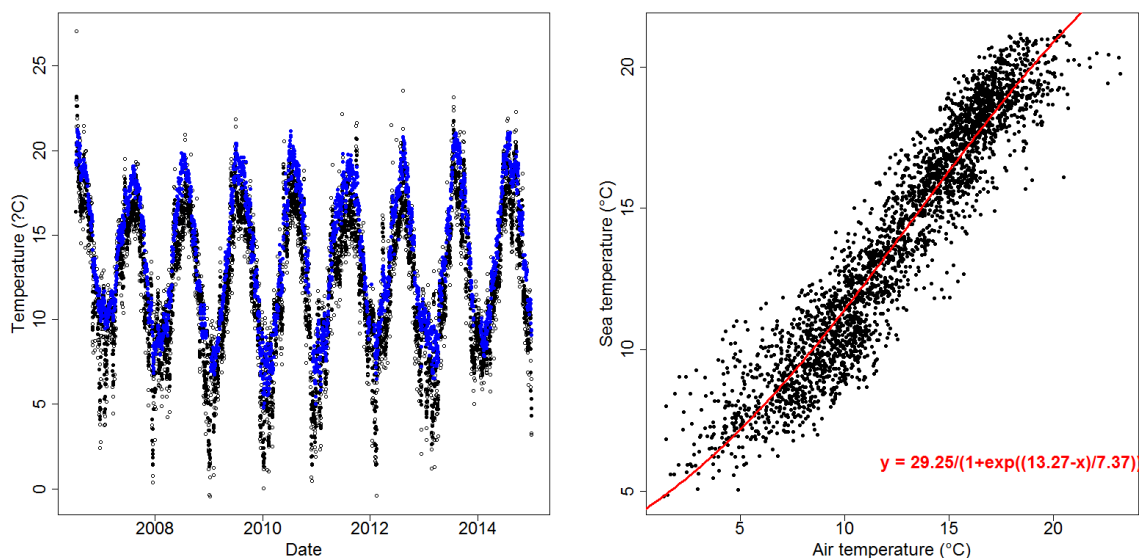


Fig. B.1: Relation between daily air temperature and daily seawater temperature in the Bay of Brest (from 2006 to 2014): (a) daily air temperature (empty circles), smoothed air temperature (black circles) and seawater temperature (blue circles); (b) smoothed air temperature and a fitted logistic function.

Using this logistic regression we reconstructed seawater temperature from 1960 based on air temperature for the retrospective study.

For the projection studies, the seawater temperature used was the same as that in the reconstructive study. Monthly air temperatures were available from CERFACS for the period 2006 to 2100. In order to avoid step transformation, the temporal scale of air temperature was kept. Then, contrary to the historical data, which are daily, projection data were monthly and smoother. Instead of a logistic regression method, a linear regression method was used between monthly air temperature and monthly seawater temperature from 2006 to 2014, according to the following equation:

$$SST = a \times AT + b$$

Where a is a coefficient that estimates the determination coefficient, b is a coefficient that represents the intercept, SST is the seawater surface temperature, and AT is the air temperature.

Each projection (RCP2.6 and RCP8.5) had their own temperature variation, and then a linear regression was made for each case.

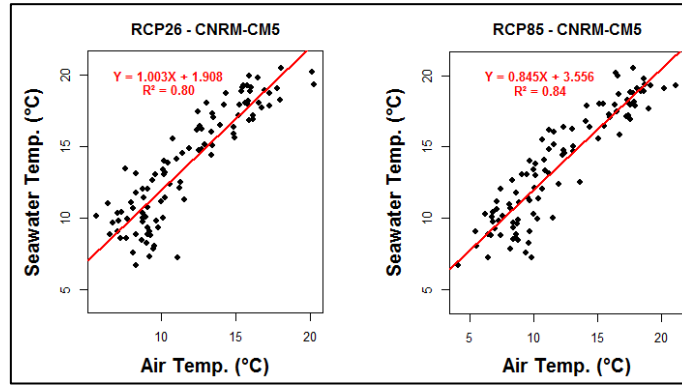


Fig B.2: Relation between monthly air temperature (from the RCP scenarios) and monthly seawater temperature in the Bay of Brest (from 2006 to 2014): on the left, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP2.6 scenario with the CNRM-CM5 model; on the right, monthly air temperatures on monthly seawater temperature under the RCP8.5 scenario with the CNRM-CM5 model.

From this linear regression we projected SST from 2040 to 2100 based on air temperature.

Appendix C: Supplementary details on climatic projection models and additional figures (Fig. C.1 and C.2) and tables (Table C.1 and C.2).

Representative Concentration Pathways (RCP) are the latest generation of scenarios that provide inputs to climate models. The purpose of using scenarios is not to predict the future, but to explore both the scientific and real-world implications of different plausible futures (van Vuuren et al., 2011).

The IPCC authors chose four emission trajectories to focus on and labeled them based on how much heating they would produce at the end of the century: 8.5, 6, 4.5, and 2.6 watts per square meter ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$). Figure C.1 shows the annual carbon dioxide emissions (in billions of tons of carbon) until 2100 for each of the RCPs.

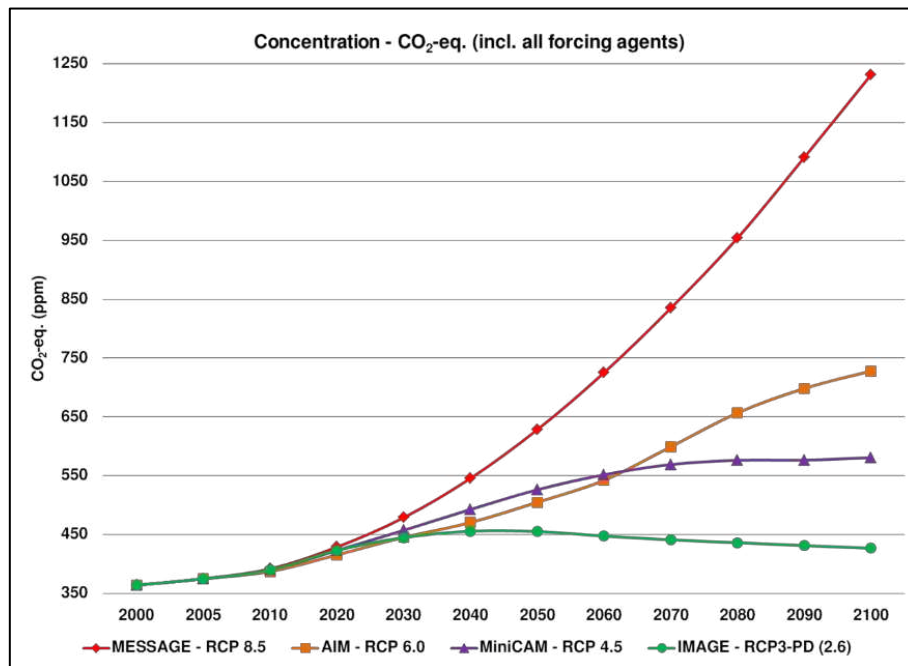


Fig. C.1: Emissions of annual CO₂ across the RCPs. Scenario RCP2.6 (IMAGE-RCP3-PD(2.6)) is shown in green and scenario RCP8.5 (MESSAGE-RCP8.5) in red. They represent the extreme situations: RCP2.6 is the most optimistic scenario and RCP8.5 represents drastic warming. Source: IPCC Fifth Assessment Report.

The 2.6 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ scenario has greenhouse-gas emissions dropping to zero by about 2070, and then continuing to fall, so that the world's emissions would become negative — actually withdrawing greenhouse gases from the air and locking them away — for decades. This pushes the bounds of what

is plausible through mitigation, some experts say. At the high end, in the 8.5 W m^{-2} case, carbon dioxide levels would soar beyond an enormous 1,300 parts per million by the end of the century and continue to rise rapidly.

Table C.1: Description of CO₂ emission scenarios used by IPCC authors (van Vuuren et al., 2011).

Projection	Description
RCP8.5	Rising radiative forcing pathway, leading to 8.5 W/m ² (~1370 ppm CO ₂ eq) by 2100.
RCP6	Stabilization without overshoot pathway, leading to 6 W/m ² (~850 ppm CO ₂ eq) at stabilization after 2100.
RCP4.5	Stabilization without overshoot pathway, leading to 4.5 W/m ² (~650 ppm CO ₂ eq) at stabilization after 2100.
RCP2.6	Peak in radiative forcing at ~3 W/m ² (~490 ppm CO ₂ eq) before 2100 and then decline (the selected pathway declines to 2.6 W/m ² by 2100).

For our study these data were obtained from the CERFACS modeling center. For each scenario (RCP2.6 and RCP8.5) 14 models were available (<http://cmip-pcmdi.llnl.gov/cmip5/availability.html>).

Table C.2: Description of the 14 models available for the study. The grey zones represent the two models used in the study because of their matching with the Bay of Brest environmental forcing.

Modeling Center	Model	N°	Institution
BCC	BCC-CSM1.1	1	Beijing Climate Center
CCCma	CanESM2	2	Canadian Centre for Climate Modelling and Analysis
NCAR	CCSM4	3	National Center for Atmospheric Research
NSF-DOE-NCAR	CESM1(CAM5)	4	National Science Foundation, Department of Energy, National Center for Atmospheric Research
CNRM-CERFACS	CNRM-CM5	5	Centre National de Recherches Météorologiques / Centre Européen de Recherche et Formation Avancées en Calcul Scientifique
LASG-IAP	FGOALS-g2	6	LASG, Institute of Atmospheric Physics
NOAA GFDL	GFDL-CM3	7	Geophysical Fluid Dynamics Laboratory
INPE	HadGEM2-ES	8	Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais
IPSL	IPSL-CM5A-LR	9	Institut Pierre-Simon Laplace
	IPSL-CM5A-MR	10	
MPI-M	MPI-ESM-LR	11	Max Planck Institute for Meteorology
	MPI-ESM-MR	12	
MRI	MRI-CGCM3	13	Meteorological Research Institute
NCC	NorESM1-M	14	Norwegian Climate Centre

Among them, the CNRM-CM5 model was the most comparable to our historical temperature data in the Bay of Brest.

Appendix D: Supplementary table Pearson correlation (Table D).

Table D: Pearson correlation between oyster spawning date and summer sea surface temperature (1 June to 31 August). Each case was tested for the different food (A, B, C, D, E, and F) and temperature (Past, RCP2.6 and RCP8.5) scenarios.

n.s., not significant

* $P < 0.05$

** $P < 0.01$

*** $P < 0.001$

1. Spawning date and SST Summer

	Past			RCP2.6			RCP8.5		
	d.f.	corr	P value	d.f.	corr	P value	d.f.	corr	P value
A	49	-0.56	***	55	-0.69	***	55	-0.60	***
B	39	-0.29	n.s.	52	-0.79	***	52	-0.53	***
C	48	-0.51	***	55	-0.88	***	53	-0.82	***
D	35	-0.36	*	43	-0.30	*	48	-0.57	***
E	24	-0.37	n.s.	39	-0.70	***	46	-0.34	*
F	18	-0.43	n.s.	30	-0.45	**	43	-0.47	**

2. Fecundity and summer SST

	Past			RCP2.6			RCP8.5		
	d.f.	corr	P value	d.f.	corr	P value	d.f.	corr	P value
A	49	-0.15	n.s.	55	0.55	***	55	0.53	***
B	39	0.38	*	52	0.73	***	52	0.81	***
C	48	0.17	n.s.	55	0.60	***	53	0.73	***
D	35	0.06	n.s.	43	0.82	***	48	0.41	**
E	24	-0.13	n.s.	39	0.00	n.s.	46	0.74	***
F	18	0.22	n.s.	30	0.17	n.s.	43	-0.01	n.s.

Titre : Etude des déterminants climatiques et environnementaux impliqués dans la variabilité de la reproduction et du recrutement de trois bivalves exploités en Bretagne.

Mots clés : Changement climatique, reproduction, recrutement, bivalves, DEB, analyse de données

Résumé : Les tendances actuelles du réchauffement climatique pourraient conduire à de sévères conséquences écologiques sur les espèces et les communautés marines dans les zones côtières. En utilisant trois espèces de bivalves marins comme modèles (*C. gigas*, *O. edulis*, et *P. maximus*), l'objectif de cette thèse a été d'améliorer nos connaissances sur l'effet potentiel de la variabilité du climat sur les organismes benthiques côtiers, notamment ce qui a trait à leur reproduction et leur recrutement. A l'aide d'un outil de modélisation numérique (modèle DEB) couplé aux scénarios climatiques du GIEC, nous avons mis en évidence de nouvelles perspectives sur les réponses reproductrices de *C. gigas* et *P. maximus*, face au réchauffement climatique. En ce qui concerne *C. gigas*, nous avons démontré que l'augmentation de la température de l'eau a permis un plus grand nombre de pontes dans la rade de Brest depuis 1995.

Chez *P. Maximus*, le modèle a permis d'expliquer les différentes stratégies de la reproduction entre deux écosystèmes bretons: la température de l'eau module le déclenchement de la ponte en baie de Saint-Brieuc alors qu'il s'agit de la concentration en phytoplancton dans la rade de Brest. En complément, nous avons réalisé une analyse rétrospective du cycle de reproduction et du recrutement chez *O. edulis* dans un autre écosystème de Bretagne, la baie de Quiberon. L'utilisation d'un modèle linéaire généralisé nous a permis de montrer que les régimes de temps NAO+ en hiver explique une partie de la variabilité de la reproduction de l'huître plate : plus l'occurrence de jours NAO+ est forte en hiver plus l'apparition des huîtres laiteuses et ardoisées est tôt dans l'année.

Title : Study of climate and environmental determinants involved in the variability of the reproduction and recruitment of three bivalves exploited in Brittany.

Keywords : Climate change, reproduction, recruitment, bivalves, DEB, data analysis.

Abstract : Current trends in global warming could lead to severe ecological consequences for marine species and communities in coastal areas. Using three marine bivalve species as models (*C. gigas*, *O. edulis*, and *P. maximus*), the objective of this thesis was to improve our knowledge about potential effect of climate variability on coastal benthic organisms, particularly their reproduction and recruitment variability. Using a numerical modeling tool (DEB model) coupled with IPCC climate scenarios, we highlighted new perspectives on the reproductive responses of *C. gigas* and *P. maximus* to global warming. In *C. gigas*, we shown that the increase in seawater temperature allowed a greater number of spawning events in the bay of Brest since 1995.

In *P. Maximus*, the model explained different reproduction strategies between two Breton ecosystems : the seawater temperature modulates the date of spawning event in the bay of Saint-Brieuc, whereas phytoplankton concentration lead it in the bay of Brest. In addition, we carried out a retrospective analysis of the reproduction cycle and recruitment of *O. edulis* in another ecosystem in Brittany, the bay of Quiberon. The use of a generalized linear model allowed us to show that NAO+ index in winter explain part of the variability in flat oyster reproduction : the higher the occurrence of NAO+ days in winter, the earlier the appearance of milky and slate oysters in the year.