



HAL
open science

Ecologie et dynamique de la croissance du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest

Laure Régnier-Brisson

► **To cite this version:**

Laure Régnier-Brisson. Ecologie et dynamique de la croissance du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest. Ecologie, Environnement. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2024. Français. NNT : 2024BRES0005 . tel-04700195

HAL Id: tel-04700195

<https://theses.hal.science/tel-04700195>

Submitted on 17 Sep 2024

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.

THÈSE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du Littoral
Spécialité : *Écologie marine*

Par
Laure RÉGNIER-BRISSON

Écologie & dynamique de la croissance du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest

Thèse présentée et soutenue à Plouzané le 08/02/2024
Unité de recherche : Ifremer/DYNECO

Rapporteurs et rapportrices avant soutenance :

Frida BEN RAIS LASRAM
Xavier DE MONTAUDOUIN

Professeure des Universités – Université du Littoral Côte d'Opale
Professeur des Universités – Université de Bordeaux

Composition du Jury :

Présidente : Frida BEN RAIS LASRAM

Professeure des Universités – Université du Littoral Côte d'Opale

Examineurs et examinatrices :

Yoann THOMAS
Starrlight AUGUSTINE
Xavier DE MONTAUDOUIN

Chargé de recherche – Institut de Recherche pour le Développement
Chercheuse – Institute of Ecotechnics (U.S.A.)
Professeur des Universités – Université de Bordeaux

Dir. de thèse : Fred JEAN

Directeur – Professeur – Université de Bretagne Occidentale

Invité·e·s :

Stéphane POUVREAU

Cadre de recherche – Ifremer

Co-encadrant·e·s scientifiques :

Jonathan FLYE-SAINTE-MARIE
Aline BLANCHET-AURIGNY
Philippe CUGIER

Enseignant-chercheur – Université de Bretagne Occidentale
Cadre de recherche – Ifremer
Cadre de recherche – Ifremer

ÉCOLOGIE & DYNAMIQUE DE LA CROISSANCE DU PÉTONCLE NOIR (*MIMACHLAMYS VARIA*) EN RADE DE BREST



© O. Dugornay/Ifremer

Laure Régnier-Brisson

Thèse de Doctorat



À Violette

REMERCIEMENTS

« Mais ça se passe comment, pour de vrai, une thèse ? »

Une thèse de doctorat, c'est un travail de recherche individuel. C'est apprendre la recherche par la recherche. Mais la recherche, c'est aussi et surtout un travail d'équipe. Au cours de ma thèse, j'ai eu la chance de travailler avec une équipe aussi diversifiée que passionnante, une équipe qui m'a permis de grandir scientifiquement, de développer et mettre en œuvre les outils pour permettre la réalisation du projet, mais aussi – et peut-être d'autant plus dans ce contexte si particulier de thèse sur fond de pandémie mondiale – qui m'a aidée à surmonter les coups de mou, les frustrations, la fatigue, le stress, et avec qui j'ai pu me réjouir des réussites et m'enthousiasmer des belles découvertes. Quelques pages ne suffiront pas à rendre justice à toutes ces personnes formidables qui ont jalonné ces quelques années, mais je m'emploierai ici à leur témoigner toute ma reconnaissance.

Bien sûr je commencerai par remercier mes quatre encadrant-e-s : Fred Jean, Aline Blanchet, Philippe Cugier et Jonathan Flye-Sainte-Marie. J'ai pu grâce à vous bénéficier d'un accompagnement tellement complémentaire, riche, à plusieurs niveaux, qui m'a permis de pouvoir développer une grande autonomie sur de nombreuses facettes de mon travail, tout en pouvant compter sur vous dès que le besoin se faisait sentir. A contexte exceptionnel, remerciements exceptionnels. Vivre une thèse et vivre une pandémie mondiale, un par un ce n'est pas simple, mais concilier les deux au bout de 6 mois de thèse, c'est un sacré challenge. Je tiens particulièrement à vous remercier d'avoir toujours su trouver les solutions pour que la thèse se poursuive, en essayant toujours de me préserver au maximum, et ce jusqu'à la toute fin. Sur fond de Covid, DDTM, et avions dans la tempête, Merci !!

Aline, c'est par toi que mon aventure a commencé. Merci de m'avoir fait confiance, un paquet d'années après mon stage de M2 passé à tes côtés. Merci pour toute ton énergie, ton implication sans bornes pour la mise en place de tous les protocoles (suivi in-situ, labo, expé...), ton aide à la paillasse parfois jusqu'à très tard, et ta très grande patience, surtout face au stress ultime du dernier chapitre. Mes derniers mois de thèse ont été intenses et éprouvants, je garderai avec moi ton écoute, ton soutien, et notre complicité. L'administratif et les mails en temps et en heure, nous serons tou-te-s d'accord pour dire que ce n'est pas ma spécialité... quelle chance Philippe d'avoir pu bénéficier de tes rappels bienveillants, et de ton appui sur tous les volets paperasse... et il y en avait ! Plus sérieusement, j'ai été touchée par toutes tes propositions de coup de main dans les gros coups de bourre du suivi, et je garderai en mémoire les visages des collègues du Lebco, te découvrant en blouse blanche en pleine filtration au labo ! Merci pour ton incroyable réactivité dans toutes les situations, et pour ton calme et ton pragmatisme face aux galères (de sondes, ou d'autorisations en tout genre...). C'était vraiment chouette de partager avec toi toutes ces missions, en Rade, mais aussi aux States ! Côté LEMAR, merci Jona pour les heures de plongée, et de m'avoir tout du long poussée à profiter au maximum du terrain, malgré le boulot au labo. Après des premiers mois où nous nous retrouvions surtout sur le terrain, tu m'as permis de découvrir à travers nos discussions la recherche « de l'autre côté du grillage », avec le point de vue universitaire d'un enseignant-chercheur. Tu m'as épaulée quand nous avons encadré ensemble ma première stagiaire, et tu as dédié un temps infini à la rédaction de mon premier papier. Je te suis vraiment reconnaissante pour tes conseils précieux, ta pédagogie, et ton tact pour m'aider à « aller à l'essentiel ». Merci aussi pour ton accompagnement dans le plongeon dans le DEB, et surtout, merci d'avoir été si juste dans tes mots et ton appui pour m'aider à mener au bout l'aventure. Je termine par mon directeur de thèse, Fred. D'un peu plus loin, travailler avec toi a toujours été très enrichissant, et ta vue d'ensemble

sur l'avancée de mon projet de thèse m'a aidée à faire de nombreux choix éclairés. Je m'emploierai à cultiver encore longtemps ma ténacité dans la recherche.

Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse, d'avoir accepté de participer à l'examen de ce travail de recherche. Merci à la Professeure Frida Ben Raïs Lasram et au Professeur Xavier de Montaudouin pour l'intérêt qu'elle et il ont porté à la lecture de ce manuscrit en tant que rapportrice et rapporteur. Merci pour leurs remarques éclairées et suggestions avisées. Je remercie Starrlight Augustine et Yoann Thomas d'avoir accepté de prendre part à l'analyse de ce travail au sein de mon jury de soutenance, ainsi que Stéphane Pouvreau, en tant que membre invité. Merci à tou-te-s pour votre bienveillance, la richesse de nos échanges, et vos conseils précieux, qui me permettront de valoriser au mieux ce travail.

Merci à Dominique Davoult, Yoan Thomas et Thomas Guyondet d'avoir pris part à ce projet au sein de mon comité de suivi individuel. Merci pour vos conseils et votre intérêt scientifique pour mon sujet de recherche, aussi bien que pour le déroulé de l'exercice de la thèse en lui-même.

Je remercie tout particulièrement Thomas, pour notre collaboration dans le développement de la partie modélisation. Merci d'avoir accepté de traverser l'Atlantique, et de m'accueillir à Moncton. Nos échanges ont été riches d'apprentissage pour moi, aussi bien en modélisation, qu'à travers ma venue au Ministère Pêche et Océan Canada.

Merci à l'ensemble des membres du projet MaSCoET, pour les nombreux et riches échanges, qui ont donné un vrai sens à mon travail de recherche au cours de ces quatre années.

Merci à la Région Bretagne, et à France Filière pêche à travers le Projet MaSCoEt, d'avoir financé cette thèse. Merci à la Région Bretagne et à l'Ifremer, dans le cadre des aides d'Etat à la prolongation des contrats doctoraux impactés par la pandémie de Covid 19, de m'avoir accompagnée financièrement au cours d'une quatrième année de doctorat. Merci aux bourses de mobilité CHECK (Collaborative Hub for the Extension of Coastal Knowledge) de l'unité DYNECO (Ifremer), ainsi qu'à la bourse de mobilité doctorante de la direction scientifique de l'Ifremer, d'avoir rendu possible la collaboration avec Thomas Guyondet, respectivement pour sa venue à Brest, et pour ma mobilité au ministère pêche et Océan Canada à Moncton. Enfin, merci au projet ISblue, Interdisciplinary graduate school for the blue planet (ANR-17-EURE-0015), cofinancé par une subvention du gouvernement français dans le cadre du programme « Investissements d'Avenir » intégré à France 2030, d'avoir soutenu ma participation au Symposium DEB 2023 (Bâton-rouge, Etats-Unis).

Je tiens également ici à remercier Eric Thiébault, qui au cours de ses enseignements dans le Master OEM, a su me passionner pour les espèces benthiques, côtières et la dynamique de population, tout en incarnant un modèle de chercheur inspirant, dont l'appui et les conseils m'ont mené petit à petit jusqu'ici.

Plusieurs années après mon stage de fin de Master, cela a été avec joie que j'ai rejoint à nouveau le Lebco (Ifremer) pour y effectuer ma thèse. Je tiens du fond du cœur à remercier l'ensemble de ses membres pour la bienveillance, la gentillesse et l'ouverture qui y règne, et qui rend le travail en équipe (et les pauses !) si agréable(s).

Quelle chance d'avoir pu compter sur nombre d'entre vous pour tant de « petites choses », souvent au dernier moment ou dans des timings très justes, qui pour moi pouvaient tout changer, et toujours avec de grands sourires. De manière tout à fait non exhaustive, Martin, Amélia, Mathieu, merci pour vos expertises anglophones, Touria et Céline pour les aides en carto, Aline G. pour ton aide si précieuse pour

l'analyse des séries phyto et les discussions sur la nutrition, Stan et Antoine pour l'aspect isotopie. Un très grand merci également à Rachel, pour sa patience et son aide face à tous les tracas administratifs !

D'une manière générale merci pour votre humanité, vos témoignages de soutien sur la fin qui ont fait toute la différence, et pour toutes ces discussions passionnées sur des sujets scientifiques ou non, aussi divers que le féminisme dans la recherche (et pas que), le mondial de foot, ou les problèmes de potager. J'aurai pour longtemps un grand sourire au visage en pensant à ces 4 ans (et demi) passés parmi vous.

Bien qu'y ayant bien moins séjourné, je remercie mon second laboratoire de rattachement, le LEMAR, pour la gentillesse et la disponibilité de l'ensemble de ses membres avec qui j'ai pu collaborer, et pour toutes les discussions au hasard d'un couloir ou entre deux réunions, toujours passionnantes.

Dans ce travail de recherche, tout commence avec quelques milliers de pétoncles noirs. Merci à l'Écloserie du Tinduff de nous avoir fourni (2 fois !) notre matière première. Merci à Florian Breton, Allan Stervinou et à toute l'équipe, pour leur implication et leur engagement dans toutes les manip. Au-delà de l'aspect technique, je tiens à remercier chaleureusement Florian pour les échanges toujours passionnés autour de la biologie du pétoncle et de son cycle de vie (particulièrement concernant la fâcheuse tendance de ces organismes à changer de sexe !). Merci d'avoir partagé avec moi tant de connaissances sur ce petit mollusque, et d'avoir été partie prenante lors des développements de protocoles de suivi terrain, labo, nous permettant de profiter de toute l'expérience de l'écloserie, toujours avec une grande patience et enthousiasme. Merci !

Cette thèse a nécessité des talents de McGuyvers de la R&D : bricoler des collecteurs, réparer un calorimètre, développer des bâtis pour nos sondes, développer des protocoles de mise à l'eau de coquilles d'huîtres, designer des prototypes de type « tobogans à pétoncles » (brevet en cours)... ça tombait bien, nous av(i)ons la chance à DYNECO d'en avoir de fabuleux ! Merci à Xav, Jean-Do, Erwan, puis Aurel, ainsi qu'à Jonathan. Xav et Jean-Do, cela a été un vrai plaisir et une chance de travailler et d'apprendre avec vous, et d'avoir pu toujours compter sur vous, surtout en traversant la période très complexe de la reprise en mai 2020. Je n'oublierai pas : toujours un cutter, un marqueur, et un rouleau de scotch noir dans ma poche de blouse !

Dans un autre style, un des défis de cette thèse a également été la découverte du merveilleux monde de l'instrumentation, et le maniement des sondes multi paramètres. J'ai heureusement pu compter sur la grande aide (et prêts) de Matthias Jacquet (Dhysed), pour apprendre cet art subtil, ainsi que sur les coups de mains techniques de Sébastien Petton, et Nolwenn Lemandé. Un grand merci.

J'ai eu la chance à travers les nombreuses missions en mer de pouvoir compter sur les équipes de plongeurs et plongeuses de l'Ifremer et de l'IUEM. Je remercie vivement Jonathan, Erwan, Isabelle, Thierry, Xavier, Aurélien, Olivier, Amélia, Stan, Martin M., Martin P., Jérémie, Morgan, Alain, Stéphane, Valérian, Sébastien, Matthias, Théo, ... et celles et ceux qui ont parfois prêté palme forte pour une plongée ou deux ! Au plaisir de vous revoir, avec bien sûr quelques croissants et un thermos de café dans mon sac ! Bien sûr, je remercie tout particulièrement Erwan Amice, Xavier Caizé, Aurélien Tancred, et Stéphane Pouvreau sans qui je n'aurais jamais pu organiser toutes ces missions, et qui ont pris une part essentielle dans le développement du protocole de suivi *in-situ*. Merci Olivier pour tout le temps que tu as consacré à documenter toutes les étapes de la thèse avec d'incroyables photos, j'ai vraiment apprécié la richesse de toutes nos discussions. Merci également à l'équipage de l'Albert Lucas, Franck et Robin, avec qui nous avons effectué un grand nombre de prélèvements avec le confort d'un toit pour vider les sondes, et d'un peu de chauffage en hiver pour réchauffer les doigts de salifé, dans la bonne humeur !

Durant les longues heures de travail de laboratoire, j'ai pu compter sur beaucoup d'aides, ponctuelles et moins ponctuelles. Merci bien sûr à Jean-Do, à Aline et Philippe, mais aussi aux petites mains du LEBCO, notamment Gabin et Amélia, et à Justine ! Merci également à Pierre Gilbert (IUEM).

Je remercie le laboratoire Pelagos, en particulier Julien Quere pour la production de fourrage, et Marie Latimier pour ses conseils techniques en cytométrie. Un très grand Merci à Sophie Lemestre (Soso !) pour sa formation en calorimétrie, son aide pour le développement du protocole pétoncle, et sa bienveillante (et joyeuse !) supervision lors des sessions calo ! Merci à Hervé Le Delliou pour son accompagnement dans l'utilisation du calorimètre. Je remercie également Julien Thébault (LEMAR) pour ses conseils dans le développement du protocole de marquage à la calceine des pétoncles, ainsi que pour le temps qu'il nous a consacré pour la lecture des premiers tests de marquage. Enfin, merci à Christophe Lambert (LEMAR) et au plateau technique CYTOMER d'avoir accepté d'analyser nos échantillons dans des délais records, tout en prenant le temps de me familiariser avec les principes de l'analyse, la préparation des échantillons, et le fonctionnement des machines.

Pendant mes trois ans de labo, j'ai pu compter sur de nombreux compagnons de route, qui m'ont aidé à rompre la monotonie des dissections-pesées-encapsulage-filtrations-bancarisation... Merci à Radio France, à leurs passionnantes émissions (en désordre et de manière non exhaustive : LSD, Carbone 14, Affaires sensibles, Autant en emporte l'histoire, La méthode scientifique, Jukebox...), qui m'ont quotidiennement accompagné parfois jusqu'à tard dans la nuit, et à la bande de copains de Réalisé Sans Truquage, qui m'ont offert un paquet d'éclats de rires (et une sacré culture ciné) !

Je ne saurais trouver les mots justes pour remercier Laure Pecquerie (IRD), pour tout le temps qu'elle m'a consacré et sans qui le volet DEB de ma thèse n'existerait probablement pas. De l'estimation de paramètres à la reconstruction, merci pour les dizaines d'heures que tu m'as/nous a dédiées malgré tous tes autres engagements. Merci pour ta pédagogie, ta patience et ta bienveillance. Toujours dans le DEB mais pas que : soirées DEB, cafés DEB ou atelier d'écriture d'articles DEB, un énorme merci pour toute l'énergie que tu donnes pour créer une petite sous-communauté DEB Brestoïse dynamique et accessible pour les jeunes comme pour les plus aguerris DEBistes du cru !

Un grand merci également à Romain Lavaud (LSU, USA) pour les conseils et le partage d'expérience sur le DEB chez les pectinidés et sur la reconstruction. Cela a été un plaisir de pouvoir te rencontrer « en vrai » après plusieurs échanges et un symposium dématérialisé, et de pouvoir aussi partager sur la vie de thésard·e accompagnés en partie par la même dream-team d'encadrants !

Durant ce projet de thèse, nous avons été plusieurs à apprendre et grandir en tant que jeunes scientifiques. J'ai pu compter sur de nombreux·ses·x autres étudiant·e·s, stagiaires de master, alternantes, et aides ponctuelles. Un grand merci à Laura, Florian, Héliaz, Marine, Marion pour leur travail sur le terrain, à la paillasse, et derrière leurs écrans. J'espère Marion que dès que tu entends quelqu'un parler de « petites huitres » tu penses à la chanson du Morse et du Charpentier, et merci pour ton boulot incroyable pendant ton année avec nous. Marine, c'était formidable de partager avec toi les odeurs de dépouillement de collecteur, les crachats d'ascidies et... tout le reste ! Bonne route à vous tou·te·s !

En quatre ans, j'ai eu la chance de côtoyer une génération entière de doctorant·e·s DYNECO. Je garderai un souvenir ému du bureau des Biches, et de ses habitant·e·s doc et post-doc : Bastien T., Aurel B., Benjamin, Lyndsay. Merci à vous pour ces premiers mois de thèse 100 % LebcO, et ce joyeux cocon parfait pour atterrir au labo.

Un GRAND merci à l'open space des DocsDyneco, de ses tout débuts avec Kévin, Lou, Marion, Alex et Léa, à la toute fin de mon aventure de doctorante avec Mathisse, Clément, Chonchon, Irène, Lucas, Chloé et Maeva. J'y inclue bien sûr également nos grandes voyageuses de Dhysed, Caro et Adèle.

Débats politiques, litres de café partagés, atelier DIY déco de bureau, potins, et surtout, surtout, une incroyable entraide dans les moments compliqués, à la hauteur des joies partagées face aux bonnes nouvelles et petites victoires, quelle chance d'avoir pu cheminer ensemble !! Ce fut un honneur de partager cette basse-cour avec vous tou-te-s ! Par extension, je remercie également les doc côté Lemar, Eline, la belle Anna et Jean pour les petits moments joyeux et détendus entre deux arrachages de cheveux d'estimation de paramètres, et les doctorant-e-s MaSCoET, Léa, Eline, Margot et José, pour les chouettes échanges sur nos petits pectinidés !

Un merci tout particulier à Chonchon et à Clément pour leurs énormes coups de mains en stat et graphes. Merci Chonchon pour ta patience sans borne face à mes incessantes questions et mes quarts d'heure de folie (et sache je ne suis pas vielle, j'ai juste plus d'expérience que toi, minot 😊). Clément, entre ton stage de M2 et ta thèse, cela a été un réel plaisir de te rencontrer et d'apprendre à te connaître au cours de ces presque 4 ans. Merci pour toutes les discussions passionnantes, profondément bienveillantes et toujours teintées d'humour. Merci pour ta disponibilité même dans les coups de bourre et les coups de moins bien. Et bien sûr, je n'aurai pas les mots pour te remercier de l'énorme aide que tu m'as apportée en fin de rédaction, pour la mise en forme de ce manuscrit.

Le moment me semble opportun pour remercier nos quatre pièces rapportées de l'open-space (avec plus ou moins d'assiduité), Mathieu, Bastien, Aurel B. et Gabin. Vous avez tous été très importants pour moi dans cette aventure, scientifiquement d'abord, en me faisant profiter avec pédagogie de votre expérience en stat, modélo, techniques de labo, mais aussi et surtout pour tout le reste, ce qui fait vraiment, vraiment beaucoup.

A cheval entre vie de labo et vie perso, un merci musclé à l'équipe d'À fond la fonte ! Mathieu, Mathisse, Aurel B., Manon, Pataf', Marine, et ponctuellement Bastouille et Gabin, merci pour ces pauses dej' énergiques, indispensables pour garder un moral d'acier. Le syndrome de la fesse molle, malgré les heures assises, c'est pas demain qu'il nous aura !

Quelques mercis spéciaux, à trois sacrées graines de chercheuses, à cheval entre la vie de doctorante et la vie... tout court.

Merci Eline. Quelle incroyable chance d'avoir pu travailler avec toi pendant cette dernière année. Merci pour ta patience, ta pédagogie et ta gentillesse. Sans toi, le pauvre pétoncle n'aurait jamais pu avoir de DEB aussi « vite » ! Après l'errance de l'estimation de ses paramètres, et les galères entre Bâton Rouge et La Nouvelle Orléans, les « MaSCoET Girls » en auront relevé des défis 😊 Bonne chance pour la suite de ton aventure de thèse, qui sera c'est certain brillante, et dans les coups de mous, n'oublie pas qu'il est toujours possible d'être « rescue by the flux » !

Quitte à aller en enfer, autant y aller à plusieurs et le faire bien ! Mathisse, sans toi la traversée de cette thèse aurait été bien moins fun, et mon règne de dinde sup' n'aurait sans doute pas eu la même prospérité ! Pouvoir décompresser et débriefer avec toi entre crises de rires et perte de points de karma (même si, finalement, aucune rotule n'a été maltraitée lors de la réalisation de cette thèse), il n'y a pas meilleur remède pour décharger la pression, et recharger les batteries sociales. Mais surtout merci pour ta présence douce et ton soutien dans les moments moins simples. P.S. : n'oublie pas qu'un grand pouvoir implique de grandes responsabilités ! P.S.2 : n'oublie pas non plus que tu me dois un bonhomme porte bonheur qui secoue la tête !

Et enfin, merci Clara. La preuve que les formations en distanciel peuvent être formidables ! Merci pour toutes ces soirées de détente aux Fauvettes, Place Guerin et ailleurs, ballades revigorantes en bord de mer, petites pauses clopes/café de décompression. Tu as toujours été là, toujours, dispo et à l'écoute faces aux épreuves difficiles de la vie de thésarde et de la vie tout court pendant 3 ans, et j'espère avoir

su te rendre la pareille. A une année Covid près, on aura quand même été sacrément synchro dans nos thèses, et ça a vraiment été une chance de pouvoir cheminer avec toi. Tu es une sacrée base, merci.

Merci bien sûr à tous les copains et copines de Brest, en désordre, Delphine, Noé, Gaël, Aline, Tangi, Hortense, Lisa, Laurent, Julie, à la formidable équipe des Fauvettes, Yann, Amandine et Julie, et à tou-te-s celles et ceux sus-nommé-e-s, qui se reconnaîtront, et à notre fief de fin de journées, l' « After-Work », Gourmand Mais Pas Que ☺ Merci aux copains et copines de Clermont, pour les bouffées d'oxygène festives, et à la Brasserie des Sagnes, où le point final de ce manuscrit a été posé.

Merci aux ami-e-s d'avant, celles et ceux avec qui j'ai la chance de cheminer depuis un moment, et qui de loin, malgré ma fâcheuse tendance à ne jamais donner de nouvelle (ni répondre aux textos), ont toujours été là. Merci Flo, pour ton aide et ton soutien, des tous premiers jours de cette grande aventure à son aboutissement. Merci à Clémence, tata Clémence, qui a toujours été là. Merci aux copains des études, Momo, Aurel B., Ségo, Aurélie, Séréna, Delphine, Emilien, Doug et Gillou. Entre coups de mains stat ou DEB, et soutien, merci d'avoir été là !

Merci également à deux grandes sphères dans lesquelles j'ai eu la chance d'évoluer, et qui m'ont permis d'être armée pour la part de logistique et d'optimisation à laquelle j'ai dû faire face durant cette thèse. Sans mes 15 ans à grandir dans le scoutisme français, et mon passage au Parc Naturel Marin de Mayotte, je n'aurais probablement pas été à la hauteur du défi de mes trois premières années.

Je fini ces remerciements par ma famille. Merci à mes parents et à ma sœur et GG pour leur soutien pendant ces 4 ans (toujours là pour moi), et pour leur grande compréhension (la réciproque n'étant pas toujours vérifiée). Merci Papa, Maman, d'avoir toujours tout fait pour me permettre de réaliser mon rêve d'enfant dans les meilleures conditions, tout ça c'est grâce à vous. Merci aux deux petits bonheurs sur pattes, Ariane et Iris, qui ont si bien joué le jeu de la « visio avec Tata », et qui se sont passionnées autant que moi pour le pétoncle noir et les bords de mer (à 6 ans, Ariane en apprendrait à plus d'un-e sur la reproduction du pétoncle !). D'un peu plus loin, merci Jean-Charles de m'avoir offert mes premières excursions dans le fabuleux monde du silence. Plus que tout, merci Violette et Jean-Claude d'avoir planté les petites graines du « Pourquoi ? » et du « Comment ? » dans ma tête d'enfant, et de m'avoir transmis l'amour de la mer. Vio, tu as été mon premier modèle de chercheur, chercheur brillant et passionné, et surtout, une chercheuse respectée de ses pair-e-s, une grand-mère qui m'a inspirée au quotidien tout au long de ma thèse.

Merci à la famille Barbary pour toute la tendresse et la bienveillance qu'ils m'ont offertes au cours de ma thèse, mais surtout merci à toi, Pierre. Malgré la distance, géographique ou plus subtile, et parfois ton incompréhension ou mon incapacité à partager ce que je vivais, on a tenu le coup, et c'était un autre sacré défi ! Sans toujours tout saisir, merci d'avoir accueilli mes explosions d'enthousiasme, et de m'avoir prêté ton épaule face aux petits échecs et aux grandes fatigues avec une patience infinie. Je t'aime.

Enfin, merci à toutes les Matilda, qui, invisibles, ont fait changer la science, et dont les combats et la ténacité ont permis aux jeunes femmes d'aujourd'hui d'entreprendre des carrières scientifiques en pleine lumière.

Les pages qui suivent sont donc le résultat de ce fabuleux travail d'équipe, dont chacun et chacune d'entre vous faites un peu partie, et à celles et ceux qui n'ont pas trouvé leur nom dans ces quelques lignes, sachez que vous n'en avez pas moins été essentiels.



EXPÉRIENCE D'ENCADREMENT

Laura Fradet

Stage Master 1 Sciences de la Mer et du Littoral (UBO, IUEM) – 2021 – 2 mois

Etude de la bio-énergétique du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest

- Suivi d'une expérience d'amaigrissement en milieu contrôlé
- Mise en œuvre de protocoles d'analyses calorimétriques et biométriques en laboratoire

Marion Célariès

Alternance Licence Professionnelle Aquaculture et Relations avec l'Environnement Littoral (Université de La Rochelle) – 2021-2022 – 1 an

Etude de l'écologie trophique du pétoncle noir *Mimachlamys varia*, en rade de Brest par une approche isotopique du carbone et de l'azote

- Participations aux missions de prélèvements de *M. varia* en mer
- Mise en œuvre des protocoles de laboratoire d'analyse de la croissance, de la reproduction, de l'écologie trophique
- Mise en œuvre des protocoles de préparation d'échantillons pour analyses isotopiques
- Analyse de données isotopiques et pigmentaires en lien avec l'écologie trophique

Florian Desbordes

Stage de fin d'études Master Sciences de la Mer (Sorbonne université) – 2022 – 6 mois

Ecologie trophique du pétoncle noir en rade de Brest : approche isotopique

- Mise en œuvre des protocoles de préparation d'échantillons pour analyses isotopiques
- Analyse de données isotopiques et pigmentaires en lien avec l'écologie trophique

Héliaz Le Bayon

Stage volontaire Master Sciences de la Mer et du Littoral (UBO, IUEM) – 2022 – 2,5 mois

Dynamique de croissance du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest

- Participation aux missions en mer et aux différents protocoles de retour au laboratoire
- Analyse de la croissance des pétoncles sur la base des stries issues du marquage par fluorochrome

COMMUNICATION SCIENTIFIQUE

Participation colloques internationaux et nationaux

SYMPOSIUM DEB21 – 24 au 28 mai 2021 – Visioconférence

7th International Symposium and Thematic School on DEB theory for metabolic organization

<https://deb2021.sciencesconf.org/>

15^{ÈME} COLLOQUE DE L'ASSOCIATION FRANÇAISE D'HALIEUTIQUE – 27 juin au 1^{er} juillet 2022 – Brest

Ateliers et colloque : Les systèmes halieutiques face aux crises

SYMPOSIUM DEB2023 – 14 au 16 juin 2023 – Bâton-Rouge, Louisiane, Etats-Unis

8th International Symposium on DEB theory for metabolic organization

<https://deb2023.sciencesconf.org/>

Communications orales

SYMPOSIUMS INTERNATIONAUX

Régnier-Brisson, L., Le Moan, E., Guyondet, T., Pecquerie, L., Cugier, P., Blanchet-Aurigny, A., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., 2023. Reconstructing the growth and feeding of the scallop *Mimachlamys varia*: a DEB application, in: 8th International Symposium on Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organization. Baton-Rouge, United States.

Le Moan, E., **Régnier-Brisson, L.**, Pecquerie, L., Fabioux, C., Jean, F., Cugier, P., Hégaret, H., Flye-Sainte-Marie, J., 2023. Fast and slow depurators of amnesic shellfish toxin: a bioenergetic modelling approach to compare two pectinid species, in: 8th International Symposium on Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organization. Baton-Rouge, United States.

MOBILITÉ INTERNATIONALE

Séminaire au Ministère Pêche et Océans Canada – Juin 2023 – Moncton, New Brunswick, Canada

Ecology and dynamics of Variegated scallop (*Mimachlamys varia*) population in the Bay of Brest

Posters

Régnier-Brisson, L., Le Moan, E., Flye-Sainte-Marie, J., Cugier, P., Blanchet-Aurigny, A., Breton, F., Guyondet, T., Jean, F., Pecquerie, L., 2023. Parameter estimation for the variegated scallop, *Mimachlamys varia*, an exploited bivalve, for a better understanding of its life cycle, in: 8th International Symposium on Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organization. Baton-Rouge, United States.

Le Moan, E., **Régnier-Brisson, L.**, Pecquerie, L., Fabioux, C., Jean, F., Cugier, P., Flye-Sainte-Marie, J., Hégaret, H., 2023. Comparing two pectinid species as a fast and a slow depurators of amnesic shellfish toxin through a modelling approach, in: Conférence Annuelle GdR Phycotox - GIS Cyanobactéries 2023. Nantes, France.

Journaux scientifiques

Régnier-Brisson, L., Blanchet-Aurigny, A., Cugier, P., Breton, F., Gaffet, J.-D., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., 2024. Effect of starvation on physiological and survival traits of *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758). *Journal of Sea Research* 102467. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2023.102467>

MÉDIATION SCIENTIFIQUE

ÉMISSION LEM – RADIO EVASION – 11 mai 2021

Entretien de 40 minutes en direct – Cycle doctorants de l'Ifremer

<https://archive-radioevasion.fr/2021/05/11/etudier-le-petoncle-noir-en-rade-de-brest-pour-permettre-une-peche-durable-des-coquillages/>

THÈSEZ-VOUS – Web-série de l'Ifremer

Réalisation d'un **mini-spot de vulgarisation** du sujet de thèse à destination du grand public – 4 minutes

<https://www.youtube.com/watch?v=Or0VgaqHJik>

SCIENCES EN SCIENCES EN THEIZH 2023 – 15 avril 2022 – Brest

<https://www.scienceentheizh.fr/>

« Science en Theizh est un événement de vulgarisation scientifique à destination du grand public et des étudiants de premier et deuxième cycle universitaire. A cette occasion, les doctorants brestois de diverses disciplines sont amenés à présenter et partager leur sujet et leurs travaux de thèse sous divers formats. »

- Présentation du projet de thèse sous forme d'un **poster vulgarisé**
- Participation au « Kézako ? » (en quelques minutes, tentez d'identifier le son, l'objet ou l'image présenté par le doctorant. Vous aurez ensuite l'occasion d'échanger avec lui sur son travail) – **Présentation d'une photographie** de la première révélation du marquage de jeunes pétoncles à la calcéine

JOURNÉES DE L'ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES DE LA MER ET DU LITTORAL – 16 au 18 novembre 2022 – Brest

Présentation du projet de thèse sous forme d'un **poster vulgarisé**

1ER PRIX DU JURY

TABLE DES MATIÈRES

1	INTRODUCTION GÉNÉRALE	27
1.1	CONTEXTE GÉNÉRAL ET PROBLÉMATIQUE SOCIO-ÉCONOMIQUE	29
1.1.1	<i>La pêche coquillière en France</i>	29
1.1.2	<i>Une limitation à l'exploitation : les efflorescences toxiques</i>	30
1.1.3	<i>Le pétoncle noir, une alternative possible ?</i>	31
1.1.4	<i>Maintenir le stock de coquillages en lien avec les efflorescences toxiques : le projet MaSCoET</i>	33
1.2	L'ESPÈCE D'INTÉRÊT, <i>MIMACHLAMYS VARIA</i> (LINNAEUS, 1758) ET LA RADE DE BREST	34
1.2.1	<i>Distribution et écologie</i>	34
1.2.2	<i>Anatomie et cycle de vie</i>	35
1.2.3	<i>Biologie</i>	37
1.2.4	<i>Le site d'étude : la Rade de Brest</i>	40
1.3	OBJECTIFS DE LA THÈSE	42
1.3.1	<i>Les traits biologiques de M. varia dans l'environnement variable de la Rade de Brest</i>	43
	croissance et reproduction en Rade de Brest	43
	Écologie trophique de <i>M. varia</i> en Rade de Brest : l'approche isotopique	44
1.3.2	<i>Étudier les traits biologiques d'une espèce dans un environnement variable</i>	45
	Isoler les forçages pour en mesurer les effets : l'approche expérimentale	45
	Comprendre et quantifier les interactions régissant l'allocation de l'énergie aux processus biologiques : l'apport de la modélisation	46
1.3.3	<i>Déroulé du manuscrit</i>	47
2	CHAPITRE 1 – M. VARIA GROWTH, REPRODUCTION AND SURVIVAL IN CONTRASTED ENVIRONMENTS	49
2.1	INTRODUCTION	51
2.2	MATERIAL AND METHODS	52
2.2.1	<i>Biological material</i>	52
	<i>Mimachlamys varia</i>	52
	Scallops production	52
2.2.2	<i>Study site</i>	53
2.2.3	<i>Sampling design</i>	54
	Scallops sampling	55
	Environmental monitoring	56
2.2.4	<i>Laboratory analysis</i>	57
	Growth	57
	Reproduction	57
2.2.5	<i>Statistical analysis</i>	57
	Growth analysis	57
	Free-living and cage comparison	59
	Sex-ratio	59
	Environmental forcing factors	59
2.3	RESULTS	60
2.3.1	<i>Environmental monitoring</i>	60
2.3.2	<i>Growth dynamics</i>	62
	Shell growth	62
	Weight and condition index	67
2.3.3	<i>Reproductive dynamics</i>	67
	Gonadal dynamic	67
	Sex-ratio & sexual maturity	68
2.3.4	<i>Environmental impact on growth and reproduction performances</i>	69
	Rearing system	69
	Environmental variability	72
2.4	DISCUSSION	73
2.4.1	<i>Growth</i>	73
2.4.2	<i>Reproduction</i>	77
	Seasonality and reproduction dynamic	77
	Spawning trigger	80
	Sex-ratio & puberty	80
2.4.3	<i>Rearing system: an unexpected experiment of food-limiting environments</i>	82

2.5	CONCLUSION	84
3	CHAPITRE 2 – EFFECT OF STARVATION ON PHYSIOLOGICAL AND SURVIVAL TRAITS OF <i>MIMACHLAMYS VARIA</i> (LINNEAUS, 1758)	95
3.1	INTRODUCTION.....	98
3.2	MATERIAL AND METHODS.....	100
3.2.1	<i>Biological material</i>	100
3.2.2	<i>Experimental setup</i>	100
3.2.3	<i>Analyses</i>	101
	Biometric measurements	101
	Calorimetric analysis.....	102
	Stable isotope analyses	103
	Statistical analyses.....	103
3.3	RESULTS.....	103
3.3.1	<i>Effect of starvation on weight</i>	103
3.3.2	<i>Impact of starvation on energy dynamics</i>	105
3.3.3	<i>Survival dynamics</i>	107
3.3.4	<i>Evolution of nitrogen and carbon stable isotope ratios</i>	108
3.4	DISCUSSION.....	109
3.4.1	<i>Physiological process</i>	109
3.4.2	<i>Size and life stage</i>	111
3.4.3	<i>Population impact</i>	112
3.5	CONCLUSION	113
4	CHAPITRE 3 – RECONSTRUCTING THE GROWTH AND FEEDING OF THE SCALLOP <i>MIMACHLAMYS VARIA</i>: A DEB APPLICATION	115
4.1	INTRODUCTION.....	117
4.2	MATERIAL AND METHODS.....	118
4.2.1	<i>M. varia biological data collection</i>	118
4.2.2	<i>Model formulation</i>	120
4.2.3	<i>Parameters estimation</i>	123
4.2.4	<i>Forcing variables and initial conditions</i>	124
4.2.5	<i>Simulation outputs and analysis</i>	125
4.2.6	<i>Reconstructing growth and food conditions</i>	126
4.3	RESULTS.....	127
4.3.1	<i>Parameter estimates</i>	127
4.3.2	<i>Environmental forcing variable</i>	129
4.3.3	<i>Model simulation</i>	130
4.3.4	<i>Feeding signal reconstruction and observed Chl-a food proxies</i>	132
	Free-living individuals	132
	Caged individuals.....	134
	Reconstructing growth in a food-limited environment	135
4.4	DISCUSSION.....	137
4.4.1	<i>Modelling the M. varia life-cycle</i>	137
4.4.2	<i>Growth and feeding reconstruction</i>	140
4.5	CONCLUSION	144
5	CHAPITRE 4 – ECOLOGIE TROPHIQUE DU PÉTONCLE NOIR : L’APPROCHE VIA LES ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L’AZOTE.....	149
5.1	INTRODUCTION.....	151
5.2	MATÉRIEL ET MÉTHODE	153
5.2.1	<i>Site d’étude et stratégie d’échantillonnage</i>	153
	Prélèvement des tissus animaux	155
	Prélèvement des sources de nourritures.....	155
5.2.2	<i>Préparation des échantillons</i>	156
	Préparation des tissus animaux pour l’analyse isotopique.....	156
	Préparation des sources pour l’analyse isotopique.....	157
	Analyse des isotopes stables du carbone et de l’azote	157

Analyse de l'abondance et de la composition phytoplanctonique en cytométrie en flux.....	158
5.2.3 <i>Analyse des résultats</i>	158
5.3 RÉSULTATS.....	159
5.3.1 <i>Caractérisation des sources</i>	159
Suivi environnemental.....	159
Analyses isotopiques.....	161
5.3.2 <i>Caractérisation du pétoncle noir</i>	164
Muscle adducteur.....	164
Signal saisonnier de la glande digestive et du muscle adducteur.....	166
5.3.3 <i>Niche trophique et isotopique du pétoncle noir</i>	167
Niche isotopique du pétoncle noir en Rade de Brest.....	167
Interactions trophiques entre le pétoncle noir et ses sources de nourriture potentielles.....	169
5.4 DISCUSSION.....	171
5.4.1 <i>Variabilité des rapports isotopiques des sources potentielles de <i>M. varia</i></i>	171
5.4.2 <i>Rapports isotopiques de <i>Mimachlamys varia</i></i>	173
Variation temporelle des signatures isotopiques du muscle adducteur en lien avec ses sources trophiques potentielles.....	173
Rapports isotopiques des différents tissus de <i>M. varia</i>	174
Fractionnement isotopique entre source et <i>M. varia</i>	175
Rapports isotopiques et état physiologique.....	175
5.4.3 <i>Niche isotopique de <i>M. varia</i></i>	177
5.5 CONCLUSION.....	178
6 DISCUSSION GÉNÉRALE.....	185
6.1 UN NOUVEAU SOCLE DE CONNAISSANCES SUR L'ÉCOLOGIE ET LA BIOLOGIE DE <i>M. VARIA</i> : ENVISAGER UNE RÉ- EXPLOITATION ?.....	187
6.1.1 <i>Une croissance faible en Rade de Brest</i>	187
6.1.2 <i>Une reproduction complexe</i>	188
6.1.3 <i>Ecologie trophique</i>	189
6.1.4 <i>Une approche intégrative</i>	192
6.2 CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	193
6.2.1 <i>Un environnement complexe, des stressseurs multiples</i>	193
6.2.2 <i>Le stress thermique</i>	193
6.2.3 <i>La présence de prédateurs</i>	194
6.2.4 <i>Pollution, toxicité et maladie ?</i>	195
6.2.5 <i>De l'individu à la population</i>	196
Spatialisation des compétences biologiques de <i>M. varia</i>	196
De l'échelle de l'individu à l'échelle de la population.....	196
Maintenir une population dynamique, restaurer son environnement.....	197
7 BIBLIOGRAPHIE.....	201

LISTE DES FIGURES

FIGURE 1.1 : PRINCIPALES ESPÈCES DÉCLARÉES EN HALLES À MARÉE PAR LES BATEAUX FRANÇAIS EN 2022 (FRANCEAGRImer, 2023)	29
FIGURE 1.2 : ÉVOLUTION DES DÉBARQUEMENTS DE PECTINIDÉS EXPLOITÉS EN RADE DE BREST DE 1954 À 2022 : LE PÉTONCLE BLANC EN GRIS, LE PÉTONCLE NOIR EN NOIR, ET LA COQUILLE SAINT-JACQUES EN ORANGE. D'APRÈS QUENTIN VILLETORTE, PROJET MASCoET	32
FIGURE 1.3 : ÉVOLUTION ET DIVERSITÉ DE LA COQUILLE (VALVE GAUCHE) DE <i>M. VARIA</i> AU COURS DE SON CYCLE DE VIE (SCAPERROTTA ET AL., 2012)	35
FIGURE 1.4 : ANATOMIE DU PÉTONCLE NOIR <i>MIMACHLAMYS VARIA</i> , D'APRÈS DALMON (1935). L'INDIVIDU EST REPRÉSENTÉ SANS SA VALVE GAUCHE, ET LA PARTIE GAUCHE DU MANTEAU ET DES BRANCHIES N'ONT PAS ÉTÉ REPRÉSENTÉES. LES ORGANES INDIQUÉS EN ITALIQUE SONT CEUX IMPLIQUÉS DANS LES PROCESSUS DE NUTRITION, ET CEUX EN GRAS SONT CEUX IMPLIQUÉS DANS LE TRACTUS DIGESTIF	36
FIGURE 1.5 : CYCLE DE VIE DE <i>MIMACHLAMYS VARIA</i> . LES FLÈCHES BLEUES REPRÉSENTENT LA PHASE PÉLAGIQUE DU CYCLE DE VIE, ET LES FLÈCHES MARRON LA PHASE BENTHIQUE DU CYCLE DE VIE. LES FLÈCHES POINTILLÉES INDIQUENT L'ALTERNANCE ENTRE REPOS GONADIQUE (INDIVIDUS NE PRÉSENTANT PAS DE TYPE SEXUEL) ET PÉRIODE DE REPRODUCTION AU COURS DU STADE ADULTE, DONT LE SEXE PEUT VARIER À CHAQUE OCCURRENCE.	37
FIGURE 1.6 : (A) CROISSANCE DE <i>MIMACHLAMYS VARIA</i> AU COURS DE SA VIE (HAUTEUR DE LA COQUILLE SELON L'AXE DORSO-VENTRAL), ET (B) SON CYCLE ANNUEL DE CROISSANCE ET DE REPRODUCTION, D'APRÈS DALMON (1935)	38
FIGURE 1.7 : CARTE DE SYNTHÈSE DES HABITATS BENTHIQUES CÔTIERS DES SITES NATURA 2000 DE LA RADE DE BREST (BAJOUK ET AL., 2023)	41
FIGURE 1.8 : CARTE DE LA RADE DE BREST INDIQUANT LES SITES EXPÉRIMENTAUX ET LES LIEUX D'ÉCHANTILLONNAGE : BANC DE KÉRALIOU (ROUGE), BAIE DE ROSCANVEL (VERT), ANSE DU ROZ (BLEU). LA CONCESSION DE L'ÉCLOSERIE DU TINDUFF À SAINTE-ANNE DU PORTZIC EST ÉGALEMENT REPRÉSENTÉE (ORANGE)	44
FIGURE 2.1: MAP OF THE BAY OF BREST INDICATING EXPERIMENTAL SITES AND SAMPLING LOCATIONS: BANC DE KÉRALIOU (RED), BAY OF ROSCANVEL (GREEN), ANSE DU ROZ (BLUE). BEFORE SCALLOP SEEDING AT THE THREE SITES, THEY WERE MONITORED AT THE TINDUFF HATCHERY CONCESSION IN SAINT	54
FIGURE 2.2: MONITORING REARING SYSTEMS DURING IN-SITU MONITORING (A, B) AND PILOT MONITORING (A, B, C): CAGE WITH MESH BASKETS (S ^{TE} ANNE, ROSCANVEL, KÉRALIOU) B, FREE-LIVING IN EXPERIMENTAL ENCLOSURE A, AND SPAT COLLECTORS (ROSCANVEL, KÉRALIOU) C. © O. DUGORNAY/IFREMER	55
FIGURE 2.3: TEMPERATURE (A), CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION (B), TURBIDITY (C) AND SALINITY (D) DURING THE IN-SITU MONITORING IN STE ANNE (ORANGE), KÉRALIOU (RED), ROSCANVEL (GREEN) AND ROZ (BLUE). THE GRAY LINE (A) REPRESENTS THE 13.5 °C THRESHOLD	61
FIGURE 2.4: SHELL HEIGHT (A), TOTAL FLESH WEIGHT (B), CONDITION INDEX (CI, C), GONADO-SOMATIC INDEX (GSI, D), AND SEXED ADULT PREVALENCE (IN %, E) FOR FREE-LIVING INDIVIDUALS DURING THE IN-SITU MONITORING AT STE ANNE (ORANGE IRREGULAR DASHED LINE), KÉRALIOU (RED CONTINUE LINE), ROSCANVEL (GREEN DASHED LINE), AND ROZ (BLUE DOTTED LINE). AT EACH SAMPLING TIME AND SITE, N = 30. SHELL HEIGHT (A), TOTAL FLESH WEIGHT (B), CI (C) AND GSI (D) DOTS REPRESENT MEAN VALUE, AND ERROR-BARS CORRESPOND TO STANDARD DEVIATION. THERE WAS NO AVAILABLE DATA FOR THE MID-AUGUST 2021 SAMPLING AT ROSCANVEL AND KÉRALIOU	63
FIGURE 2.5: SEASONAL VON BERTALANFFY GROWTH MODEL CURVES OBTAINED FROM GROWTH SHELL HEIGHT DATA FOR EACH REARING SYSTEM AND MONITORING SITE FOR TWO <i>M. VARIA</i> COHORTS IN THE BAY OF BREST. MODELS FROM KÉRALIOU, ROSCANVEL AND ROZ ARE REPRESENTED IN RED, GREEN AND BLUE, RESPECTIVELY. FOR THE IN-SITU MONITORING, FREE-LIVING INDIVIDUALS ARE REPRESENTED WITH CONTINUOUS LINES AND CAGED INDIVIDUALS WITH DOTTED LINES. INDIVIDUALS FROM PILOT MONITORING IN COLLECTORS ARE IN DASHED LINES. THE THIN GRAY DOTTED LINE REPRESENTS THE COMMERCIAL SHELL HEIGHT, 40 MM.	65
FIGURE 2.6: STANDARDIZED SHELL WEIGHT DISTRIBUTION BY MONITORING SITE AND REARING SYSTEM FOR INDIVIDUALS SAMPLED FROM JANUARY 2021 (PILOT MONITORING) AND JANUARY 2022 (IN-SITU MONITORING) TO THE END OF BOTH MONITORINGS. WEIGHTS WERE STANDARDIZED FOR A SHELL HEIGHT OF 36 MM. LETTERS INDICATE STATISTICAL DIFFERENCES BETWEEN GROUPS ASSESSED BY A KRUSKAL-WALLIS (P-VALUE < 0.001) AND WILCOXON POST-HOC TEST (P-VALUE < 0.001).	66
FIGURE 2.7: DISTRIBUTION OF SHELL HEIGHT (A), GONADO-SOMATIC INDEX (GSI, B), MUSCLE CONDITION INDEX (MUSCLE IC, C), AND BODY CONDITION INDEX (CI, D) FOR FREE-LIVING AND CAGED INDIVIDUALS FROM KÉRALIOU (RED) AND ROSCANVEL (GREEN).	

LIGHT HATCHED COLORS REPRESENTING CAGED INDIVIDUALS, AND DARK COLORS FREE-LIVING INDIVIDUALS. DIFFERENCES BETWEEN REARING SYSTEMS WERE TESTED WITH T-TEST OR MANN-WHITNEY TEST: * P-VALUE ≤ 0.05 ; ** P-VALUE ≤ 0.01 ; *** P-VALUE ≤ 0.005 . FOR EACH GROUP, N = 30, EXCEPT FOR CAGED INDIVIDUALS IN ROSCANVEL SAMPLED THE 12 APRIL 2022 : N = 90. 71

FIGURE 2.8: SEXUAL TYPE STRUCTURE (A) FOR FREE-LIVING (UP) AND CAGE (DOWN) INDIVIDUALS AT THE SAME TIME AND AT THE SAME SITE. SAMPLES FROM ROSCANVEL OR KÉRALIOU ARE RESPECTIVELY IN GREEN (2022/03/24 TO 2022-05-10) OR RED(2022-07-25 AND 2022-10-03). DARK COLORS REPRESENT THE FEMALES, MEDIUM COLORS MALES, AND LIGHT COLORS UN-SEXED INDIVIDUALS (I.E. EARLY GAMETOGENESIS OR EMPTY GONAD). GONADO-SOMATIC INDEX (GSI, B) DURING 2022 REPRODUCTION SEASON FOR FREE-LIVING (POINTS) AND CAGED (RHOMBUS) INDIVIDUALS AT KÉRALIOU (SOLID RED), ROSCANVEL (DASHED GREEN), AND ROZ (DOTTED BLUE). FOR EACH GROUP, N = 30, EXCEPT FOR CAGED INDIVIDUALS IN ROSCANVEL SAMPLED THE 12 APRIL 2022 : N = 90. 72

FIGURE 3.1: ASH FREE DRY WEIGHT EVOLUTION OF TOTAL SOFT TISSUES DURING THE EXPERIMENT FOR SMALL (A) AND LARGE (B) INDIVIDUALS BATCHES; AND TISSUES SEPARATELY FOR LARGE INDIVIDUALS BATCH: DIGESTIVE GLAND (C), ADDUCTOR MUSCLE (D) AND THE REMAINING SOFT TISSUES (E) DURING THE 84-DAY EXPERIMENTAL PERIOD. AT EACH SAMPLING, N = 30. BOXES IN THE BOX PLOTS INDICATE MEDIAN \pm QUARTILES. LETTERS AND COLOURS INDICATE STATISTICAL DIFFERENCES BETWEEN SAMPLING ASSESSED BY A ONE-WAY ANOVA (P-VALUE $< 2E-16$) AND TUCKEY TEST (P-VALUE < 0.05) FOR SMALL BATCH (A), AND BY A KRUSKAL-WALLIS (P-VALUE $< 2E-16$) AND WILCOXON TEST (P-VALUE < 0.05) FOR LARGE BATCH (B, C, D, E). THE DISTRIBUTION OF SAMPLES SHARING THE SAME LETTER IS NOT STATISTICALLY DIFFERENT. 104

FIGURE 3.2: EVOLUTION OF SOFT TISSUES CALORIFIC POWER: TOTAL SOFT TISSUES (SMALL INDIVIDUALS, IN PINK FOOL DIAMONDS), AND DIGESTIVE GLAND, ADDUCTOR MUSCLE, AND REMAINING SOFT TISSUES (LARGE INDIVIDUALS, IN GREEN: EMPTY CIRCLES, SQUARES AND TRIANGLES RESPECTIVELY). BARS INDICATE STANDARD DEVIATION. THE GREEN LINE INDICATES THE SEGMENTED LINEAR REGRESSION FOR THE DIGESTIVE GLAND, GREY ARROWS SHOW THE TWO BREAK-POINTS (AT 33.3 AND 45.8 DAYS, RESPECTIVELY). 106

FIGURE 3.3: SURVIVAL CURVES OF SMALL AND LARGE INDIVIDUALS BATCHES OF MIMACHLAMYS VARIA (FULL PINK AND EMPTY GREEN POINTS RESPECTIVELY) DURING THE STARVATION MONITORING. THE LINES INDICATE FOR EACH BATCH THE SEGMENTED LINEAR REGRESSION, WITH ONE BREAKPOINT (AT 67.8 % FOR SMALL INDIVIDUALS AND 36.4 % FOR LARGE, THE GREY ARROWS). .. 108

FIGURE 3.4: MEAN $\Delta^{15}\text{N}$ (A) AND $\Delta^{13}\text{C}$ (B) (\pm SD) OF MIMACHLAMYS VARIA ADDUCTOR MUSCLE TISSUES FROM THE LARGE INDIVIDUALS BATCH DURING THE EXPERIMENT. AT EACH SAMPLING, MEASUREMENTS WERE TAKEN IN TRIPLICATES ON POOLED GROUND MUSCLES FROM THE 30 SAMPLED INDIVIDUALS..... 109

FIGURE 4.1: MAP OF THE BAY OF BREST INDICATING EXPERIMENTAL SITES AND SAMPLING LOCATIONS: BANC DE KÉRALIOU (RED), BAY OF ROSCANVEL (GREEN), ANSE DU ROZ (BLUE). BEFORE SCALLOP SEEDING AT THE THREE SITES, THEY WERE MONITORED AT THE TINDUFF HATCHERY CONCESSION IN SAINTE-ANNE DU PORTZIC (ORANGE)..... 119

FIGURE 4.2: CONCEPTUAL SCHEME OF THE DEB MODEL APPLIED TO THE SCALLOP MIMACHLAMYS VARIA. FORCING VARIABLES ARE FOOD (GREEN) AND TEMPERATURE (RED). STATE VARIABLES (RESERVES, E; STRUCTURE, V; AND MATURITY AND REPRODUCTION, E_r) ARE IN CONTOURED BOXES, AND SINKS IN ROUNDED BOXES. SOLID ARROWS ARE ENERGY FLUXES AND DOTTED ONES SHOW TEMPERATURE INFLUENCE ON THESE RATES. SOURCES OF ENERGY TO SUPPORT SOMATIC MAINTENANCE DURING PROLONGED STARVATION CONDITIONS ARE INDICATED IN BLUE. 121

FIGURE 4.3: ENVIRONMENTAL VARIABLES MONITORED IN THE BAY OF BREST BETWEEN APRIL 2021 AND DECEMBER 2022. DAILY-MEAN CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION (A, IN G L^{-1}) AND SEA TEMPERATURE (B, IN $^{\circ}\text{C}$) DURING THE IN-SITU MONITORING IN STE ANNE (ORANGE), KÉRALIOU (RED), ROSCANVEL (GREEN) AND ROZ (BLUE)..... 124

FIGURE 4.4: ONE-VARIATE DATA OF SHELL HEIGHT AT AGE FOR LATE JUVENILES AND ADULTS STAGES (A, TURQUOISE DOT), LARVAE (B, ORANGE ASTERISK), AND POST-METAMORPHOSIS JUVENILES (C, BLUE EMPTY CIRCLES). CONTINUOUS LINES INDICATED THE MODEL PREDICTIONS FOR THE VALIDATED PARAMETERS SET. RELATIVE ERROR BETWEEN VALUES AND PREDICTIONS ARE RESPECTIVELY 0.11 (A), 0.03 (B) AND 12.77 (C)..... 129

FIGURE 4.5: SCALED FUNCTIONAL RESPONSE (A) AND TEMPERATURE CORRECTION FACTOR (B) PREDICTED FROM ENVIRONEMENTAL DATA OBTAINED IN THE 2021-2022 M. VARIA IN-SITU MONITORING IN BAY OF BREST, AT SAINTE-ANNE DU PORTZIC (ORANGE), KÉRALIOU (RED), ROSCANVEL (GREEN) AND ROZ (BLUE) 130

FIGURE 4.6: SIMULATED FLESH DRY WEIGHT (G) (A, B, C), SHELL HEIGHT (CM) (D, E, F) AND GONADO-SOMATIC INDEX (G, H, I) BETWEEN APRIL 2021 AND DECEMBER 2022 IN THREE LOCATIONS IN BAY OF BREST: KÉRALIOU (RED), ROZ (BLUE), ROSCANVEL (GREEN). 21 SIMULATIONS WERE PERFORMED BY SITE, FROM ONE-YEAR OLD MATURE INDIVIDUALS IN APRIL 2021. SOLID LINES ARE THE MEAN OF THE 21 SIMULATIONS, AND THE COLORED AREA THE STANDARD DEVIATION. DOTS ARE OBSERVED MEAN VALUES

(AVERAGE ON 21 TO 30 MATURE INDIVIDUALS) OF SAME AGE THAN SIMULATIONS VARIEGATED SCALLOPS COLLECTED DURING THE IN-SITU MONITORING. ERROR BARS INDICATES THE STANDARD DEVIATION.....	131
FIGURE 4.7: RECONSTRUCTION OF PHYSIOLOGICAL VARIABLES FROM GROWTH TRAJECTORIES USING RECONSTRUCTED SCALED FUNCTIONAL RESPONSE, BETWEEN APRIL 2021 AND OCTOBER 2022: NON-ALLOCATED ENERGY IN RESERVE E (A, B, C), STRUCTURAL BODY VOLUME V (D, E, F), AND REPRODUCTION BUFFER ER (G,H,I). DYNAMIC OF THREE GROUPS OF MIMACHLAMYS VARIA FROM DIFFERENT LOCATIONS IN BAY OF BREST WERE SIMULATED: FROM KÉRALIOU (RED), FROM ROZ (BLUE), FROM ROSCANVEL (GREEN).	133
FIGURE 4.8: COMPARISON OF RECONSTRUCTED FUNCTIONAL RESPONSE (HEAVY DEEP LINE) WITH STANDARDIZED FOOD AVAILABILITY FROM CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION MONITORING (THIN LIGHT LINES) IN THE BAY OF BREST BETWEEN APRIL 2021 AND OCTOBER 2022. THREE SITES WERE MONITORED: KÉRALIOU (A, RED), ROZ (B, BLUE), AND ROSCANVEL (C, GREEN).....	134
FIGURE 4.9: SIMULATED FLESH DRY WEIGHT (G) (A), SHELL HEIGHT (CM) (B) AND GONADO-SOMATIC INDEX (C) FROM RECONSTRUCTION GROWTH TRAJECTORIES USING AN OPTIMIZED SCALED FUNCTIONAL RESPONSE (D, HEAVY DEEP LINE), BETWEEN MARCH AND OCTOBER 2022. MIMACHLAMYS VARIA FROM ROSCANVEL IN CLOSED REARING SYSTEMS (CAGES) WERE USED TO RECONSTRUCTIONS. SOLID LINES ARE THE MODEL SIMULATIONS. DOTS ARE OBSERVED MEAN VALUES (AVERAGE ON 20 TO 30 INDIVIDUALS) COLLECTED DURING THE IN-SITU MONITORING AND ERROR BARS INDICATES THE STANDARD DEVIATION. THE STANDARDIZED FOOD AVAILABILITY FROM CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION MONITORING IS REPRESENTED THIN LIGHT LINE (D).	135
FIGURE 4.10: SIMULATED FLESH DRY WEIGHT (G) (A), SHELL HEIGHT (CM) (B) AND GONADO-SOMATIC INDEX (C) FROM RECONSTRUCTION GROWTH TRAJECTORIES USING AN OPTIMIZED SCALED FUNCTIONAL RESPONSE (D, HEAVY DEEP LINE). MIMACHLAMYS VARIA FROM STARVATION EXPERIMENT WERE USED TO RECONSTRUCTIONS. SOLID LINES ARE THE MODEL SIMULATIONS. DOTS ARE OBSERVED MEAN VALUES (AVERAGE ON 30 INDIVIDUALS) COLLECTED AND ERROR BARS INDICATES THE STANDARD DEVIATION. THE EXPECTED FUNCTIONAL RESPONSE DURING STARVATION EXPERIMENT (TOTAL FOOD LIMITATION, $F = 0$) IS REPRESENTED THIN LIGHT LINE (D).	136
FIGURE 4.11: RECONSTRUCTION OF PHYSIOLOGICAL VARIABLES FROM GROWTH TRAJECTORIES USING AN OPTIMIZED SCALED FUNCTIONAL RESPONSE: NON-ALLOCATED ENERGY IN RESERVE E (A), STRUCTURAL BODY VOLUME V (B), AND REPRODUCTION BUFFER ER (C). MIMACHLAMYS VARIA FROM STARVATION EXPERIMENT WERE USED.	137
FIGURE 4.12: ABUNDANCE OF TOTAL FLORA AND THE PHYTOPLANKTON DIATOM CERATAULINA PELAGICA ($\text{LOG}_{10}(\text{CELL L}^{-1})$) IN THE WATER COLUMN IN THE BAY OF BREST, AT THE POINTE DU CHÂTEAU SITE, FROM 2009 TO 2023. MICROSCOPIC COUNTS WERE CARRIED OUT AS PART OF A MONITORING PROGRAM RUN BY THE PELAGOS LABORATORY (IFREMER/DYNECO) (SOURISSEAU ET AL., 2024).....	142
FIGURE 5.1 : CARTE DE LA RADE DE BREST (FRANCE), INDIQUANT LA LOCALISATION DES SITES EXPÉRIMENTAUX DU SUIVI IN-SITU DES PÉTONCLES NOIRS : LE BANC DE KÉRALIOU (EN ROUGE), LA BAIÉ DE ROSCANVEL (EN VERT), L'ANSE DU ROZ (EN BLEU). PRÉALABLEMENT AU SEMIS SUR LES TROIS SITES EXPÉRIMENTAUX, LES PÉTONCLES NOIRS ONT ÉTÉ SUIVIS DANS LA CONCESSION DE L'ÉCLOSERIE DU TINDUFF, À SAINTE-ANNE DU PORTZIC (EN ORANGE). LES SITES DE PRÉLÈVEMENTS D'EAU DE RIVIÈRE SONT ÉGALEMENT INDIQUÉS : À LANDERNEAU POUR L'ELORN (EN ROUGE FONCÉ), À DAOULAS POUR LA MIGNONNE (EN BLEU FONCÉ), ET À CHÂTEAULIN POUR L'AULNE (EN VERT FONCÉ).	153
FIGURE 5.2 : SCHÉMA DU PROTOCOLE D'ÉCHANTILLONNAGE ET DE LA PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS POUR L'ÉTUDE DE L'ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU PÉTONCLE NOIR EN RADE DE BREST, D'AVRIL 2021 À OCTOBRE 2022. LES PRÉLÈVEMENTS SUR LES SITES EXPÉRIMENTAUX (JAUNE, ROUGE, VERT, BLEU) ONT LIEU DEUX FOIS PAR MOIS À L'EXCEPTION DE L'HIVER (UNE FOIS PAR MOIS). LES MUSCLES ADDUCTEURS DE CINQ INDIVIDUS SONT TRAITÉS ET ANALYSÉS À CHAQUE PRÉLÈVEMENT. UNE FOIS PAR SAISON, LES GLANDES DIGESTIVES ET LES MUSCLES ADDUCTEURS DE CINQ INDIVIDUS SUPPLÉMENTAIRES SONT ANALYSÉS SUR DES ÉCHANTILLONS POOLÉS. LES TISSUS ONT ÉTÉ BROYÉS PUIS SÉPARÉS EN DEUX FRACTIONS. LA FRACTION DÉLIPIDÉE EST UTILISÉE POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE DU CARBONE, ET LA FRACTION NON DÉLIPIDÉE POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE DE L'AZOTE. LES SOURCES ALIMENTAIRES ANALYSÉES SONT LA MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE (MOP) DE L'EAU DE MER DE FOND ET DE SURFACE, LA MATIÈRE ORGANIQUE SÉDIMENTÉE (MOS) ET LE MICROPHYTOBENTHOS (MPB) PRÉSENT DANS LE BIOFILM DES HUITRES DES PARCS. LES PRÉLÈVEMENTS D'EAU EN RIVIÈRE ONT LIEU UNE FOIS PAR MOIS (ROUGE FONCÉ, VERT FONCÉ, BLEU FONCÉ) POUR ANALYSER LA MATIÈRE ORGANIQUE D'ORIGINE TERRIGÈNE (MOT). TOUTES LES SOURCES SONT FILTRÉES SUR FILTRE GF/F (RÉTENTION DE PARTICULE $0,7 \mu\text{M}$) ET NETTOYÉES. LE FILTRE EST COUPÉ EN DEUX : UNE PARTIE EST ACIDIFIÉE POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE DU CARBONE, ET L'AUTRE EST UTILISÉE POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE DE L'AZOTE. A PARTIR D'OCTOBRE 2021, UN ÉCHANTILLON D'EAU DE MER DE FOND ET UN ÉCHANTILLON D'EAU DE MER DE SURFACE ONT ÉTÉ FIXÉS AU GLUTAMATE ET ANALYSÉS AU CYTOMÈTRE EN FLUX À CHAQUE PRÉLÈVEMENT POUR L'ANALYSE DES GROUPES PHYTOPLANCTONIQUES ET BACTÉRIENS.	154

- FIGURE 5.3 : COMPOSITION PHYTOPLANCTONIQUE DE L'EAU DE FOND VIA L'ANALYSE EN CYTOMÉTRIE EN FLUX (A À C) ET SUIVI DE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE-A (D) SUR LES TROIS SITES DE SUIVI DES PÉTONCLES NOIR EN RADE DE BREST, ENTRE SEPTEMBRE 2021 ET SEPTEMBRE 2022. LES ANALYSES CYTOMÉTRIQUES ONT ÉTÉ RÉALISÉES PAR LE PLATEAU TECHNIQUE CYTOMER DU LEMAR (IUEM, UBO), SUR UN CYTOMÈTRE EN FLUX FACSVARSE. LE SUIVI DE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE-A ($\mu\text{G L}^{-1}$) SUR LES TROIS SITES DE SUIVI A ÉTÉ EFFECTUÉ À L'AIDE DE SONDAS IN-SITU AVEC UNE FRÉQUENCE D'ACQUISITION DE 15 MINUTES..... 160
- FIGURE 5.4 : RATIOS ISOTOPIQUES DU CARBONE (COLONNE DE GAUCHE, $\delta^{13}\text{C}$ EN ‰) ET DE L'AZOTE (COLONNE DE DROITE, $\delta^{15}\text{N}$ EN ‰) AU COURS DU SUIVI DES MUSCLES DU PÉTONCLE NOIR ET DE SES SOURCES DE NOURRITURES POSSIBLES : LE MICROPHYTOBENTHOS (MPB), LA MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS L'EAU DE FOND (MOP_F) ET DE SURFACE (MOP_S), LA MATIÈRE ORGANIQUE SÉDIMENTÉE (MOS) ET LA MATIÈRE ORGANIQUE D'ORIGINE TERRIGÈNE (MOT). LES LIGNES VERTICALES GRISES INDIQUENT LES SUBDIVISIONS OPÉRÉES POUR L'ANALYSE DES RELATIONS ENTRE LES SIGNAUX ISOTOPIQUES DU PÉTONCLE NOIR ET DE SES SOURCES DE NOURRITURE POTENTIELLES (VOIR SECTION 3.3.2). 161
- FIGURE 5.5 : RAPPORT C/N AU COURS DU SUIVI DES MUSCLES DU PÉTONCLE NOIR ET DE SES SOURCES DE NOURRITURES POSSIBLES : LA MATIÈRE ORGANIQUE PARTICULAIRE EN SUSPENSION DANS L'EAU DE FOND (MOP_F) ET DE SURFACE (MOP_S), LE MICROPHYTOBENTHOS (MPB), LA MATIÈRE ORGANIQUE SÉDIMENTÉE (MOS) ET LA MATIÈRE ORGANIQUE D'ORIGINE TERRIGÈNE (MOT). LES LIGNES VERTICALES GRISES INDIQUENT LES SUBDIVISIONS OPÉRÉES POUR L'ANALYSE DES RELATIONS ENTRE LES SIGNAUX ISOTOPIQUES DU PÉTONCLE NOIR ET DE SES SOURCES DE NOURRITURE POTENTIELLES (VOIR SECTION 3.3.2)..... 163
- FIGURE 5.6 : RATIOS ISOTOPIQUES DU CARBONE (A, $\delta^{13}\text{C}$ EN ‰) ET DE L'AZOTE (B, $\delta^{15}\text{N}$ EN ‰) ET RAPPORTS C/N (C) DES MUSCLES ADDUCTEURS DES PÉTONCLES NOIRS SUR LES TROIS SITES DE SUIVI. LES VALEURS ISOTOPIQUES (MOYENNE \pm ÉCART-TYPE) DES INDIVIDUS PROVENANT DE KÉRALIOU SONT REPRÉSENTÉES EN ROUGE (LIGNES CONTINUES), CELLES PROVENANT DE ROSCANVEL EN VERT (LIGNES DISCONTINUES), ET CELLES PROVENANT DU ROZ EN BLEU (LIGNES POINTILLÉES). LES DONNÉES ISSUES DE S^{TE}-ANNE SONT REPRÉSENTÉES EN JAUNE (LIGNES POINTILLÉES IRRÉGULIÈRES). LES VALEURS ISOTOPIQUES PROVENANT DES INDIVIDUS ÉLEVÉS DANS LES CAGES SONT INDIQUÉES PAR DES TRIANGLES DE COULEUR PLUS FONCÉE. 165
- FIGURE 5.7 : RATIOS ISOTOPIQUES DU CARBONE DE L'AZOTE ($\delta^{13}\text{C}$ ET $\delta^{15}\text{N}$ RESPECTIVEMENT, EN ‰) DES GLANDES DIGESTIVES ET DES MUSCLES ADDUCTEURS DES PÉTONCLES NOIR SUR LES TROIS SITES DE SUIVI. LA DIFFÉRENCE DE SIGNATURE ISOTOPIQUE DE L'AZOTE ENTRE ÉCHANTILLONS DÉLIPIDÉS ET NON DÉLIPIDÉS EST ÉGALEMENT REPRÉSENTÉES. POUR CHAQUE ÉCHANTILLON, LES TISSUS DE 5 INDIVIDUS SONT POOLÉS, ET LES MESURES ISOTOPIQUES SONT RÉALISÉES EN TRIPLICAT. LES VALEURS ISOTOPIQUES (MOYENNE \pm ÉCART-TYPE) DES INDIVIDUS PROVENANT DE KÉRALIOU SONT REPRÉSENTÉS EN ROUGE, CELLES PROVENANT DE ROSCANVEL EN VERT, ET CELLES PROVENANT DU ROZ EN BLEU. LES VALEURS ISOTOPIQUES PROVENANT DES INDIVIDUS CONSERVÉS DANS LES CAGES SONT INDIQUÉES PAR DES TRIANGLES DE COULEUR PLUS FONCÉE. UN PRÉLÈVEMENT A ÉTÉ EFFECTUÉ PAR SAISON : LE 26/10/2022 EN AUTOMNE, LE 25/01/2022 EN HIVER, LE 23/05/2022 AU PRINTEMPS, ET LE 22/08/2022 EN ÉTÉ..... 166
- FIGURE 5.8 : NICHES ISOTOPIQUES DU PÉTONCLE NOIR EN RADE DE BREST POUR L'ENSEMBLE DU SUIVI, POUR LES INDIVIDUS EN VIE LIBRE DES QUATRE SITES ÉTUDIÉS (A, B), ET EN COMPARANT LES SYSTÈMES DE CROISSANCE (VIE LIBRE OU EN CAGE) POUR UN MÊME SITE (C, D). CHAQUE INDIVIDU ANALYSÉ EST REPRÉSENTÉ PAR UN POINT, LES ENVELOPPES CONVEXES DES NICHES PAR LES AIRES COLORÉES, ET LES ELLIPSES ASSOCIÉES EN TRAIT CONTINU, COMPRENANT 95 % DE CHAQUE DISTRIBUTION (A, C, D). LES ESTIMATIONS DE L'AIRE DE L'ELLIPSE STANDARD ($\%^{2}$) SONT REPRÉSENTÉES SOUS FORME DE DIAGRAMME DE DENSITÉ (B). LE POINT CENTRAL INDIQUE LE MODE DE L'ESTIMATION, ET LES BOITES DES INTERVALLES DE CRÉDIBILITÉ À 50, 75 ET 90 %. LES INFORMATIONS ISSUES DU SITE DE S^{TE}-ANNE SONT REPRÉSENTÉES EN ORANGE, DE KÉRALIOU EN ROUGE, DE ROSCANVEL EN VERT, ET DU ROZ EN BLEU. LORSQU'ILS SONT ANALYSÉS INDÉPENDAMMENT (C, D), LES INDIVIDUS ISSUS DES CAGES SONT REPRÉSENTÉS EN COULEURS SOMBRES PAR DES TRIANGLES..... 168
- FIGURE 5.9 : COMPOSITION SAISONNIÈRE MOYENNE EN $\delta^{13}\text{C}$ ET $\delta^{15}\text{N}$ DES TISSUS DE *M. VARIA* ET DES SOURCES ASSOCIÉES SUR CHAQUE SITE D'ÉTUDE. POUR CHAQUE SAISON, LES VALEURS DE $\delta^{13}\text{C}$ ET DE $\delta^{15}\text{N}$ DES MUSCLES ADDUCTEURS ET DES GLANDES DIGESTIVES SONT AFFICHÉES, AINSI QUE LES VALEURS DES SOURCES ET DES GLANDES DIGESTIVES DE LA SAISON PRÉCÉDENTE. UN TAUX DE FRACTIONNEMENT ISOTOPIQUE DE 1,9 ‰ POUR LE CARBONE (LEFEBVRE AND DUBOIS, 2016) ET DE 2,5 ‰ POUR L'AZOTE (ZANDEN AND RASMUSSEN, 2001) ONT ÉTÉ APPLIQUÉS AUX SOURCES DE NOURRITURE..... 170
- FIGURE 6.1 : ABONDANCE DE LA DIATOMÉE PHYTOPLANCTONIQUE *CERATAULINA PELAGICA* ($\text{LOG}_{10}(\text{CELL L}^{-1})$) DANS LA COLONNE D'EAU EN RADE DE BREST, SUR LE SITE DE LA POINTE DU CHÂTEAU, DE 2009 À 2023. LES DÉNOMBREMENTS ONT ÉTÉ EFFECTUÉS EN MICROSCOPIE DANS LE CADRE D'UN SUIVI ASSURÉ PAR LE LABORATOIRE PELAGOS (IFREMER/DYNECO) (SOURISSEAU ET AL., 2024)..... 190
- FIGURE 6.2 : DISTRIBUTION DE *MIMACHLAMYS VARIA* ET *MARTHASTERIAS GLACIALIS* EN RADE DE BREST, EN 2021 (PROJET MASCoET, D'APRÈS LUCAS PINSIVY, UBO/IUEM/LEMAR..... 195

FIGURE 6.3 : ATTRAITS NATURELS (HUÎTRE PLATE *OSTREA EDULIS*, ©STÉPHANE POUVREAU/IFREMER ; A) ET ARTIFICIELS (ÉCOBLOCS, PROJET MASCOET ©MATTHIAS HUBER/IFREMER ; B) POUR LA FIXATION DE *M. VARIA* ET SA PROTECTION CONTRE LES PRÉDATEURS..... 197

LISTE DES TABLES

TABLE 1.1 : ÉVOLUTION DE LA PRODUCTION DE PÉTONCLE NOIR (<i>MIMACHLAMYS VARIA</i>) EN RADE DE BREST, D'APRÈS MERRIEN (1989) DANS DAO ET CAISEY (1992).	32
TABLE 2.1: SAMPLING DESIGN OF THE TWO MONITORINGS REALIZED IN THIS STUDY.	55
TABLE 2.2: ORIGINAL AND SEASONAL (SOMERS, 1988) VON BERTALANFFY GROWTH MODELS (VBGM) PARAMETERS (GROWTH COEFFICIENT K IN YEAR ⁻¹ , ASYMPTOTIC HEIGHT L_{∞} IN MM, THEORETICAL AGE OF AN ANIMAL AT A HEIGHT EQUAL TO ZERO T_0 IN YEAR, GROWTH CONSTANT C , SEASONAL TRANSITION AT AGE T_S) ESTIMATED FROM SHELL HEIGHT DATA FOR EACH REARING SYSTEM AND MONITORING SITE FOR TWO <i>M. VARIA</i> COHORTS IN THE BAY OF BREST. THE TL_{40} INDICATES THE TIME TO REACH A 40 MM SHELL HEIGHT.	65
TABLE 2.3: ALLOMETRIC RELATIONSHIPS BETWEEN SHELL WEIGHT ($SHELL_{DW}$), TOTAL SOFT TISSUES WEIGHT ($TSTAF_{DW}$) AND SHELL HEIGHT (L) FOR EACH REARING SYSTEM AND MONITORING SITE FOR TWO <i>M. VARIA</i> COHORTS. N IS THE SAMPLE SIZE, AND R^2 THE COEFFICIENT OF DETERMINATION. L IS IN MM, $SHELL_{DW}$ IN G AND $TSTAF_{DW}$ IN MG. REGRESSION CURVES ARE SHOWN IN APPENDIX E).	66
TABLE 2.4: AVERAGE SHELL HEIGHT OF FREE-LIVING JUVENILES, FEMALES AND MALES AT EACH SITE FOR EACH SPAWNING SEASON STUDIED (MEAN \pm SD). THE PROPORTION OF EACH GROUP COHORT IS ALSO INDICATED (%). A COMPARISON OF SHELL HEIGHT BETWEEN MALES AND FEMALES FOR EACH SAMPLE POOL WAS CONDUCTED USING A MANN-WHITNEY TEST. INFORMATION ABOUT THE TOTAL SAMPLES FROM THE YEAR 2021 AND THE TWO YEARS OF MONITORING INCLUDE SAMPLES FROM S^{TE} ANNE, BEFORE THE SEEDING. N IS THE SAMPLE SIZE.	69
TABLE 2.5: LINEAR-MIXED MODEL COEFFICIENTS HIGHLIGHTING EFFECTS OF PREDICTORS ON RESPONSE VARIABLES. RESPONSE VARIABLES ARE CONDITION INDEX (CI) FOR THE FIRST MODEL, AND GONADO-SOMATIC INDEX (GSI) FOR THE SECOND ONE. FOR BOTH MODELS, PREDICTORS ARE THE ENVIRONMENTAL PARAMETERS: MEAN AND STANDARD DEVIATION TEMPERATURE, MEAN CHL-A CONCENTRATION, AND MEAN TURBIDITY.	73
TABLE 2.6: ORIGINAL VON BERTALANFFY GROWTH MODEL (VBGM) PARAMETERS (K , L_{∞} , T_0) AND GROWTH PERFORMANCE INDEX (Φ') FITTED FROM <i>M. VARIA</i> GROWTH SHELL HEIGHT DATA, AFTER CONAN & SHAFEE (1978), BURNEL (1995), PRATO ET AL. (2020) AND THIS STUDY.	74
TABLE 3.1: SAMPLING SCHEDULE: SAMPLING DATES AND DURATION OF THE EXPERIMENT SINCE THE BEGINNING OF STARVATION (T_0). AT EACH SAMPLING DATE, 30 INDIVIDUALS FROM EACH BATCH WERE COLLECTED. WHEN INDIVIDUALS COULD NOT BE PROCESSED FRESH THE SAMPLING DAY, THEY WERE DEEP-FROZEN AT $-80^{\circ}C$ AND FURTHER PROCESSED AFTER THAWING AT $6^{\circ}C$	101
TABLE 3.2: SOFT TISSUE ENERGETIC CONTENT (MEAN \pm SD) DURING THE 84-DAY EXPERIMENTAL PERIOD OF SMALL AND LARGE INDIVIDUALS BATCHES ($n = 30$). THE PERCENTAGE CORRESPOND TO ENERGY CONTENT LOSS PROPORTION IN EACH COMPARTMENT SEPARATELY SINCE THE BEGINNING OF THE EXPERIMENT, AT DAY 7. LETTERS INDICATE STATISTICAL DIFFERENCES BETWEEN SAMPLING FOR EACH COMPARTMENT SEPARATELY, ASSESSED BY A ONE-WAY ANOVA (p -VALUE $< 2E-16$) AND TUCKEY POST-HOC TEST (p -VALUE < 0.05) FOR SMALL BATCH, AND BY A KRUSKAL-WALLIS (p -VALUE $< 2E-16$) AND WILCOXON POST-HOC TEST (p -VALUE < 0.05) FOR LARGE BATCH. THE DISTRIBUTION OF SAMPLES SHARING THE SAME LETTER IS NOT STATISTICALLY DIFFERENT.	107
TABLE 3.3: ESTIMATED BREAKPOINTS USING A SEGMENTED LINEAR REGRESSION FOR THE LARGE AND SMALL INDIVIDUALS BATCHES ($R^2 > 0.99$ FOR BOTH BATCHES). THE TIME REQUIRED FOR HALF OF A POPULATION TO SUCCUMB TO STARVATION LT_{50} (LINDSTEDT AND BOYCE, 1985) WAS ESTIMATED USING THE 2 ND PHASE LINEAR REGRESSION AS THE DAY WHEN THE SURVIVAL PERCENTAGE FALLS BELOW THE 50 % THRESHOLD. THE STARS INDICATE THE SIGNIFICANT LEVEL: ** p -VALUE < 0.01 , *** p -VALUE < 0.001	108
TABLE 4.1: SYMBOLS AND EQUATIONS FOR THE VARIABLES OF <i>M. VARIA</i> ENERGY BUDGET MODEL. AS ADULTS ONLY WERE CONSIDERED IN THIS STUDY, SURFACE SPECIFIC MAXIMUM ASSIMILATION RATE AND ENERGY CONDUCTANCE ARE GIVEN AFTER METAMORPHOSIS, WITH AN ACCELERATION FACTOR VALUE OF 1.94.	121
TABLE 4.2: ESTIMATION OF THE INITIAL STATE VARIABLES VALUES USED FOR SIMULATIONS. VALUES VARY AMONG INDIVIDUALS ACCORDING TO THEIR INITIAL SHELL HEIGHT (L_{ini}) AND INITIAL DRY FLESH MASS (W_i). ONLY ADULTS WERE CONSIDERED IN THIS STUDY.	125
TABLE 4.3: EQUATIONS ALLOWING TO COMPUTE PHYSICAL SHELL HEIGHT L_{obs} , DRY WEIGHT W_{obs} , GSI FROM STRUCTURAL BODY VOLUME V , NON-ALLOCATED RESERVES E AND RESERVES ALLOCATED TO REPRODUCTION ER . FOR SYMBOL SIGNIFICATION, SEE TABLE 4.4.	125

TABLE 4.4: LIST OF THE M. VARIA ABJ DEB PARAMETER SET. ALL RATES ARE PROVIDED AT $T_1 = 20^\circ\text{C}$ ($= 293.15\text{ K}$). SURFACE SPECIFIC MAXIMUM ASSIMILATION RATE AND ENERGY CONDUCTANCE ARE GIVEN AFTER METAMORPHOSIS, WITH AN ACCELERATION FACTOR OF 1.94..... 128

TABLE 4.5: LIFE-CYCLE DATA USED TO ESTIMATE THE MODEL PARAMETERS, USING THE ESTIMATION CRITERION (ADD MY PET PROCEDURE). PREDICTED VALUES ARE ALSO INDICATED. RELATIVE ERROR (RE WAS CALCULATED FOR EACH DATA BETWEEN VALUE AND PREDICTED VALUE. DATA WERE OBTAINED FROM THIS STUDY, OR FROM TINDUFF HATCHERY (*). REFERENCE TEMPERATURE WAS 20°C 128

1 INTRODUCTION GÉNÉRALE

1.1 CONTEXTE GÉNÉRAL ET PROBLÉMATIQUE SOCIO-ÉCONOMIQUE

1.1.1 LA PÊCHE COQUILLÈRE EN FRANCE

La France est un pays majeur sur le marché des pêches et de l'aquaculture internationale et européen. En 2020, sa production totale représentait 14 % de la production européenne (0,7 % de la production mondiale), soit 64 900 tonnes, dont les deux tiers sont issus de la pêche (FranceAgriMer, 2023). Outre l'importance économique de la filière pêche française, ce secteur représente également de nombreux emplois, en termes de marins embarqués sur les navires français (12 407 emplois en 2020), ainsi que dans les métiers de la vente, du mareyage et de la transformation des produits de la pêche (environ 30 000 emplois en 2016 ; FranceAgriMer, 2023). Parmi les espèces cibles de la pêche, la coquille St-Jacques, *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758), est l'espèce la plus vendue en 2022, avec 27 028 t déclarées en halles à marées par les bateaux français, représentant de fait l'espèce dont la valeur des ventes a été la plus importante (76 004 milliers d'euros ; FranceAgriMer, 2023, Figure 1.1). Elle est la 5^{ème} espèce pêchée la plus exportée en 2022 (FranceAgriMer, 2023).

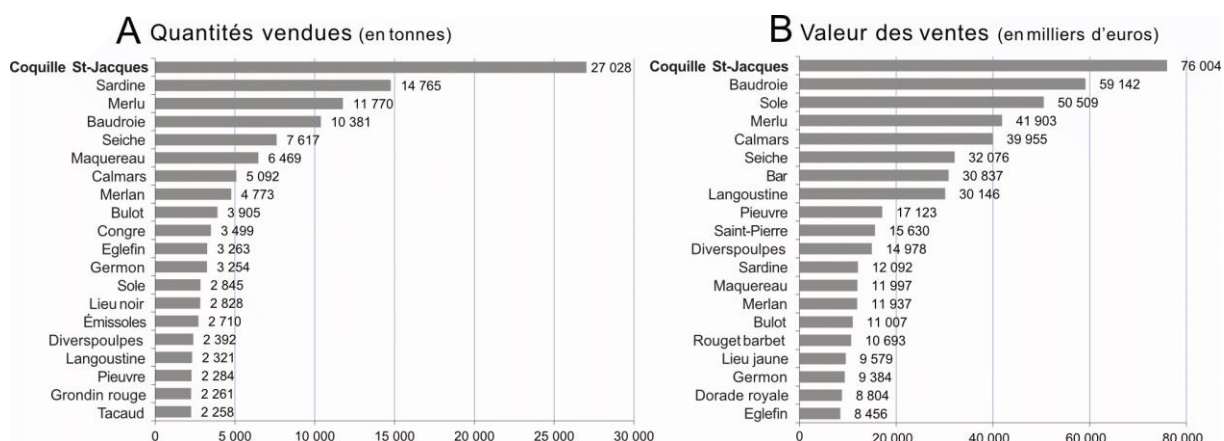


Figure 1.1 : Principales espèces déclarées en halles à marée par les bateaux français en 2022 (FranceAgriMer, 2023)

Si la production européenne d'huîtres, de moules, et dans une moindre mesure de palourde via l'aquaculture ou la pêche reste l'exploitation principale des bivalves en Europe (Gouletquer et Heral, 1997), l'intérêt commercial pour la coquille Saint-Jacques ou les pectinidés en général s'est accru ces dernières années (Manthey-Karl et al., 2015 ; Bostock et al., 2016). De nombreuses espèces de pectinidés ont été identifiées en Europe, et cinq d'entre elles ont une importance économique du fait de leur exploitation par les pêcheries côtières : *Pecten maximus* (L.), *Aequipecten opercularis* (L.), *Chlamys islandica* (Müller), *Pecten jacobaeus* (L.) et *Mimachlamys varia* (L.) (Duncan et al., 2016). La France est le principal marché européen de pectinidés et également le plus grand producteur, à travers l'exploitation de la coquille Saint-Jacques, mais également de manière sporadique du pétoncle blanc, et du pétoncle noir (Duncan et al., 2016). Actuellement, les principaux gisements

français de coquilles Saint-Jacques sont situés dans la Manche en Baie de Seine et en Baie de Saint-Brieuc ainsi que dans les zones hauturières de la Manche orientale, représentant plus de 95 % des débarquements français. En Atlantique, des gisements plus modestes sont également exploités dans les pertuis Charentais (gisement le plus au sud des côtes françaises), et dans une moindre mesure en Rade de Brest (Duncan et al., 2016).

Depuis les années 70, de nombreux programmes de recherche portant sur les trois principales espèces françaises ont été développés autour d'un objectif de valorisation des gisements de pectinidés exploités par la pêche (Dao et Caisey, 1992 ; Duncan et al., 2016). Ces programmes cherchent notamment à répondre à des questions liées aux capacités de recrutement de ces espèces et au développement de la zootechnie permettant de produire et de semer des naissain à partir d'écloseries (Dao et Caisey, 1992). Ils ont abouti à la mise en place de stratégies de gestion raisonnées des pêches. La mise en œuvre d'un soutien des stocks via le semis de naissains issus d'écloserie ou de rotation des zones exploitées permet aujourd'hui un maintien des stocks dans certains sites de pêche. Par exemple, les débarquements de *P. maximus*, en Rade de Brest proviennent à parts égales des populations naturelles et d'écloserie, et se sont stabilisés autour de 300 t par an (Dao et Caisey, 1992 ; Dao et al., 1996, 1999 ; Alban et Boncoeur, 2008 ; Fleury, 2009 ; Duncan et al., 2016). En Baie de Seine, la mise en place de zones de jachère impliquant des restrictions de pêche depuis 2016 a également montré des résultats très positifs (Foucher et al., 2010 ; Foucher et Varenne, 2021).

1.1.2 UNE LIMITATION À L'EXPLOITATION : LES EFFLORESCENCES TOXIQUES

Cependant depuis le début des années 2000, la côte Manche-Atlantique (en particulier la Baie de Seine, la Rade de Brest et la Bretagne Sud) fait face à des efflorescences récurrentes de *Pseudonitzschia* (Klein et al., 2010). Dans certaines conditions, ces diatomées peuvent produire de l'acide domoïque, neurotoxine amnésiante, responsable de l'*Amnesic Shellfish Poisoning* (ASP) (Amzil et al., 2001 ; Nezan et al., 2006 ; Lelong et al., 2012 ; Trainer et al., 2012 ; Husson et al., 2016 ; Thorel et al., 2017 ; Bates et al., 2018 ; Belin et al., 2021). L'acide domoïque peut s'accumuler de manière importante dans les tissus des bivalves filtreurs. En France, la première détection d'acide domoïque dans la colonne d'eau associée à la présence de *Pseudo-nitzschia*, ainsi que dans les tissus de bivalves filtreurs a eu lieu en 1998 (Amzil et al., 2001). La consommation de ces organismes est alors dangereuse pour la santé humaine, entraînant des conséquences sévères pouvant aller jusqu'à la mort (Bates et al., 1989 ; Visciano et al., 2016). Face à la présence de toxine dans le milieu, tous les organismes filtreurs n'ont pas les mêmes risques de contamination, ni les mêmes temps de dépuración. Comparée aux autres bivalves, la coquille Saint-Jacques a la particularité de décontaminer très lentement (Blanco et al., 2002, 2006 ; Nezan et al., 2006 ; Sauvey et al.,

2021). Lors d'épisodes d'efflorescences toxiques (ou HAB, *Harmfull Algae Bloom*) à *Pseudo-nitzschia*, les pêcheries de coquilles Saint-Jacques peuvent alors subir des fermetures totales ou partielles pouvant s'étaler sur de très longues périodes, de plusieurs mois à plus d'une année en cas d'efflorescences successives (Blanco et al., 2002 ; Doucette et al., 2006). Les conséquences socio-économiques sur la filière sont alors très préoccupantes.

1.1.3 LE PÉTONCLE NOIR, UNE ALTERNATIVE POSSIBLE ?

Lors d'évènements d'efflorescences toxiques à *Pseudo-nitzschia*, une possibilité pour la filière pêche est alors de se reporter sur d'autres espèces moins contaminées ou ayant des temps de déuration plus rapides. C'est notamment le cas du pétoncle noir, présent dans des habitats proches de ceux de *P. maximus*. En effet, il n'a pas encore été montré à ce jour de seuils de toxicités dépassant les seuils réglementaires dans les tissus de ce pectinidé, même quelques jours à quelques semaines après des efflorescences toxiques. Il présente également l'avantage, sur les zones de pêche à la coquille Saint-Jacques, d'avoir été une espèce historiquement pêchée, en tant que pêcherie ciblée ou accessoire (Duncan et al., 2016). Enfin, les outils de pêche pour ces deux espèces sont très proches (drague à dent pour *P. maximus*, et sans dent pour *M. varia*), et les navires coquilliers peuvent pêcher l'une ou l'autre espèce sans devoir changer d'armement.

Cependant, depuis les années 70, un fort déclin des populations de pétoncle noir sur les côtes françaises est observé. Les tonnages débarqués en criée sont faibles, de l'ordre de 100 à 150 tonnes par an entre 2008 et 2013 (Cépralmar, 2013). En Rade de Brest, le pétoncle noir a été une espèce ciblée fortement par la pêche, donnant lieu au fil des années à l'évolution des réglementations. Le nombre de licences de pêche octroyées a été limité (110 licences dans les années 80), ainsi que l'effort de pêche concernant la durée des campagnes, et le nombre de jours et d'heures autorisées (Dao et Caisey, 1992). Malgré ces mesures, un fort déclin des populations de *M. varia* a été observé (Table 1.1, Figure 1.2). L'effondrement a été considérable avec des débarquements passant de 700 tonnes par an dans les années 1970, à moins de 400 tonnes en 1986 et à moins de 20 tonnes en 2011 (Cépralmar, 2013), entraînant une raréfaction des gisements sauvages, et une fermeture totale des pêches à partir de 2018. Cette chute des stocks est d'autant plus considérable que les pêcheries de *M. varia* se concentraient alors sur deux zones en France : l'Est de la Rade de Brest, et les pertuis Charentais, proche de la Rochelle (Duncan et al., 2016).

Table 1.1 : Évolution de la production de pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en rade de Brest, d'après Merrien (1989) dans Dao et Caisey (1992).

Saison de pêche	Production (tonnes)	Saison de pêche	Production (tonnes)
1976-77	540	1984-85	326
1977-78	414	1985-86	402
1978-79	532	1986-87	386
1979-80	500	1987-88	169
1980-81	363	1988-89	157
1981-82	201	1989-90	125
1982-83	262	1990-91	115
1983-84	334		

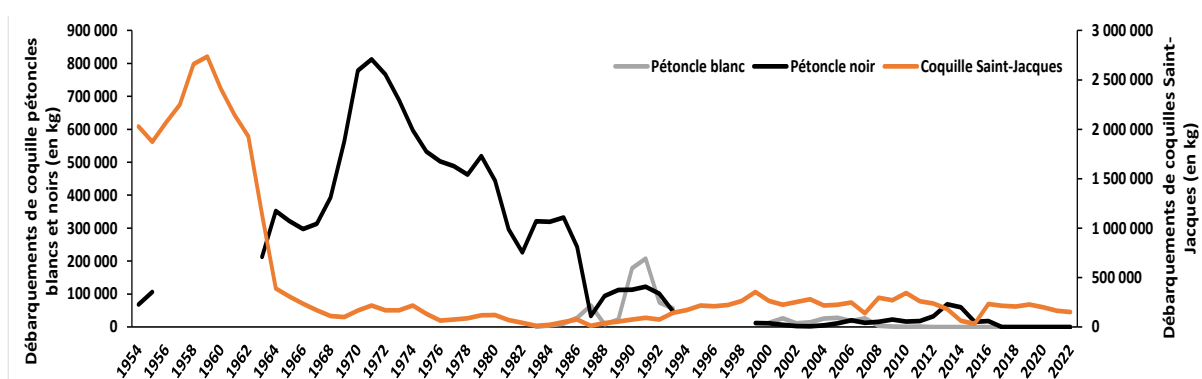


Figure 1.2 : Evolution des débarquements de pectinidés exploités en Rade de Brest de 1954 à 2022 : le pétoncle blanc en gris, le pétoncle noir en noir, et la coquille Saint-Jacques en orange. D'après Quentin Villetorte, Projet MaSCoET.

Ces chutes de stock peuvent être imputées à une pêche trop intensive au regard des ressources, mais également à la destruction de son habitat naturel. L'effet du dragage sur les zones exploitées a pu avoir pour conséquence la suppression des cachettes et des supports lui permettant une vie fixée à l'abri des prédateurs (Pouvreau et al., 2016). La disparition des huîtres plates, dont les récifs étaient historiquement présents en Rade de Brest, représente également une perte importante de support, aussi bien pour la fixation des larves que pour la survie des adultes (Pouvreau et al., 2016).

Afin de pouvoir envisager dans un futur proche le renouvellement et le maintien d'un stock pouvant soutenir cette pêcherie alternative, il est essentiel d'apporter des connaissances sur l'écologie de l'espèce. Bien que *M. varia* ait été étudié en Rade de Brest avant les années 90 (Conan et Shafee, 1978a ; Shafee, 1980 ; Shafee et Lucas, 1980 ; Shafee, 1981, 1982 ; Shafee et Conan, 1984 ; Dao et al., 1985), et plus récemment dans d'autres zones géographiques (Antolović et Antolović, 2012 ; Iglesias et al., 2012 ; Tsotsios et al., 2016 ; Rathman et al., 2017 ; Ory et al., 2019 ; Breitwieser et al., 2020 ; Prato et al., 2020 ; Zorita et

al., 2023), il est essentiel, compte tenu de la chute du stock, de mieux comprendre son écologie dans le contexte actuel.

1.1.4 MAINTENIR LE STOCK DE COQUILLAGES EN LIEN AVEC LES EFFLORESCENCES TOXIQUES : LE PROJET MASCoET

Dans ce contexte, le Projet MaSCoET (Maintien du Stock de Coquillages en lien avec les Efflorescences Toxiques) a vu le jour en 2019, avec pour objectif d'acquérir des connaissances scientifiques permettant de mieux comprendre, et ainsi mieux gérer l'occurrence des blooms toxiques à *Pseudo-nitzschia*, et leur conséquence sur la filière pêche. Piloté par l'Ifremer, il implique une grande diversité de partenaires : l'Université de Bretagne Occidentale (UBO, IUEM, LEMAR), sept comités des pêches (Atlantique, Manche, Mer du Nord), les SAGEs de l'Aulne et de l'Elorn, ainsi que l'écloserie du Tinduff. Ses axes de recherche visent à acquérir un ensemble de connaissances scientifiques lié (1) au déterminisme d'apparition des blooms toxiques à *Pseudo-nitzschia* et de la toxicité associée, (2) aux processus de contamination et décontamination en acide domoïque chez la coquille Saint-Jacques et le pétoncle noir, et (3) aux performances biologiques et à la dynamique de population du pétoncle noir en relation avec la qualité de son habitat. L'objectif final du projet (4) est de proposer des outils d'aide à la gestion des pêcheries de coquillages à l'échelle nationale. Le site atelier principal du projet est la Rade de Brest, qui constitue un exemple typique d'un écosystème côtier fortement exploité pour ses coquillages mais soumis à de multiples contraintes environnementales. Les connaissances acquises dans le cadre du projet notamment en Rade de Brest, ont pour vocation d'être transférable à l'échelle nationale sur les zones littorales touchées par la problématique de HAB à *Pseudo-nitzschia*.

Cette thèse s'intègre donc dans l'axe 3 du projet MaSCoET, « Évolution des stocks de la coquille Saint-Jacques et du pétoncle noir, écologie et dynamique de population du pétoncle noir ». Elle vise à acquérir des connaissances sur l'écologie et la dynamique de croissance et de reproduction du pétoncle noir, pour accéder à sa dynamique de population. Ce socle de connaissance devrait être utile *in fine* au développement d'outils de gestion de l'espèce, et à un maintien durable de son stock. Site historique de pêcherie au pétoncle noir, et site pilote du projet MaSCoET, ce travail de thèse se concentrera sur les compétences de l'espèce en Rade de Brest.

1.2 L'ESPÈCE D'INTÉRÊT, *MIMACHLAMYS VARIA* (LINNAEUS, 1758) ET LA RADE DE BREST

1.2.1 DISTRIBUTION ET ÉCOLOGIE

Mimachlamys varia (Linnaeus, 1758) est un petit mollusque bivalve de la famille des pectinidés présent sur les côtes atlantiques nord-est (Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Duncan et al., 2016). Il est rencontré de la Norvège jusqu'en Afrique de l'Ouest, ainsi qu'en Méditerranée, sur les côtes européennes et africaines (Alf et al., 2020). Il a également été observé au Sénégal, qui serait sa limite sud de répartition (Tebble, 1966). Espèce benthique côtière, il peut être retrouvé depuis la zone intertidale basse, jusqu'à des profondeurs dépassant 80 m (Duncan et al., 2016). Il est cependant principalement distribué sur des zones de 0 à 20 m de profondeur (Latrouite, 1979 ; Letaconnoux et Audouin, 1956), et sur les zones inférieures de l'estran (Ory et al., 2019). En Rade de Brest, le pétoncle noir occupe préférentiellement les zones estuariennes et peu profondes du sud de la rade (Dao et Caisey, 1992). Les fonds de maërl, le sable vaseux parsemé de pierres ou de coquillages et les fonds rocheux présentant des anfractuosités sont ses habitats préférentiels (Duncan et al., 2016 ; Perodou et Latrouite, 1981). Le pétoncle noir vit principalement sur supports fixes et durs tels que coquillages, pierres, blocs ou parois rocheuses sur lesquels il se fixe grâce à son byssus (Duncan et al., 2016 ; Latrouite, 1979), ces habitats lui procurant une protection contre les prédateurs. Il est notamment retrouvé fixé sur des bancs de moules (Jones, 1951), des nacres (Iannucci et al., 2023) ou des récifs d'huître (Forester, 1979 ; Pouvreau et al., 2016). Cependant, il peut également être observé sous forme libre (*e.g.* en dehors d'un abri) en association avec des éponges épi-biontiques, qui semblent également lui assurer une défense contre la prédation par les étoiles de mer (Forester, 1979). Ses prédateurs sont en effet diversifiés, les principaux étant des étoiles de mer (sur les larves et les adultes), des poissons (sparidés), ainsi que des crustacés (Pouvreau et al., 2016).

Peu d'informations sont aujourd'hui disponibles concernant son écophysio­logie et son écologie trophique. Organisme filtreur et consommateur primaire, Grall et al. (2006), Maloy et al. (2009), Marchais (2014), et Androuin (2018), ont mis en évidence une stratégie de nutrition de type généraliste, tant en terme de taille que de types de cellules. Certaines sources alimentaires préférentielles ont ainsi été mises en évidence, comme des diatomées, des dinoflagellés, et des fragments d'algues vertes grâce à l'analyse des isotopes stables et des acide gras (Androuin, 2018). La présence des diatomées ainsi que de dinoflagellés en tant que sources trophiques préférentielles est corroborée par des analyses de biologie moléculaire (PCR-DGGE ; Maloy et al., 2009). Différentes sources de nourriture semblent être accessibles à *M. varia*, d'origine phytoplanctonique (Grall et al., 2006 ; Maloy et al., 2009 ; Marchais, 2014 ; Androuin, 2018), mais également des cellules microphytobenthiques (Grall

et al., 2006 ; Marchais, 2014), ou des particules détritiques (Marchais, 2014), avec une préférence pour des cellules fraîches (Marchais, 2014).

1.2.2 ANATOMIE ET CYCLE DE VIE

Le pétoncle noir est caractérisé par une coquille à deux valves toutes deux bombées. Sa valve droite, sur laquelle repose le pétoncle sur le substrat, est légèrement moins convexe que la gauche (Dalmon, 1935). Une trentaine de côtes sont présentes, sur lesquelles des squamules, petites saillies épineuses, sont implantées (Figure 1.3). Les oreillettes sont très inégales. L'oreillette antérieure laissant passer le pied et le byssus afin de permettre la fixation et la locomotion du pétoncle (Figure 1.4) porte une ouverture denticulée plus large à sa base et est plus développée et évasée que l'oreillette postérieure (Dalmon, 1935 ; Letaconoux et Audouin, 1956). Ce petit pétoncle de 30 à 50 mm de hauteur (axe dorso-ventral, Figure 1.4) a la particularité de présenter des couleurs très diverses sur la partie externe de sa coquille, allant de beige au marron, du corail uni au marbré (Figure 1.3).

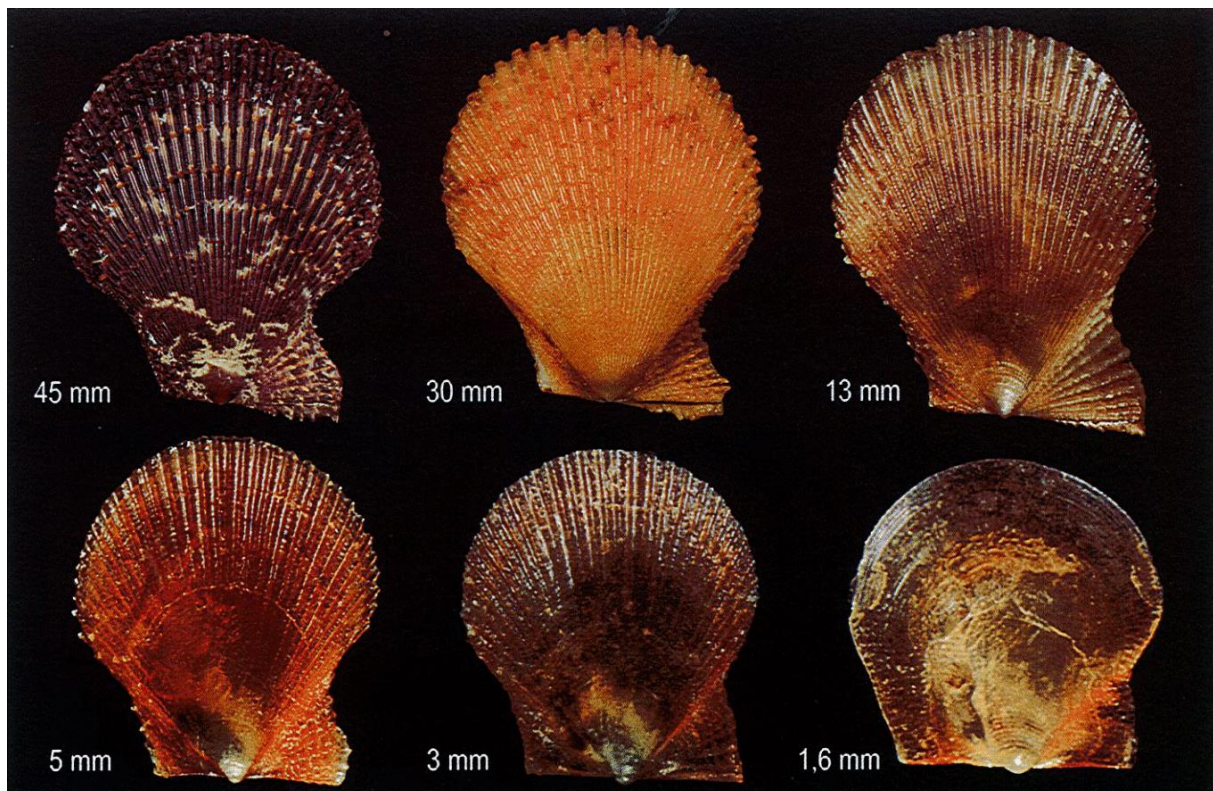


Figure 1.3 : Évolution et diversité de la coquille (valve gauche) de *M. varia* au cours de son cycle de vie (Scaperrotta et al., 2012).

Ses organes internes, regroupés dans la cavité palléale sont bien distincts, et la gonade bien individualisée est facilement observable, comme chez tous les pectinidés (Figure 1.4). Les organes palléaux impliqués dans la nutrition comprennent le manteau, les branchies, les palpes labiaux et les lèvres arborescentes (Beninger et Le Penneç, 2016). Son tractus digestif comprend ensuite la bouche située au centre des lèvres arborescentes, la glande digestive, la

masse viscérale imbriquée dans la gonade, puis l'intestin et l'anus (Figure 1.4 ; Dalmon, 1935 ; Sühnel et J. Lagreze-Squella, 2016).

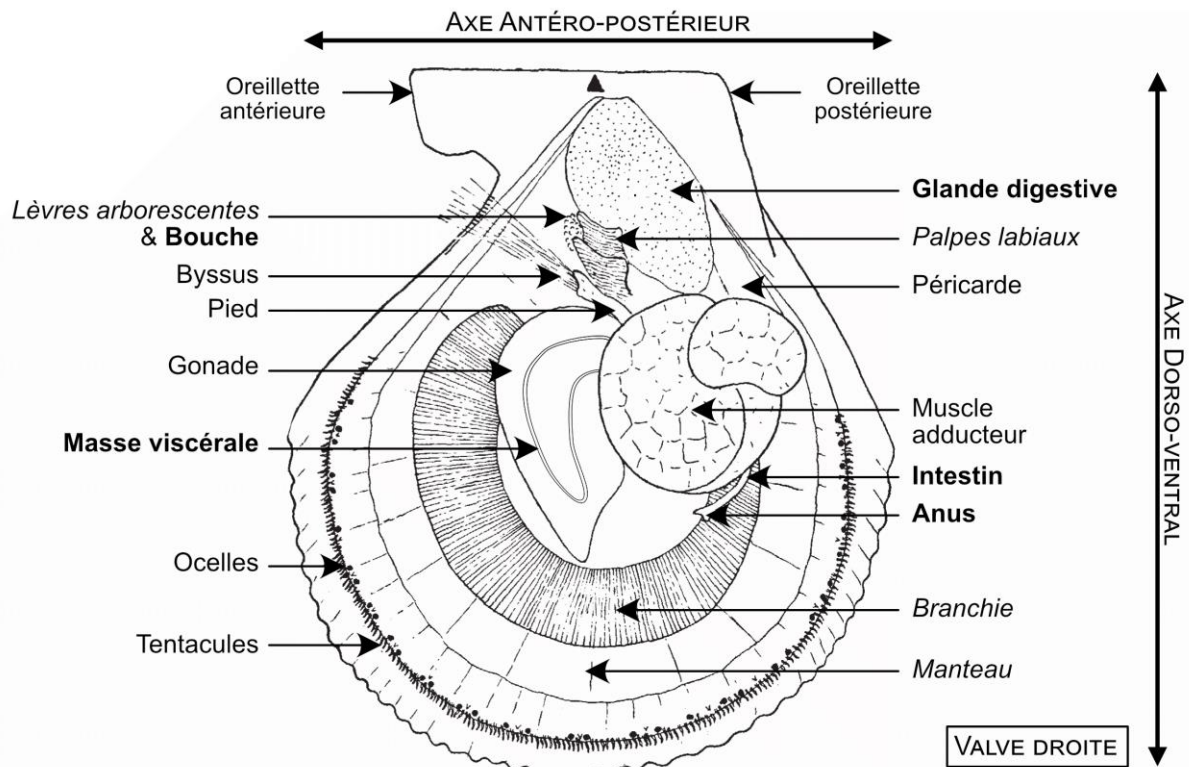


Figure 1.4 : Anatomie du pétoncle noir *Mimachlamys varia*, d'après Dalmon (1935). L'individu est représenté sans sa valve gauche, et la partie gauche du manteau et des branchies n'ont pas été représentées. Les organes indiqués en italique sont ceux impliqués dans les processus de nutrition, et ceux en gras sont ceux impliqués dans le tractus digestif.

Espèce à cycle de vie benthopélagique (Figure 1.5) la fécondation et le développement larvaire s'effectuent dans la colonne d'eau, jusqu'à la métamorphose qui coïncide avec sa fixation à 3 semaines (Latrouite, 1979). Après la métamorphose, *M. varia* adopte un mode de vie benthique pour la suite de son cycle de vie (phase juvénile et adulte). Durant cette phase benthique, malgré une préférence pour la vie fixée à un support comme évoqué précédemment, les individus sont capables lorsque c'est nécessaire (e.g. changer d'abri à cause d'une croissance importante, échapper à un prédateur ; Latrouite, 1979) de libérer leur byssus et de se déplacer par des mouvements valvaires saccadés (Dalmon, 1935). Durant sa première année de vie, le pétoncle noir présente une croissance importante, et est en général capable de se reproduire dès le printemps suivant sa naissance (soit à environ 1 an ; Dalmon, 1935). Son espérance de vie est de 4 à 5 ans (Dalmon, 1935), mais certains individus retrouvés en Irlande ou en Rade de Brest (Shafee et Conan, 1984) ont été estimés avoir plus de 8 ans.

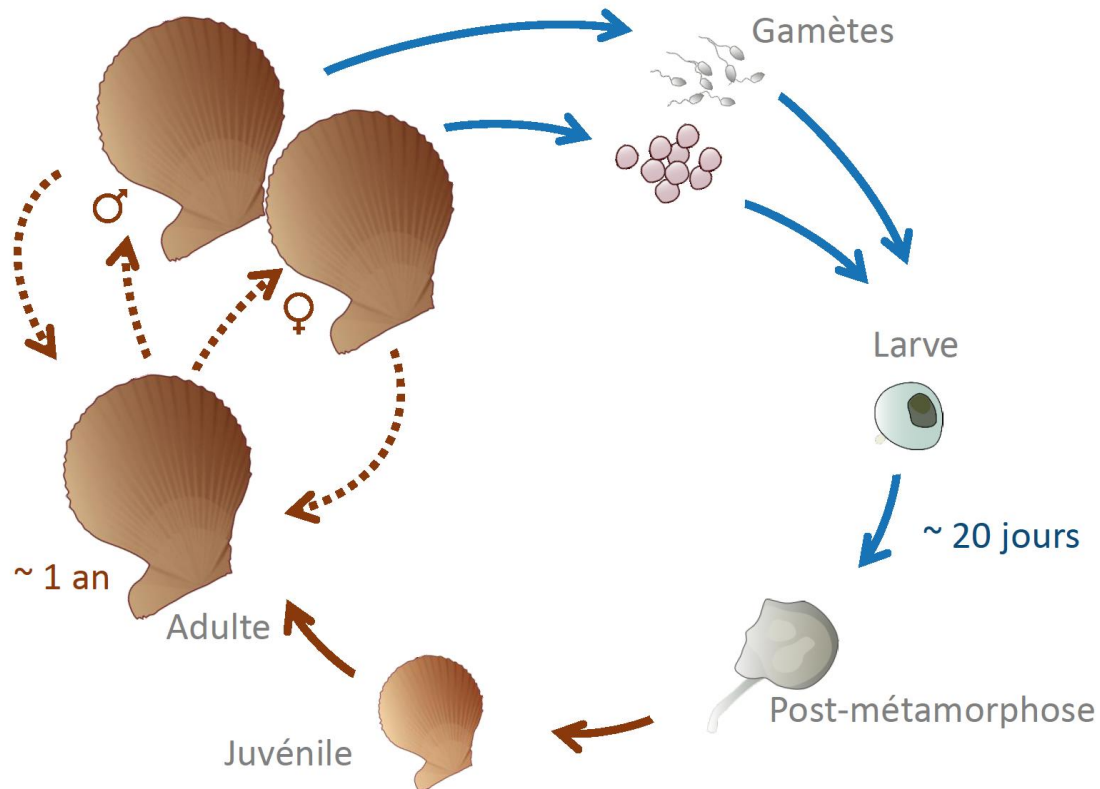


Figure 1.5 : Cycle de vie de *Mimachlamys varia*. Les flèches bleues représentent la phase pélagique du cycle de vie, et les flèches marron la phase benthique du cycle de vie. Les flèches pointillées indiquent l'alternance entre repos gonadique (individus ne présentant pas de type sexuel) et période de reproduction au cours du stade adulte, dont le sexe peut varier à chaque occurrence.

1.2.3 BIOLOGIE

À taille adulte, les individus mesurent entre 35 et 45 mm (hauteur de la coquille selon l'axe dorso-ventral, perpendiculairement à l'axe de la charnière ; Figure 1.4 ; Figure 1.6, A) excédant rarement 60 mm (Quigley, 2015). Sa croissance montre un cycle saisonnier : il apparaît très amaigri en hiver, avec un arrêt de croissance en taille, avant d'engraisser à nouveau et de réamorcer une croissance rapide en mars-avril, en conservant un bon état physiologique jusqu'à l'automne, malgré un second ralentissement de croissance en été (Figure 1.6, B ; Dalmon, 1935 ; Conan et Shafee, 1978 ; Shafee, 1980 ; Cancelo et al., 1992). En Rade de Brest dans les années 70 et 80, la taille commerciale de 40 mm est atteinte chez des individus de 2 à 3 ans (Conan et Shafee, 1978 ; Dao et Caisey, 1992). Comme chez de nombreuses espèces de bivalves, la croissance du pétoncle noir dépend du milieu environnant (Cancelo et al., 1992 ; Shafee, 1980). La disponibilité très forte en nourriture dans la colonne d'eau lors du premier bloom phytoplanctonique printanier, ainsi que l'augmentation rapide de la températures de l'eau, coïncident en effet avec les taux de croissance les plus importants observés au cours d'une année (Conan et Shafee, 1978 ; Shafee, 1980 ; Baron, 1988).

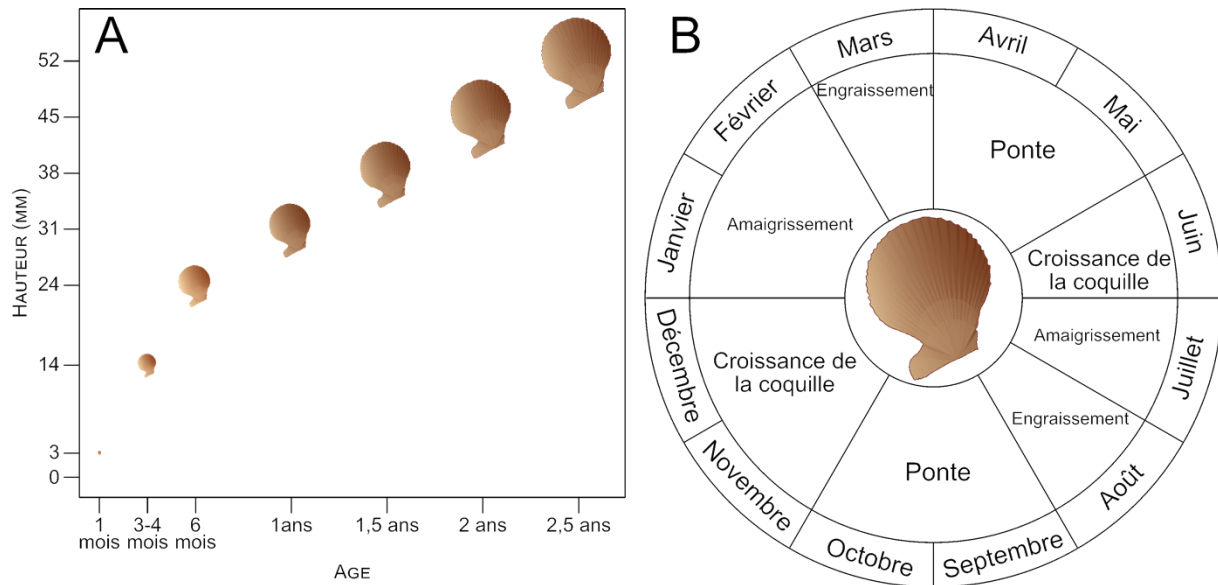


Figure 1.6 : (A) Croissance de *Mimachlamys varia* au cours de sa vie (hauteur de la coquille selon l'axe dorso-ventral), et (B) son cycle annuel de croissance et de reproduction, d'après Dalmon (1935).

Mimachlamys varia est décrite comme présentant une stratégie de reproduction intermédiaire entre opportuniste et conservative : elle est capable de tirer profit aussi bien de ressources exogènes qu'endogènes afin de mener à bien sa reproduction (Shafee, 1981 ; Iglesias et al., 2012). La gamétogenèse est initiée dès le mois de février (Lubet, 1959 ; Shafee, 1981). A partir de la fin du mois de mars, la maturation gonadique est observable avec une augmentation conséquente de la masse de la gonade qui précède la première ponte. La saison de reproduction s'étend alors du printemps (avril à juin) à la fin de l'été, avec deux principaux événements de ponte au début et à la fin de la saison (Figure 1.6, B ; Dalmon, 1935 ; Lubet, 1959 ; Reddiah, 1962 ; Shafee et Lucas, 1980 ; Perodou et Latrouite, 1981 ; Dao et al., 1985 ; Burnell, 1991 ; Iglesias et al., 2012 ; Dao et Caisey, 1992). Entre ces deux événements, une succession de rematurations et de pontes totales ou partielles, et synchrones ou asynchrones, peut avoir lieu. Le déclenchement de la première ponte semble être fortement conditionné par l'augmentation de la température de l'eau au printemps, dont le franchissement d'un certain seuil (de 12 à 16 °C selon les auteurs) provoquerait la ponte (Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lucas, 1965 ; Burnell, 1983 ; Iglesias et al., 2012). Son déclenchement semble également dépendre du stade de développement des gamètes : malgré des seuils environnementaux atteints, les gamètes ne pourraient être émises qu'une fois matures, la ponte pouvant dans le cas contraire être retardée (Iglesias et al., 2012). A partir de la fin-septembre, l'animal entre en repos gonadique : la gonade se résorbe, et un arrêt total des pontes est observé jusqu'à la saison suivante (Lubet, 1959).

Le déterminisme sexuel, bien que questionné par de nombreux auteurs, n'est encore pas réellement connu chez le pétoncle noir (Dalmon, 1935 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lubet, 1959 ; Lucas, 1965 ; Perodou et Latrouite, 1981 ; Burnell, 1995). Espèce hermaphrodite

successive, elle est communément décrite comme protandre, les individus acquérant d'abord la capacité à se reproduire en tant que mâle avant celle de se reproduire en tant que femelle (Dalmon, 1935 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lubet, 1959 ; Lucas, 1965 ; Perodou et Latrouite, 1981). Si la machinerie cellulaire semble posséder à tout moment lors de la période de repos gonadique la capacité à s'engager dans une spermatogénèse ou une gamétogénèse (Lubet, 1959), la quasi-totalité des individus présente un type sexuel mâle lors de la première saison de reproduction, et des changements de sexe peuvent ensuite avoir lieu au cours de leur vie. Près de 100 % des individus les plus petits se reproduisent en tant que mâle, et plus les individus sont grands (ou âgés), plus la prévalence de femelles est élevée (Dalmon, 1935 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lubet, 1959 ; Perodou et Latrouite, 1981). Peu d'informations sont disponibles concernant les compétences de nutrition, notamment les capacités de filtration ou de sélection des particules nutritives du pétoncle noir en particulier. *M. varia* fait néanmoins partie des deux seules espèces de pectinidés pour lesquelles la structure détaillée des palpes labiaux et des lèvres arborescentes a été reportée (Beninger et al., 1990 ; Beninger et al., 1990). Certaines généralités concernant le traitement des particules nutritives chez les pectinidés et le fonctionnement des organes associés peuvent cependant être considérées. Une analyse détaillée de Beninger et Le Pennec (2016) fait un vaste état des lieux sur ces mécanismes, dont les principaux éléments sont résumés ci-après. Les études réalisées à ce jour ont montré que, chez les pectinidés, toutes les structures palléales à l'exception du manteau (*i.e.* branchies, palpes labiaux, lèvres arborescentes), sont impliquées dans le traitement des particules. Les branchies ont un premier rôle de captage des particules et d'acheminement jusqu'aux palpes labiaux. C'est également dans les branchies qu'a lieu une première sélection qualitative des particules, qui sont incluses dans des filaments de mucus. Une sélection liée au spectre de taille de rétention y est également opérée. La plasticité des branchies permet l'admission de la majorité des particules en suspension, et des cellules de grandes tailles peuvent donc être ingérées. À l'inverse, la structure cellulaire des branchies ne permet pas une rétention importante des cellules de petites tailles, la limite inférieure de l'efficacité de rétention de l'ordre de 5 à 7 μm est donc relativement élevée par rapport à d'autres bivalves (Møhlenberg et Riisgård, 1978). Les branchies ont en outre une capacité importante de régulation du volume d'ingestion, en particulier en présence de grandes quantités de particules dans le milieu. Les palpes labiaux sont également impliqués dans les processus de régulation du volume d'ingestion et de sélection qualitative des particules ingérées, avec la production de pseudo-fèces lors de leur passage par ces deux organes. Les contributions relatives des branchies et des palpes labiaux à la régulation du volume d'ingestion et à la sélection qualitative ne sont pas clairement établies. Cependant, ces deux processus impliquent le rejet et l'acceptation des particules nutritives. Les particules destinées à être ingérées sont alors acheminées vers la bouche, et

celles destinées à être rejetées sont dirigées vers l'extérieur de la surface des palpes. Elles sont ensuite expulsées de la cavité palléale par l'adduction des valves sous forme de pseudo-fèces. Enfin, les lèvres arborescentes, étroitement liées aux palpes labiaux, auraient un rôle important dans la rétention des particules devant être assimilées. Elles les protègent de l'action des courants créés lors de l'expulsion des pseudo-fèces, et de leur dissociation avant ingestion.

1.2.4 LE SITE D'ÉTUDE : LA RADE DE BREST

La Rade de Brest est située à l'extrême ouest de la Bretagne (Finistère, France). C'est une baie semi-fermée couvrant une superficie de 180 km², dont la moitié correspond à des fonds de moins de 5 m de profondeur (Grall et Glémarec, 1997). Elle communique avec l'Océan Atlantique et avec la mer d'Iroise à son extrémité Ouest par un étroit Goulet (1,8 km de large et 40 m de profondeur). La baie abrite un écosystème côtier macrotidal avec des courants de marée pouvant atteindre 2,6 m s⁻¹, et un marnage pouvant atteindre 8 m (Delmas, 1981). Un tiers du volume de la rade est évacué en marée descendante mais la quasi-totalité de ce volume est réintroduit à chaque marée (Salomon et Breton, 1991). 3 à 4 % du volume d'eau de la rade sont échangés avec la mer d'Iroise lors de la pleine mer (Delmas, 1981). Elle est soumise à des apports d'eau douce importants venant de deux rivières, l'Aulne et l'Elorn, ainsi qu'à des mélanges rapides avec les eaux d'Atlantique à son embouchure (Salomon et Breton, 1991). Elle se divise en trois bassins principaux : le bassin Nord, influencé par l'Elorn, le bassin Sud, influencé par l'Aulne (et dans une moindre mesure par La Mignonne), et le centre de la Rade, sous influence du goulet et donc très océanique. Ces caractéristiques environnementales permettent la coexistence d'une grande diversité d'habitats benthiques (Guérin, 2004, Figure 1.7). Deux rivières sont principalement responsables des apports en eau douce de la Rade : l'Aulne dans le bassin Sud, et l'Élorn dans le bassin Nord (respectivement 80 % des apports avec un débit moyen de 24 m³ s⁻¹, et 20 % des apports d'eau douce, avec un débit moyen de 6 m³ s⁻¹ ; Troadec et Le Goff, 1997). Les apports des bassins versants venant de l'Aulne et de l'Elorn sont fortement enrichis en nutriments, notamment dus à l'agriculture intensive. Cependant le fort hydrodynamisme associé au régime macrotidal permet de limiter l'eutrophisation, et ainsi son impact sur les communautés phytoplanctonique et benthiques (Le Pape et al., 1996).

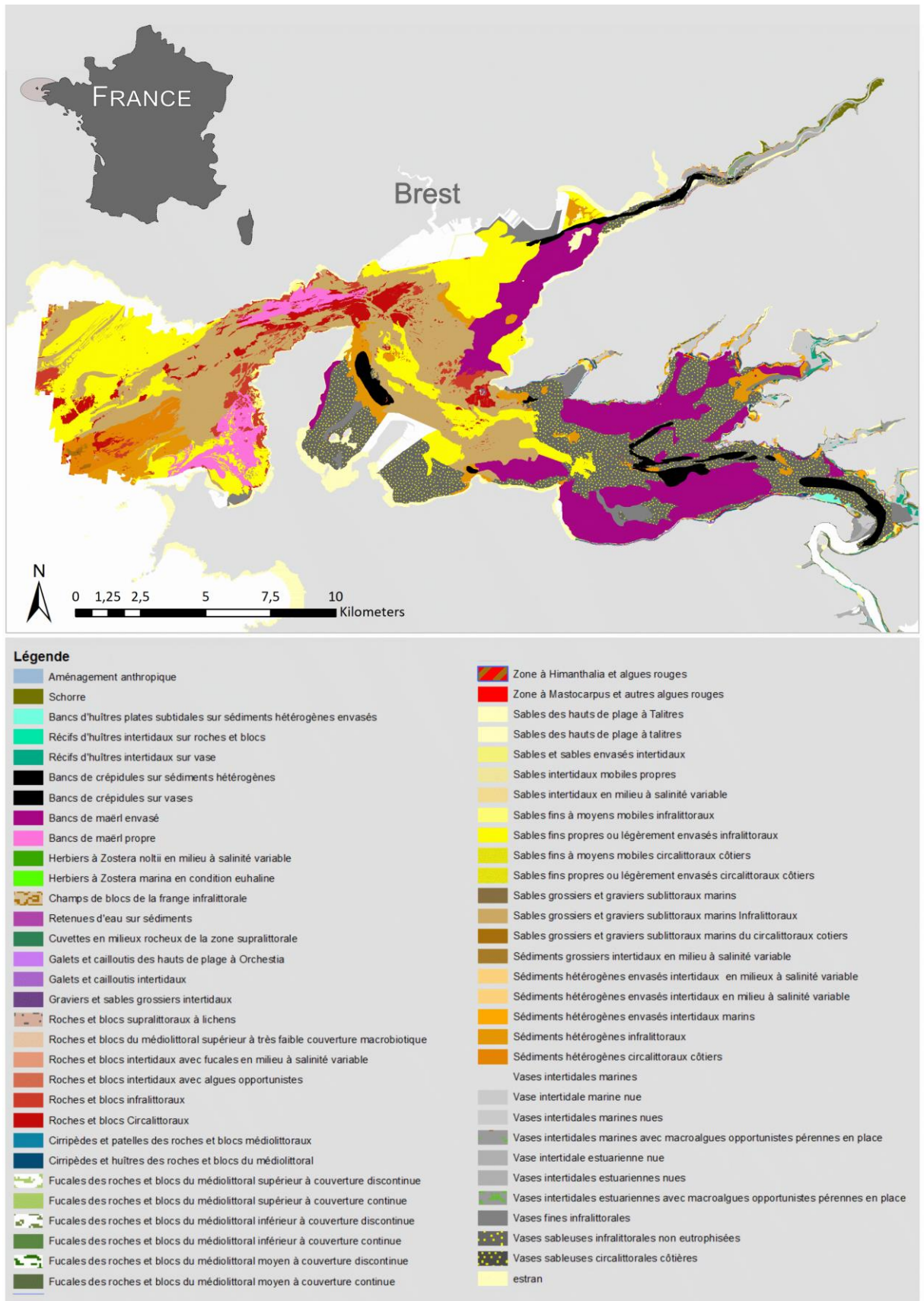


Figure 1.7 : Carte de synthèse des habitats benthiques côtiers des sites Natura 2000 de la Rade de Brest (Bajjouk et al., 2023)

1.3 OBJECTIFS DE LA THÈSE

Afin d'acquérir des connaissances fiables sur le pétoncle noir en Rade de Brest, notamment dans le contexte de raréfaction de cette ressource, il est important de d'actualiser et de compléter les études qui ont eu lieu sur cette zone il y a plus de trente ans (Conan et Shafee, 1978 ; Shafee, 1980 ; Shafee et Lucas, 1980 ; Shafee, 1981, 1982 ; Shafee et Conan, 1984 ; Dao et al., 1985 ; Dao et Caisey, 1992 ; Dao et al., 1996). Pour englober les différentes compétences biologiques pouvant soutenir des projets de redynamisation des stocks naturel, ou évaluer la faisabilité d'un soutient du stock par des semis d'écloserie, il est essentiel d'apporter des lumières concernant ses capacités de croissance, de reproduction, mais également concernant son écologie trophique. L'étude de tels traits ne peut être envisagée sans prendre en compte l'effet que l'environnement, biotique ou abiotique, peut avoir sur ceux-ci, d'autant plus pour une espèce marine ectotherme (Schmidt-Nielsen, 1997 ; Clarke, 2003). Les différentes études menées en Rade de Brest mais également le long de son aire de répartition (e.g. en Irlande, dans les pertuis de Charente Maritime, en Espagne, en Italie ou en Croatie) et donc dans des conditions environnementales variables montrent en effet des différences de croissance (Shafee, 1980 ; Bodoy et al., 1990 ; Cancelo et al., 1992 ; Dao et Caisey, 1992 ; Burnell, 1995 ; Rathman et al., 2017 ; Prato et al., 2020 ; Zorita et al., 2023) et de reproduction (Dalmon, 1935 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Shafee et Lucas, 1980 ; Perodou et Latrouite, 1981). Cependant, les interactions entre processus biologiques, mais également avec un environnement variable peuvent s'avérer complexes (Schmidt-Nielsen, 1997 ; Clarke, 2003). Au cours de ce travail de recherche, nous tenterons donc d'apporter des éléments de réponse aux questions suivantes :

- Quelles sont les performances de croissance, de reproduction et les capacités de survie de *M. varia* en Rade de Brest ?
- Comment la variabilité spatiale et temporelle des paramètres environnementaux impacte-t-elle ces processus biologiques ?
- Quels liens existe-t-il entre les sources trophiques et les traits de vie ?
- Comment quantifier et prédire ces traits biologiques et leurs interactions avec l'environnement ?

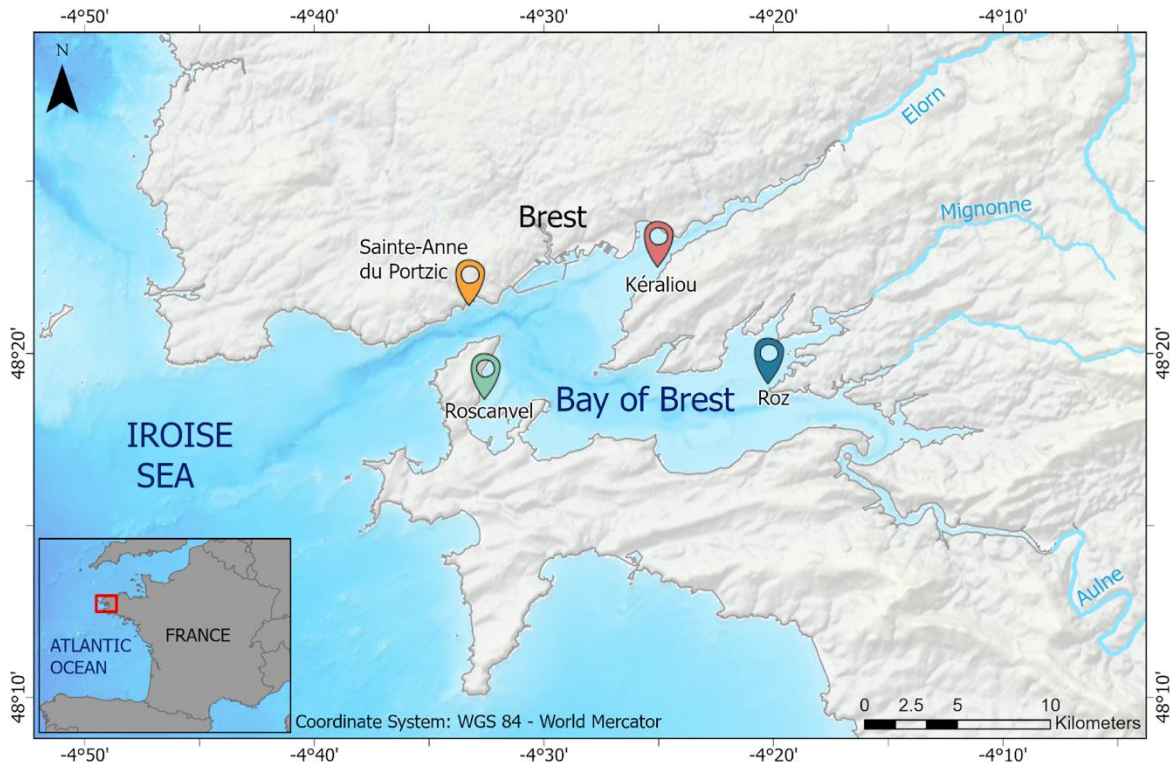
Pour répondre à ces enjeux scientifiques, une stratégie reposant sur trois piliers a donc été mise en œuvre durant cette thèse : le couplage d'observations de terrain, d'expérimentations sur le terrain et en laboratoire, et de modélisation.

1.3.1 LES TRAITS BIOLOGIQUES DE *M. VARIA* DANS L'ENVIRONNEMENT VARIABLE DE LA RADE DE BREST

CROISSANCE ET REPRODUCTION EN RADE DE BREST

Afin d'avoir accès aux traits biologiques actuels de *M. varia* dans la Rade de Brest, en prenant en compte la variabilité spatio-temporelle de son environnement trophique et abiotique, le travail développé ici repose en premier lieu sur la planification et la mise en œuvre d'un suivi *in-situ* du pétoncle en noir en Rade de Brest.

Trois sites de suivi ont donc été sélectionnés pour leur environnement contrasté, en termes d'influences physico-chimiques, mais également biotiques (Figure 1.8). Le premier site d'intérêt est situé dans la partie centrale de la Rade, sous une influence très océanique, dans la Baie de Roscanvel. Elle se caractérise par la présence d'un banc dense de maërl, très peu envasé. Les deux autres zones d'intérêt sont chacune sous l'influence d'un des principaux cours d'eau. Le banc de Kéraliou, dans le bassin Nord, est un gisement historique des pêcheries de pétoncle noir en rade, et est soumis à l'influence de l'Elorn. La troisième zone d'étude, dans le bassin Sud de la Rade, dans l'Anse du Roz, est un site sous l'influence de l'Aulne et de La Mignonne, où la population de pétoncle noir a été étudiée dans les années 80 (Dao et Caisey, 1992). Ces deux sites sont caractérisés par des bancs de maërils, de moindre importance à Kéraliou, et par un envasement plus important qu'à Roscanvel.



Base map source: EMODnet Bathymetry Consortium (2022). EMODnet Digital Bathymetry (DTM 2022) - Tile E4. EMODnet Bathymetry Consortium. <https://doi.org/10.12770/ff3aff8a-cff1-44a3-a2c8-1910bf109f85>

Figure 1.8 : Carte de la rade de Brest indiquant les sites expérimentaux et les lieux d'échantillonnage : Banc de Kéraliou (rouge), Baie de Roscanvel (vert), Anse du Roz (bleu). La concession de l'écloserie du Tinduff à Sainte-Anne du Portzic est également représentée (orange).

Bien que de bons résultats aient été observés sur des individus jeunes, définir l'âge des pétoncles noirs sur la base de leur taille n'est pas fiable (Conan et Shafee, 1978), notamment compte tenu de la variabilité de croissance observée entre zones géographiques. De plus, l'analyse des compétences biologiques et de l'écologie d'individus n'ayant pas eu la même histoire de vie (e.g. issus de cohortes différentes) peut présenter des biais. Dans cette étude, tous les suivis expérimentaux reposent donc sur des pétoncles issus de l'écloserie du Tinduff, produits à partir de géniteurs de la Rade de Brest, puis semés sur les sites expérimentaux.

ÉCOLOGIE TROPHIQUE DE *M. VARIA* EN RADE DE BREST : L'APPROCHE ISOTOPIQUE

Grâce aux suivis en milieux naturels, nous pouvons avoir accès aux performances biologiques via des analyses biométriques, mais également à des informations concernant l'écologie trophique de l'espèce, via l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote. L'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans les tissus mous, constituants majoritaires de la matière nutritive, est couramment appliquée en écologie trophique depuis bientôt un demi-siècle (e.g. Fry et al., 1977 ; DeNiro et Epstein, 1978 ; McConnaughey et McRoy, 1979). Leurs applications sont multiples (Boecklen et al. 2011), et ils ont été largement

utilisés, en particulier afin de caractériser les régimes alimentaires d'espèces (Blanchet-Aurigny et al., 2015; Androuin, 2018), ainsi que pour comprendre le fonctionnement et la structure de réseaux trophiques (Ehleringer et al., 1986 ; Grall et al., 2006 ; Layman et al., 2012). L'analyse de la proportion des isotopes « lourds » et « léger » du carbone et de l'azote permettent entre autre d'étudier l'origine (e.g. terrestre, océanique, atmosphérique ; Peterson et Fry, 1987) et la nature des sources de nourriture d'un consommateur donné (DeNiro et Epstein, 1978 ; Riera et al., 2004 ; Dubois et al., 2014 ; Lefebvre et al., 2009), le niveau trophique des consommateurs (voir e.g. Riera et Richard, 1996 ; Herman et al., 2000 ; Evrard, 2007 ; Nérot, 2011; Marchais et al., 2013), et les influences anthropiques (Marín Leal et al., 2008). En effet, la signature isotopique d'un consommateur est le reflet des signatures isotopiques des sources de nourriture assimilées, en prenant en compte un léger enrichissement (DeNiro et Epstein, 1978). Cet enrichissement entre consommateur et source, le facteur d'enrichissement trophique (*Trophic enrichment factor*, TEF), résulte d'une perte plus importante d'isotopes légers, moins stables, lors des réactions cataboliques (DeNiro et Epstein, 1978 ; Fry, 2006 ; Gannes et al., 1997).

Certaines limites existent cependant à l'utilisation des isotopes stables, notamment concernant la détermination des taux de fractionnement, les temps d'intégration du signal isotopique (i.e. la période nécessaire pour que la source soit assimilées dans un organisme), ou l'impact de certains processus physiologiques comme la croissance ou les stress environnementaux sur ces signaux (Gannes et al., 1998; Zanden et Rasmussen, 2001; Emmery et al., 2011; Hatch, 2012). La nécessité de disposer de l'ensemble des sources alimentaires pour pouvoir identifier de manière fiable la niche trophique d'un organisme peut également limiter la fiabilité de cet outil. Coupler l'analyse isotopique à d'autres approches, ainsi qu'augmenter la fréquence d'échantillonnage et d'analyse apparaissent comme essentiels pour s'en affranchir.

1.3.2 ETUDIER LES TRAITS BIOLOGIQUES D'UNE ESPÈCE DANS UN ENVIRONNEMENT VARIABLE

ISOLER LES FORÇAGES POUR EN MESURER LES EFFETS : L'APPROCHE EXPÉRIMENTALE

Comme discuté précédemment, le milieu naturel est composé de multiples facteurs, dont l'identification précise des impacts sur le métabolisme et les traits biologiques d'une espèce sont la plupart du temps complexes à appréhender. Il est essentiel d'étudier les liens entre disponibilité en nourriture et traits de vie dans le milieu naturel pour accéder à une vision représentative de ces interactions, mais leurs interprétations peuvent être limitées. Une des démarches largement utilisée avec succès pour identifier l'impact d'un forçage environnemental spécifique sur un organisme est l'approche expérimentale (voir e.g. Iglesias et al., 1998 ; Aguirre-Velarde et al., 2017).

A travers une expérience en milieu contrôlé, nous avons donc cherché à accéder aux seuils de tolérance de l'espèce face à un stress nutritif intense : une privation totale et prolongée de nourriture. A travers cette approche, l'objectif est d'accéder à la réponse du pétoncle noir face à un stress isolé, pour évaluer les réponses de son métabolisme à des conditions extrêmes.

COMPRENDRE ET QUANTIFIER LES INTERACTIONS RÉGISSANT L'ALLOCATION DE L'ÉNERGIE AUX PROCESSUS BIOLOGIQUES : L'APPORT DE LA MODÉLISATION

Le métabolisme peut être défini comme l'ensemble des processus biologiques impliqués dans l'utilisation ou la production d'énergie d'un organisme, à partir de l'énergie fournie par l'environnement et convertie afin de maintenir sa condition physiologique, et sa capacité à se reproduire et à grandir. Ces processus sont dynamiques, dépendant de son propre état physiologique et de son environnement. Dans des conditions naturelles, de nombreux paramètres environnementaux varient et peuvent impacter ces processus en interagissant les uns avec les autres de manière complexe. Il est alors très difficile d'estimer leur impact réel sur le métabolisme d'un organisme. L'allocation de l'énergie aux différents processus bioénergétiques au sein d'un organisme suit donc des voies complexes, que la seule analyse de grandeurs observables et mesurables, telles que des données biométriques (e.g. mesures de masses), ou des mesures indirectes de taux physiologiques (e.g. taux de respiration, de filtration) ne permet pas toujours d'appréhender.

Face à ces systèmes complexes, la modélisation est un outil puissant pour décrire, comprendre et quantifier les mécanismes et les règles régissant ces échanges énergétiques. Parmi les approches développées ces cinquante dernières années, la théorie Dynamic Energy Budget (DEB, Kooijman, 2010) est aujourd'hui largement appliquée. La théorie DEB est une théorie mécanistique, permettant une compréhension fine des processus métaboliques, tout en ayant la capacité de quantifier les flux énergétiques dont ils découlent à chaque instant. Depuis les débuts de la théorie DEB dans les années 80, plus de 4 000 espèces ont été décrites à travers des modèles DEB (AmP, 10/12/2023), et plus de 1 100 articles scientifiques ont été publiés sur des travaux s'intégrant dans cette théorie (www.zotero.org/groups/500643/deb_library/). Cette théorie décrit l'absorption de l'énergie depuis l'environnement (alimentation et digestion) et l'utilisation de cette énergie pour la maintenance, le développement, la croissance et la reproduction tout au long du cycle de vie d'un organisme (Kooijman, 2010). Elle s'appuie sur les concepts de stœchiométrie, d'homéostasie, et de dissipation d'énergie. Cette théorie peut s'appliquer pratiquement à toutes les espèces, en s'appuyant sur le principe directeur selon lequel les mécanismes responsables de l'organisation du métabolisme sont valables universellement pour tous les organismes, et facilite la comparaison interspécifique (Marques et al., 2018). Elle permet

également les comparaisons entre les échelles organisationnelles et spatio-temporelles (voir e.g. Thomas et al., 2011 ; Dabrowski et al., 2013 ; Maino et Kearney, 2015).

La théorie DEB a déjà été appliquée avec succès à de nombreux bivalves (voir e.g. J. Flye Sainte Marie et al., 2009 ; Saraiva et al., 2012 ; Gourault et al., 2019b ; Jiang et al., 2022), parmi lesquels se trouvent plus spécifiquement des pectinidés (Lavaud et al., 2014 ; Aguirre-Velarde et al., 2017 ; Zhang et al., 2017). Elle peut également être un appui à la prise de décisions liées à des thématiques de conservation (Lavaud et al., 2021), dans le cadre de la gestion des ressources exploitées (voir e.g. Krupandan et al., 2022 ; Gatti et al., 2023 ; Menu et al., 2023 ; Cugier et al., 2022), ou en lien avec des scénarios de dérèglements climatiques (voir e.g. Thomas et al., 2016 ; Gourault et al., 2019b ; Lavaud et al., 2021). A ce jour, la théorie du DEB n'a pas été appliquée à notre modèle biologique *M. varia*. Ainsi, développer ce modèle dans le cadre de cette thèse, en se reposant sur les données acquises en Rade de Brest, nous permettra, au-delà de l'application à une nouvelle espèce, d'avoir accès aux processus qui régissent sa nutrition, sa croissance et sa reproduction dans un environnement variable. Dans un cadre plus large, il pourra également être utilisé pour identifier les zones propices au bon développement et au maintien de la population de *M. varia* en Rade de Brest et sur le littoral Français. Dans le cadre des questionnements liés aux blooms toxiques à *Pseudo-nitzshia*, son utilisation permettra d'apporter des éclairages sur les mécanismes expliquant la disparité des réponses de *M. varia* et *P. maximus* à la bioaccumulation et la dépuración de l'acide domoïque.

1.3.3 DÉROULÉ DU MANUSCRIT

Le premier chapitre s'intéressera en détail aux résultats des suivis expérimentaux concernant la croissance et la reproduction des pétoncles noirs en Rade de Brest, en interaction avec leur environnement dans des conditions naturelles. Le chapitre 2 nous amènera à nous interroger sur les réponses du pétoncle noir face à un stress nutritif intense, au travers des résultats d'une expérience en milieu contrôlé. Nous mettrons alors à profit les connaissances acquises dans ces deux premiers chapitres afin, dans le chapitre 3, de développer un modèle de croissance individuel selon la théorie DEB, nous permettant de mieux comprendre les interactions complexes régissant les processus biologiques du pétoncle noir dans un environnement variable. Cela nous permettra également d'apporter un éclairage sur l'acquisition d'énergie via la nutrition de *M. varia*, et de ses besoins pour assurer l'ensemble des fonctions biologiques, et ainsi d'étudier son écologie trophique dans une approche de modélisation. Le dernier chapitre de ce manuscrit sera plus exploratoire, et se concentrera sur les premières conclusions issues de l'étude de l'écologie trophique de *M. varia* en Rade de Brest, via l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote, approche complémentaire à l'expérimentation en milieu contrôlé et à la modélisation.

2 CHAPITRE 1 – *M. VARIA* GROWTH, REPRODUCTION AND SURVIVAL IN CONTRASTED ENVIRONMENTS

Ce travail a été réalisé avec la contribution d’Aline Blanchet-Aurigny^a, Philippe Cugier^a, Jonathan Flye-Sainte-Marie^b et Fred Jean^b.

L’alternance de Marion Célariès (Licence professionnelle AQUAREL, Université de La Rochelle), et le stage volontaire d’Hélias Le Bayon (Master EGEL, Université de Bretagne Occidentale) se sont intégrés dans la réalisation de ce chapitre de thèse.

^a Ifremer, DYNECO, F-29280 Plouzané, France

^b Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzane, France

Afin de connaître les performances de croissance, de reproduction et les capacités de survie de *M. varia* en Rade de Brest, et d’appréhender l’impact de la variabilité spatiale et temporelle des paramètres environnementaux sur ces processus biologiques, l’observation de l’espèce en milieu naturel est une étape essentielle.

Dans ce premier chapitre, nous nous efforcerons de caractériser les traits biologiques de *M. varia* en lien avec son environnement. À travers le suivi sur plusieurs années de deux naissains de pétoncles noir, sur des sites aux environnements contrastés au sein de la Rade de Brest, ces traits biologiques pourront être appréhendés en prenant en compte la variabilité spatio-temporelle de leur environnement.

2.1 INTRODUCTION

In Europe, the commercial exploitation of shellfish through fishing or aquaculture is widely developed. Although it is mainly based on the production of oysters, mussels and, to a lesser extent, clams, commercial interest in pectinids or scallops has been growing in recent years (Bostock et al., 2016; Manthey-Karl et al., 2015). Many species of pectinids have been identified in Europe, and five of them are of economic importance through their exploitation by coastal fisheries: *Pecten maximus* (L.), *Aequipecten opercularis* (L.), *Chlamys islandica* (Müller), *Pecten jacobaeus* (L.) and *Mimachlamys varia* (L.) (Duncan et al., 2016). France is Europe's main market for scallops, which mainly relies on the king scallop *P. maximus*, queen scallop *A. opercularis*, and variegated scallop *M. varia* fisheries. Scallop fishing is a crucial economic activity, witnessing landings ranging between 20,000 and 25,000 tons annually from 2000 to 2012, primarily attributed to *P. maximus* fisheries (Duncan et al., 2016). Notably, major French Atlantic scallop beds are located off the Iroise Sea, in the Bay of Brest, where historical fisheries of *P. maximus* and *M. varia* are documented (Dao et al., 1985; Dao and Caisey, 1992; Duncan et al., 2016). Currently in this bay, *P. maximus* landings sourced equally from natural populations and hatcheries, have stabilized at around 300 tons per year. While queen scallops are occasionally caught in the western part of the Bay of Brest, *M. varia* catches represented over 80 % of the fisheries for these two species in 2007-2008 (Duncan et al., 2016).

Nevertheless, for several years, toxic *Pseudo-nitzschia* blooms have led to frequent fisheries closures for *P. maximus* on many areas of the French coast, notably in the Bay of Brest (Husson et al., 2016). This diatom can produce amnesic shellfish neurotoxin that accumulates in the tissues of filter-feeding organisms, which is dangerous to human health if consumed (Douglas et al., 1997). The king scallop has a very long toxin retention time within its tissue (Blanco et al., 2002) compared to other bivalves (Kvrgić et al., 2022), such as *M. varia* which could depurate in a few days. This long retention time induces long and repeated closures of king scallop fisheries in the Bay of Brest. Facing the closures, shifting the target species to *M. varia* is a solution for professionals. However, a decline in stocks since the 1960s (Merrien, in Dao and Caisey, 1992), have led to a fisheries closure in 2018, currently preventing such a strategy. In order to be able to envisage in the near future the renewal and maintenance of a stock that can support this secondary fishery, it is essential to provide knowledge on the species ecology in the Bay of Brest. Although *M. varia* was studied in the this bay before the 90s (Conan and Shafee, 1978; Shafee and Lucas, 1980; Shafee, 1981, 1982; Shafee and Conan, 1984; Dao et al., 1985), and more recently in other geographical areas (Antolović and Antolović, 2012; Iglesias et al., 2012; Tsotsios et al., 2016; Rathman et al., 2017; Ory et al., 2019; Breitwieser et al., 2020; Prato et al., 2020; Zorita et al., 2023), it is essential, given the drop of the stock, to better understand its actual ecology, in the Bay of Brest.

The objectives of our study are then (1) to determine the growth and (2) reproduction dynamic in *M. varia*, and (3) to investigate the influence of environmental parameters on its growth and reproduction in the Bay of Brest. This study will enable us to envisage maintaining a durable population that could represent a sustainable fishing stock, possibly supported by hatchery production, as successfully developed for *P. maximus*, since the 1980's (Alban and Boncoeur, 2008).

2.2 MATERIAL AND METHODS

2.2.1 BIOLOGICAL MATERIAL

MIMACHLAMYS VARIA

M. varia is a small East-Atlantic pectinid species that ranges from Norway to Senegal in West-Africa, also common in the Mediterranean and the English Channel. This species is found from the low intertidal zones, to depths ranging up to 80 meters (Duncan et al., 2016), but mainly between 0 and 10-20-m depth (Letaconnoux and Audouin, 1956). It mainly lives byssally-attached to hard substrates like shells, stones, boulders or rock faces. However, it can also be observed in free-living form in association with epibiotic sponges (Forester, 1979). Suspension feeder species, the variegated scallop would have a generalist feeding strategy (Maloy et al., 2009). The typical adult size ranges from 35 to 45 mm in shell height, with a high geographical variability (Shafee and Lucas, 1980; Bodoy et al., 1990; Cancelo et al., 1992; Dao and Caisey, 1992; Burnell, 1995; Rathman et al., 2017; Prato et al., 2020; Zorita et al., 2023). Successive hermaphrodite species, breeding season extends from spring (April to June) to late summer (Dalmon, 1935; Lubet, 1959; Reddiah, 1962; Shafee and Lucas, 1980; Perodou and Latrouite, 1981; Dao et al., 1985; Burnell, 1991; Dao and Caisey, 1992; Iglesias et al., 2012), with two main spawning events at the beginning and the end of the season.

SCALLOPS PRODUCTION

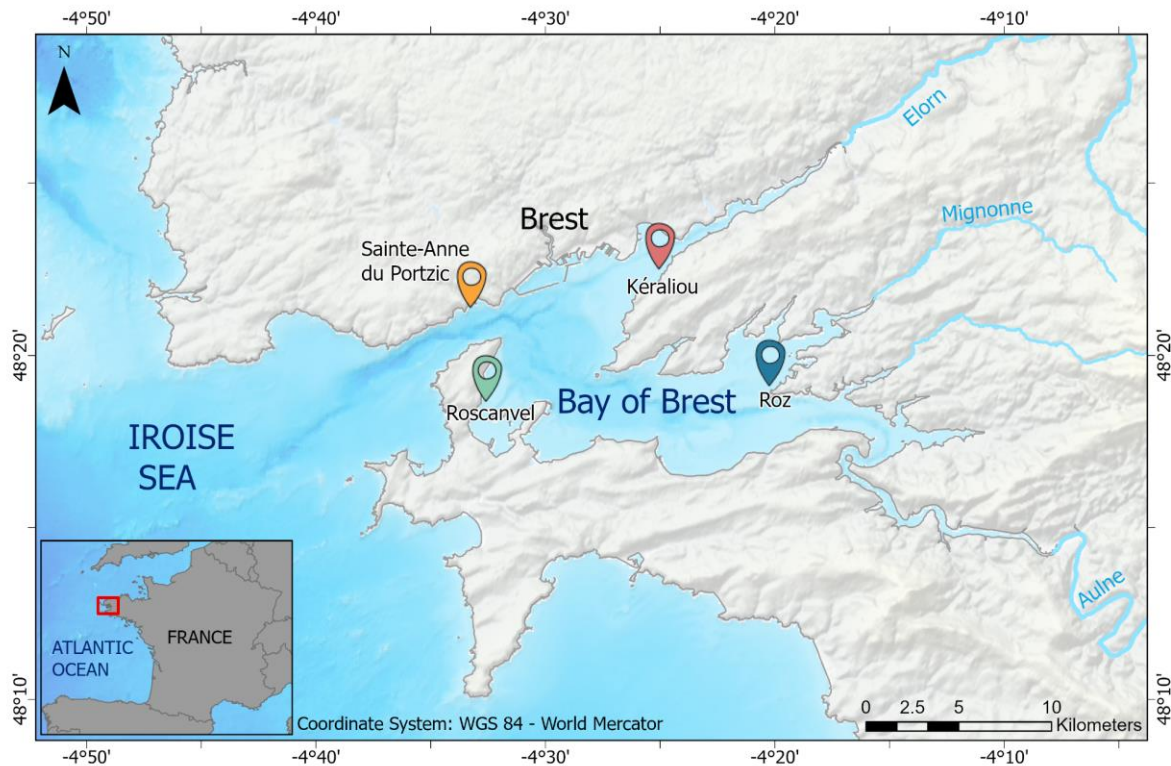
Two spat batches of *M. varia* were provided by the Tinduff hatchery, (Plougastel-Daoulas, France) in the Bay of Brest. A batch was produced in May 2019, and the other one in June 2020. Juveniles were transferred at sea in early July 2019 and late July 2020, respectively. They were reared in mesh cages (10x50x100 cm; 6-mm mesh) positioned one meter above the seafloor, at a depth of \approx 14 m in the hatchery concession at Sainte-Anne du Portzic (S^{te} Anne, Figure 2.2, B).

All scallops were individually stained using calcein at the beginning of both monitorings. This fluorescent marker is widely used to study the shell growth of marine mollusks (Day et al., 1995; Kaehler and McQuaid, 1999), including *pectinidae* (Lucas et al., 2008; Thébault et al., 2006) due to its low toxicity (Rowley and Mackinnon, 1995; Riascos et al., 2007). The incorporation of such a fluorochrome into calcifying shells produces an internal fluorescent

mark that can be observed under a UV or blue light (max. excitation wavelength 495 nm; max. emission wavelength 515 nm; Appendix A). This method allowed (1) to distinguish between experimental scallops and naturally recruited ones and (2) to estimate shell growth between the calcein mark and the outer margin of the shell. For this purpose, scallops were marked immediately after emersion through a 3 h balneation in a calcein-seawater solution (150 mg L^{-1} ; calcein – Sigma, CAS 154071-48-4) in continuously oxygenated tanks.

2.2.2 STUDY SITE

The study was conducted in the Bay of Brest (Brittany, France). The Bay of Brest is a semi-enclosure bay, covering an area of 180 km^2 , half of which corresponds to bottoms less than 5-m deep, connected with Iroise sea by a 5-m deep narrow strait (Figure 2.1). Three sites were monitored: Kéraliou bank (Kéraliou, $48^{\circ}22.554'N$, $4^{\circ}25.061'W$), Bay of Roscanvel (Roscanvel, $48^{\circ}18.717'N$, $4^{\circ}32.461'W$), and Anse du Roz (Roz, $48^{\circ}19.106'N$, $4^{\circ}20.142'W$). Two of them were characterized by an estuarine influence: Kéraliou in the north of the bay and Roz in the south of the bay. In contrast, Roscanvel is rather under oceanic influences, and is located in the center of the bay. The average depth of the three sites is 6.5 meters. The individuals considered in this study spent the first part of their growth at sea in S^{te} Anne ($48^{\circ}21.4'N$, $4^{\circ}33.23'W$), in the Tinduff hatchery concession, located at the entrance to the Bay of Brest, that is heavily influenced by oceanic conditions (Figure 2.1).



Base map source: EMODnet Bathymetry Consortium (2022). EMODnet Digital Bathymetry (DTM 2022) - Tile E4. EMODnet Bathymetry Consortium. <https://doi.org/10.12770/ff3aff8a-cff1-44a3-a2c8-1910bf109f85>

Figure 2.1: Map of the Bay of Brest indicating experimental sites and sampling locations: Banc de Kéraliou (red), Bay of Roscanvel (green), Anse du Roz (blue). Before scallop seeding at the three sites, they were monitored at the Tinduff hatchery concession in Saint

2.2.3 SAMPLING DESIGN

Two *in-situ* monitoring were conducted from 2020 to 2022. A pilot monitoring was implemented from June 2020 to March 2021 in order to test and validate the protocol, following the spats produced in spring 2019 (17.15 ± 4.02 mm initial shell height at the beginning of the monitoring). In April 2021, the main monitoring started, until October 2022 (hereafter denoted "*in-situ* monitoring"), following the spats produced in spring 2020 (26.64 ± 4.66 mm initial shell height at the beginning of the monitoring). The sampling design of each monitoring is summarized in Table 2.1.

Table 2.1: Sampling design of the two monitorings realized in this study.

	Spat production	Start	End	Monitoring sites	Sampling/acquisition frequency		Rearing system	
					Biological data	Environmental data - sensors	Experimental park area	Closed system
Pilot monitoring	May 2019	24/06/2020	08/03/2021	Sainte-Anne du portzic* Kéraliou bank Roscanvel bay	1 month (March-Oct.) 2 months (Nov.-Feb.)	15 min	6 m ²	Spat collector
<i>In-situ</i> monitoring	June 2020	13/04/2021	03/10/2022	Sainte-Anne du portzic* Kéraliou bank Roscanvel bay Anse du Roz	2 weeks (March-Oct.) 1 month (Nov.-Feb.)	15 min	50 m ²	Cage

*Initial site before seeding

SCALLOPS SAMPLING

For the pilot monitoring, immediately after staining, scallops were seeded on the 2020/06/24 by scuba diving at each monitoring site, directly onto the substrate: 500 individuals on a 6-m² enclosure. For the *in-situ* monitoring, scallops were stained on the 2021/04/13 and placed at Saint Anne in mesh baskets (Figure 2.2, A). On the 2021/06/01, 21,000 individuals were seeded on a 50-m² enclosure at each site. Enclosures substrate were previously enriched with two-valves empty oyster shells mimicking the natural habitat of the variegated scallop (flat oyster empty shells), allowing free-living scallops to attach and shelter from predators (Pouvreau et al., 2016; Figure 2.2, B). Only two sites, Kéraliou and Roscanvel were selected for the pilot monitoring, while a third site, Roz, was considered for the *in-situ* monitoring.

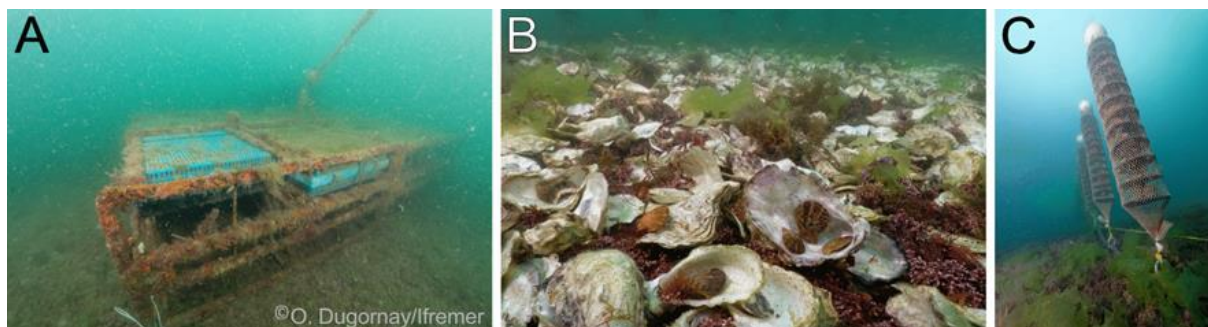


Figure 2.2: Monitoring rearing systems during *in-situ* monitoring (A, B) and pilot monitoring (A, B, C): cage with mesh baskets (S^{te} Anne, Roscanvel, Kéraliou) B, free-living in experimental enclosure A, and spat collectors (Roscanvel, Kéraliou) C. © O. Dugornay/Ifremer

In order to secure the experiment (*i.e.* from predation or mobility of the individuals) a closed rearing system was also implemented. During the pilot monitoring, the system was based on net-protected oyster-spat collectors (Figure 2.2, C). Approximately 100 individuals were placed in each collector (13 trays per collector with 10 scallops in each; Figure 2.2, C). Forty collectors were placed close to the free-living area. For the *in-situ* monitoring 5,500 scallops were kept in hatchery cages containing 12 mesh baskets, at Kéraliou and Roscanvel (not possible at the Roz owing to administrative restrictions; Figure 2.2, A).

Monitoring started at calcein marking (t_0). All sites were sampled almost simultaneously (± 3 days, see Table 2.1). At each sampling date (Appendix B, C), about fifty free-living individuals were collected at each site by scuba diving. Individuals from the closed rearing systems were also sampled: a full collector for the pilot monitoring and 40 individuals in mesh baskets (cages) during the *in-situ* monitoring). Due to mortality presumably caused by predation in the enclosure during pilot monitoring and during the *in-situ* monitoring at Roscanvel, it was not possible to sample free-living scallops during the whole monitoring. Thus, only individuals from the collectors could be analyzed from August 2020 during the pilot monitoring. Similarly, at Roscanvel, from May 2022, only individuals from cages were considered. Concerning the pilot monitoring, only data provided from collectors were considered in this study.

For the pilot monitoring, samples were collected monthly from March to October and every two months from November to February. It ended in March 2021 (Appendix B). During the *in-situ* monitoring, samples were collected every 15 days from March to October and then monthly from November to February, the monitoring ended on October 22 (Appendix C). Additionally, few occasional samples were realized. During the pilot monitoring, remaining collectors were sampled at Roscanvel after 3 years of growth. Before the calcein staining (t_0), two samplings were carried out on the spat at Ste Anne: on October 14, 2019 and on November 11, 2019 (Appendix B), allowing to cover *M. varia* early stages of development. Before the *in-situ* monitoring beginning, two samplings were also carried out on the spat at Ste Anne: on November 20, 2020 and on March 09, 2021 (Appendix C).

ENVIRONMENTAL MONITORING

Environmental physicochemical conditions were measured at each monitoring site using autonomous multi-parameter dataloggers every 15 minutes throughout both monitoring periods. The chlorophyll a fluorescence and turbidity were measured using SEA-BIRD ECO FLNTU in the three sites. Temperature, salinity and pressure were measured using a Vanessen CTD-diver and NKE SAMBAT probes at Roscanvel and Kéraliou, respectively. At Roz, temperature, salinity and pressure were measured using a SBE37-SMP-ODO recorder. Environmental data from Roz were acquired as part of the SMART Daoulas data monitoring from Coriolis Data Centre in the Bay of Brest (Petton et al., 2021). Oxygen saturation was measured at Roscanvel and Kéraliou using MiniDOT and NKE SAMBAT probes, respectively. Environmental data from the Ste Anne station were collected by the MAREL-Iroise buoy of the SOMLIT network (data extracted the 22 august 2023 from the database SOMLIT: Service d'Observation en Milieu Littoral ; www.somlit.fr).

2.2.4 LABORATORY ANALYSIS

GROWTH

Scallops were checked for the presence of a calcein mark under a blue light (excitation length-wave 440 – 460 nm; Nightsea® Stereo Microscope Fluorescence Adapter). Individuals that did not exhibit a calcein mark were removed from the samples. Individuals' dorso-ventral shell height was measured using a Vernier-caliper (the greatest distance from the umbo to the ventral margin, L, nearest 0.01 mm). Then thirty individuals per sampling (site/rearing system) were randomly selected for dissections. Soft tissues were removed from the shells and dissected into: adductor muscle (AM), digestive gland (DG), gonad (G) and remaining soft tissues (RST), under a binocular microscope (Zeiss Axioscope 5 coupled with a Axiocam 205 color camera). Tissues were then dried (48 h at 60 °C), and weighted independently to the nearest µg (dry weight, DW). The shell was dried and weighted. Each tissue was then incinerated (560 °C, 5 h) and ashes were weighted (ash weight, AW) allowing to estimate ash-free dry weight (AFDW). To test rearing device effect, dissections were performed in some cages sampling too, for thirteen samplings in Roscanvel and two sampling dates at Kéraliou in 2022.

The body condition index (CI) was calculated as $CI = 1000 * TST_{AFDW} / L^3$ according to Nagasawa and Nagata (1992).

REPRODUCTION

During dissections, gonads were observed under a microscope (Zeiss Stereo Discovery.V21 coupled with a Axiocam 208 color camera) to determine the sex and/or the presence of germinal cells for each of the 30 individuals. Sex was determined when possible (Lubet, 1959; Reddiah, 1962; Shafee and Lucas, 1980). The gonado-somatic index (GSI) was calculated for each sample (*i.e.* each individual at each time and site) as: $GSI = 100 * G_{AFDW} / TST_{AFDW}$.

2.2.5 STATISTICAL ANALYSIS

All statistical analyses were performed using the R software (version 4.3.0; R core Team, 2023) using the package "stats" (version 3.6.2).

GROWTH ANALYSIS

The Von Bertalanffy growth model (VBGM) was fitted on the shell-height data of each rearing system and site, using the R package "FSA". Given the limited data collected in the experimental enclosure during the pilot monitoring, only the growth of individuals in collectors was modeled. Growth parameters for each rearing system were estimated using non-linear

least square regressions (“nls” function of R). In order to compare our data to literature, a standard VBGM that describes individuals’ growth rate with the following equation was fitted :

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Where : L_t is the height at age t (mm)
 L_∞ is the asymptotic height (mm)
 K is the growth coefficient or instantaneous rate (rate at which height approaches L_∞)
 t_0 is the theoretical age of an animal at a height equal to zero (year).

Taking into account that growth is typically seasonal in temperate waters, a seasonal VBGM based on Somers (1988) parametrization was further fitted:

$$L_t = L_\infty(1 - e^{-K(t-t_0)-S(t)+S(t_0)})$$

where

$$S(t) = \frac{CK}{2\pi} \sin(2\pi(t-t_s))$$

Where: C is the amplitude of the growth oscillations
 t_s is the time between time 0 and the start of the convex portion of the first sinusoidal growth oscillation (year)
 L_∞ , K , and t_0 are as defined above.

For each rearing system, standard and seasonal VBGM model estimation qualities were estimated through Akaike information criterion (AIC).

Growth performances were compared between rearing systems and with literature through the overall growth performance index (Φ' ; e.g. Munro and Pauly, 1983; Pauly and Munro, 1984; Prato et al., 2020). It was calculated from L_∞ and K as:

$$\Phi' = \text{Log}_{10}(K) + 2\text{Log}_{10}(L_\infty)$$

In order to determine whether the site and rearing device impact the calcification mechanisms of the shell and the flesh production, allometric relationships were fitted. The allometric height-weight relationships were fitted for all rearing systems : $W = aL^b$ where L the shell height (mm) and W (mg; shell weight or TST AFDW). Using the linear regression of the log-transformed equation: $\log(W) = \log(a) + b \log(L)$, the parameters a and b were calculated with a representing the intercept and b the allometric coefficient: the slope of the relationship (Eberhardt and Ricker, 1977). To test the effect of rearing site/system on shell morphometry further analysis was performed. Shell masses was standardized using Bayne’s formula (Bayne et al., 1987):

$$Shell_{W_{Std}} = Shell_{W_{Sample}} \times \left(\frac{L_{Std}}{L_{Sample}} \right)^b$$

Where: $Shell_{W_{Std}}$ is the standardized shell dry weight at a standard height of L_{Std} (arbitrary chosen, 36mm),

$Shell_{W_{Sample}}$ is the measured shell dry weight in mg,
 L_{Sample} (mm) is the corresponding shell height,
 b is the allometric coefficient.

Value of b was fixed to 3 based on the fact that estimated allometric coefficients were constantly close to 3 (see Table 2.3) which supports the assumption that weight scales with cubed height. Because shell accretion is a cumulative process and that individuals were reared in a common site (Saint-Anne) at the beginning of the experiment, only samples that underwent sufficient shell growth were considered : samples from January 2021 and 2022 for the pilot and *in-situ* monitoring respectively to the end of both monitoring were taken into account because shell weigh under common growth conditions represented less than 25 % of shell weight. Standardized shell weights were finally compared between rearing sites and devices using a Kruskal-Wallis test.

FREE-LIVING AND CAGE COMPARISON

Differences in shell height, body index and gonado-somatic index between free-living and cage rearing of individuals collected at the same date in Roscanvel (2022/04/12) were compared using t-test or Mann-Whitney U test in case normality was not achieved.

SEX-RATIO

Sex ratio was only calculated during the breeding period, between March and September (based on GSI), in order to ensure that only individuals in gonadal maturation were taken into account and to limit the bias due to presence of senescent gametes. Differences in shell height between males and females were tested using a Mann-Whitney U test.

ENVIRONMENTAL FORCING FACTORS

Factors causing spatio-temporal variations in the biometric variables of *M. varia*, were determined using linear mixed effect models. Four models were fitted: one with CI, one with GSI, one with shell height, and one with TST_{AFDW} as the dependent variable. In each model, four predictors were considered: the average temperature and its associated standard deviation, the average turbidity, and the average chl-a concentration. Environmental predictors were computed between each sampling session and the preceding one. Prior to model fitting every predictor has been scaled to have a mean of zero and a standard deviation of one. Interactions with sampling sites were explicitly included in the model to account for site effects. Time dependencies between consecutive measurements at each site were accounted for by including an autoregressive correlation structure of order one in the models. Model assumptions were checked using the “performance” R package.

2.3 RESULTS

2.3.1 ENVIRONMENTAL MONITORING

Between November 2020 and October 2022, winter sea temperatures remained consistently close to 10 °C in all sites (Figure 2.3, A). Temperature then increased in all sites from March to September. The period was the one exhibiting the higher temperature difference between sites: a difference up to 2 °C between Roz and Roscanvel was observed. Chlorophyll-*a* concentrations (Chl-*a*; Figure 2.3, B) were the lowest from November to March ($<1 \mu\text{g L}^{-1}$) in all sites. High Chl-*a* was observed in S^{te} Anne in May 2021, and just after the seeding, in the three sites, with a higher value observed at Roz ($\simeq 7 \mu\text{g L}^{-1}$) compared to the other sites ($\simeq 4 \mu\text{g L}^{-1}$ at Kéraliou and $\simeq 3 \mu\text{g L}^{-1}$ at Roscanvel). Following these spring blooms, Chl-*a* decreased with values ranging between 1 and 3 $\mu\text{g L}^{-1}$ during the summer. The turbidity showed important peaks in all sites with values ranging from 4 to 15 NTU whereas the baseline signal was close to 1 NTU (Figure 2.3, C). Desalination was observed at all sites from December to April in both years (Figure 2.3, D), and was more pronounced at the Roz and Kéraliou than at Roscanvel. During the whole monitoring, oxygen saturation close to the bottom remained higher than 80 %.

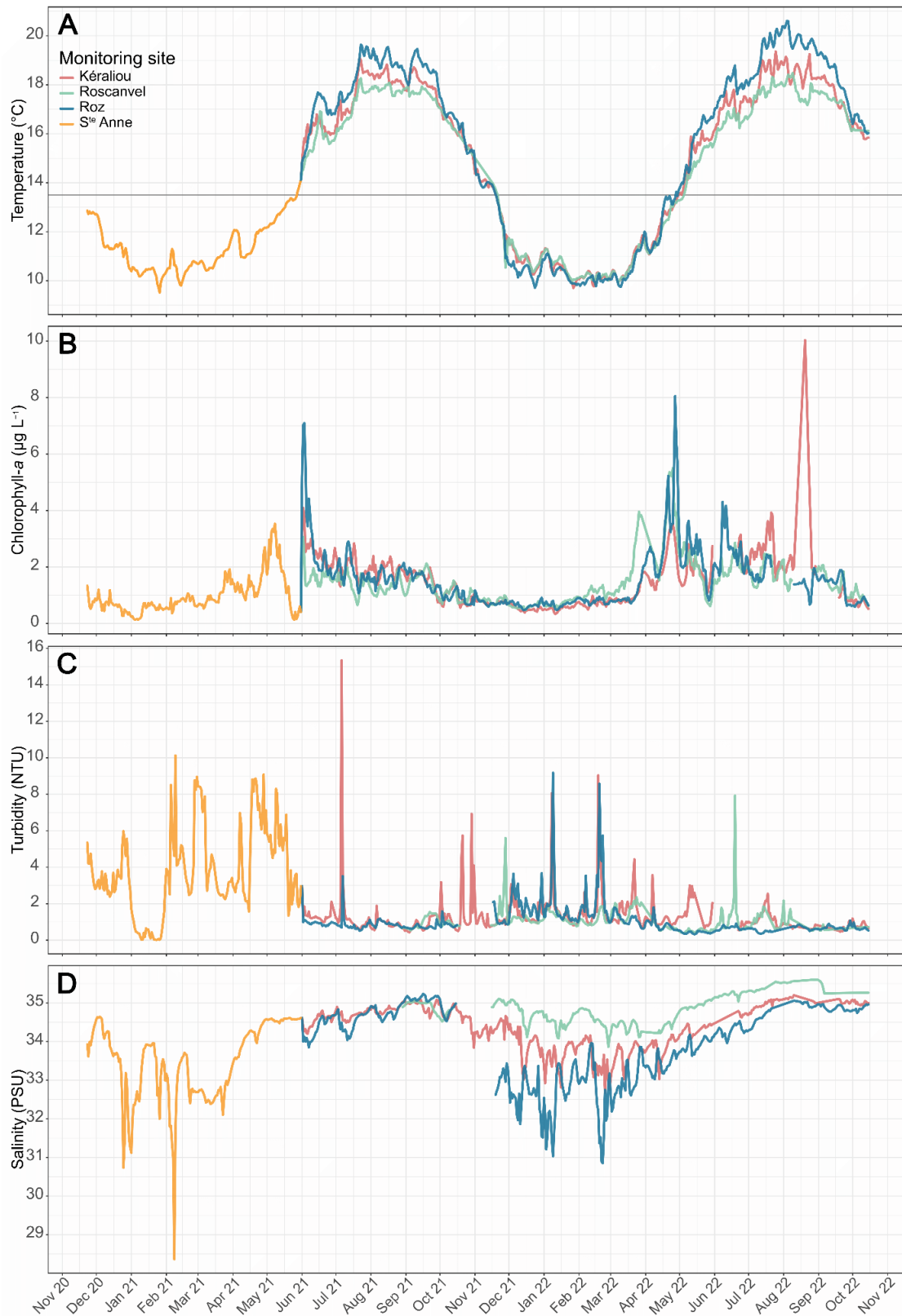


Figure 2.3: Temperature (A), chlorophyll-a concentration (B), turbidity (C) and salinity (D) during the in-situ monitoring in Ste Anne (orange), Kéraliou (red), Roscanvel (green) and Roz (blue). The gray line (A) represents the 13.5 °C threshold.

2.3.2 GROWTH DYNAMICS

At the end of the *in-situ* monitoring (2022/10/04), the average height of free-living scallops reached 36.9 ± 4.9 mm at Roz, 37.0 ± 5.8 mm at Kéraliou, and 28.7 ± 5.8 mm at Roscanvel (in May 2022). The corresponding total body mass of the soft tissues was 58 ± 48 mg (mean \pm sd) at S^{te} Anne at the beginning of the monitoring and 116.2 ± 64.8 mg on the seeding day. At the end of the monitoring, the average body mass was 432 ± 165 , 602 ± 331 and 477 ± 242 in Roz, Kéraliou and Roscanvel, respectively. The maximum shell height was observed at Kéraliou for both free living individuals ($L = 53.3$ mm and $TST_{AFDW} = 1544$ mg) and individuals reared in cages ($L = 50.6$ mm and $TST_{AFDW} = 842$ mg).

SHELL GROWTH

During the *in-situ* monitoring, the shell height exhibited a nearly continuous growth, with an average height of 17 mm in April 2021, reaching around 38 mm by October 2022. Yet, high inter-individual variability was observed (Figure 2.4, A): in a single site/rearing system, ratios between the largest and smallest individuals ranged from 1.3 to 3. This high variability did not allow for the detection of site-specific variations regarding shell height (Figure 2.4, A). However during the spring and summer of 2022 the average shell height appeared to be slightly lower at the Roz. At the end of the monitoring of free-living sampled individuals in Roscanvel, the average height of sampled individuals showed a stationary trend and even a decrease, between March and May 2022, before the total disappearance of the animals.

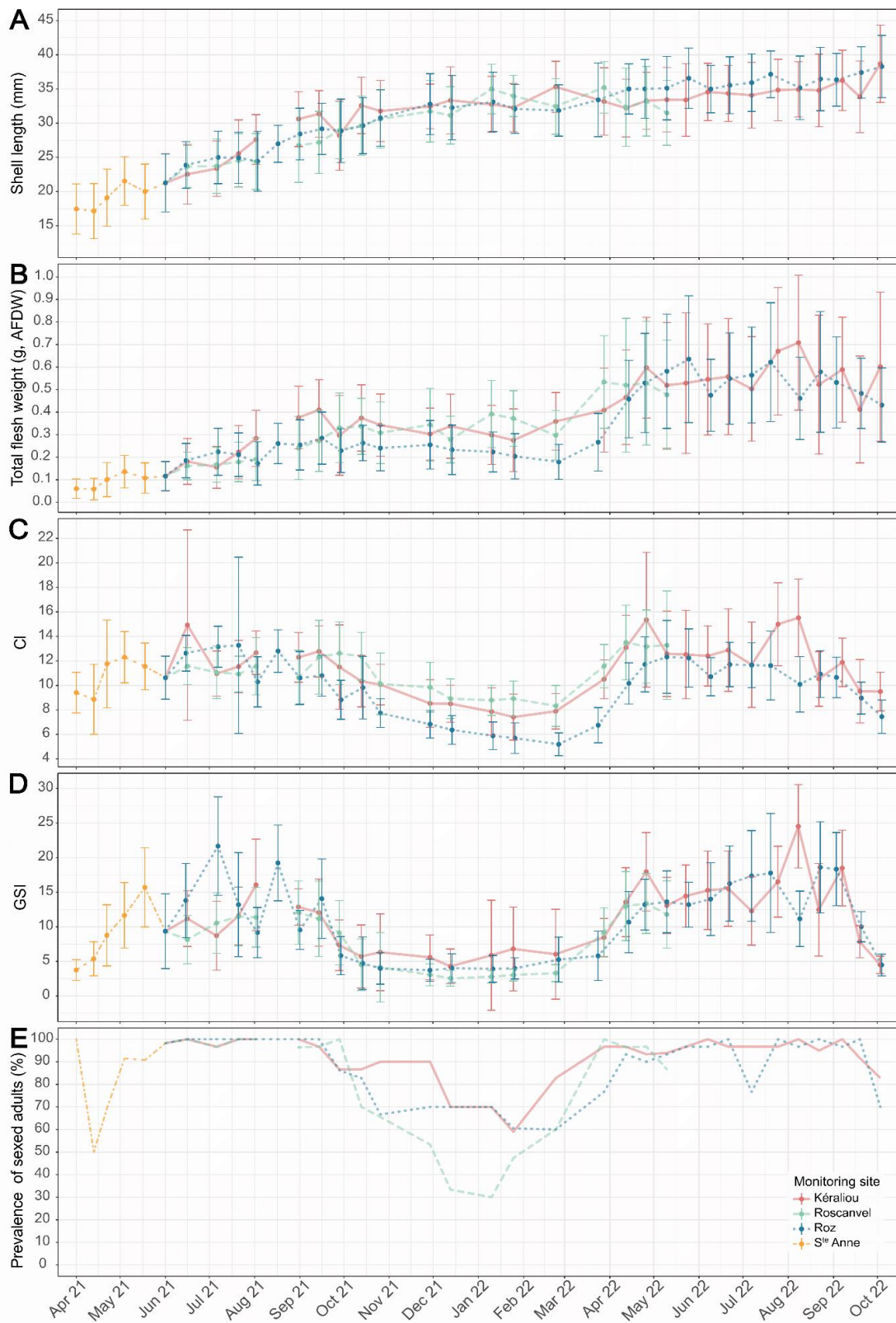


Figure 2.4: Shell height (A), total flesh weight (B), condition index (CI, C), gonado-somatic index (GSI, D), and sexed adult prevalence (in %, E) for free-living individuals during the in-situ monitoring at Ste Anne (orange irregular dashed line), Kéraliou (red continue line), Roscanvel (green dashed line), and Roz (blue dotted line). At each sampling time and site, $n = 30$. Shell height (A), total flesh weight (B), CI (C) and GSI (D) dots represent mean value, and error-bars correspond to standard deviation. There was no available data for the mid-August 2021 sampling at Roscanvel and Kéraliou.

Von Bertalanffy growth model

Except for individuals in Kéraliou during the pilot monitoring (p -value ≥ 0.05 for K and t_0), all VBGM coefficients were significant, both for original (OVBGM) and seasonal VBGM (SVBGM). Growth parameters varied across sites and rearing systems (Figure 2.5; Table 2.2; Appendix D), and a same trend between them was observed for the two types of models. For instance, free-living scallops in Kéraliou displayed the highest instantaneous growth coefficient (1.24 and 1.71 year⁻¹ for OVBGM and SVBGM respectively), but the lowest ultimate height relative to the other two sites ($L_\infty = 39.4$ mm and 36.7 mm respectively, Table 2.2). In Roscanvel and Roz free-living individuals, we found no clear differences in growth due to large confidence intervals. At these sites, although growth was slower than in Kéraliou, asymptotic shell height was larger, and predicted to be above the required commercial size (40 mm) after close to 3 years. In cages, the growth was slower than in enclosures (Table 2.2), but L_∞ (57.4 mm) being very high, individuals reached commercial height in less than two years at Kéraliou. The shell growth in the Kéraliou cages was globally larger than at Roscanvel, and growth also tended to be larger in cages than in enclosures across all sites. Finally, the largest asymptotic shell height was observed for the collector rearing system, with individuals predicted to measure up to 55-60 mm, reaching 40 mm at an age of only 1.5 years (Table 2.2).

For all sites and rearing devices, the seasonal VBGM performed better than the original VBGM: for each site and rearing system, the AIC of the seasonal model was lower than that of the original model from 44 to 1495: the seasonal model therefore appears more parsimonious. All seasonal models showed higher growth coefficient and lower asymptotic height compared to corresponding original VBGM (Table 2.2; Appendix D).

Table 2.2: Original and seasonal (Somers, 1988) Von Bertalanffy growth models (VBGM) parameters (growth coefficient K in year⁻¹, asymptotic height L_{∞} in mm, theoretical age of an animal at a height equal to zero t_0 in year, growth constant C , seasonal transition at age t_s) estimated from shell height data for each rearing system and monitoring site for two *M. varia* cohorts in the Bay of Brest. The T_{L40} indicates the time to reach a 40 mm shell height.

Monitoring	Rearing system	Monitoring site	Original VBGM				Seasonal VBGM					
			K	L_{∞}	t_0	T_{L40} (year)	K	L_{∞}	t_0	C	t_s	T_{L40} (year)
In-situ	Free-living	Kéraliou	1.24	39.39	0.29	-	1.71	36.74	0.28	0.75	0.19	-
		Roscanvel	0.88	44.39	0.20	2.82	1.34	38.10	0.26	0.56	0.23	-
		Roz	0.97	43.42	0.23	2.86	1.12	41.33	0.22	0.46	0.17	3.28
	Cage	Kéraliou	0.77	57.37	0.30	1.85	1.19	48.85	0.28	0.79	0.20	1.92
		Roscanvel	0.98	45.97	0.27	2.36	1.43	41.37	0.26	0.76	0.16	2.81
		Pilot	Collector	Roscanvel	0.78	57.53	0.12	1.64	0.94	55.51	0.26	0.80

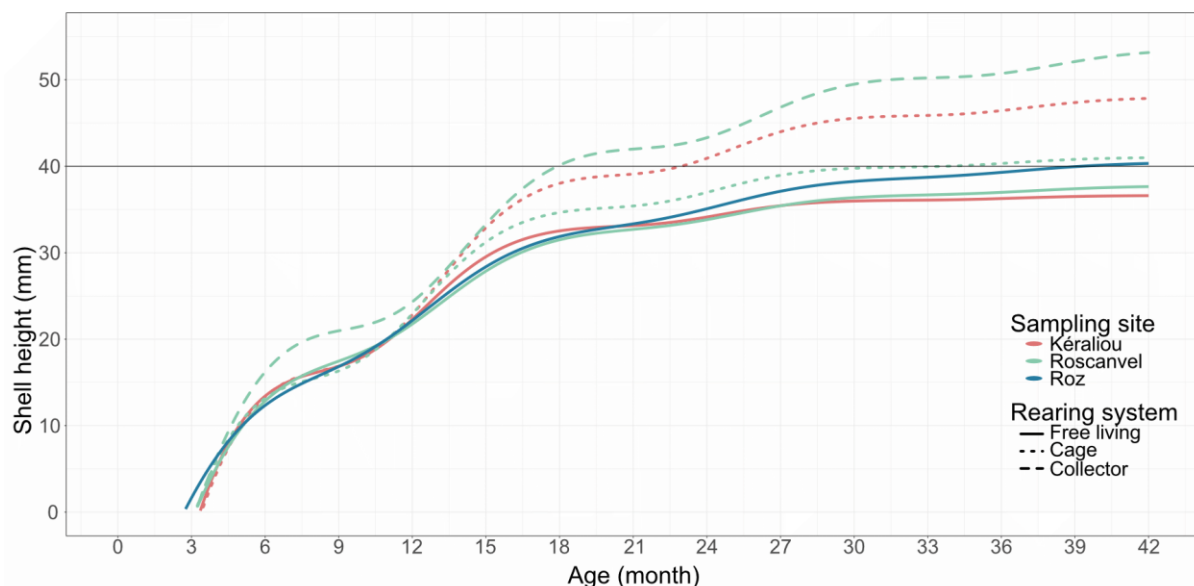


Figure 2.5: Seasonal Von Bertalanffy growth model curves obtained from growth shell height data for each rearing system and monitoring site for two *M. varia* cohorts in the Bay of Brest. Models from Kéraliou, Roscanvel and Roz are represented in red, green and blue, respectively. For the in-situ monitoring, free-living individuals are represented with continuous lines and caged individuals with dotted lines. Individuals from pilot monitoring in collectors are in dashed lines. The thin gray dotted line represents the commercial shell height, 40 mm.

Allometric relationships

The allometric coefficient b was close to 3 in all cases (Table 2.3), suggesting negligible differences between sites. A notable exception was observed for free-living individuals at the Roz with a slightly higher coefficient ($b = 3.13$). Nevertheless, significant differences in standardized shell weight were observed between caged and uncaged scallops (Figure 2.6). Shells were significantly lighter in cages, regardless of sites and rearing systems. For free-living individuals, shells were heavier in Kéraliou and Roz than in Roscanvel (p -values < 0.05).

Table 2.3: Allometric relationships between shell weight ($Shell_{DW}$), total soft tissues weight ($TSTAF_{DW}$) and shell height (L) for each rearing system and monitoring site for two *M. varia* cohorts. N is the sample size, and R^2 the coefficient of determination. L is in mm, $Shell_{DW}$ in g and $TSTAF_{DW}$ in mg. Regression curves are shown in Appendix E).

Monitoring	Rearing system	Sampling site	$Shell_{DW} = aL^b$				$TSTAF_{DW} = aL^b$			
			N	a	$b \pm S.E.$	R^2	N	a	$b \pm S.E.$	R^2
<i>In-situ</i> monitoring	Free-living	Kéraliou	1252	0.05	3.00 ± 0.01	0.98	1237	0.00	3.31 ± 0.03	0.93
	Free-living	Roscanvel	959	0.05	3.00 ± 0.01	0.99	950	0.00	3.35 ± 0.03	0.94
	Free-living	Roz	1292	0.05	3.13 ± 0.01	0.99	1278	0.01	3.08 ± 0.03	0.91
	Cage	Kéraliou	476	0.06	3.00 ± 0.11	0.92	476	0.01	3.11 ± 0.04	0.93
	Cage	Roscanvel	897	0.20	3.00 ± 0.05	0.89	802	0.02	2.80 ± 0.03	0.93
Pilot monitoring	Collector	Kéraliou	300	0.05	3.08 ± 0.03	0.97	198	0.13	2.30 ± 0.08	0.81
	Collector	Roscanvel	344	0.06	3.04 ± 0.02	0.98	196	0.13	2.29 ± 0.12	0.67

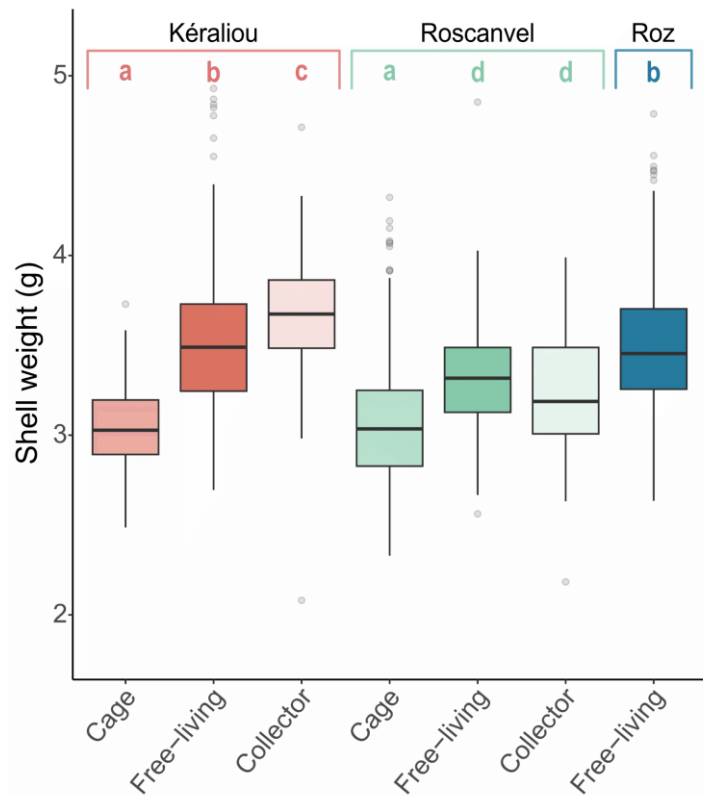


Figure 2.6: Standardized shell weight distribution by monitoring site and rearing system for individuals sampled from January 2021 (pilot monitoring) and January 2022 (*in-situ* monitoring) to the end of both monitorings. Weights were standardized for a shell height of 36 mm. Letters indicate statistical differences between groups assessed by a Kruskal-Wallis (p -value < 0.001) and Wilcoxon post-hoc test (p -value < 0.001).

WEIGHT AND CONDITION INDEX

For the three sites, the total ash free dry weight (AFDW) per individual increased rapidly during the first spring and the first summer of the monitoring: from 0.05 g in April 2021 to over 0.3 g in September 2021 (Figure 2.4, B). During winter, AFDW stagnated, even displaying a tendency for mass loss. In March 2022, AFDW quickly resumed, reaching a value between 0.5 and 0.6 g from May onwards. By the end of the summer 2022, a slight decrease was observed until the end of the monitoring. Similar to shell height, there was a high inter-individual variability hiding eventual differences between sites (Figure 2.4, B). However, during the winter, individuals present at the Roz had a higher mass loss.

Free-living individuals' condition index (CI) exhibited a similar temporal dynamics between sites (Figure 2.4, C). At the beginning of the experiment (spring), and during the first summer (2021), CI was high, with a value around 12 in all monitoring sites. During the early autumn (mid-September 2021), CI gradually decreased to reach its lowest value in late winter, in February 2022 (CI ranged from 5 to 9). In March and April, CI increased again peaking at the end of April 2022 (CI ranging from 12 to 14 depending on the site). Values remained high throughout spring and summer, until the beginning of September. The gonado-somatic index dynamic (GSI) was close to the CI dynamics, with high values in spring and summer for both years ($GSI \approx 15$, Figure 2.4, D). After a rapid decline in September, GSI remained stable across all three sites during the winter, with a value close to 5, until the beginning of spring 2022.

Between the three sites, differences in the evolution of the CI can be observed at finer scales (Figure 2.4, C). From September 2021, the CI of individuals at Roz decreased more rapidly than those at the other sites and remained notably lower until the end of February, with a CI difference around 2. During the CI's re-increase in the spring, it remained lower at Roz than at the other sites. The maximum CI was reached at the same time on all three sites but consistently remained slightly lower in Roz than that of Kéraliou until the end of the monitoring. The allometric relationship between shell height and total flesh weight showed the same differences between sites (Table 2.3): the allometric coefficient was lower in Roz ($b = 3.08$) than in Kéraliou and Roscanvel ($b > 3.30$), illustrating lower soft tissue weight for the same shell height.

2.3.3 REPRODUCTIVE DYNAMICS

GONADAL DYNAMIC

The GSI allows monitoring of gonad maturation and spawning events (Figure 2.4, D), as well as the access to the sexual maturity. From April 1 to May 15, the average GSI increased from 4.5 to 15 while the entire cohort was still at S^{te} Anne. From April 1, 2021 gametes were

identifiable in the gonads (*i.e.* detectable & defined as oocytes or spermatozoa) for two-thirds of the dissected individuals, indicating that the first gametogenesis occurred. At that date, the average shell height of immature individuals was 13.7 ± 2.6 mm (mean \pm sd), while it was 19.1 ± 2.7 mm for mature individuals. Between May 15 and June 1, a sharp decline in GSI was observed (GSI < 10), suggesting the occurrence of a first synchronous spawning event.

Overall, the GSI pattern indicates a reproduction season extending from early spring (March-April) to later summer (end of September), with several spawning events (Figure 2.4, D), in all sites and both years. A gonadic resting period was observed between the middle of October and the end of February. Full gonads and resting gonads showed GSI values ranging between 13-25, and 2-8, respectively. The prevalence of sexed adults among adults supported these observations (Figure 2.4, E), with a maximum of individuals in various stages of gametogenesis or spawning in spring and summer (close to 100 %), and a minimum between October and February (30 to 70 %). Gametes in senescence not expelled during the last annual spawning and retained in the gonads during the winter could explain the high prevalence of sexed individuals during the winter gonadal rest in Kéraliou and Roz (Figure 2.4, E). Interestingly, while the first spawning event occurred at different dates (mid-April in 2021 and mid-May in 2022), it took place after exceeding the same water temperature threshold of 13.5 °C both years and in the three sampling site (Figure 2.3, A & Figure 2.4, B).

Differences were observed in a more detailed scale across the three monitoring sites after the seeding (1st June). During reproduction season 2021, an important gonadal re-maturation was observed at Roz just after seeding (IGS > 20, Figure 2.4, D) followed by a very synchronous and intense spawning (GSI < 10), unlike the other sites. The Roz's scallops exhibit several spawning peaks, while on the other two sites, the GSI remained high (10-15) but did not show a synchronous maturation peak or significant spawning before the last spawning at the end of September. In 2022, the start of gonadal re-maturation was synchronous across the three sites, but the GSI remained lower at Roz. In contrast to the patterns observed in 2021, several maturation and spawning peaks are observed among individuals at Kéraliou, at the beginning (GSI from 18 to 13) and at the end (GSI from 25 to 12) of the season (Figure 2.4, D). The last spawning occurred at the beginning of September for the two sites. The three sites showed differences during the gonadal resting period regarding the sexed adult prevalence too (Figure 2.4, E). Kéraliou and Roscanvel remained a high prevalence during winter (70 %) compared to Roscanvel (30 % in December).

SEX-RATIO & SEXUAL MATURITY

Across all sites and years, the sex ratio was balanced among free-living individuals, with slightly more males in 2021 and females in 2022 (Table 2.4). Females represented 45.5 to 55.5 %, while males represented 49.1 to 44.5 % of the pooled samples in 2021 (proportions

includes juveniles) and 2022 respectively (Table 2.4). In 2021, the juveniles represented less than 10 % of the cohort after the seeding event. Their shell height averaged 15 ± 3 mm (mean \pm sd). The female shell height was always significantly larger than the one of males (Mann-Whitney test, p -value < 0.005 , Table 2.4) except at Roscanvel in 2022 (p -value = 0.29). Female shell height averaged 25.1 ± 4.7 mm in 2021, and 36.1 ± 4.3 mm in 2022, while the shell height of males averaged 22.9 ± 5 mm in 2021, and 33.9 ± 4.6 mm in 2022.

At an age of one year 90 % of the free-living individuals were mature and effectively reproduced, corresponding to individuals with shells higher than 20 mm (all sites combined 25 ± 5 mm; Table 2.4, Appendix F). Immatures individuals had shell heights less than 20 mm (all sites combined 15 ± 3 mm; Table 2.4, Appendix F). All individuals had reached sexual maturity the following spring, at the age of two years (Table 2.4).

Table 2.4: Average shell height of free-living juveniles, females and males at each site for each spawning season studied (mean \pm sd). The proportion of each group cohort is also indicated (%). A comparison of shell height between males and females for each sample pool was conducted using a Mann-Whitney test. Information about the total samples from the year 2021 and the two years of monitoring include samples from S^{te} Anne, before the seeding. N is the sample size.

Year	Site	N	Shell height (mm, mean \pm sd ; %)			p-value M-F shell height
			Juvenile	Female	Male	
2021	Kéraliou	573	14.74 \pm 3.01 ; 9.4 %	25.55 \pm 5.2 ; 41.7 %	23.19 \pm 5.47 ; 48.9 %	< 0.005 ***
	Roscanvel	570	14.81 \pm 2.93 ; 10.2 %	24.65 \pm 4.31 ; 42.8 %	22.58 \pm 4.68 ; 47 %	< 0.005 ***
	Roz	603	14.94 \pm 3.06 ; 9.3 %	25.12 \pm 4.44 ; 44.6	22.95 \pm 4.84 ; 46.6 %	< 0.005 ***
	Total	1062	14.83 \pm 2.98 ; 6.4 %	25.11 \pm 4.66 ; 44.5 %	22.91 \pm 5.01 ; 49.1 %	< 0.005 ***
2022	Kéraliou	388	-	35.85 \pm 4.53 ; 60.6 %	32.87 \pm 4.47 ; 39.4 %	< 0.005 ***
	Roscanvel	109	-	33.92 \pm 4.3 ; 55 %	32.95 \pm 5.07 ; 45.0 %	0.29
	Roz	383	-	37.12 \pm 3.63 ; 50.4 %	34.99 \pm 4.30 ; 49.6 %	< 0.005 ***
	Total	880	-	36.11 \pm 4.28 ; 55.5 %	33.90 \pm 4.58 ; 44.5 %	< 0.005 ***
2021-2022	Total	1942	14.83 \pm 2.98 ; 3.5 %	29.45 \pm 7.02 ; 49.5 %	26.44 \pm 7.08 ; 47.0 %	< 0.005 ***

* p -value ≤ 0.05 ; ** p -value ≤ 0.01 ; *** p -value ≤ 0.005

2.3.4 ENVIRONMENTAL IMPACT ON GROWTH AND REPRODUCTION PERFORMANCES

REARING SYSTEM

For all sites and periods, differences were observed between rearing systems regarding shell height (Figure 2.7, A), GSI (Figure 2.7, B), muscle condition index (MCI) and CI (Figure 2.7, C & D respectively), albeit with different amplitudes. The caged individuals did not exhibit significant differences with free-living ones regarding shell height for the earliest sampling dates in Roscanvel (p -value = 0.76 in March and 0.07 mid-April 2022, Figure 2.7, A), whereas after mid-April 2022 at both sites, their shell height were significantly higher than free-living ones (p -values ≤ 0.05). In contrast, for all sampling dates and both sites, their MCI and CI was

significantly lower compared to free-living individuals (p -values ≤ 0.005 , Figure 2.7, C & D respectively). The CI showed the same trend: it was always lower than 10 for caged individuals, and always larger than 9 in free-living ones. Similar pattern was also observed for GSI (p -value ≤ 0.05 , Figure 2.7, B), except in May 2022 in Roscanvel, (p -value = 0.38). For the last sampling in Kéraliou, for individuals in gonadal rest, the GSI was significantly lower for caged individuals relative to free-living ones (p -value ≤ 0.005). Allometric relationships confirm this pattern (Table 2.3) with caged individuals exhibiting a lower coefficient than free-living ones ($b < 3$ at Roscanvel).

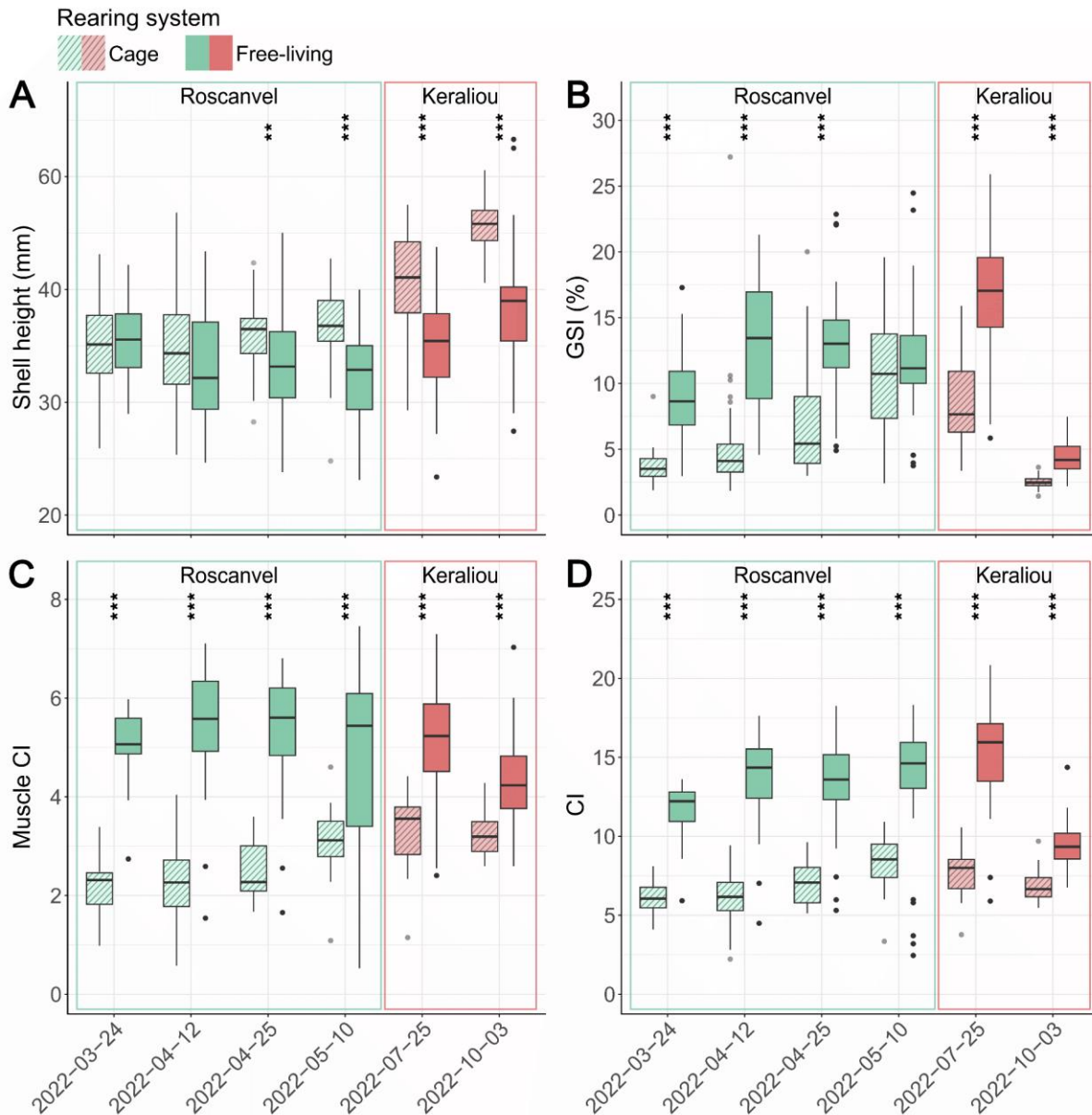


Figure 2.7: Distribution of shell height (A), gonado-somatic index (GSI, B), Muscle condition index (Muscle CI, C), and body condition index (CI, D) for free-living and caged individuals from Kéraliou (Red) and Roscanvel (green). Light hatched colors representing caged individuals, and dark colors free-living individuals. Differences between rearing systems were tested with t-test or Mann-Whitney test: * p -value ≤ 0.05 ; ** p -value ≤ 0.01 ; *** p -value ≤ 0.005 . For each group, $n = 30$, except for caged individuals in Roscanvel sampled the 12 April 2022 : $n = 90$.

The proportion of individuals in advanced gametogenesis (*i.e.* observation of oocytes or spermatozooids) was higher for free-living individuals than for caged individuals for all samples except in May 2022 (Figure 2.8, A). In early spring, the proportion of sexed individuals exceeded 96 % in free-living individuals, whereas it ranged from 44 to 73 % in cages. At the beginning of Autumn, this proportion remained high for free-living individuals at Kéraliou (82.8 %), but significantly declined in cages, reaching only 27.6 %. Furthermore, among sexed individuals, those exhibiting a male sexual type were significantly more prevalent in cages, in

contrast to free-living individuals (Figure 2.8, A). A single gonadal rematuration event was observed in the caged individuals in Roscanvel (Figure 2.8, B). It started later than in the free-living individuals all three sites combined (1 month later), and exhibited lower amplitude: the maximum GSI observed was close to 10 (Figure 2.8, B).

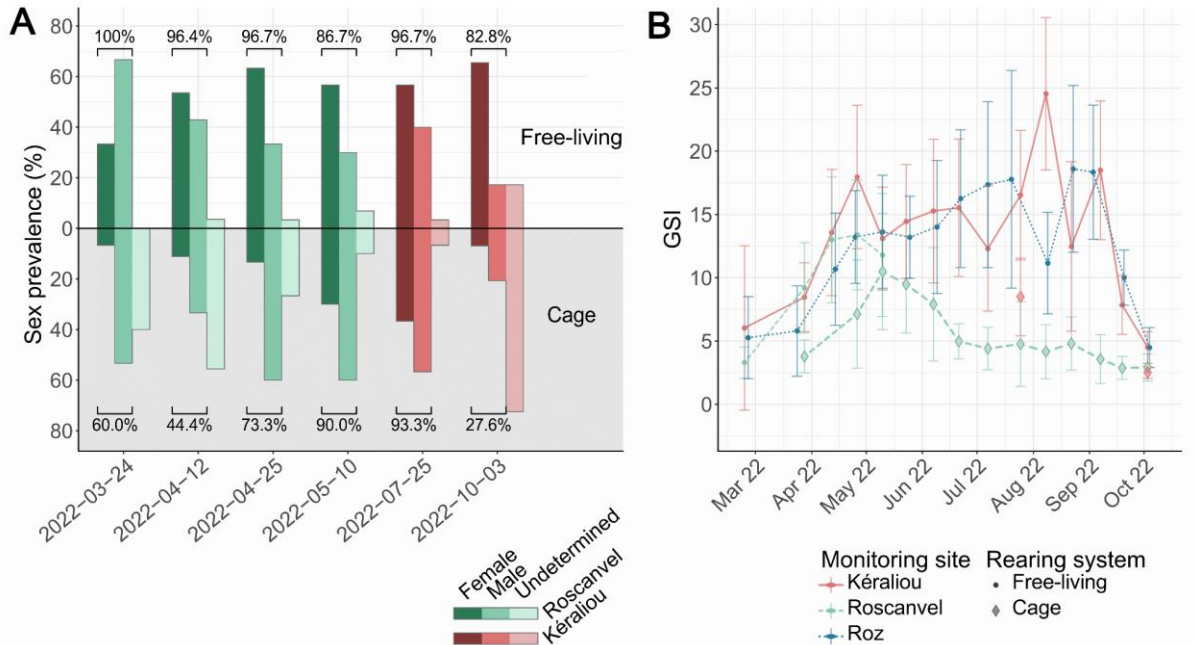


Figure 2.8: Sexual type structure (A) for free-living (up) and cage (down) individuals at the same time and at the same site. Samples from Roscanvel or Kéraliou are respectively in green (2022/03/24 to 2022-05-10) or red (2022-07-25 and 2022-10-03). Dark colors represent the females, medium colors males, and light colors un-sexed individuals (i.e. early gametogenesis or empty gonad). Gonado-somatic index (GSI, B) during 2022 reproduction season for free-living (points) and caged (rhombus) individuals at Kéraliou (solid red), Roscanvel (dashed green), and Roz (dotted blue). For each group, $n = 30$, except for caged individuals in Roscanvel sampled the 12 April 2022 : $n = 90$.

ENVIRONMENTAL VARIABILITY

Linear-mixed effect models revealed that the average temperature has a statistical positive effect on both GSI and CI at the three sites with a globally stronger effect at Roz, followed by Kéraliou and then Roscanvel (Table 2.5, appendix G). A negative effect of temperature variability on GSI was also detected at Roz. Regarding Chl-a, positive effects on both GSI and CI were found at Kéraliou and Roz while no effects were detected at Roscanvel. Finally, turbidity negatively affected CI and GSI at Kéraliou while positive effects on these two variables were found at Roscanvel and Roz. No effect of temperature, Chl-a concentration and turbidity was found on both shell height and total weight at the three sites (Appendix H).

Table 2.5: Linear-mixed model coefficients highlighting effects of predictors on response variables. Response variables are condition index (CI) for the first model, and gonado-somatic index (GSI) for the second one. For both models, predictors are the environmental parameters: mean and standard deviation temperature, mean Chl-a concentration, and mean turbidity.

Site	Variable	Environmental variable			
		Temperature		Chl a	Turbidity
		mean	sd		
Kéraliou	CI	0.27 ***	0.75	0.63 ***	-0.98 **
	GSI	2.37 ***	0.29	1.08 ***	-1.12 ***
Roscanvel	CI	0.17 *	-0.39	0.08	3.77 ***
	GSI	2.29 ***	-0.31	0.29	2.32 ***
Roz	CI	0.35 ***	-0.96	0.58 *	1.83 ***
	GSI	2.98 ***	-1.06 *	1.37 ***	2.63 ***

* p-value ≤ 0.05 ; ** p-value ≤ 0.01 ; *** p-value ≤ 0.005

2.4 DISCUSSION

2.4.1 GROWTH

For bivalves in general, the most common growth indicator used, as for science, environmental management and fisheries is the shell, and the shell height for scallops in particular. Numerous authors have used this biometric measure to analyze and to model growth dynamic of *M. varia*, comparing sites (Bodoy et al., 1990; Dao and Caisey, 1992; Burnell, 1995), depths (Rathman et al., 2017), growth device (Zorita et al., 2023), density (Cancelo et al., 1992), recruitment periods (Prato et al., 2020), or age groups (Shafee, 1980).

To describe *M. varia* growth the most commonly applied model is the original Von Bertalanffy growth model (VBGM) (Conan and Shafee, 1978; Burnell, 1995; Rathman et al., 2017; Prato et al., 2020). We observed close ultimate shell height values (L_{∞}) in Ionian sea in suspended cages than in our study for free-living individuals (Prato et al., 2020), but ultimate length is lower than in other North Atlantic sites (Burnell, 1995, in Irish), or previous study in Bay of Brest (Conan and Shafee, 1978, in the 70's, Table 2.6). Nevertheless, the growth coefficient is better in our study: scallops exhibit a faster growth during the beginning of development. This significantly higher growth rate explains the high growth performance index (Φ') corresponding to VBGM for all sites and rearing systems compared to other studies (Table 2.6).

Table 2.6: Original Von Bertalanffy growth model (VBGM) parameters (K , L_∞ , t_0) and growth performance index (Φ') fitted from *M. varia* growth shell height data, after Conan & Shafee (1978), Burnel (1995), Prato et al. (2020) and this study.

Author	Rearing system	Site	VBGM parameters			
			K	L_∞	t_0	Φ'
This study	Free-living	Kéraliou	1.24	39.39	0.29	3.29
		Roscanvel	0.88	44.39	0.20	3.24
		Roz	0.97	43.42	0.23	3.26
	Cage	Kéraliou	0.77	57.37	0.30	3.40
		Roscanvel	0.98	45.97	0.27	3.31
	Collector	Kéraliou - Roscanvel	0.74	58.26	0.10	3.35
Conan & Shafee, 1978	Free-living	Bay of Brest	0.764	49.58	0.263	3.27
			0.574	50.93	-	3.17
			0.447	52.30	0.273	3.09
	Closed systems		0.461	51.96	0.581	3.10
			0.430	53.66	-	3.09
	Prato et al., 2020	Closed systems several recruitment periods	Ionian Sea	0.35	52.20	0.75
0.14				50.28	0.07	2.56
0.33				45.81	0.5	2.84
0.32				51.20	0.8	2.92
0.30				45.15	0.49	2.79
0.23				37.98	0.05	2.52
0.22				43.94	0.35	2.63
0.91				34.18	1.15	3.03
0.27	42.24	0.24	2.68			
Burnel, 1995	Free-living	Inner Roskeeda Bay	0.69	58.5	0	3.37
		Lough Ine	0.76	72.0	0	3.60

However, *M. varia* shell growth follows a seasonal pattern, as for many temperate bivalve species (see e.g. Chauvaud et al., 1998; Dolmer, 1998). Some observations and synchronicities were previously reported in the populations of *M. varia* in Bay of Brest (Shafee, 1980), and Galicia (Cancelo et al., 1992). Growth is faster in the spring, synchronized with the first spring blooms and the fast increase in water temperature. They show that during summer, shell growth can slow down presumably due to higher reproductive effort, a resumption being possible between spawning and the autumn. During winter, characterized by cooler temperatures and reduced food inputs, growth stops. A similar overall pattern was observed in the Bay of Brest in 2021 and 2022. This high seasonal variability is consistent with the

observation that the seasonal VBGM better describes the growth of *M. varia*. In this model, the parameter C modulates the amplitude of the growth oscillations. For all fits realized in this study, we found high values for C that ranged from 0.46 to 0.80, reflecting a significant winter growth reduction. This strong seasonality suggests a strong control of growth by environmental conditions, even though the mixed models did not significantly link environmental variables to shell height. The high inter-individual variability in shell height (from simple to double) may have added too much variability to the model, and further investigation will be needed to clarify the nature of these interactions. Links between environment and growth are also a combination of non-linear (complex) effects, which can't be captured by this type of model, and require other methods of investigation.

Among sites and rearing systems, the seasonal VBGM exhibits a better shell growth in closed systems compared to free-living individuals considering the asymptotic shell height. Within the same site, differences between rearing systems can reach 20 mm for the ultimate height. The growth device seems to play an important role in shell growth performances. Even if individuals in free-living access quickly to L_{∞} , the height remains below the commercial size (40 mm). The commercial size is reached only by free-living individuals in the Roz and after more than three years, whereas it is reached at all sites in 1.5 to 2.8 years by individuals in closed systems, based on adjusted growth models. Compared to the original VBGM, the seasonal model estimates a lower L_{∞} . Despite the higher growth rate, commercial size is reached slightly later or not at all. Conan & Shafee (1978) found that commercial size (40 mm in Bay of Brest) was reached after only two years in free-living *M. varia* in the 70's from the Lanveoc population, close to the Roz site. Growth observed in the Bay of Brest in 2021 and 2022 appears to be lower than in other locations, with commercial size reported to be reached after less than one year (Cano et al., 2005) to 15 months (Cancelo et al., 1992) in Spain, or between one and two years in Irland (Burnell, 1995).

However, it is important to take into account the extent of the study period when analyzing these results. Indeed, this study is based on the growth of individuals between 0.5 and 2.5 years, except for the pilot monitoring, which covers growth up to more than 3.5 years, and where K appears to be lower, and L_{∞} higher. It is then possible that the fitting procedure underestimated L_{∞} and overestimated K for the in-situ monitoring due to low constraints of our data on ultimate height. Nonetheless, it is interesting to note that from the second year of monitoring (individuals aged 2 years older), growth tends to slow down, even during periods of high food availability. This slowdown has been shown in numerous *M. varia* studies involving cohort analyses or population structure analyses based on size frequency or annual growth rings (Dalmon, 1935; Letaconnoux and Audouin, 1956; Lubet, 1959; Shafee and Lucas, 1980).

Even though shell height is a useful and widely used indicator that is simple to obtain and to compare, it does not appear to be sufficient in defining the growth performance of the scallop and its physiological state. Indeed, the relationships between shell height and both shell weight and flesh weight show different trends between sites and among the different rearing system conditions. We observed that shell and total soft tissues weight are more important for a same shell height in free-living individuals than in individuals reared in closed systems. Shafee (1981) observed during a two-years monitoring in the natural (*i.e.* free-living) variegated scallop population of Bay of Brest in the 70's a high variability between sampling months, with allometric coefficients values from 2.27 to 3.62, which are close to the one we found. In a closed system located in the Ionian sea, Prato et al. (2020) reported allometric coefficients ranging between 2.54 and 2.95 (shell height - body weight relationships) close to the one we found in similar rearing conditions. This difference between shell growth (in mantle-growth axes) and body mass growth was widely observed in bivalves, whereas the production of soft tissues and shells in mollusks depends on the availability of partly different resources. While shell formation depends mainly on ions (carbonates in particular) present in seawater, soft tissue formation is highly dependent on the food availability. In addition, studies have shown that shell growth is related to metabolism activity (Lewis and Cerrato, 1997). Numerous studies indicate that shell production in several marine invertebrate species continues in the absence of food (*e.g.* Palmer, 1981) and that in undernourished or starved molluscs, shell growth can be maintained (Orton, 1925; Pannella and MacClintock, 1968; Strömngren and Cary, 1984), even when tissue growth is negative (Lewis and Cerrato, 1997). This may suggest a strategy to increase the habitable volume of the shells in anticipation of future soft tissue growth (Palmer, 1981). Two growth dynamics (strategies) can be observed here dependent on fine-scale environmental conditions: individuals with significant shell growth in height but thinned when deprived of food, and individuals with slower shell growth in height but greater production of soft tissue in an environment with higher food availability. Shell height therefore appears not to be a sufficient indicator of population or individual health.

Between the three sites, free-living individuals show higher shell growth in Roz than in Roscanvel and Kéraliou. Moreover individuals at Roz appear to be in worse physiological state, mainly in winter. Interestingly, during winter, although the oscillation amplitude of the seasonal VBGM is lower in Roz than in other sites, this site exhibits a higher winter weight loss. While this dynamic may be linked to growth strategies in link with food availability as mentioned above, the significant difference in shell weight for the same height observed between scallops in cages individuals at all sites and those in free-living suggests that other processes are involved. Although it was not possible to show an impact of environmental parameters on shell height or total mass, the positive effect of temperature and Chl-a on CI was significant for all

sites: a high temperature and phytoplankton concentration in the water column improves the condition of the scallops. Nevertheless turbidity has a negative effect on CI in Kéraliou, while it has a positive effect in Roscanvel and Roz. Increase in turbidity can be caused by factors such as river inputs after heavy rainfall or by the resuspension of sediment due to currents. These events can introduce additional nutrient sources, especially during the winter months, which can be beneficial for filter-feeding organisms. However, high turbidity can also impact the feeding/digestive efficiency due to high proportion inorganic particles. The higher turbidity at Kéraliou compared to other sites during the spring 2022 growth recovery may partly explain this negative effect. In summer, river inputs are low, but the site of Kéraliou is more exposed to the strong currents entering through the narrows in Bay of Brest than the Roz site (in the southern part of the bay), and the higher resuspension of sedimented inorganic matter can have an impact on scallop nutrition. A deleterious effect can be observed in cases of excessively high and/or prolonged turbidity episodes. Moreover, we must remain cautious about growth performances at Roscanvel compared to other sites. The rapid disappearance of free-living scallops in Roscanvel and their decreasing average shell height in the last two months of monitoring imply the presence of specific factors controlling survival and a possible selection in size of individuals (e.g. size-dependant predation, sampling effort), which cannot be identified at the other sites.

2.4.2 REPRODUCTION

SEASONALITY AND REPRODUCTION DYNAMIC

In free living individuals, the observed phenomenology of gonadal variations (early gametogenesis and gonadal growth/maturation) is in accordance with previous observations on this species in the area (Shafee and Lucas, 1980; Dao et al., 1985; Dao and Caisey, 1992) as well as in other locations (northern: Reddiah, 1962, Burnell, 1991; southern along the Atlantic coast: Dalmon, 1935, Lubet, 1959, Perodou and Latrouite, 1981, Iglesias et al., 2012). Analysis of the prevalence of sexed adults at each site shows that gametogenesis begins in January, with a noticeable increase in identifiable gametes in the gonads, after a minimum reached in December (Lubet, 1959; Shafee, 1981). This is followed by gonadal growth: spawning period beginning in early spring (late March to early April) to the end of summer. During spring, gonadal maturation is fast, and synchronized with the first and major spring bloom. The first major spawning occurs around two months after the start of gonadal growth in April-May, and the last major spawning is observed in August-September, four months later. Nevertheless, in the Bay of Brest in the 80-90's, the first reproductive event was observed later in the season, and occurred between May and June (Shafee and Lucas, 1980; Dao et al., 1985). After the last spawning, individuals are in gonadal rest from October to January.

The role of environmental factors such as temperature and food availability in shaping reproduction dynamics of scallops, and *M. varia* in particular, has been widely reported (Letaconnoux and Audouin, 1956; Lucas, 1965; Iglesias et al., 2012). This is consistent with our study where a positive effect of temperature and Chl-*a* levels on GSI has been found at Kéraliou and Roz, with Roz showing a more influence. At Roscanvel, the lower positive effect of temperature and the absence of effect of Chl-*a* concentration suggest, as for CI, that additional factors could play a role on the observed reproduction dynamics. Indeed, the lack of information on the entire reproduction season during the second year at this site, as well as the observed high mortality may account for these different effects. Once again, the hypothesis of a selection by predators of large individuals in good condition, and the potential resulting bias in sampling during scuba diving collection, may have led to the analysis of individuals with poorer growth capacities, or which did not have access to resources despite a high availability of food in the environment. This could lead to an underestimation of the positive effect of food availability on reproduction, by underestimating the reproductive capability itself. (see above, section 4.1.). Although not investigated here, other factors than temperature and food availability, such as photoperiod and biochemical communication mechanisms may also shape reproduction dynamics.

During the breeding season, many spawning events occurred, either total and synchronous (this study: Roz, July and August 2021; Kéraliou, August 2022), or partial and/or asynchronous, as widely observed in this species. Following the first spring spawning, the match between important late algal blooms and high temperatures may contribute to an important and synchronous rematuration of individuals. This hypothesis being supported by the fact that, during the *in-situ* monitoring, after scallops have dispersed across the three monitoring sites, a higher gonadal rematuration followed by a spawning event occurred in Roz in July 2021 and not on the other sites. Between seeding date and the second spawning, environmental conditions at Roz differed from the other sites by the occurrence of an important bloom and a temperature one to two degree higher. It is also consistent with the positive interactions between chlorophyll concentration, average temperature and GSI. Food available and elevated temperatures not only promote a high GSI but also could influence the spawning dynamics throughout the season.

However, this increased reproductive effort in Roz in 2021 compared to the other sites, along with high summer temperatures, could account for the lower CI at Roz than at the other sites. Indeed, *M. varia* is described as a species capable of using both internal and external resources to support its reproductive effort alongside its growth. In Iglesias et al. (2012), variegated scallop is described as opportunistic, indicating that gametogenesis occurs in response to a sufficient availability of food in the water (Bayne, 1976). However during a brief

period at the beginning of spring when gonad development initiates, *M. varia* behaves conservatively relying on energy reserve, as noted by Bayne (1976). According to Shafee (1981), the species may use its energetic reserves to initiate gametogenesis in the early months (February-March) before the first spring bloom as in other scallops species (Le Pennec et al., 2001; Pazos et al., 2003). Subsequently during this first bloom, the acquired energy is partly used directly for gonadal maturation, somatic growth, the remaining part being stored. The amount of stored energy may determine whether a secondary spawning occurs in autumn, with the energy acquired during the autumn bloom primarily allocated to somatic growth (*i.e.* resuming growth) and storage. These stored reserves allow it to support the organism during the winter months and to initiate gametogenesis for the following breeding season. These differences on reproductive effort between sites may be examined through energy allocation compromises. The trade-off concept was discussed by many authors for described bivalves flexibility in patterns of energy allocation to fitness traits, typically growth and reproduction, in response to environmental conditions, including stressful conditions. Poor environmental conditions (*i.e.* food availability or diet quality) may impact reproductive effort, affecting both energy allocations between growth and reproduction, and energy acquisition (see *e.g.* MacDonald et al., 1987; Stoeckmann and Garton, 2001; Bayne, 2004). Then, this greater investment in reproduction than in growth observed in Roz individuals, and their greater winter weight loss could be due to the ability to adjust physiological parameters in response to environmental conditions. Additionally to energy needs, in ectothermic organisms higher temperatures generally lead to an increased metabolism, as shown by Shafee (1982) for *M. varia*. An increase in energy demand for reproduction and for somatic maintenance due to high metabolism may deplete reserves resulting in organisms in poor winter conditions. In addition, in this site, with the highest summer temperatures, temperature variations (standard deviation) negatively affect gonadal development suggesting that the species' thermal tolerance may be reached in the Bay of Brest. While the average summer temperature at Roz is favorable for gonadal maturation (18.5 and 19.2 °C in 2021 and 2022 respectively), slight variations above these temperatures may overshoot the higher limits of the thermal range. The greater and more repeated these deviations are (close to 0.8 °C for both summers), the greater the risk of individuals spending time at unfavorable temperatures compromising optimal metabolic functions. While this effect is significant in regard to the dynamics of the GSI, it is likely to have an impact on the whole metabolism. Winter weight loss is more severe when initial reserves were low, which may account for a lower GSI in Roz in spring 2022 compared to the previous year or to Kéraliou. Therefore, environmental conditions conducting a successful breeding season may not necessarily be favorable in a long-term perspective. At Roz, the environment seems to provide specific temperature and food conditions, leading to different energy allocation strategies from other sites.

SPAWNING TRIGGER

For all sites and both years, we observed a first (spring) spawning on different dates, but consistently at the same threshold: 13.5 °C. The role of seawater temperature on triggering the first spring spawning in *M. varia* has been widely described (Letaconnoux and Audouin, 1956; Lucas, 1965; Iglesias et al., 2012), however with temperature threshold above 15-16.5 °C. Burnell (1983) found that the decrease in the summer GSI usually coincided with a slight temperature increase ranging from 12 °C to 15.5 °C or 16.0 °C. This is in agreement with our study, as the water temperature rises very rapidly at the observed spawning period, from 13.5°C at the peak of the first gonadal maturation, to 15 °C 15 days later, when the gonadal index drops (*i.e.* before and after spring spawning respectively). In this case, we can hypothesize that spawning is triggered by both a temperature threshold and a rapid increase in temperature. This same variation in temperature, synchronized with the first annual spawning event, was also recorded in the Bay of Brest, at the Roz site, in 1983 (Dao et al., 1985). Nevertheless, at Roscanvel a time lag in spawning was observed between free-living and caged scallops, in which it occurs later, for the same sea temperature. Additionally to exogenous factors such as temperature, endogenous factors such as the state of development of the gametes may also play a role in triggering spawning (Iglesias et al., 2012) suggesting that spawning only occurs when temperature is favorable and when gametes are mature.

SEXE-RATIO & PUBERTY

To our knowledge, no study has examined the changes of sex ratios and sexual determinism over time within a single cohort of *M. varia* individuals with limited interactions with individuals of other ages classes. Although, many authors have discussed the type of hermaphroditism in variegated scallops (Dalmon, 1935; Letaconnoux and Audouin, 1956; Lubet, 1959; Lucas, 1965; Perodou and Latrouite, 1981; Burnell, 1995), the determinism of their sex change has never been precisely described. Successive protander hermaphroditism is the most accepted type (Dalmon, 1935; Letaconnoux and Audouin, 1956; Lubet, 1959; Lucas, 1965; Perodou and Latrouite, 1981). If they agree to link contributions to the population's reproduction of an individual as female or male to its size (*i.e.* shell height), most of them principally used this biometry to associate sexual type with the age of the individuals. Subsequently, during their first reproduction, the young recruits exhibit a male sexual phenotype. In the following years, some of these individuals will switch and participate as females in reproduction over years. Lubet (1959) observed 80-100 % males among the adults during their first breeding season in the population (shell height < 30 mm), 50 % during their second (shell height 30-40 mm), with the proportion decreasing to 30 % in individuals over 4 years old (shell height > 45 mm). In rare cases, some individuals may switch from female type to male. Lubet (1959) proposed a genotypic explanation to those observations. According to

him, three sexual genotypes may co-exist into *M. varia* populations: a minority of “true females”, a few “true males”, and a majority of protandric hermaphrodites individuals. Protandric ones would have the ability to change sex during their life cycle after their first reproduction event as male. The majority of females in a population would therefore be “feminized hermaphrodites”. Nevertheless, no genetic study has been able to confirm or refute his hypotheses.

Our results studying groups of isolated individuals from the same cohort, and therefore of the same age, challenges the hypothesis of successive protandry, linking the sex of an individual to its age. In fact, from their first breeding season, the sex ratio indicates a balance among mature free-living individuals, which can be observed whatever the monitoring site considered, and whatever the year. However, a size structure appears: individuals of the female sexotype are significantly larger than those of the male sexotype.

In many species of successive hermaphroditic bivalves, it has been suggested that sexotype depend on the physiological state of the individual at the initiation of gametogenesis (Galtsoff, 1964; Le Dantec, 1968; Diaz and Rosalia, 2004; Teaniniuraitemoana, 2016) high reserves (lipids, glycogen) leading to oocyte production. Conversely, poor reserve would lead to male sexotype. Shafee (1981) shows that lipid content is higher in females than in males from the earliest stages of gametogenesis, even before the first spring blooms. Burnell (1995) also proposed that in *M. varia*, the trigger for changing sexes could be related to the amount of storage available during winter, with female type associated with high storage level. For the same site and type of rearing system, the largest individuals, having grown more during the previous summer, may therefore exhibit better physiological conditions, and therefore develop as females.

In addition to the state of reserves, some authors have shown the impact of environmental conditions on bivalves sexual determinism (Teaniniuraitemoana, 2016; Liu et al., 2022; Feng et al., 2023), involving both endogenous (level of reserves) and exogenous (e.g. temperature, food availability) determinants. For some of them, in good conditions (favorable temperature and abundant, good-quality food), a larger proportion of the population could end up reproducing as females. However, the very similar temperatures at our three sites until the first spawning in spring and the lack of a clear relationship between the intensity of the first spring bloom and the sex ratio between sites mean that we cannot conclude whether it is involved here.

A possible mechanism allowing the balance of sex ratios is through social interaction mechanisms between close individuals (Burnell, 1995), mainly based on chemical communication. Under such an hypothesis, the first individuals to enter gametogenesis (*i.e.* in

better physiological condition, females) would signal the presence of female-type individuals, to individuals in poorer condition, who would develop male-type reproduction (once a sufficient number of females has been reached in the population). Chemical communication has already been demonstrated in the synchronization of spawning between males and females, with gametes emitting substances that can trigger spawning in nearby mature individuals in *M. varia* (Lubet, 1959), and in the sex reversal in the scallop *Placopecten magellanicus* (Wang and Croll, 2004). In a population, the balance between sexes would therefore be driven by the size/condition structure, whatever the relative age of the individuals.

Finally, a size threshold for maturity is observed in our study: all individuals smaller than 15 mm shell height are immature, as all ones larger than 20 mm are sexually mature, individuals ranging between these two sizes being in a transition between the juvenile and adult stages (Appendix H). Individuals that do not reach the minimum size of 15 mm during the cohort's first breeding season are not able to reproduce. Thus among individuals of a same age, one year after their recruitment, around 10 % are still not reproducing while 100 % reproduce after two years.

2.4.3 REARING SYSTEM: AN UNEXPECTED EXPERIMENT OF FOOD-LIMITING ENVIRONMENTS

The growth in closed systems appears to be an efficient alternative for obtaining commercial-sized variegated scallops quickly, with limited mortality due to predation. In fact, very few dead individuals were found in the cages and collectors, except in the presence of a predator (predator observed directly or claw marks left on the valves), compare to other sites, especially Roscanvel, where starfish and decapods were abundant (Appendix I), and known as *M. varia* predators (Forester, 1979). Numerous studies have used this type of device to study the biology and ecology of *M. varia*, or the feasibility of sea farming (Dao et al., 1985; Baron, 1988; Gosling and Burnell, 1988; Bodoy et al., 1990; Cano et al., 2005; Rathman et al., 2017; Zorita et al., 2023). Most of them show increased growth, taking shell height growth as the main indicator. Nevertheless, the significantly lower CI between cages and free-living individuals at both Kéraliou and Roscanvel as well as lower reproduction ability suggests a limited although non-critical (*i.e.* non-lethal) micro-environment. Despite regular cleaning by scuba diving, strong external fouling of cages and development of organisms on the surfaces of cages and collectors (*e.g.* macroalgae, sponges, bryozoans, ascidians; Appendix J) are suspected of limit water-flow through the cages and subsequently the access to food. Interestingly, these observations may provide information on the species biology in the presence of food limitation and/or strong intraspecific competition. Despite significant shell growth in height, shell mass and thus thickness is lower in the cages compared with other growth devices. This result is consistent with the reading of calcein growth rings performed on

all monitored individuals, where its detection was clearer (*i.e.* more intense and better defined fluorescent rings) in individuals from the cages. As discussed above, this shell growth can be explained by the maintenance of metabolic activity despite a lack of food. Nevertheless its thinness may also indicate a strong reduction in metabolic activity, as shell biosynthesis in bivalves relies in part on energy-intensive active trans-membrane pumps, and the involvement of protein activity (Marin et al., 2012). A complementary hypothesis would be that progressive fouling of the cages may initially have allowed the organisms to grow significantly (in shell and body), before leading to food limitation (by limiting the flow of water bringing food from outside). Mass growth is then limited, the high somatic maintenance cost leads to an increasingly low CI (for total body and specific somatic/storage organs), and then the mantle calcification activity is reduced and the shell thickens slowly. A complementary food source accessible to free-living scallops and not those in cages may also be taken into account. *M. varia* feeding strategy is described as generalist (Maloy et al., 2009), and the presence of microphytobenthos or resuspended sedimented organic matter in the experimental parks could explain the differences in physiological state observed between the systems.

Cages experimentation also provides key information on reproductive mechanisms in limited food environment. Despite a very low condition index, a reproductive event can be observed at Roscanvel in the cage, but with gonadal maturation and spawning later than at all other sites in free-living individuals. Spawning is total, synchronous and unique in the reproductive season. Moreover, at both sites, the great majority are males, while in free-living individuals, a slightly higher proportion of females than males is observed. These observations in cages suggest that individuals do not have sufficient reserves to initiate a winter gametogenesis. In pectinids, it has been shown that spring reproduction relies in part on the reserve energy acquired the previous year, particularly for the initiation of reproduction at the end of winter (Barber and Blake, 1981; Le Pennec et al., 2001; Pazos et al., 2003). In *M. varia*, Shafee (1981) highlighted the use of these resources for the initiation of first reproduction, with spermatogenesis and oogenesis taking place mainly during the winter months and early spring (Lubet, 1959). By the end of the previous summer, caged individuals could not store energy to get through the winter under optimal conditions (*i.e.* use of routine internal energy, and conservation of specific reserves allocated to reproduction), and to initiate gametogenesis without any input from the environment. The increase in the prevalence of sexed individuals in the cages, followed by an increase in GSI, is synchronous with the onset of the first spring bloom. Reproduction then takes place under poor physiological conditions, relying exclusively on exogenous energy supplies, but only allowing a single reproductive event. It has been shown that the presence or absence of a second synchronous spawning event in autumn can depend on the level of reserves and the intensity of the spring bloom (Lubet, 1959). In this

case, if the individuals' reserves are depleted even before the end of winter, the late-March bloom will not allow both a simultaneous reproductive event and sufficient energy storage for autumn reproduction. Moreover, the massive presence of male individuals supports the hypothesis of a sexual determinism driven by physiological state. Indeed, individuals in poorer condition and/or undergoing late gametogenesis seem to take part in reproduction preferentially as males. A high density of individuals in cages may inhibit feminization of individuals. Individuals that have initiated their reproduction as females are in close proximity to each other, hence, through chemical mediation, individuals who have not yet initiated their reproduction may undergo a transition to male type. However, this hypothesis does not seem viable, given the late observation of female individuals, even though their oocytes are identifiable early compared to spermatozoa during gametogenesis.

At a populational scale, these observations present challenges at various levels. A single, potentially unsynchronized spawning event with nearby sites may impact larval production and recruitment, with success varying throughout the year (Dao and Caisey, 1992; Tsotsios et al., 2016; Prato et al., 2020). It can also present challenges for recruit survival due to the increased presence of predator recruits (*i.e.* starfish, Shank et al., 2012). In addition, the substantial prevalence of males and the disruption of the sex ratio can lead to inefficient spawning. Even if individual conditions are not critical and shell growth remains significant, prolonged limitations in food access can therefore have significant consequences on populations, limiting or even inhibiting spawning and thus recruitment for one or more years.

2.5 CONCLUSION

Mimachlamys varia exhibits variable patterns in growth and reproduction dynamics within Bay of Brest. Seasonal growth shows winter weight-loss trends at estuarine sites, but only a slowdown at the more oceanic site. In addition, our study reveals lower height growth performances than in historical studies realized within the bay, or in other areas (Conan and Shafee, 1978; Burnell, 1995; Rathman et al., 2017; Prato et al., 2020). Under natural conditions, commercial size is hardly reached, and only in the southern basin. However, this metric does not seem to reflect the physiological state of the organism. In fact, for individuals from the same cohort in different environments, the individuals with the highest shells were also those in the worst general condition, and the most thinned.

Consistently with literature on the species we observed that gametogenesis is initiated in winter and the spawning season spread out from April to late September (Dalmon, 1935; Lubet, 1959; Reddiah, 1962; Shafee and Lucas, 1980; Perodou and Latrouite, 1981; Dao et al., 1985; Burnell, 1991; Iglesias et al., 2012; Dao and Caisey, 1992). On a finer temporal and spatial scale, the mechanisms modulating spawning (amplitude of spawning peaks,

synchronicity, total or partial spawning) appear complex and require further investigation. Information has been provided on individual thresholds for first reproduction and sexual determinism. The majority of individuals reproduce as early as 1 year old, for those having reached a size greater than 15 mm. The mechanisms determining sexual phenotype (e.g. male or female) seems linked to size rather than age. Larger individuals (*i.e.* those in better physiological condition) initiate female gametogenesis, while smaller ones initiate male gametogenesis, maintaining a sex ratio of 50 % from the first year. In the case of poor physiological condition of all the individuals in a group (thinned animals), a higher proportion of males is observed.

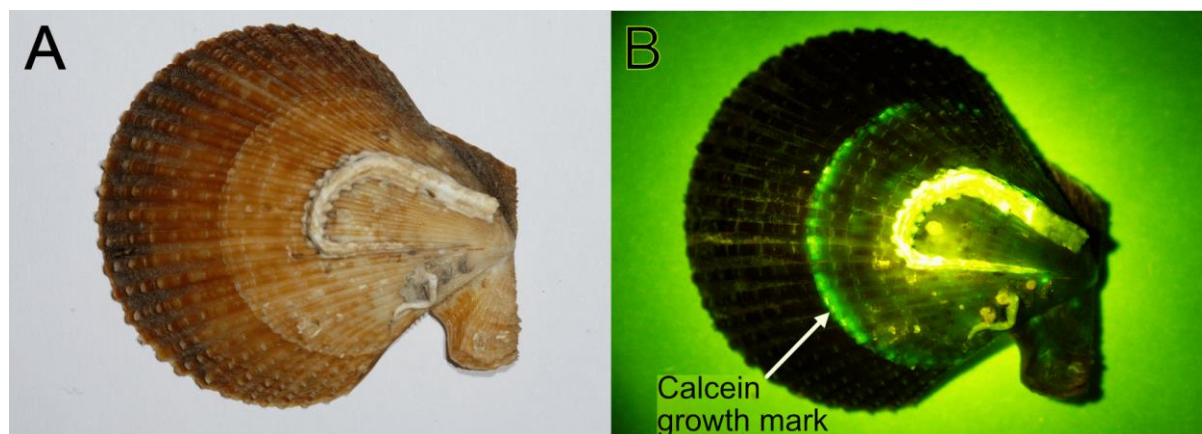
Finally, the impact of individual rearing systems seems to have consequences for the animals' growth and reproductive skills, in particular varying shell shape and its relationship with flesh weight. These differences could be linked to food limitation.

Environmental conditions (*i.e.* in this study: temperature, food availability, turbidity) appear to have a significant effect on the biological skills of the species, but with variable effects depending on the site investigated, and the biological traits considered. Their variability reflects a combination of non-linear effects between the environment and these biological traits, and therefore appears complex. It therefore seems necessary to examine the biological competences of the species and their interaction with their environment through other types of approach, notably concerning the trophic ecology of the species, and the limiting conditions for maintaining a population of *M. varia*. Based on the observations acquired in this study, the use of individual growth mechanistic models would be relevant (*e.g.* using Dynamic Energy Budget theory, Kooijman, 2010) and could provide a better insight into the interactions of the physiological processes of *M. varia* themselves, as well as with their environment.

ANNEXES

APPENDIX A

Right *M. varia* shell under natural light (A) and blue light (B) five months after Calcein marking day (calcein – Sigma, CAS 154071-48-4; 150 mg L⁻¹; 3 h balneation). The calcein growth mark is observed under excitation length-wave 440 – 460 nm with a Nightsea® Stereo Microscope Fluorescence Adapter (B).



APPENDIX B

Pilot monitoring sampling schedule in Sainte-Anne du Portzic (S^{te} Anne), and in the two sampling sites (Roscanvel, Kéraliou).

Sampling number	Sampling site		
	S ^{te} Anne	Roscanvel	Kéraliou
191023	23/10/2019	-	-
191122	22/11/2019	-	-
P00 (Calcein marking & seeding day)	24/06/2020	-	-
P01	NA	20/07/2020	20/07/2020
P02	NA	17/08/2020	17/08/2020
P03	NA	14/09/2020	14/09/2020
P04	NA	13/10/2020	13/10/2020
P05	NA	10/11/2020	10/11/2020
P06	NA	06/01/2021	06/01/2021
P07	NA	08/03/2021	08/03/2021
220808	NA	08/08/2022	-
230113	NA	13/01/2023	-

APPENDIX C

In-situ monitoring sampling schedule in Sainte-Anne du Portzic (S^{te} Anne), and in the three sampling sites (Roscanvel, Kéraliou, Roz). Asterisks indicate sampling in experimental cages and crosses indicate the absence of sampling of free-living individuals.

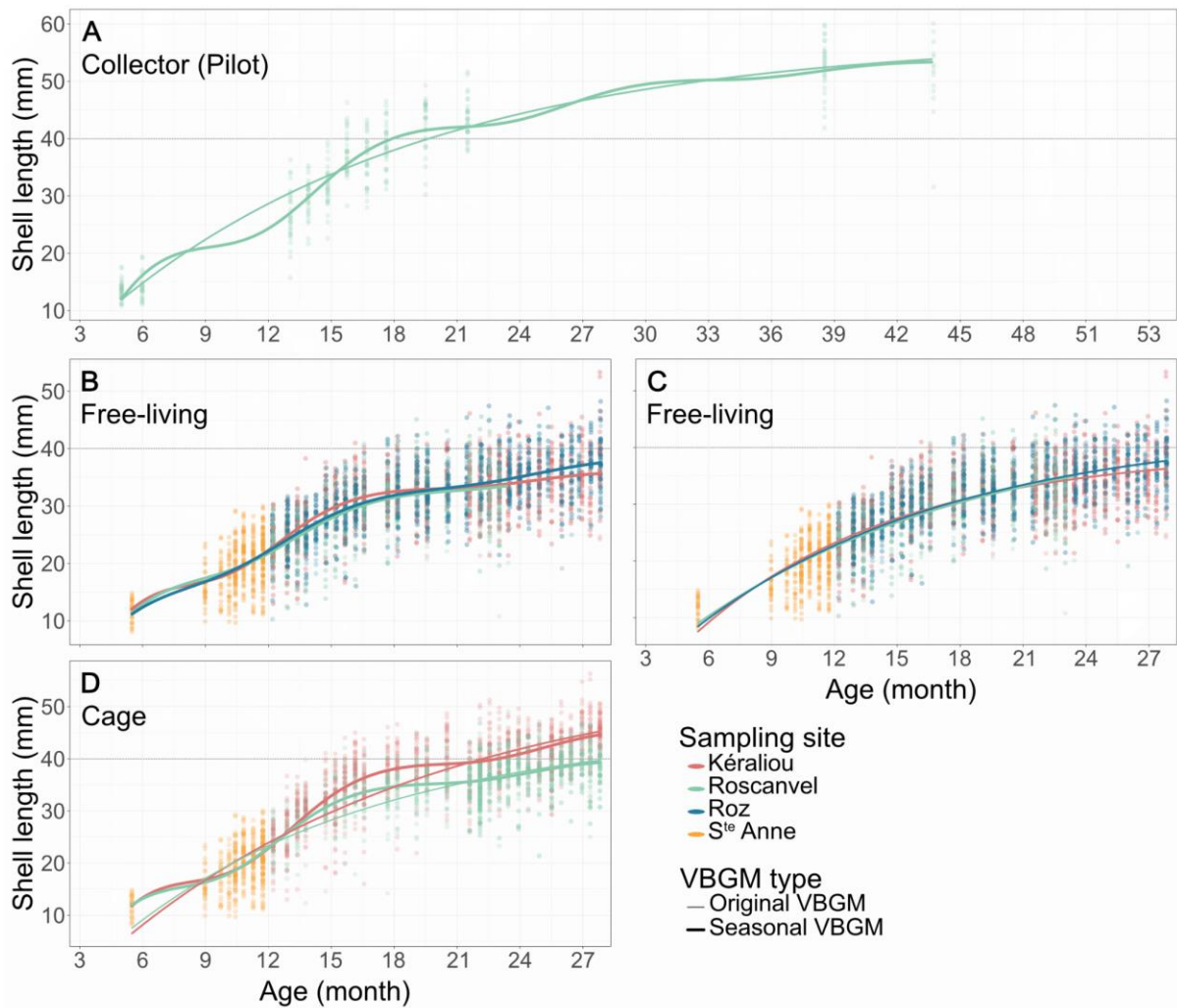
Sampling number	Sampling site			
	S ^{te} Anne	Roscanvel	Kéraliou	Roz
201123	23/11/2020	-	-	-
210309	09/03/2021	-	-	-
P00 (Calcein marking day)	13/04/2021	-	-	-
P01	22/04/2021	-	-	-
P02	04/05/2021	-	-	-
P03	18/05/2021	-	-	-
P04 (Seeding day)	01/06/2021	-	-	-
P05	NA	16/06/2021	16/06/2021	15/06/2021
P06	NA	06/07/2021	06/07/2021	07/07/2021
P07	NA	21/07/2021	21/07/2021	21/07/2021
P08	NA	02/08/2021	02/08/2021	03/08/2021
P09	NA	-	-	17/08/2021
P10	NA	31/08/2021	31/08/2021	01/09/2021
P11	NA	14/09/2021	14/09/2021	16/09/2021
P12	NA	28/09/2021	28/09/2021	29/09/2021
P13	NA	13/10/2021	13/10/2021	14/10/2021
P14	NA	26/10/2021	26/10/2021	26/10/2021
P15	NA	29/11/2021	29/11/2021	29/11/2021
P16	NA	13/12/2021	13/12/2021	14/12/2021
P17	NA	10/01/2022	10/01/2022	11/01/2022
P18	NA	25/01/2022	25/01/2022	26/01/2022
P19	NA	23/02/2022	23/02/2022	25/02/2022
P20	NA	24/03/2022 *	24/03/2022	28/03/2022
P21	NA	12/04/2022 *	12/04/2022	14/04/2022
P22	NA	25/04/2022 *	26/04/2022	26/04/2022
P23	NA	10/05/2022 *	10/05/2022	10/05/2022
P24	NA	23/05/2022 †*	23/05/2022	25/05/2022
P25	NA	07/06/2022 †*	07/06/2022	09/06/2022
P26	NA	21/06/2022 †*	21/06/2022	22/06/2022
P27	NA	07/07/2022 †*	07/07/2022	07/07/2022
P28	NA	25/07/2022 †*	25/07/2022 *	20/07/2022
P29	NA	08/08/2022 †*	08/08/2022	09/08/2022
P30	NA	22/08/2022 †*	22/08/2022	23/08/2022
P31	NA	07/09/2022 †*	07/09/2022	02/09/2022
P32	NA	19/09/2022 †*	19/09/2022	20/09/2021
P33	NA	03/10/2022 †*	03/10/2022 *	04/10/2022

* indicates sampling in experimental cages

† indicates the absence of sampling of free-living individuals

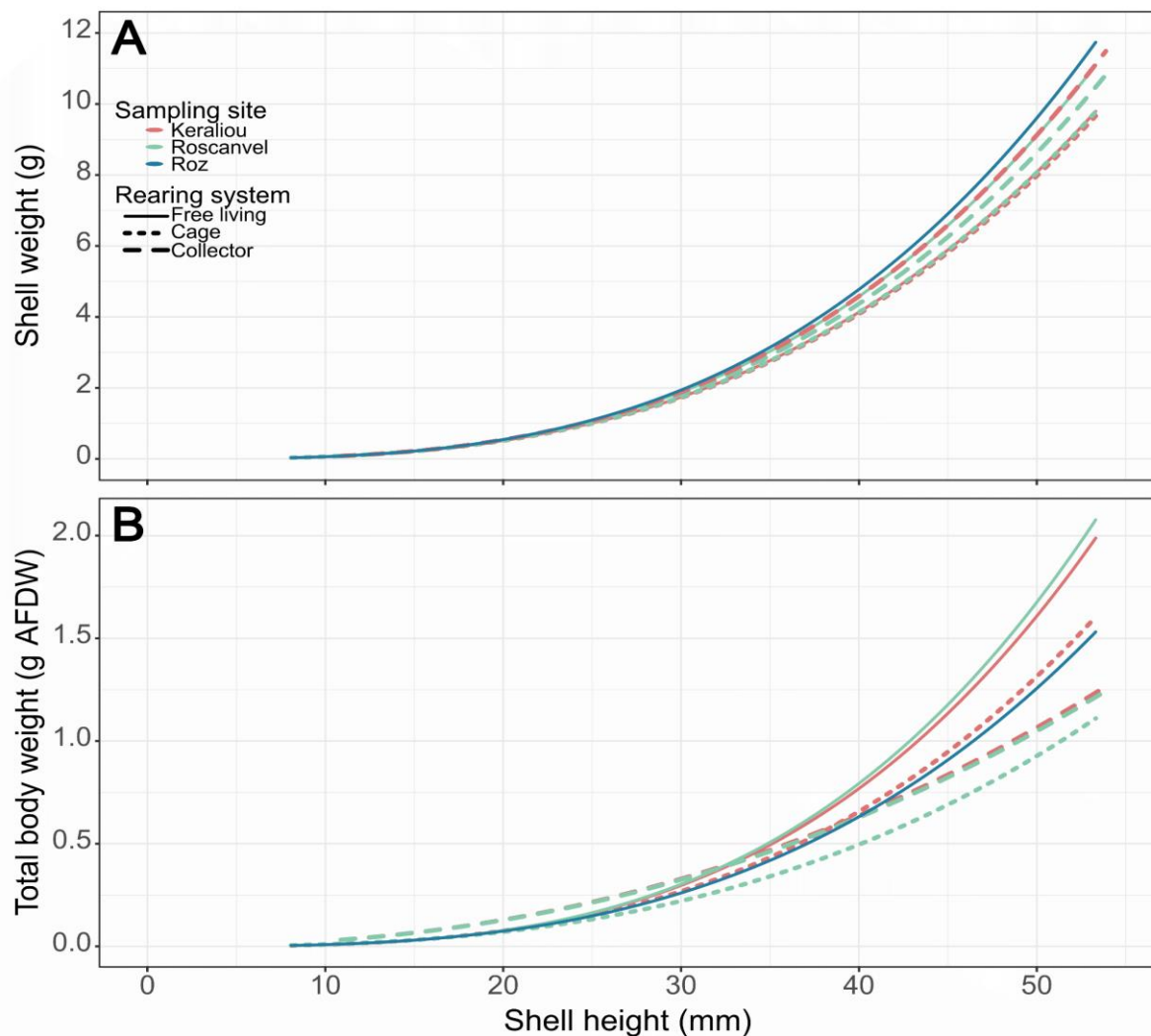
APPENDIX D

Von Bertalanffy growth model (VBGM) curves obtained from growth shell height data for each rearing system and monitoring site for two *M. varia* cohorts in the Bay of Brest. Two VBGMs types are presented: original (thin lines) and seasonal (thick line) VBGM. VBGMs from pilot monitoring (collectors) are presented in A, and VBGMs from *in-situ* monitoring in B, C, D (free-living individuals: B & C; caged individuals: D). For better clarity, the curves resulting from each type of model for *in-situ* monitoring free-living individuals are shown separately: seasonal VBGM in B and original in C. Models from Kéraliou, Roscanvel and Roz are represented in red, green and blue respectively. The dots represent the observed shell height from monitorings, with the data from Sainte-Anne du Portzic (S^{te} Anne) in orange. The thin gray dotted line represents the commercial shell height, 40 mm.



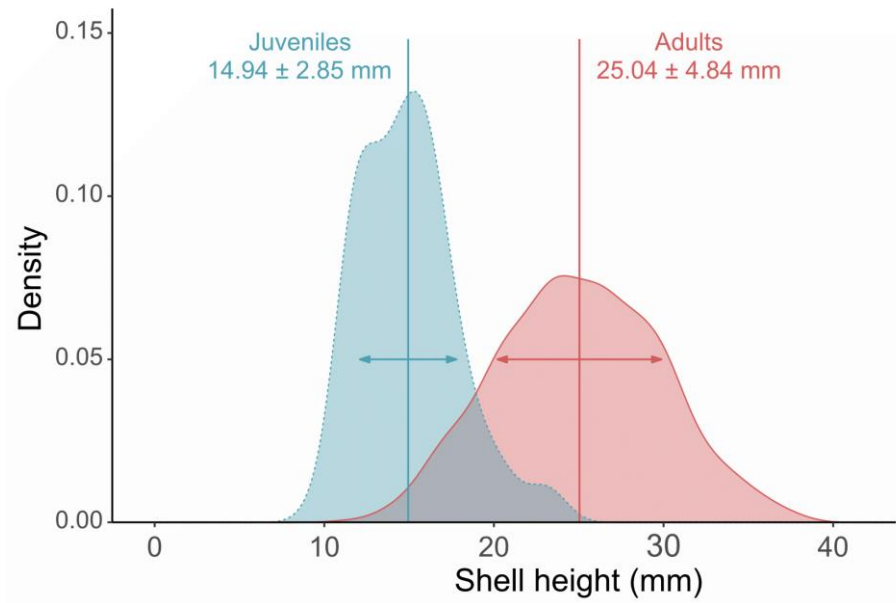
APPENDIX E

Allometric relationships between shell height and shell weight (A), and shell height and total soft tissues ash free dry weight (B), for each rearing system and monitoring site for two *M. varia* cohorts. The free living individuals are represented in solid line, individuals from cages in dotted line (*in-situ* monitoring), and individuals from are represented in dashed line (pilot monitoring). Colors indicate the monitoring site provenance: Kéraliou in red, Roscanvel in green and Roz in blue. Allometric coefficients and regression details are summarized in Table 3.



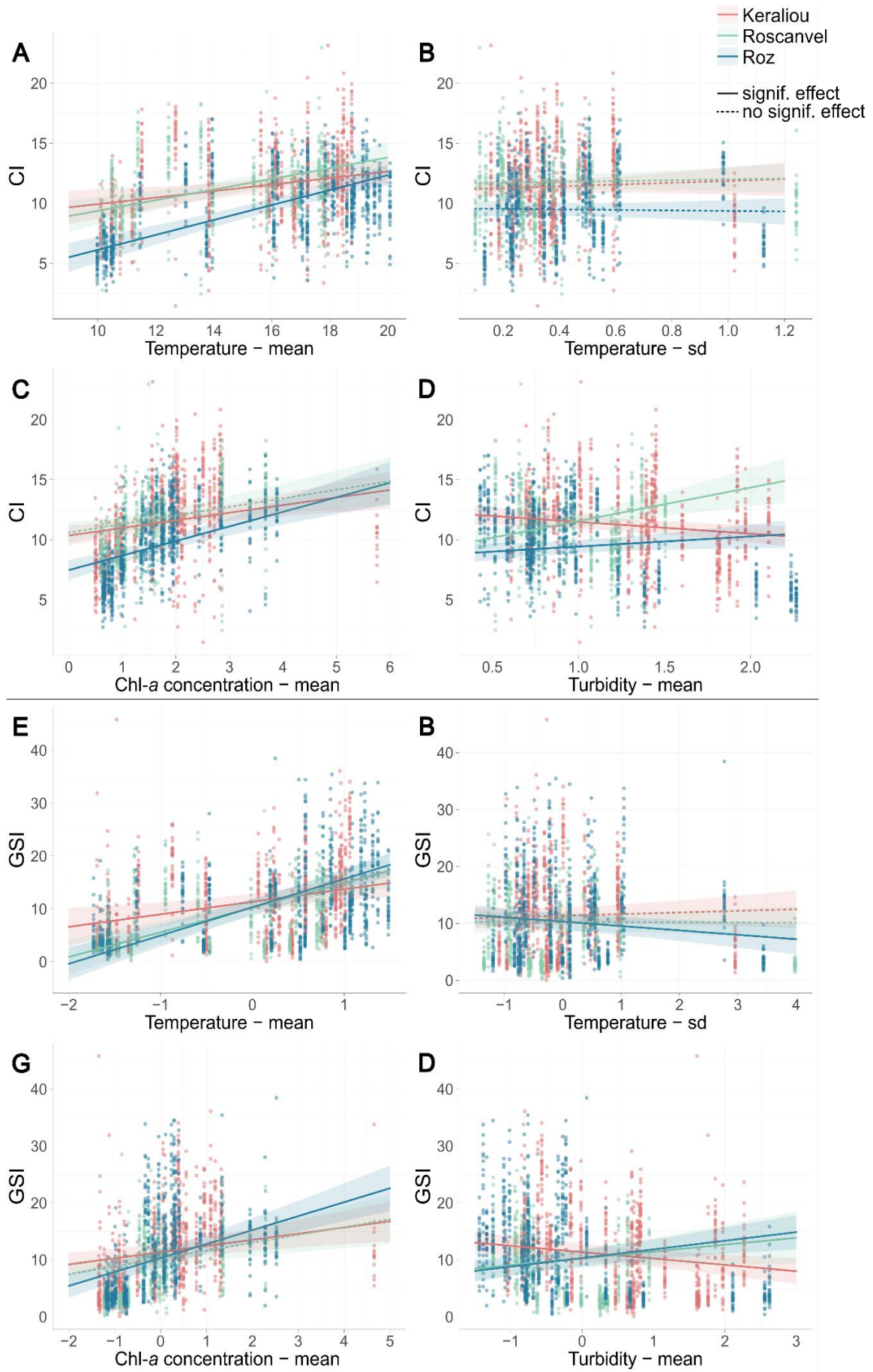
APPENDIX F

Distribution of shell height among immature individuals (juveniles, dotted blue line) and sexually mature individuals (adults, solid red line) in free-living, during the first breeding season (March to September 2021) for all sites combined. Vertical lines indicate the average shell height, and horizontal arrows represent the standard deviation of the distribution.



APPENDIX G

Relationships between predictors and response variables as estimated from linear mixed effect models. Two models were fitted: one with CI as the dependent variable (A, B, C, D) and the other one with GSI as the dependent variable (E, F, G, H). In both models, four predictors were considered: the average temperature (A, E), and its associated standard deviation (B, F), the average turbidity (C, G) and the average amount of chl-a (D, H). All predictors were standardized before model fitting. Points represent individual predictor values and curves the fitted models (statistically significant effect in solid line and no statistically significant effect in dotted line; $\alpha = 0.05$) for the three sites : Kéraliou (red), Roscanvel (green) and Roz (blue).



APPENDIX H

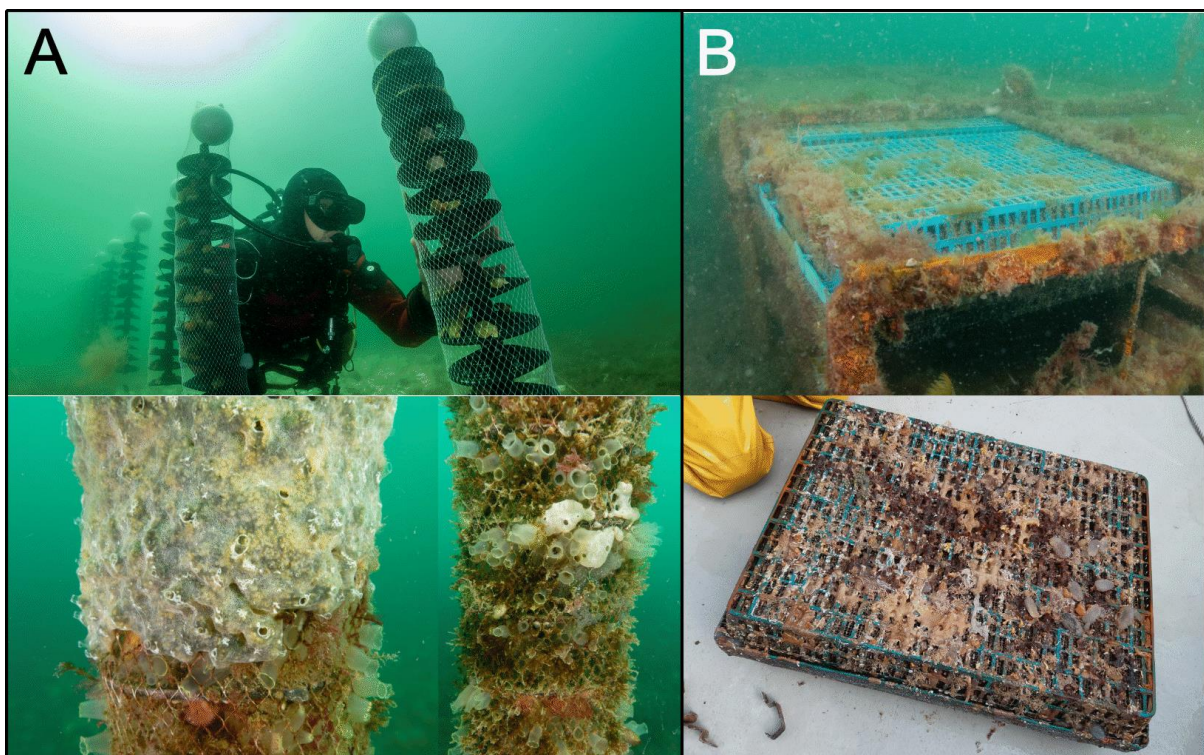
Linear-mixed model coefficients highlighting effects of predictors on response variables. Response variables are shell height (L) for the first model, and total soft tissues ash free dry weight (TST_{AFDW}) for the second one. For both models, predictors are the environmental parameters: mean and standard deviation temperature, mean Chl-a concentration, and mean turbidity.

Site	Variable	Environmental parameters			
		Temperature		Chl-a	Turbidity
		mean	sd		
Kéraliou	L	-0.08	0.44	-0.63	-0.74
	TST _{AFDW}	2.5	37.74	23.18	-70.59
Roscanvel	L	-0.24	0.79	0.53	2.67
	TST _{AFDW}	-0.02	6.62	27.98	206.25
Roz	L	-0.28	1.73	0.48	-1.66
	TST _{AFDW}	2.2	-5.74	17.17	-24.34

* p-value ≤ 0.05 ; ** p-value ≤ 0.01 ; *** p-value ≤ 0.005

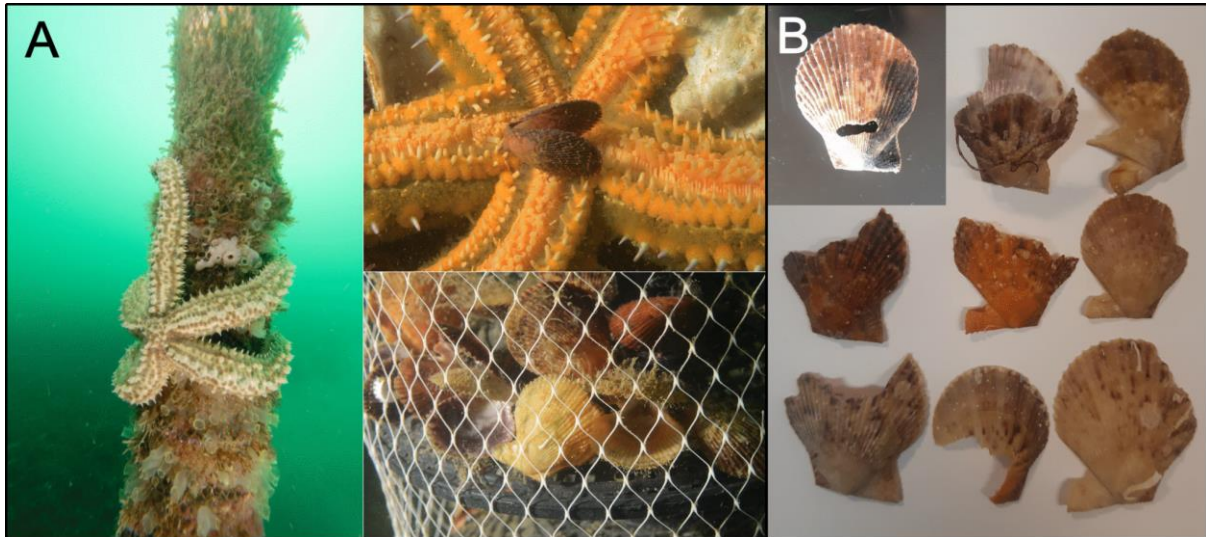
APPENDIX I

Biofouling developpement on collectors (A) and on cages (B) between t0 (above), and five months later (A) and fifteen months later (B) (below). Shell height (mean ± standard deviation; mm) is indicated. © E. Amice/CNRS-UBO (A, above), O. Dugornay (A, below; B, above), L. Régnier-Brisson (B, below).



APPENDIX J

M. varia predators: *Marthasterias glacialis* (A) and decapods (B) attack, and *M. varia* shell after consumption. © O. Dugornay/Ifremer (A, left), X. Caisey/Ifremer (A, right), L. Régnier-Brisson/Ifremer (B).



3 CHAPITRE 2 – EFFECT OF STARVATION ON PHYSIOLOGICAL AND SURVIVAL TRAITS OF *MIMACHLAMYS VARIA* (LINNEAUS, 1758)

Ce travail a été réalisé avec la contribution d’Aline Blanchet-Aurigny^a, Philippe Cugier^a, Florian Breton^b, Jean-Dominique Gaffet^a, Fred Jean^c, Jonathan Flye-Sainte-Marie^c, et publié dans la revue *Journal of Sea Research*.

Le stage de première année de Master de Laura Fradet (Master EGEL, Université de Bretagne Occidentale) s’est intégré dans la réalisation de ce chapitre de thèse.

^a Ifremer, DYNECO, F-29280 Plouzané, France

^b Écloserie du Tinduff, 148 chemin de l’écloserie, Port du Tinduff, 29470, Plougastel-Daoulas

^c Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzane, France

Dans le chapitre 1, nous avons vu que les compétences de croissance, de reproduction, de survie, et l’état physiologique des individus suivis dans leur milieu naturel, en vie libre ou en conditionnements artificiels (*i.e.* dispositifs de culture en collecteurs ou en cages) dépendaient de paramètres environnementaux tels que la disponibilité en nourriture et la température du milieu.

Les facteurs environnementaux biotiques et abiotiques pouvant avoir un impact sur un individu sont multiples, et la déconvolution de leur influence sur le métabolisme et les traits biologiques d’une espèce sont la plupart du temps complexes à appréhender. L’une des questions essentielles pour définir les capacités de maintien d’une population dans un environnement défini est de comprendre les liens entre disponibilité en nourriture et traits de vie, mais leur interprétation dans un milieu naturel multifactoriel et variable peut être limitée. La démarche expérimentale en milieu contrôlé peut permettre d’identifier l’impact d’un forçage environnemental spécifique sur un organisme.

A travers une expérience en milieu contrôlé, nous proposons donc dans ce deuxième chapitre d’accéder aux seuils de tolérance de l’espèce face à un stress nutritif intense : une privation totale et prolongée de nourriture. Via cette approche, nous accéderons à la réponse du pétoncle noir face à un stress isolé, pour évaluer les réponses de son métabolisme à des conditions extrêmes.

Effect of starvation on physiological and survival traits of *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758)

Laure Régnier-Brisson^{a,c}, Aline Blanchet-Aurigny^a, Philippe Cugier^a, Florian Breton^b, Jean-Dominique Gaffet^a, Fred Jean^c, Jonathan Flye-Sainte-Marie^{c*}

^a Ifremer, DYNECO, F-29280 Plouzané, France

^b Écloserie du Tinduff, 148 chemin de l'écloserie, Port du Tinduff, 29470, Plougastel-Daoulas

^c Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzane, France

*Corresponding author: Jonathan Flye-Sainte-Marie, email address: jonathan.flye@univ-brest.fr

ABSTRACT

In order to better understand *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758) response to nutritional stress, a controlled-condition experiment was conducted. Two scallop batches (*i.e.* juveniles and adults) were completely food deprived for 3 months. Changes in mass and energy content of tissues (adductor muscle, digestive gland, rest of the soft tissues), as well as stable carbon and nitrogen isotope ratios of the adductor muscle were monitored weekly. Both batches exhibited a 3-phase response to starvation. For adults, phase 1, was characterized by a fast loss in mass, an $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment, a stable calorific power, and a low mortality, corresponding to a transitional stage associated with protein-storage consumption. Phase 2 (day 28-42) exhibited a stabilization of mass and $\delta^{15}\text{N}$ values, coinciding with a digestive gland calorific power drop and an acceleration in mortality. This corresponds to a “protein sparing” stage where highly energetic fuel such as lipids, which are stored especially in the digestive gland in pectinids, are consumed in priority. Juveniles exhibited a distinct response characterized by a significant mass loss and an increase in calorific power during the first phase (day 0-28). This body weight decrease may involve the remobilization of low-caloric biochemical compounds (*e.g.* proteins) using the structure as internal fuel, thus limiting somatic maintenance costs. During the second month, body mass and calorific power stabilized, indicating a “protein sparing” stage. In a third phase for both age classes, mass decreased again together with a sharp increase in mortality: essential structure was ultimately remobilized. The survival rate of juveniles was higher than that of adults during the first two months of the experiment (97 % and 64 %, respectively). Although the time required for starvation to deplete of half the population is higher for juveniles than for mature individuals, increase in mortality rate after reaching the “Point of No Return”, (*e.g.* the beginning of the last phase) was higher in juveniles than in adults. These results highlight the potential impacts of starvation at the population level, beyond the direct impact on individual survival. For instance, individuals may not effectively contribute to reproduction during the spawning period if exposed to a prolonged winter starvation episode. In particular, since highly energetic compounds stored in the digestive gland are often used as fuel to initiate gametogenesis in pectinids. Similarly, decrease in

somatic weight in juveniles may delay their sexual maturity and hence their ability to contribute to population reproductive potential.

KEY-WORDS

Starvation, Variegated scallop, Calorimetry, Stable isotopes, Mimachlamys varia, Survival rate

3.1 INTRODUCTION

Marine species face a number of threats such as climate change and impacts of anthropic activities (e.g. fishing, harbour activities and accommodation, pollution (Ippc, 2023). Various stressors, including predation, disease, climatic variations (Yu et al., 2009; Masanja et al., 2023), acidification (Kroeker et al., 2013), oxygen and food limitation (Zwaan and Eertman, 1996; Aguirre-Velarde et al., 2017; Cueto-Vega et al., 2022), can directly influence the physiology and survival of marine animals. While food limitation, or in its extreme way, starvation, may not be the primary threat to the survival of a population, it can be a factor limiting population sizes (Malthus, 1798; McCue, 2010; Hatch, 2012; Regular et al., 2022), especially for small populations (Browne et al., 2011). Food limitation is known to play a key role in regulating the populations of many species (Amar et al., 2003; Abbott and Dwyer, 2007). Several studies have explored the impact on biologic traits and metabolism of various types of nutritional stresses such as low diet quality, reduced food intake, fasting or starvation (McCue, 2010; Hatch, 2012; Lignot and LeMaho, 2012, Zeng et al., 2012, 2014). While the effects of starvation directly translate in terms of individual death or degradation of body condition, they can also affect how individuals allocate resources to sustain ecological processes such as foraging, predator avoidance, growth, development, mating and reproduction, defence system, which may therefore indirectly affect individual fitness (Hatch, 2012). Individual ability to overcome nutritional stress may have consequences at the population level.

Along European coastlines, oysters, mussels, clams, and pectinids are among the most commonly exploited bivalve species. For example, scallop fishing is a developing industry, which global production has drastically increased in the second half of the 20th century to about 1.7 million t in 1996 (Bourne, 2000). Among commercial scallops species, the variegated scallop, *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), holds potential for shellfish production diversification, for instance in Italia (Prato et al., 2020), Croatia (Rathman et al., 2017), or Spain (Iglesias et al., 2012), and has supported important fisheries along the French Atlantic coast, especially in the Bay of Brest (Brittany) (Duncan et al., 2016). *M. varia* is a small East-Atlantic pectinid species that ranges from Norway to Senegal in West-Africa. This species is found from the low intertidal zones, to depths ranging up to 80 meters (Duncan et al., 2016). It mainly lives byssally-attached to hard substrates like shells, stones, boulders or rock faces. However,

it can also be observed in free-living form in association with epibiotic sponges (Forester, 1979). The typical adult size ranges from 35 to 45 mm in shell height. Unfortunately, since the mid-20th century, its population has been widely declining. In order to restore a sustainable exploitation, better understanding its response to environmental stress, such as food limitation, is necessary.

Individual nutritional status, or body condition, can be defined at each instant as the balance between energy intake and energy consumption. If food intake does not fulfil an organism energetic requirements, consumption of internal resources increases, resulting in fluctuations in organ-specific weight, energy content (McCue, 2010; Lignot and LeMaho, 2012) and biochemical composition across the whole organism. Numerous phyla have varying compositions of reserve and structural tissues. For certain invertebrate species (e.g. crustacean (Watts et al., 2014), pectinids (Telahigue et al., 2013; Le Pennec et al., 2001), the digestive gland (or hepatopancreas) is an important organ for lipid-reserve storage, which high energy content is essential for functions such as reproduction. Monitoring the mass, biochemical composition, and energy content of an organism during periods of nutritional stress can provide insights into its response mechanisms and, in an extreme case, its ability to survive.

Direct measurements of an organism's calorific content can be obtained through calorimetry. Although the results from this method may slightly vary from indirect measurements through the analysis of tissue biochemical composition, they remain reliable and have been used in numerous studies focusing on bivalves (Beukema and Bruin, 1979; Young et al., 2017; Sacristán et al., 2020), including *M. varia* (Shafee, 1981). The impact of nutritional stress on metabolism and hence biochemical tissues composition variation has been largely investigated through nitrogen and carbon stable isotope signatures of animal tissues (McCue and Pollock, 2008; Doi et al., 2017; Hatch, 2012). $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment observed in animal tissues is a good indicator of nutritional stress (Hatch, 2012), which is well-documented for numerous organisms (Doi et al., 2017) under starvation conditions.

Environmental pressures may have simultaneous and cumulative impacts (Gunderson et al., 2016; Kroeker et al., 2013; Aguirre-Velarde et al., 2017), making difficult the investigation of the effects of starvation on animals in the field (McCue, 2010; Hatch, 2012; Lignot and LeMaho, 2012). Thus, a prolonged starvation-controlled experiment was conducted to investigate the nutritional stress response of *M. varia*. In order to address consequences at the population level, we considered two different life stages (juveniles and adults). For that, we monitored the mortality together with changes in individual body weight, energy content, carbon and nitrogen stable isotopes composition throughout the experiment. This will provide

knowledge into the individual mitigation mechanisms employed to survive during extended periods of nutritional stress and to assess the ability of *M. varia* population to persist.

3.2 MATERIAL AND METHODS

3.2.1 BIOLOGICAL MATERIAL

Two batches of 500 variegated scallops produced by Le Tinduff hatchery and reared in separated cages in the Bay of Brest (48°21.4'N, 4°33.23'W) were transferred to Le Tinduff hatchery experimental facilities on November 2020. One batch was composed of 6-months old individuals (13.30 ± 1.96 mm shell height) and the second one composed of 1.5-year old individuals (35.10 ± 3.23 mm shell height). All individuals were previously cleaned from their epibionts. For the first batch (younger and smaller individuals), scallops are supposed to be juveniles, according to literature (Shafee and Lucas, 1980, Dalmon, 1935), and laboratory observations (*i.e.* non mature gonads). The older batch was considered an adult batch.

3.2.2 EXPERIMENTAL SETUP

The experiment started on November 23th 2020 (day of transfer of scallops in the laboratory) and was conducted over 12 weeks until reaching consistent mortalities in both batches. All scallops were placed in a single 800-L tank, maintained suspended in sub-surface in mesh trays. The tank was continuously supplied with well aerated 0.5- μ m filtered seawater with a renewal rate of the tank volume per day. Seawater was thermoregulated at 14 °C close to field temperature at the date of transfer. Temperature within the tank was monitored every 15 minutes using two temperature data loggers (Electricblue® EnvLogger T2.4 27 mm). Salinity was controlled by the hatchery: it remained within a range of 30.5 to 32 ‰ throughout the experiment, except for a very short period (January 2 to 4, 2021) when a minimum salinity of 28.5 ‰ was observed. No additional food was supplied.

During the 8 first weeks of the experiment, 30 living individuals from each batch were sampled weekly, and fortnightly for the 4 last weeks. Individuals were either stored at -80 °C before further analysis, either treated fresh (Table 3.1). Mortality was assessed daily for both batches. Dead scallops were counted and stored at -20 °C.

Table 3.1: Sampling schedule: sampling dates and duration of the experiment since the beginning of starvation (t_0). At each sampling date, 30 individuals from each batch were collected. When individuals could not be processed fresh the sampling day, they were deep-frozen at -80°C and further processed after thawing at 6°C .

Sample	Date	Days since t_0	Preservation
P0 (t_0)	2020-11-23	0	Deep-Frozen (-80°C)
P01	2020-11-30	7	Deep-Frozen (-80°C)
P02	2020-12-07	14	Deep-Frozen (-80°C)
P03	2020-12-14	21	Deep-Frozen (-80°C)
P04	2020-12-21	28	Deep-Frozen (-80°C)
P05	2020-12-28	35	Deep-Frozen (-80°C)
P06	2021-01-04	42	Deep-Frozen (-80°C)
P07	2021-01-11	49	Treated fresh
P08	2021-01-18	56	Treated fresh
P09	2021-02-01	70	Treated fresh
P10 (t_f)	2021-02-15	84	Treated fresh

3.2.3 ANALYSES

BIOMETRIC MEASUREMENTS

Individuals dorso-ventral height was measured using a Vernier-calliper (larger shell height in dorso-ventral axis, H_{sample} , nearest 0.1 mm). For the large individuals, soft tissues were removed from the shells and separated (adductor muscle, *AM*; digestive gland, *DG*; and remaining soft tissues, *RST*). Then, tissues were dried (48 h at 60°C), and weighed independently to the nearest 1 mg (dry weight, *DW*). The experiment was conducted during the gonadal resting period of the species (October to February, Lubet, 1959; Shafee, 1981). Gonads remained empty throughout the experiment, thus gonads were pooled with the *RST*. The total soft tissues (*TST*) dry weight, was calculated as the sum of these three compartments. Because the *DG* was not clear of food content at the beginning of the experiment (t_0), it was not analysed for the large individual batch. Thus *DG* and *TST* ash free dry weights (*AFDW*) are not given for t_0 . For the small individuals batch, due to their small size, total soft tissues were collected together, dried and weighted. Ash content was estimated using the remaining pools of tissues used for calorimetric analysis (560°C , 5 h). The proportion of ash in each tissue/sample allowed to calculate the individual *AFDW* of the corresponding tissue/sample. The initial body condition index (*CI*) was calculated as $CI = 1000 * TST_{AFDW} / (H_{sample})^3$ according to Nagasawa and Nagata (1992).

In order to compare values obtained for individuals of different size, weights were standardized for height differences between individuals using Bayne et al. (1987) formula, based on the assumption that weight scales with cubed length:

$$W_{Std} = W_{Sample} \times \left(\frac{H_{Std}}{H_{Sample}} \right)^3$$

where,

W_{Std} is the individual tissue standardized weight (*DW* or *AFDW*), in mg,

W_{Sample} the weighed individual tissue weight (*DW* or *AFDW*), in mg,

H_{Std} the average shell height of all individuals from each batch, in mm (35 mm and 13 mm for great and small batch respectively),

H_{Sample} the shell height of the individual considered of measured shell weight W_{Sample} , in mm.

This allowed to standardize *DW* and the *AFDW* for each tissue and whole body (without shell) for standard shell height of 35 mm and 13 mm for the large and the small batch respectively. These standardized values were used for the data analyses.

To estimate the bias due to preservation methods (fresh or deep-freezing), the weight of soft tissues was compared in a subset of variegated scallops from the same sample (N=50), with 30 variegated scallops dissected under fresh conditions and 20 variegated scallops dissected after being deep-frozen for several days. The difference between fresh and deep-frozen samples was found to be significant for adults *DG* and *RST* *AFDW* (Student t-test, p-value < 0.001). Consequently, the bias was corrected for all deep-frozen samples (Table 3.1). The ratio between the mean *AFDW* of fresh samples and deep-frozen samples were calculated for each tissue, all weights of deep-frozen samples were corrected using this ratio.

CALORIMETRIC ANALYSIS

For each sampling date and batch, each tissue (*AM*, *DG*, *RST* for large batch, *TST* for small) from all individuals was pooled and grinded into a fine homogeneous powder, and then freeze-dried during 24 h. Calorimetric content of pool of tissue was measured using an IKA C-4000 adiabatic bomb calorimeter (IKA-WerkeGmbh & Co. KG) on 100-mg or 80-mg triplicates (weighed to the nearest 0,1 mg). Note that, at the last sampling date, the quantity of material available for small batch (*TST*) analysis was not sufficient for a calorific content measurement. Repeatability among triplicate was checked, with a tolerance for coefficient of variation of 3 %. Calorific power (E , KJ g^{-1}) was calculated as:

$$E = \frac{C \times (T_f - T_i) - K_{para}}{M}$$

where,

C is the effective heat capacity (J K^{-1}), $9\,251 \text{ J K}^{-1}$ for this system,

T_i , T_f the system balancing temperature before and after combustion, respectively (K),

K_{para} the parasitic heat (J), estimated to be constant during the analyses, 637 J in this system,
 M the sample ash free dry weight (AFDW) analysed (g).

The individual calorific content (without shell) was calculated using the AFDW and the mean calorific power of each tissue (AM, DG, RST, or TST). As the specific AFDW of the DG and the TST was not available for the adults at the initial time (t_0), their energy content could not be calculated.

STABLE ISOTOPE ANALYSES

Nitrogen and carbon stable isotope signature of animal tissues is a good indicator of nutritional stress (McCue and Pollock, 2008; Hatch, 2012), which is well-documented for numerous organisms (Doi et al., 2017) under starvation conditions. Carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) stable isotopes (S) of adductor muscle were analysed at each sampling date. For this purpose, 1000 μg of dry powder were weighted in 6x4 mm tin capsules. S analyses were performed on a Thermo Delta V isotope ratio mass spectrometer (IRMS) interfaced to a NC2500 elemental analyser at Cornell Isotope Laboratory (COIL, USA). Each sample was measured in triplicates. Organic carbon was expressed as the percentage of total organic matter, and stable isotope ratios were expressed in the conventional δ notation in units (‰) and based on international standards (Vienna Pee Dee Belemnite for $\delta^{13}\text{C}$ and atmospheric nitrogen for $\delta^{15}\text{N}$) according to the formula:

$$\delta_{Sample} = [(R_{Sample}/R_{Standard}) - 1] \times 1000$$

where,

R is $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ratios for $\delta^{13}\text{C}$ or $\delta^{15}\text{N}$ respectively.

STATISTICAL ANALYSES

All statistical analyses were performed using R software (version 4.3.0; R core Team, 2023), with a significance level of $\alpha = 0.05$. Normality was assessed with Shapiro tests. When normality was achieved, the evolution of AFDW and energy content over time were tested using an ANOVA with post-hoc Tukey HSD. When it was not, a Wilcoxon-Mann-Whitney test, followed by a Kruskal-Wallis post-hoc test was performed. Trends and breakpoints in mortality dynamics were explored through segmented linear regressions using the “segmented” package (Muggeo, 2008).

3.3 RESULTS

3.3.1 EFFECT OF STARVATION ON WEIGHT

For the two batches, weight loss of animals represented more than 60 % of their total soft tissues (TST) during the 84 days of experiment, and was statistically significant (Figure 3.1 A, B). Unlike large individuals exhibited a regular weight decrease over time (Figure 3.1

B), small individuals seemed to show a 3-phase dynamics (Figure 3.1 A). Indeed, the average TST weight did not significantly vary from day 0 to 14, and was followed by a drop occurred to a second step during which the weight kept quite constant from day 28 to 56. Then, the small individuals TST weight markedly decreased between day 56 and day 70, and remained again almost constant until the end of the experiment. The body condition index was not significantly different between the two batches at the beginning of the experiment, at day 7 (t-test, p -value = 0.286).

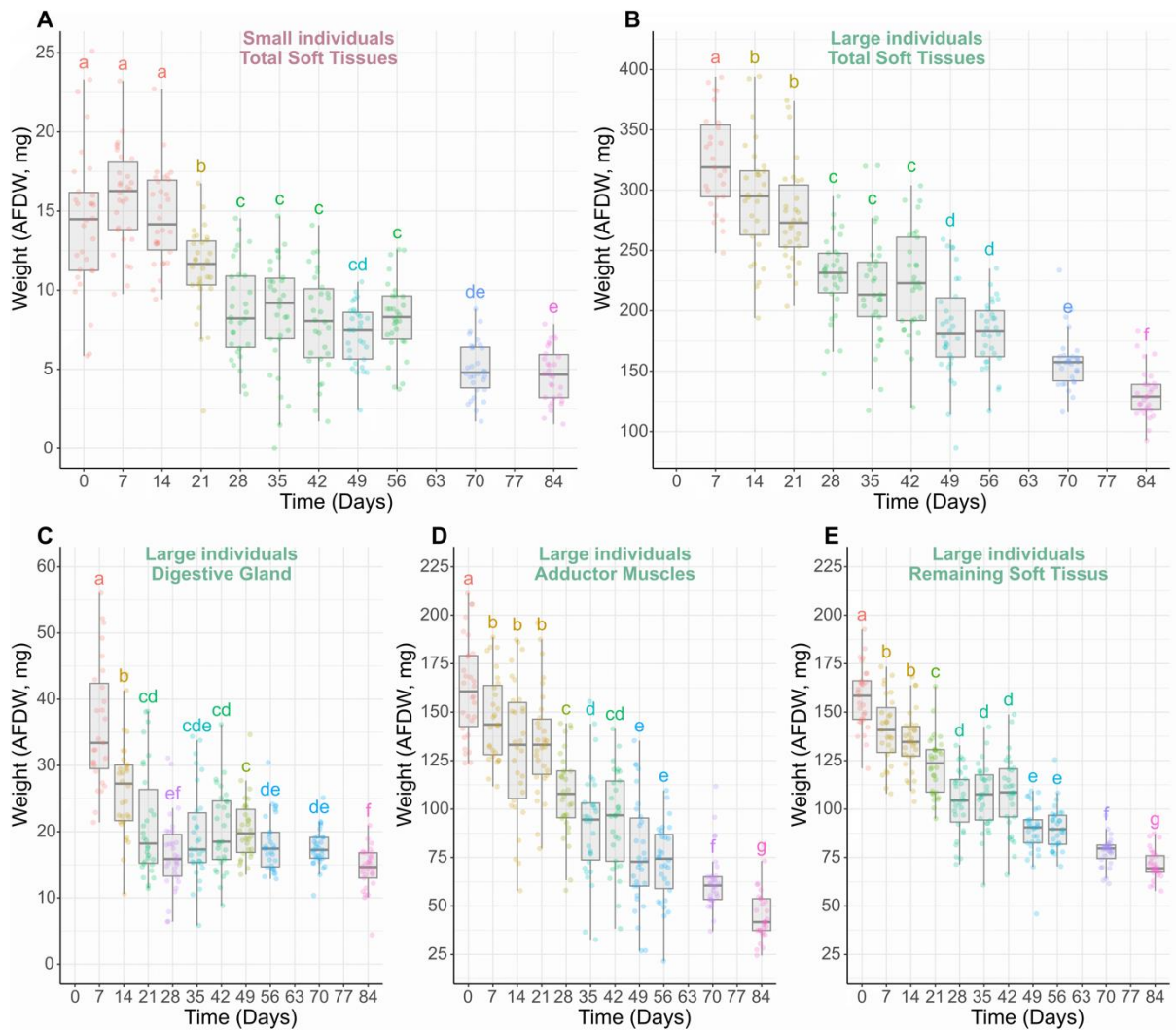


Figure 3.1: Ash free dry weight evolution of total soft tissues during the experiment for small (A) and large (B) individuals batches; and tissues separately for large individuals batch: digestive gland (C), adductor muscle (D) and the remaining soft tissues (E) during the 84-day experimental period. At each sampling, $n = 30$. Boxes in the box plots indicate median \pm quartiles. Letters and colours indicate statistical differences between sampling assessed by a one-way ANOVA (p -value $< 2e-16$) and Tukey test (p -value < 0.05) for small batch (A), and by a Kruskal-Wallis (p -value $< 2e-16$) and Wilcoxon test (p -value < 0.05) for large batch (B, C, D, E). The distribution of samples sharing the same letter is not statistically different.

Results showed that the weight loss dynamics varied between organs (only analysed for the large batch). The weight of digestive gland (DG) steeply decreased from day 0 to day 28

and stabilized until the end of the experiment, with a loss percentage between 44 and 60 % since the beginning (Figure 3.1C). Conversely, the weight loss of the adductor muscle (AM, Figure 3.1 D) and the remaining soft tissues (RST, Figure 3.1. E) was steady over time leading to a loss of 72 % and 55 % at the end of the experiment, respectively. Note that, for these two tissues (and then the TST), the weight seemed to stabilize between 28 and 42 days before dropping again until the end of experiment (Figure 3.1 B, D & E). The AM weight represented 52 to 38 % of the TST weight. Its contribution to the total soft tissues AFDW follows a significant negative linear relationship with monitoring time ($p < 2e-16$, $R^2 = 0.27$; $y = -0.14 \% x + 52 \%$).

3.3.2 IMPACT OF STARVATION ON ENERGY DYNAMICS

The calorific power of the small individuals (TST), did not show clear pattern, and stayed quite constant during the experiment (linear model, $p\text{-value} > 0.05$, Figure 3.2), but seemed to increase in a first period, achieved its maximum in day 28 (22 KJ g^{-1}), and has recovered its initial value on day 56 (20.5 KJ g^{-1}). The calorific power of AM and RST of the large individuals remained stable during the whole experiment (linear model, $p\text{-value} > 0.05$, Figure 3.2). The mean calorific power of these three tissues were very close: $21.3 \pm 1.1 \text{ KJ g}^{-3}$ for the small individuals TST, and $21.4 \pm 0.7 \text{ KJ g}^{-3}$ and $21.7 \pm 0.6 \text{ KJ g}^{-3}$ for the large individuals AM and RST respectively. Conversely, the digestive gland exhibited a three-phase dynamics with higher values from day 0 to 35 and lower values after day 49 separated by a steep drop. Segmented linear regression highlighted breakpoints at day 33 and day 45. During the first phase, DG's calorific power ($24.17 \pm 0.28 \text{ KJ g}^{-1}$) was significantly higher than during the second phase ($21.80 \pm 0.24 \text{ KJ g}^{-1}$, Wilcoxon-test, $p\text{-value} < 0.05$). Before the drop, its calorific power was significantly higher than other tissues (average $21.47 \pm 0.45 \text{ KJ g}^{-1}$, $21.75 \pm 0.53 \text{ KJ g}^{-1}$, $21.08 \pm 0.60 \text{ KJ g}^{-1}$ for AM, RST and small batch TST respectively; Kruskal-Wallis test, $p\text{-value} < 0.05$ and Wilcoxon post-hoc test, $p\text{-value} < 0.05$), but did not differ significantly from any of the other tissues during the second phase (Wilcoxon post-hoc test, $p\text{-value} > 0.05$).

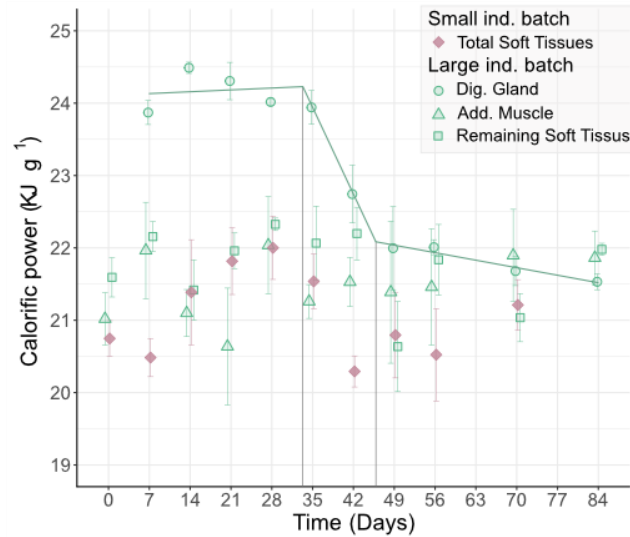


Figure 3.2: Evolution of soft tissues calorific power: total soft tissues (small individuals, in pink fool diamonds), and digestive gland, adductor muscle, and remaining soft tissues (large individuals, in green: empty circles, squares and triangles respectively). Bars indicate standard deviation. The green line indicates the segmented linear regression for the digestive gland, grey arrows show the two break-points (at 33.3 and 45.8 days, respectively).

Considering that calorific power is stable over time, except for the digestive gland, which only accounts for 7.2 to 11.1 % of the total weight, the energetic content dynamics (Table 3.2) are similar to the tissues' weight dynamics (Figure 3.1). The small individuals have lost close to 40 % of their initial energy content in day 28, after the quick loss in their weight. Large individuals lost more than 20 % of TST energy content in day 28, and 40 % after 49-day. According to the standardized shell height and the mean energy content per volume at the beginning of the experiment was $0.16 \pm 0.02 \text{ J mm}^{-3}$ for the large individuals batch, and $0.14 \pm 0.04 \text{ J mm}^{-3}$ for the large individuals batch.

Table 3.2: Soft tissue energetic content (mean \pm sd) during the 84-day experimental period of small and large individuals batches ($n = 30$). The percentage correspond to energy content loss proportion in each compartment separately since the beginning of the experiment, at day 7. Letters indicate statistical differences between sampling for each compartment separately, assessed by a one-way ANOVA (p -value $< 2e-16$) and Tuckey post-hoc test (p -value < 0.05) for small batch, and by a Kruskal-Wallis (p -value $< 2e-16$) and Wilcoxon post-hoc test (p -value < 0.05) for large batch. The distribution of samples sharing the same letter is not statistically different.

Duration time (Day)	Energy content (KJ, mean \pm sd)						
	Large ind.			Small ind.			
	Digestive gland *	Adductor muscle	Remaining soft tissues	Total soft tissues *		Total soft tissues	
				Energy content	Percentage loss	Energy content	Percentage loss
0	-	3.40 \pm 0.54	3.46 \pm 0.48	-	-	0.52 \pm 0.10	-
7	0.86 \pm 0.23	3.23 \pm 0.49	3.12 \pm 0.40	7.21 \pm 0.91	-	0.48 \pm 0.06	-
14	0.65 \pm 0.18	2.76 \pm 0.74	2.89 \pm 0.34	6.30 \pm 1.03	2.85 %	0.49 \pm 0.06 <i>a</i>	3.13 %
21	0.52 \pm 0.20	2.78 \pm 0.56	2.70 \pm 0.34	5.99 \pm 0.89	8.45 %	0.37 \pm 0.06 <i>b</i>	21.88 %
28	0.40 \pm 0.14	2.38 \pm 0.48	2.32 \pm 0.37	5.09 \pm 0.75	25.00 %	0.32 \pm 0.07 <i>c</i>	40.63 %
35	0.47 \pm 0.17	1.95 \pm 0.59	2.35 \pm 0.37	4.77 \pm 1.00	19.98 %	0.32 \pm 0.08 <i>c</i>	43.75 %
42	0.46 \pm 0.14	2.04 \pm 0.55	2.40 \pm 0.43	4.90 \pm 0.98	23.63 %	0.29 \pm 0.06 <i>cd</i>	50.00 %
49	0.45 \pm 0.10	1.65 \pm 0.61	1.84 \pm 0.27	3.93 \pm 0.89	37.44 %	0.22 \pm 0.04	53.13 %
56	0.40 \pm 0.09	1.56 \pm 0.42	1.97 \pm 0.25	3.93 \pm 0.59	41.89 %	0.26 \pm 0.05	46.88 %
70	0.38 \pm 0.06	1.37 \pm 0.34	1.64 \pm 0.16	3.39 \pm 0.50	42.58 %	0.19 \pm 0.04	65.63 %
84	0.31 \pm 0.07	0.99 \pm 0.29	1.57 \pm 0.16	2.87 \pm 0.45	54.11 %	-	-

* Because of the initial digestive gland calorific content is unknown, the total soft tissues (large individuals) is calculated without digestive gland, and the percentage of energy content loss since the beginning is calculated from day 7.

3.3.3 SURVIVAL DYNAMICS

Survival exhibited different trends between the two batches (Figure 3.3). Mortality was observed in large individuals from the beginning of the experiment, while it was initially very low for small individuals. In both batches, mortality accelerated in a second phase. Segmented linear regressions reveal mortality acceleration breakpoints at days 36 and 68 for large and small individuals, respectively (Table 3.3). Slope of survival was higher in the second phase for small individuals than for the large one. The second-phase regressions allowed to estimate time for 50 % mortality: 77 days for large individuals, and 88 days for small individuals respectively.

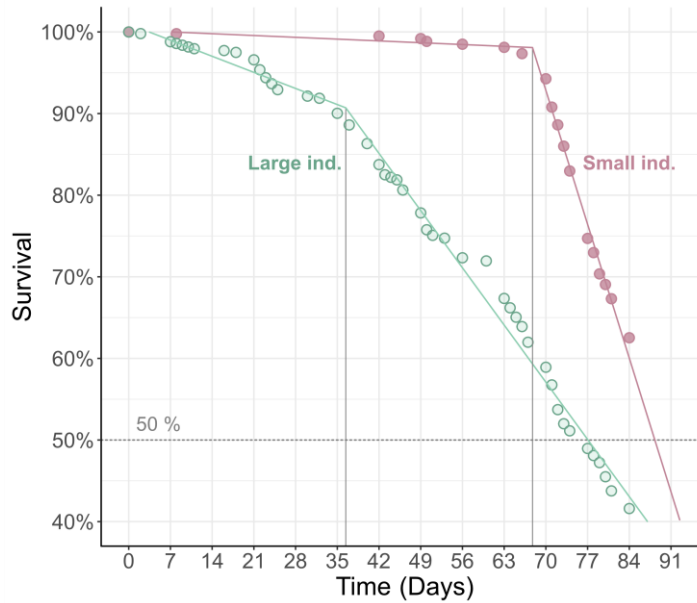


Figure 3.3: Survival curves of small and large individuals batches of *Mimachlamys varia* (full pink and empty green points respectively) during the starvation monitoring. The lines indicate for each batch the segmented linear regression, with one breakpoint (at 67.8 % for small individuals and 36.4 % for large, the grey arrows).

Table 3.3: Estimated breakpoints using a segmented linear regression for the large and small individuals batches ($R^2 > 0.99$ for both batches). The time required for half of a population to succumb to starvation LT_{50} (Lindstedt and Boyce, 1985) was estimated using the 2nd phase linear regression as the day when the survival percentage falls below the 50 % threshold. The stars indicate the significant level: ** p -value < 0.01, *** p -value < 0.001.

Batch	Breakpoint (day)	Linear model slope (day ⁻¹)		LT_{50} (day)
		1 st phase	2 nd phase	
Large ind.	36.4	- 0.3 % ***	- 1.0 % ***	77
		$R^2 = 0.93$	$R^2 = 0.98$	
Small ind.	67.8	- 0.03 % **	- 2.3 % ***	88
		$R^2 = 0.75$	$R^2 = 0.99$	

3.3.4 EVOLUTION OF NITROGEN AND CARBON STABLE ISOTOPE RATIOS

During the experiment, the $\delta^{15}\text{N}$ signature of adductor muscle gradually increased by less than 1‰ ($\Delta^{15}\text{N} = 0.67\text{‰}$) and ranged from 8.9‰ to 9.7‰ (Figure 3.4 A). In the middle of the experiment, between days 28 and 56, the $\delta^{15}\text{N}$ values seemed to stabilize, before increasing again. The pattern of AM $\delta^{13}\text{C}$ variation is unclear over time (Figure 3.4 B) and slightly varied from -18.2‰ to -17.7‰. The ratio seemed to increase during the 49 first days of the experiment ($\Delta^{13}\text{C} = 0.38\text{‰}$), and then it decreased to return to values close to its initial value at the end of the monitoring period (respectively $-18.15 \pm 0.23\text{‰}$ and $-18.06 \pm 0.15\text{‰}$).

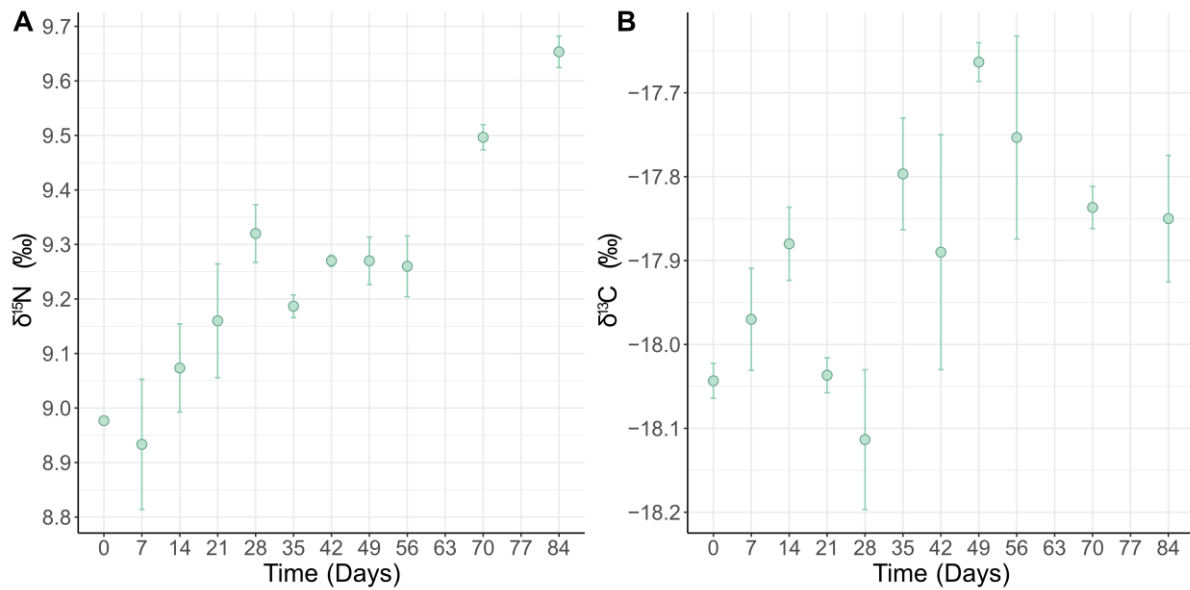


Figure 3.4: Mean $\delta^{15}\text{N}$ (A) and $\delta^{13}\text{C}$ (B) (\pm sd) of *Mimachlamys varia* adductor muscle tissues from the large individuals batch during the experiment. At each sampling, measurements were taken in triplicates on pooled ground muscles from the 30 sampled individuals.

3.4 DISCUSSION

3.4.1 PHYSIOLOGICAL PROCESS

Our study highlighted a three-phase response to starvation in adults of *Mimachlamys varia*, each characterized by specific features. The first phase (day 0-28) was characterized by a rapid mass loss, a $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment, a stable calorific power for all tissues particularly for the digestive gland (DG), and a low mortality. During the second phase (day 28-42), mass and $\delta^{15}\text{N}$ values remained stable, coinciding with a DG calorific power drop and an acceleration in mortality. The third phase (from day 42) showed a stable calorific power for all tissues, with DG values close to those of other tissues, a mass decrease, a resumed $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment, and a persistently high mortality. This three-phase starvation dynamic has been reported in a wide range of animals (e.g. molluscs, snakes, mammals), and likely depends on metabolic requirements and mobilization mechanisms during starvation (McCue, 2010). Regarding metabolic requirements, energy first comes from various reserves including reserves stored for specific processes (e.g. reproduction, or spring growth resumption; Le Pennec et al., 2001) mostly involving carbohydrates, then lipids and reserve proteins, and ultimately by structure remobilization through protein catabolism (McCue, 2010, Lignot and LeMaho, 2012). This three-phase dynamic is also visible regarding protein metabolism (McCue, 2010, Lignot and LeMaho, 2012, Olive et al. 2003). During the first phase, metabolism is in transition between fed and starving states (Lignot and LeMaho, 2012) and basal protein catabolism persists, leading to protein limitation. Progressively, remaining proteins are saved and/or recycled,

leading to a reduction in nitrogen excretion. The third phase is characterized by structural catabolism (Lignot and LeMaho, 2012).

In this study, the transition between phase 1 and 2 occurred between days 21 and 28, where the average weight loss equalled 16 % and 31 %, respectively. In comparison, Shafee (1981) observed a winter weight loss in the wild of the same order of magnitude (20 %) mostly due to glycogen mobilization. Although biochemical analyses have not been performed in this study, it is likely that the main physiological fuel used during phase 1 is the glycogen, as documented in a number of taxa (Pinheiro, 1996), including bivalves (Patterson et al., 1999, Bayne and Scullard, 1977, Cordeiro et al., 2016). Nitrogen isotopic composition can provide information on the proteic metabolism involved during starvation. For instance, a preferential excretion of ^{14}N during the catabolic breakdown of body tissues (protein) would lead to a $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment in tissues (Hobson et al., 1993; Gannes et al., 1997). In our study, such an enrichment in adductor muscles (AM) was observed during phase 1, indicating the persistence of a protein catabolism. However, the $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment appears weak (+0.3‰) in comparison to a recent meta-analysis conducted across 130 species in various phyla (Doi et al., 2017) with reported values ranging between -0.82 and 4.30‰. The low AM isotopic turnover rate of bivalves (Lorrain et al., 2002; Hill and McQuaid, 2009; Ezgeta-Balić et al., 2014) may explain this low value.

During phase 2, the metabolism enters a “protein sparing” stage, during which the stored reserves, particularly the lipids, are consumed (Lignot and LeMaho 2012). This may lead to a low nitrogen excretion, and subsequently a $\delta^{15}\text{N}$ stabilization, a pattern consistent with our findings. Such a stabilization of $\delta^{15}\text{N}$ preceded by a sharp increase under starvation has already been observed in the polychaete *Nereis virens* (Olive et al., 2003). This transition can be explained by a reduction in protein oxidation (allowing their conservation) followed by an increased consumption of lipids (Castellini and Rea, 1992; Cherel et al., 1988). In pectinids as in other bivalves, the DG is known to act as an energetic reserve organ, mainly storing lipids (Comely, 1974; Taylor and Venn, 1979; Barber and Blake, 1981; Robinson et al., 1981; Pazos et al., 2003; Napolitano and Ackman, 1992). This reserve may be mobilized for fuel maintenance and/or when facing acute energy demand, such as during gametogenesis, when AM reserves are depleted (Le Pennec et al., 2001; Pazos et al., 2003; Shafee, 1981). During phase 1 we observed a significantly higher calorific power in this tissue which may be explained by the storage of very energetic compounds, presumably lipids. The strong decline in DG calorific power observed after day 35 owing to a mobilisation of lipids during phase 2 is consistent with this hypothesis.

Once lipids reserve are fully depleted (after day 42), the scallops metabolism must rely on the energy stored within its structure (taken as somatic compounds excluding reserves,

according to Kooijman, 2010) to cover somatic maintenance. In this third phase, a second decline in mass occurs concomitantly with an $\delta^{15}\text{N}$ -enrichment of the AM, suggesting a resumption of the protein catabolic activity (Goodman et al., 1980; Le Maho et al., 1981). Beyond this point, individual's death can occur rapidly due to rapid protein loss, corresponding to a "point of no return" (PNR, Da Costa et al., 2012). Such a threshold has been widely reported, in a number of taxa and across all life-stages and inevitably leads to individual's death even if food resumes. During our experiment (i.e. dissections), the degradation of the gills and buccal pieces (labial palps, lips) macrostructure were observed. We hypothesized that such macroscopic degradation, probably resulting from somatic tissue degradation, can lead to the incapacity to ensure nutritional functions, and may be one of the factors leading to this critical point.

Trend in $\delta^{13}\text{C}$ was unclear and did not followed this three-phase dynamic. In the polychaete *Nereis virens*, Olive et al. (2003) also found a complex pattern in $\delta^{13}\text{C}$, presumably because $\delta^{13}\text{C}$ variation depends on the dynamic of several compounds (lipids, proteins; see e.g. Doi et al., 2017; Doucett et al., 1999; Hatch, 2012), suggesting that $\delta^{13}\text{C}$ is an unreliable indicator of starvation.

3.4.2 SIZE AND LIFE STAGE

Due to the limited material collected for our analyses, less information is available for juveniles (small individuals' batch) than for adults, limiting the interpretation of the processes underlying the three-phase dynamic. For both, juveniles and adults, the variation in energy content primarily depends on the variation regarding the dry mass of the different tissues and their relative proportions, which is in accordance with Shafee (1981) observation in the Bay of Brest. Nevertheless, weight loss patterns during the experiment diverged between juveniles and adults. Juveniles exhibited an important mass loss until day 28 (50 % from the beginning of the experiment), coinciding with a moderate but significant increase in calorific power. We hypothesize that this structural weight decrease involves the remobilization of low-calorific biochemical compounds (e.g. proteins) using the structure as internal fuel, while conserving high-calorific components such as lipids. Catabolized proteins are recycled to ensure remaining proteins turn as suggested by Hatch (2012). After day 28, weight loss stabilizes (mass loss ~ 50 % from the beginning of the experiment) and the calorific power increase stops. Total calorific content then remains constant for about 40 days until the mortality break-point is reached (65.6 % of the initial content). This phase may be interpreted as the second starvation phase, and can be regarded as the "protein sparing" stage identified for adults by Lignot and LeMaho (2012). In addition, juveniles displayed higher survival rates than adults during the first two months of the experiment, with 97 % and 64 % survival rates respectively after 70 days. Interestingly, although LT_{50} is higher for juveniles, the increase in mortality rate

after the “Point of No Return” is reached at higher energy loss for juveniles than for adults. Defining the PNR as the end of the lipids-digestive gland remobilization phase for adults and as the mortality acceleration rate for juveniles, the PNR is reached at 44 % mass and 43 % energy loss for adults, while for juveniles, the PNR is reached at 75 % mass and 65 % energy content loss.

Facing prolonged starvation it appears that juveniles and adults exhibit different strategies. Adults may have various mobilizable energy pools, particularly in the DG (Le Pennec et al., 2001) while juveniles potentially exhibit a higher ability to reduce their structural weight, making it possible to reduce their maintenance costs and enhance their survival ability. In addition, at the beginning of our experiment, juveniles had a body condition index similar to that of adults likely because juveniles may not have accumulated energy for reproduction, implying a different energy partitioning between size batches. Given that the ability of an extended phase II depends on the status of non-proteic content (glycogen and/or lipid reserves; McCue, 2010), the absence of a high-energetic pool in juveniles – such as lipids which are usually stored for reproduction – may explain the high increase in mortality observed right after the *PNR* was reached.

3.4.3 POPULATION IMPACT

The ability of a species to handle prolonged starvation has been shown to play a key role for population dynamics (McCue, 2010), and can be captured through estimates of *PNR* and *LT₅₀* (Chase and McMahon, 1995; McCue et al., 2015). However, caution is advised when using these proxies because their estimates strongly varies with temperature in ectotherms owing to increased metabolism activity. Indeed, Chase and McMahon (1995) showed that these thresholds are reached faster at higher temperatures due to faster metabolism.

In our study, temperature was maintained at 14°C, corresponding to the average sea temperature in the Bay of Brest at the beginning of the experiment. However, winter average temperature (*i.e.* the period during which starvation takes place in the wild) in the bay have been observed to vary between 8 and 11 °C (calculated between 2006 and 2022; data extracted the 08-22-23 from the database SOMLIT: Service d’Observation en Milieu Littoral; www.somlit.fr). Temperature and food limitation in our experiment may have been more severe than winter field conditions in the Bay of Brest. We observed a 20 % mass loss between days 21 and 28, with *PNR* being reached 5 days later, after a 1-month starvation. In the while Shafee (1981) observed a 20 % mass and total energy content loss during the winter period (*i.e.* ~2.5 months when sea temperature averages 8-9 °C, Shafee, 1980) suggesting that in natural conditions, the physiological limit of the scallop to handle starvation is close to being reached. A projected global increase in sea surface temperature (Ipcc, 2023), may lead to earlier *PNR* and *LT₅₀*, indicating that starvation can be a concern for natural populations in the near future.

For instance, despite a higher resistance to starvation, the higher mortality rate of juveniles after *PNR* is reached suggests that changes in environmental conditions could trigger the loss of an entire cohort, with a severe impact on population dynamics.

Beyond survival, starvation may indirectly affect populations by impacting on the reproduction success. Previous studies have shown that bivalves, including *M. varia* (Iglesias et al., 2012), use DG reserves acquired during the previous season of abundant food (*i.e.* summer or autumn) for gametogenesis (Barber and Blake, 1981; Le Pennec et al., 2001; Pazos et al., 2003; Watts et al., 2014). *M. varia* exhibits two spawning peaks, in early spring and in autumn (Lubet, 1959; Shafee and Lucas, 1980; Iglesias et al., 2012), where the intensity of the second peak is conditioned on the energy accumulated during spring and summer (Shafee, 1981). We observed a reduction of the energy content of DG during the phase 2 of starvation suggesting a mobilisation of reserves that may be used to fuel gametogenesis. Such a reduction can affect the intensity, phenology and number of spawning events in the wild with consequences for populations way before the *PNR* is reached.

Reaching sexual maturity is crucial for population maintenance. In *M. varia*, sexual maturity occurs in the spring following their birth (*i.e.* ~ 1 year old) and depends, as well as first gametogenesis, on the energy stored during the first growing season. Even if we found that juveniles were more resistant to prolonged starvation than adults, the observed drastic decrease in their body mass, could limit their ability to reach sexual maturity in case of severe food limitation during the first winter. Under this scenario, and considering the synchronicity of juvenile response to nutritional stress, an entire cohort may not participate in the population's spawning effort. Coupled with the fact that some adults may also have been affected, nutritional stress could have a large impact on population dynamics.

3.5 CONCLUSION

Juveniles and adults showed similar patterns but distinct strategies facing nutritional stress. Adults start by consuming the internal pool of energy reserves allocated to basal metabolism, and ultimately rely on reserves stored for specific processes (*i.e.* early gametogenesis, growth resumption, or predator escape) in case of severe and prolonged starvation. In contrast, juveniles quickly lose mass, reducing their somatic volume before stabilizing with low maintenance requirements. The time required for half of the population to succumb to starvation occurs more rapidly in adults than in juveniles, but death is less synchronous among adults. While these two strategies can make it possible for the population to persist in the short-term, effects on the reproductive success (through gametogenesis and sexual maturation) can have long-lasting consequences on the maintenance of the population. Finally, although our study was conducted under controlled conditions, given current climate

disruptions, our results indicate that an intensified winter food stress could represent a significant threat for *M. varia* populations within the Bay of Brest. To more precisely assess the impact of starvation on populations, future research could focus on the biochemical composition of the various compartments and organs throughout the seasonal cycle, while also studying the processes affecting *M. varia* sexual maturity.

ACKNOWLEDGMENT

The authors would like to thank Allan Stervinou for his support during the experiment. The LBH laboratory (Ifremer) is also appreciated for granting access to the calorimeter. Special thanks go to Sophie Le Mestre for sharing her technical knowledge and practical expertise, and to Erwan Le Gall for his assistance with the calorimeter setup. Thanks to Laura Fradet for her contribution during the laboratory work. Finally, the authors would like to thank Mathieu Chevalier, Amélia Curd and Martin Marzloff for proof-reading the manuscript, and having improved the english quality. This work is part of a PhD thesis, and received financial support from the research project “MaSCoET” (Maintien du Stock de Coquillages en lien avec la problématique des Efflorescences Toxiques) financed by France Filière Pêche, Brest Métropole, Région Bretagne and the Ifremer Scientific Direction.

4 CHAPITRE 3 – RECONSTRUCTING THE GROWTH AND FEEDING OF THE SCALLOP *MIMACHLAMYS VARIA*: A DEB APPLICATION

Ce travail a été développé avec la collaboration d'Eline Le Moan^a (Doctorante au sein du projet MaSCoET), Thomas Guyonnet^b, et Laure Pecquerie^a, et avec la contribution d'Aline Blanchet-Aurigny^c, Jonathan Flye-Sainte-Marie^a, Philippe Cugier^c et Fred Jean^a.

Il a été développé en partie dans le cadre d'une collaboration avec Thomas Guyonnet, et a été l'objet d'une mobilité doctorante de courte durée au Canada, grâce à l'appui de la bourse mobilité courte doctorante de la direction scientifique de l'Ifremer.

Différents éléments de ce chapitre ont été présentés au Symposium DEB 2023 (Bâton-rouge, Etats-Unis), via une communication orale en anglais, et la réalisation d'un poster scientifique. La participation à ce symposium a été soutenue par le projet ISblue, Interdisciplinary graduate school for the blue planet (ANR-17-EURE-0015) et cofinancée par une subvention du gouvernement français dans le cadre du programme "Investissements d'Avenir" intégré à France 2030.^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzane, France

^a Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France

^b Fisheries and Ocean Canada (DFO) – Gulf Region Centre – Moncton, Canada

^c Ifremer, DYNECO, F-29280 Plouzané, France

Les chapitres 1 et 2 nous ont permis de décrire les processus biologiques liés à la croissance et à la reproduction de *M. varia* dans son environnement, et de comprendre comment un stress isolé, ici la limitation trophique, affectait ces processus. A travers l'observation et l'expérimentation, des jeux de données liés aux performances biologiques de l'espèce, et aux forçages environnementaux associés (*i.e.* dans un milieu naturel ou contrôlé, en vie libre ou en environnement semi-clos) ont été constitués.

Cependant, il reste difficile de quantifier et prédire le fonctionnement métabolique et les traits biologiques de *M. varia* en prenant en compte leurs interactions fines avec l'environnement, et l'effet spécifique des différents forçages. La modélisation est un outil incontournable si l'on veut comprendre, quantifier et prédire avec précision comment les organismes sont contraints par leur environnement. Dans le cadre de la théorie Dynamic Energy Budget (DEB), la modélisation à l'échelle individuelle permet en outre de quantifier les flux métaboliques, et leurs interactions avec le milieu.

Dans ce chapitre, nous mettrons alors à profit les connaissances acquises grâce à l'observation et l'expérimentation, afin de développer un modèle de croissance individuel selon

la théorie DEB. L'exploitation de ce modèle nous permettra de mieux comprendre les interactions complexes régissant les processus biologiques du pétoncle noir dans un environnement variable. Cela nous permettra également d'apporter un éclairage sur l'acquisition d'énergie via la nutrition de *M. varia*, et sur ses besoins pour assurer l'ensemble des fonctions biologiques. Nous pourrions ainsi étudier son écologie trophique dans une approche de modélisation.

Le développement de ce modèle, en étroite collaboration avec Eline Le Moan, en appliquant la théorie DEB à une nouvelle espèce, a dû répondre à plusieurs objectifs. Ce modèle devait permettre d'accéder aux compétences biologiques et au métabolisme de *M. varia* en lien avec les forçages environnementaux, mais également d'apporter des réponses concernant les mécanismes d'accumulation et de rétention de l'acide domoïque par *Pecten maximus* et *M. varia* (thèse d'Eline Le Moan, projet MaSCoET). Sa construction devait donc permettre, à partir d'une structure commune, de modéliser la croissance individuelle de *P. maximus* et de *M. varia*, grâce à des jeux de paramètres et des règles de reproduction et d'amaigrissement spécifiques à chaque espèce. Des jeux de paramètres existants ont été utilisés pour développer le modèle DEB coquille Saint-Jacques. Cependant, le modèle DEB pétoncle noir présenté ici étant le premier pour cette espèce, l'estimation d'un premier jeu de paramètres DEB pour *M. varia* a représenté une grande part du travail effectué dans cette collaboration. Dans le travail de thèse présenté ici, seul le modèle DEB pétoncle noir a été exploité.

4.1 INTRODUCTION

The variegated scallop, *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), is a small pectinid which can be found along the Northeast Atlantic coasts, from Norway to northern Africa. Historically harvested in France (Duncan et al., 2016), there is currently a renewed economic interest in this species, particularly due to issues related to harmful algae blooms, which specifically impact king scallop (*Pencten maximus*, L.), the most European commercially important pectinid species (Husson et al., 2016). However, the scarcity of *M. varia* stocks is now limiting exploitation of the species, particularly in Bay of Brest (Dao and Caisey, 1992). Strategies for managing the resource, which could involve supporting the stock by enriching natural beds, are thus being considered. A better understanding of the ecology of the species, and therefore its physiological responses to its environment is thus needed.

Some studies were managed to investigate *M. varia* growth and reproduction dynamics linked to temperatures and food levels in France (Letaconnoux and Audouin, 1956; Conan and Shafee, 1978; Shafee, 1980; Shafee and Lucas, 1980; Perodou and Latrouite, 1981), in northern Europe (Gosling and Burnell, 1988; Burnell, 1991, 1995), in southern Atlantic coasts (Iglesias et al., 2012; Zorita et al., 2023) and in Mediterranean sea (Rathman et al., 2017; Prato et al., 2020). Nevertheless, links between physiological performances themselves, and the relative importance of these environmental variables remains difficult to disentangle, especially under natural conditions. Indeed, physiological performances are the result of complex combinations of effects between the environment and growth.

Mechanistic modelling provides powerful tool to investigate those interactions. Thanks to mechanistic models based on Dynamic Energy Budget theory, DEB models (Kooijman, 2010), bivalve growth and reproduction have been successfully modelled (see e.g. Bernard et al., 2011; Gaudron et al., 2021; Gourault et al., 2019b; Tjui Yeuw et al., 2022), among which scallops (see e.g. Aguirre-Velarde et al., 2019; Gourault et al., 2019a; Jiang et al., 2020; Lavaud et al., 2014). DEB theory allows to quantify the energy flows within an individual from food ingestion to maintenance, growth, development, and reproduction in relation to environmental conditions, throughout its entire life cycle.

M. varia is a suspension feeder spending most of its life attached to a support (e.g. empty shells, rocks). A species with little mobility, it directly depends on the food directly available in its environment. Understanding its feeding mechanisms and food preferences is therefore essential to appreciate *M. varia*'s responses to its environment. Suspension-feeder species, the variegated scallop would have a generalist feeding strategy (Grall et al., 2006; Maloy et al., 2009; Marchais, 2014; Androuin, 2018), but to our knowledge few in-depth study has yet been carried out into its dietary habits, either qualitatively or quantitatively. DEB model can be

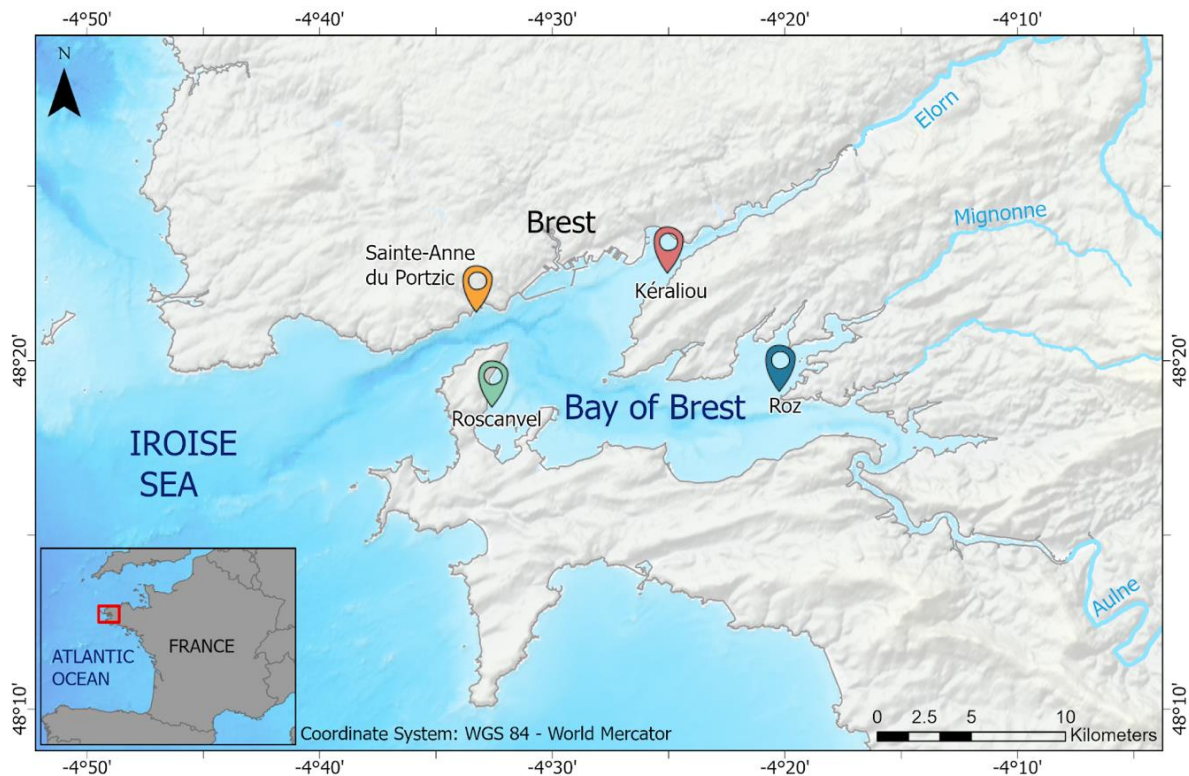
used to provides information about such processes (Kooijman, 2010). Several studies have successfully reconstruct this feeding-signal from different strategy using data sets of observable variables measurements, such as otoliths in fish (Pecquerie et al., 2012), or shell or body weight in bivalves (Freitas et al., 2009; Picoche et al., 2014; Lavaud et al., 2019). By reconstructing the assimilated food signal (i.e. to satisfy energy requirements), it is possible to compare this signal to different proxies of available food, highlighting the possible contributions of different food sources (Picoche et al., 2014), their quality, or the feeding behaviors of the organisms themselves (Freitas et al., 2009).

In this study, we (1) built a Dynamic Energy Budget model applied to the growth dynamics of *M. varia* and to estimate a set of parameters for the species, (2) develop and apply a reconstruction procedure of the food signal based on growth monitoring data in contrasting environments. This will provide access to the nutritional requirements of the species in Bay of Brest and allow us to identify some feeding properties.

4.2 MATERIAL AND METHODS

4.2.1 *M. VARIA* BIOLOGICAL DATA COLLECTION

The Bay of Brest (Brittany, France) is a semi-enclosure bay, cover itself an area of 180 km², half of which correspond to bottoms less than 5 m deep, connected with Iroise sea by a 40-m deep narrow strait (Figure 4.1). Two main rivers flow into the bay: the Elorn in the north basin (watershed of 402 km²) and the Aulne in the south (watershed of 1842 km²).



Base map source: EMODnet Bathymetry Consortium (2022). EMODnet Digital Bathymetry (DTM 2022) - Tile E4. EMODnet Bathymetry Consortium. <https://doi.org/10.12770/ff3aff8a-cff1-44a3-a2c8-1910bf109f85>

Figure 4.1: Map of the Bay of Brest indicating experimental sites and sampling locations: Banc de Kéraliou (red), Bay of Roscanvel (green), Anse du Roz (blue). Before scallop seeding at the three sites, they were monitored at the Tinduff hatchery concession in Sainte-Anne du Portzic (orange).

Data used in this study were collected during two *in-situ* monitoring in the Bay of Brest between 2019 and 2022, presented in detail in chapter 1 of this manuscript. For this study, variegated scallops were produced in Tinduff hatchery. Scallops seeds were then transferred from the hatchery to the hatchery concession located at Sainte-Anne du Portzic hatchery concession (Ste Anne, 48°21.4'N, 4°33.23'W, Figure 4.1), located at the entrance of the Bay of Brest and heavily influenced by oceanic conditions. Then, individuals were distributed in three sites in the bay where *in situ* monitoring were carried out: Kéraliou bank (Kéraliou, 48°22.554'N, 4°25.061'W), Bay of Roscanvel (Roscanvel, (48°18.717'N, 4°32.461'W), and Anse du Roz (Roz, 48°19.106'N, 4°20.142'W) (Figure 4.1). Scallops were previously individually stained using calcein in order to distinguish hatchery produced scallops from naturally ones and estimate shell growth and thus to age of each individual. A first batch produced in spring 2019 and placed in closed rearing systems (oysters spat collectors) were monitored monthly from June 2019 to March 2021, with additional samples in October 2019, November 2019, August 2022, and January 2023. A second batch, produced in spring 2020 were monitored fortnightly (monthly during winter) from April 2021 to October 2022, with additional samples in November 2020 and March 2021. During this second period, scallops were monitored both in free-living and in closed rearing systems (hatchery cages). The time

periods of these monitoring allowed to collect information on juvenila as well as on adults stages.

At each sampling date, at least 30 individuals were collected scuba diving. In the laboratory, the shell height of each individual was measured using a Vernier caliper, following the dorso-ventral axis of the shell, perpendicularly to the hinge. Muscle, gonads and digestive gland were dissected. Total wet flesh weight and total dry flesh weight (DW) of each organ were measured for each individual. The gonado-somatic index (GSI), defined as a mass ratio between the gonadic and total flesh dry weight, was calculated for each individual as follow:

$$GSI = \frac{W_{Gonad}}{W_{Total}} 100$$

where W_{Gonad} is the gonadic dry weight (g) and W_{Total} is the total flesh dry weight (g).

4.2.2 MODEL FORMULATION

In this study, the model developed for *M. varia* uses the Dynamic Energy Budget theory (Kooijman, 2010) is based on an existing model developed and applied to another scallop, *Pecten maximus* (Lavaud et al., 2014; Gourault et al., 2019a). Numerous organisms show a metabolic acceleration phase between embryo and juvenile phase, which can be modeled using “acceleration between birth and juvenile stage” (abj-DEB model; Kooijman, 2014). Compared with the standard DEB model which consider three life-stage (embryo, juvenile, adults), abj-DEB model includes an additional development stage with growth acceleration between birth and metamorphosis (at the beginning of juvenile stage in standard DEB model). Abj-DEB model has been successfully implemented for several bivalves, and including *P. maximus* by Lavaud et al., 2014. The *M. varia* abj-DEB model were developed in the base of these works. Particular attention has been dedicated to the response to starvation, and to reproduction conditions.

In DEB theory, an organism is described as by the dynamics of three state variables: the structural volume V (i.e. somatic tissue), the reserves E , and the energy allocated to maturity (juveniles) and reproduction (adults) E_R (Figure 4.2). Ingested food provides energy that fuels the reserve compartment. A fixed fraction κ of energy flux from reserve is then allocated to somatic maintenance plus somatic growth, with a priority given to maintenance. The remaining $(1-\kappa)$ is used for maturity maintenance, maturation (in embryos and juveniles), and reproduction (i.e. gamete production in adults). Maturity maintenance has priority over maturation and reproduction too (Figure 4.2). Model variables equations are available in Table 4.1.

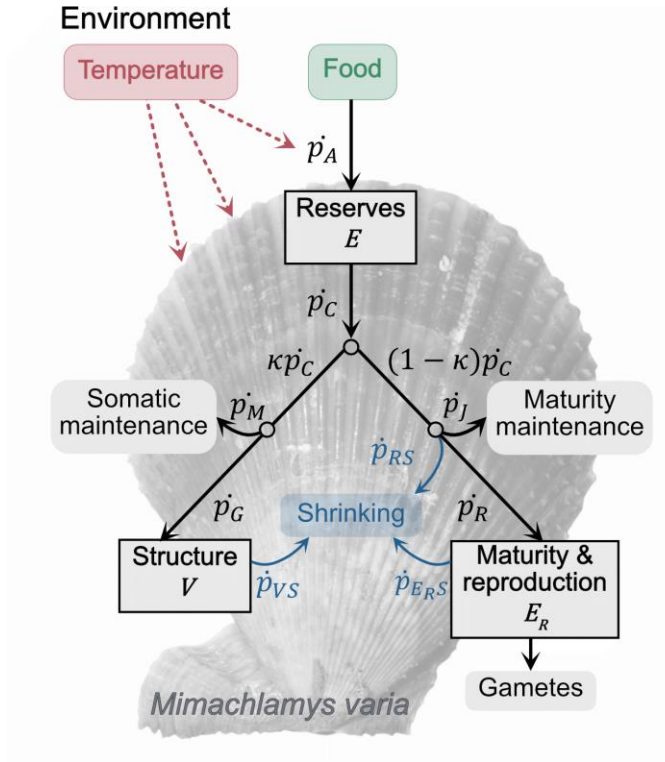


Figure 4.2: Conceptual scheme of the DEB model applied to the scallop *Mimachlamys varia*. Forcing variables are food (green) and temperature (red). State variables (reserves, E ; structure, V ; and maturity and reproduction, E_R) are in contoured boxes, and sinks in rounded boxes. Solid arrows are energy fluxes and dotted ones show temperature influence on these rates. Sources of energy to support somatic maintenance during prolonged starvation conditions are indicated in blue.

Table 4.1: Symbols and equations for the variables of *M. varia* energy budget model. As adults only were considered in this study, surface specific maximum assimilation rate and energy conductance are given after metamorphosis, with an acceleration factor value of 1.94.

Name of the variable	Symbol	Unit	Equation
Reserve density	$[E]$	J cm^{-3}	$\frac{E}{V}$
Assimilation rate	\dot{p}_A	J d^{-1}	$\{\dot{p}_{A_m}\}fL^2$
Mobilisation rate	\dot{p}_C	J d^{-1}	$\frac{[E]}{[E_G] + \kappa[E]} \left(\frac{[E_G]\dot{v}}{V^{1/3}} + [\dot{p}_M] \right)$
Somatic maintenance	\dot{p}_M	J d^{-1}	$[\dot{p}_M]V + \{\dot{p}_T\}V^{2/3}$
Maturity maintenance coefficient	\dot{p}_J	J d^{-1}	$E_H \dot{k}_J$
Structural growth	\dot{p}_G	J d^{-1}	$\max(0, \kappa\dot{p}_C - \dot{p}_M)$
Allocation to reproduction buffer	\dot{p}_R	J d^{-1}	$\max(0, (1 - \kappa)\dot{p}_C - \dot{p}_J)$
Shrink to pay somatic maintenance	\dot{p}_{MS}	J d^{-1}	$\max(0, \dot{p}_M - \kappa\dot{p}_C)$
Redirection flow allocated to reproduction	\dot{p}_{RS}	J d^{-1}	$\min(\dot{p}_{MS}, \dot{p}_R)$
Gonad resorption	\dot{p}_{ERS}	J d^{-1}	$\min\left(\frac{\dot{p}_{MS} - \dot{p}_{RS}}{\kappa_R}, E_R \dot{k}_R\right)$
Structure lysis	\dot{p}_{VS}	J d^{-1}	$\frac{\dot{p}_{MS} - \dot{p}_{RS} - \dot{p}_{ERS}}{\rho_V d_V}$

In the model, ingestion was simulated using a Holling type II scaled functional response f for one food source as follow : $f = \frac{X}{X_K + X}$ where X is the food density, X_K the half-saturation

coefficient (Kooijman, 2010). For bivalves, food essentially consists of phytoplankton cells. The assimilated energy \dot{p}_A which depend on food density X , is given by

$$\dot{p}_A = \{\dot{p}_{A_m}\}fL^2$$

where $\{\dot{p}_{A_m}\}$ is the maximum surface-area-specific assimilation rate ($\text{J day}^{-1} \text{cm}^{-2}$), f the scaled functional response and L the volumetric length (cm). The maximum surface-area-specific assimilation rate is substrate-specific: it vary among food sources.

Changes in reserve E result from the difference between the assimilation flux \dot{p}_A and the mobilization flux of reserve \dot{p}_C . A fraction κ of the mobilized energy is allocated structural growth: somatic maintenance is first paid first (\dot{p}_M), and the remaining is provided to growth (\dot{p}_G). The $(1 - \kappa)$ fraction of the mobilized reserve is allocated to maturity maintenance in priority (\dot{p}_J), and the remaining (\dot{p}_R) is allocated to reproduction buffer (E_R).

As a major part of temperate bivalves, *M. varia* follow a seasonal growth in shell and flesh (Shafee, 1980; Cancelo et al., 1992; see also Chap. 1). During low food availability period or prolongation starvation (principally in winter), energy inputs from food and reserve may not be sufficient to cover maintenance costs (somatic and maturity maintenance). The following rules have been applied (Lavaud et al., 2014): (1) if maturity maintenance cannot be paid, the physiological state of the organism is considered too degraded to survive: the individual dies; (2) if only somatic maintenance cannot be paid, the energy that has to be mobilized to pay its requirements (\dot{p}_{MS}) is in a first step completed by redirection of the flow allocated to reproduction (\dot{p}_{RS}). If not sufficient, the energy is secondly taken from the reproduction buffer (gonad resorption, \dot{p}_{ERS}), and if necessary remaining maintenance costs are finally paid directly from the structural volume (lysis of structure, \dot{p}_{VS}).

In ectotherms, physiological rates depend on body temperature. This dependency has been described by the Arrhenius relationship within a species-specific tolerance range of temperature (Kooijman, 2010). The following relationship was used to correct all model fluxes for temperature:

$$\dot{k}(T) = \dot{k}_1 T_c \quad \text{with} \quad T_c = \exp\left(\frac{T_A}{T_{Ref}} - \frac{T_A}{T}\right) \frac{1 + \exp\left(\frac{T_{AL} - T_{AL}}{T_{Ref} - T_L}\right) + \exp\left(\frac{T_{AH} - T_{AH}}{T_H - T_{Ref}}\right)}{1 + \exp\left(\frac{T_{AL} - T_{AL}}{T - T_L}\right) + \exp\left(\frac{T_{AH} - T_{AH}}{T_H - T}\right)}$$

where $\dot{k}(T)$ is the value of the physiological rate at temperature T , \dot{k}_1 is the physiological rate at the reference temperature T_{Ref} (293 K in this study), T_A is the Arrhenius temperature, T_L and T_H are the lower and the higher boundaries of the tolerance range, respectively, and T_{AL} and T_{AH} are the Arrhenius temperature for the rate of decrease at the lower and the higher boundaries, respectively. All temperatures are expressed in Kelvin (K).

The reproduction buffer E_R allows the accumulation of energy allocated to reproduction and conversion in eggs (or gametes). At each spawning event, a fixed fraction of E_R is released as gametes. *M. varia* spawning season occurs between the middle of spring and the end of summer, and if a first spawning event in spring is generally synchronous, a secondary one may be observed during the season, synchronous or not, total or partial. Parameters that influence spawning, either simultaneously or at different phases are sea temperature, gamete development, and photoperiod. In the model, the first spawning event is triggered by a seawater temperature threshold (T_S) exceeding 13.5 °C and a GSI threshold of 10 % accounting for a minimal advancement in gametogenesis (see Chap. 1). After this first spawning event, a resting time is observed and the day-degree concept, as formalized for *P. maximus* by Lavaud (2014), is applied as a trigger for the next spawning. Daily cumulative degrees above the limit of 13.5 °C were counted and a degree-days threshold (T_D) of 200 between two successive spawning events, was used based on our field monitoring (see Chap. 1). After each spawn, the reproduction buffer was then half emptied (*i.e.* 0.5 of E_R were emitted) and the degree-day counter reset. The photoperiod was reported to control reproduction phenology in several bivalves such as *P. maximus* (Devauchelle and Mingant, 1991; Duinker, 1996; Saout et al., 1999) and suggested for *M. varia* (Burnell, 1991). As a last spawn can be observed late in September but never later, we included such an effect by causing a last spawning if GSI overpasses the GSI threshold (10) at the fall equinox (*i.e.* 22 September). After the fall equinox no spawning is ever possible.

4.2.3 PARAMETERS ESTIMATION

Parameters estimation was performed using Add-my-Pet procedure (AmP, 2023) minimizing some loss function that quantifies the distance between data and model predictions using the estimation criterion (Marques et al., 2019) under MATLAB software (Version: 9.13.0.2126072 (R2022b) Update 3). It allows to estimate all parameters of the standard DEB model from empirical datasets. Part of these observed data consists of single values, named zero-variate data (presented in Table 4.5), such as age, weight and size at the larval stage (Tinduff Hatchery, unpublished), at puberty and for the adult period (this study, see also Chap. 1). A second type, varying data (one-variate), was used to calibrate the parameters. To consider the entire life cycle of the species, two data-sets were used: (1) 270 shell length over age values, for larvae and post-metamorphosis stages provided from Tinduff Hatchery; (2) 785 shell length, body dry weight and gonad dry weight over age values for juvenile and adult stages from the 2020-2021 monitoring in Roscanvel (2019 produced batch, this study, see also Chap. 1). Because the early juveniles (post-metamorphosis) shell height did not match with the rest of the data sets, a weight of zero were implemented in these one-variate data. The

relevance of the parameter set was assessed by a mean relative error calculation (MRE), and symmetric mean squared error (SMSE) according to Marques et al. (2018).

4.2.4 FORCING VARIABLES AND INITIAL CONDITIONS

Chlorophyll-*a* concentration (Chl-*a*, in $\mu\text{g L}^{-1}$) (see Chap 1, and Figure 4.3, A) and temperature ($^{\circ}\text{C}$) (see Chap 1, and Figure 4.3, B) were measured during the monitoring period at each monitoring site using autonomous multi-parameter data loggers every 15 minutes throughout both monitoring periods. Chl-*a* fluorescence was measured using SEA-BIRD ECO FLNTU in the three sites. Temperature was measured using a Vanessen CTD-diver and NKE SAMBAT probes at Roscanvel and Kéraliou, respectively. At Roz, temperature, was measured using a SBE37-SMP-ODO recorder. Environmental data from Roz were acquired as part of the SMART Daoulas data monitoring from Coriolis Data Centre in the Bay of Brest (Petton et al., 2021). Environmental data from the S^{te} Anne station were collected by the MAREL-Iroise buoy of the SOMLIT network (data extracted the 22 august 2023 from the database SOMLIT: Service d'Observation en Milieu Littoral ; www.somlit.fr). For details of data acquisition, please refer to chapter 1 of this manuscript.



Figure 4.3: Environmental variables monitored in the Bay of Brest between April 2021 and December 2022. Daily-mean chlorophyll-*a* concentration (A, in $\mu\text{g L}^{-1}$) and sea temperature (B, in $^{\circ}\text{C}$) during the *in-situ* monitoring in Ste Anne (orange), Kéraliou (red), Roscanvel (green) and Roz (blue).

Simulations and analysis were performed using R version 4.3.0 (2023-04-21 ucrt). For calibration, data from 2021-2022 free-living *in-situ* monitoring (spat produced in 2020, see

Chap. 1) were used. As we focused on adults only in this study, only mature individuals from the cohort were considered thus initial values of the state variables were deducted from the 21 mature individuals (2021-04-01) (Table 4.2). The initial quantity of maturity (E_{H_i}) is thus taken to be equal to the maturity at puberty (E_H^p).

Table 4.2: Estimation of the initial state variables values used for simulations. Values vary among individuals according to their initial shell height (L_{ini}) and initial dry flesh mass (W_i). Only adults were considered in this study.

Initial conditions	Equations	Units
Initial shell height	L_{ini}^*	cm
Initial dry body weight	W_{ini}^*	g
Initial structure	$V_i = (L_{ini}\delta_M)^3$	cm ³
Initial reserve	$E_i = f \frac{\{\dot{p}_{Am}\}}{\dot{v}} V_i$	J
Initial reproduction buffer	$E_{R_i} = \rho_E W_{ini} - \rho_V V d_V - E_{ini}$	J
Initial maturity level	$E_{H_i} = E_H^p$	J

* Measurements from adults before first reproduction; 2021-04-01, Sainte-Anne du Portzic

4.2.5 SIMULATION OUTPUTS AND ANALYSIS

Sets of 21 simulations (one per individual initial state variable values) were run from April 2021 to December 2022. Simulated state variables allowed were used to estimate Shell height, dry flesh weight and gonado-somatic index according to equations given in Table 4.3. Note that the estimation of GSI may provide an over-estimation of the observations because E_R is not always fully converted to gametes.

Table 4.3: Equations allowing to compute physical shell height L_{obs} , dry weight W_{obs} , GSI from structural body volume V , non-allocated reserves E and reserves allocated to reproduction E_R . For symbol signification, see Table 4.4.

Observable variable	Equations	Units
Shell height	$L_{obs} = \frac{V^{\frac{1}{3}}}{\delta_M}$	cm
Dry weight	$W_{obs} = d_V V + (E + E_R) \frac{\omega_E}{\mu_E}$	g
Gonado-somatic index	$GSI_{obs} = \frac{W_{E_R}}{W_{obs}} \times 100$ with $W_{E_R} = E_R \frac{\omega_E}{\mu_E}$	-

Simulations and observed data were statistically compared using Taylor diagrams. This diagram provides in a same figure 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: rootmean-square (RMS) difference, normalized standard deviation and Pearson's correlation coefficient. Taylor diagrams were product for the three observable variables, at each site. using the R package 'plotrix' (taylor.diagram() function; 'plotrix' version 3.8-4).

4.2.6 RECONSTRUCTING GROWTH AND FOOD CONDITIONS

In DEB theory, the link between food availability and the energy dynamics of an organism is through the assimilation flux, which is a function of functional response f . Chlorophyll-*a* is often considered as a proxy of food source for filter feeders and used to compute f . Nevertheless, *M. varia* feeding strategy is described as generalist, and other trophic sources may contribute to its diet, as microphytobenthos or sedimented/suspended organic matter (Grall et al., 2006; Maloy et al., 2009; Marchais, 2014; Androuin, 2018). Thus, considering Chl-*a* as unique food source may conduct to a misestimation of f and could explain discrepancies observed between simulation and observation. Here, we therefore used growth (in length or in weight) observed during our monitoring as inputs data and the DEB model was used to reconstruct the scaled functional response f . Comparing this reconstructed f to potential food sources monitoring may help to better identify these that really contributed to the growth of scallops.

At each interval between two sampling dates (time interval Δt), the value of f were optimized to allow the model to fit the observed dry flesh weight growth (Jonathan Flye Sainte Marie et al., 2009; Pecquerie et al., 2012; Picoche et al., 2014). The DEB model was implemented in an optimization loop for f , using the Newton-Raphson method. After state variables initialization at the initial time (t) (see section 2.5.), the optimization loop estimates f (f_{opt}) that allows the best fit with the next observation (at $t + \Delta t$). The value of f_{opt} is then used to force the model between between t_0 and t_1 and final values of state variables and f_{opt} are stocked, and used for initialization of the next segment. This procedure is repeated step by step for each interval between two observations (t_i and t_{i+1}). We can then reconstruct the scaled functional response for the entire time series, and recalculate the observable values: the dry body weight, shell height, GSI, using f_{opt} .

Because growth observations were not obtained from longitudinal monitoring of the same individuals, the reconstruction was performed using mean observations. To minimize the random effect of sampling, spline smoothing was applied to the mean shell height data and guarantee a smooth and positive growth curve. The corresponding mean dry flesh weight were recalculated from the observed dry flesh weight using the formula of Bayne (Bayne et al., 1987), based on the assumption that weight scales with cubed length:

$$W_{Std} = W_{Sample} \times \left(\frac{H_{Sp}}{H_{Sample}} \right)^3$$

where W_{Std} is the standardized mean dry flesh weight (g), W_{Sample} is the weighted mean dry flesh weight (g), H_{Sample} is the measured mean shell height (cm) and H_{Sp} is the spline smoothed mean shell height (cm).

Feeding signal and growth reconstruction were applied to *in-situ* monitoring 2021-2022 (2020 spat production) for free-living individuals from the three monitoring sites (Kéraliou, Roscanvel and Roz) and to individuals in closed rearing systems (cages) at Roscanvel (*in-situ* monitoring 2021-2022). Finally, to test the reconstruction under limited conditions of food availability, data from a starvation experiment in a controlled environment were used in which a batch of 500 scallops (in adult stage) were completely food deprived for 3 months and maintained at a sea water temperature of 14 °C. Changes in flesh weight, and shell height, were monitored weekly, with random samplings of 30 individuals. Survival over the experiment was also monitored (See Chap. 2).

4.3 RESULTS

4.3.1 PARAMETER ESTIMATES

Estimated DEB parameters for *M. varia* are shown in Table 3, this set allowed a mean relative error (MRE) of 0.133 and a symmetric mean squared error (SMSE) of 0.51. The adequation of the model's prediction of zero-variate and one-variate data are presented in Table 4.5 and Figure 4.3, respectively. The relative error (RE) of the model prediction of zero-variate data ranges from 0.03 to 0.34, except physical length at metamorphosis (RE = 1.05), which is twice higher (0.0441 cm) than observed (data from Tinduff Hatchery; Table 4.4). The relative error (RE) of model prediction of larvae and juveniles-adults one-variate data ranges between 0.03 to 0.3, their dynamic being well described by the model (Figure 4.4, A & C). Shell height at age relation for early juveniles state (*i.e.* post-metamorphosis individuals, Tinduff hatchery) is the only pattern not well captured by the model (RE = 12.77) with an overestimation of shell height (Figure 4.4, B).

Table 4.4: List of the *M. varia* abj DEB parameter set. All rates are provided at $T_1 = 20^\circ\text{C}$ ($= 293.15\text{ K}$). Surface specific maximum assimilation rate and energy conductance are given after metamorphosis, with an acceleration factor of 1.94.

Description	Symbol	Value	Unit
<i>Core parameters</i>			
Fraction of mobilised reserve allocated to soma	κ	0.90	-
Fraction of reproduction energy fixed in eggs	κ_R	0.95	-
Zoom factor to compare body size	z	1.31	-
Shape coefficient	δ_M	0.39	-
Energy conductance	\dot{v}	0.096	cm d^{-1}
Volume-specific somatic maintenance rate	$[p_M]$	32.14	$\text{J cm}^{-3} \text{d}^{-1}$
Volume-specific costs of structure	$[E_G]$	2387	J cm^{-3}
Surface specific maximum assimilation rate	$\{\dot{p}_{Am}\}$	91.015	$\text{J cm}^{-2} \text{day}^{-1}$
Maturity maintenance rate coefficient	\dot{k}_J	0.002	d^{-1}
Maturity threshold at birth	E_H^b	0.0002038	J
Maturity threshold at metamorphosis	E_H^j	0.0015	J
Maturity threshold at puberty	E_H^p	93.14	J
<i>Auxilliary parameters</i>			
Maximum reserve density	$[E_m]$	946.6	J cm^{-3}
Chemical potential of reserve	μ_E	550000	J mol^{-1}
Molecular weight of reserve	ω_E	23,9	g mol^{-1}
Energy content of 1 g (dry weight) of reserve	ρ_E	23013	J g^{-1}
Energy content of 1 g (dry weight) of structure	ρ_V	20921	J g^{-1}
Density of structure	d_V	0,09	g cm^{-3}
half-saturation constant for food	X_K	0,5	$\mu\text{g L}^{-1}$
<i>Arrhenius parameters</i>			
Reference temperature	T_{Ref}	293	K
Arrhenius temperature	T_A	8000	K
Lower boundary of tolerance range	T_L	273	K
Upper boundary of tolerance range	T_H	294,15	K
Rate of decrease at lower boundary	T_{AL}	50000	K
Rate of decrease at upper boundary	T_{AH}	35000	K
<i>Thresholds</i>			
Temperature threshold for 1st spawning	T_S	13,5	$^\circ\text{C}$
Day-degrees above 13.5 $^\circ\text{C}$ for spawning	T_D	200	$^\circ\text{C}$
Minimal Gonado-somatic index for spawning	GSI_S	10	-

Table 4.5: Life-cycle data used to estimate the model parameters, using the estimation criterion (Add my Pet procedure). Predicted values are also indicated. Relative error (RE was calculated for each data between value and predicted value. Data were obtained from this study, or from Tinduff Hatchery (*). Reference temperature was 20 $^\circ\text{C}$.

Data	Value	Predicted value	RE	Unit
Age at birth*	2	1.5	0.24	day
Age since fertilization at metamorphosis*	18	17.4	0.04	day
Age since birth at puberty*	270	194	0.28	day
Life span	2555	3422	0.34	day
Physical shell height at birth*	0.0105	0.0109	0.04	cm
Physical shell height at metamorphosis*	0.0215	0.0441	1.05	cm
Physical shell height at puberty	1.5	1.64	0.09	cm
Infinite shell height	7.2	6.5	0.10	cm
Gonado-somatic index (maximum)	30	33	0.11	-
Reproduction rate at a large size*	$2.2 \cdot 10^4$	$2.0 \cdot 10^4$	0.07	$\# \text{d}^{-1}$
Egg energy content*	0.003	0.003	0.03	J

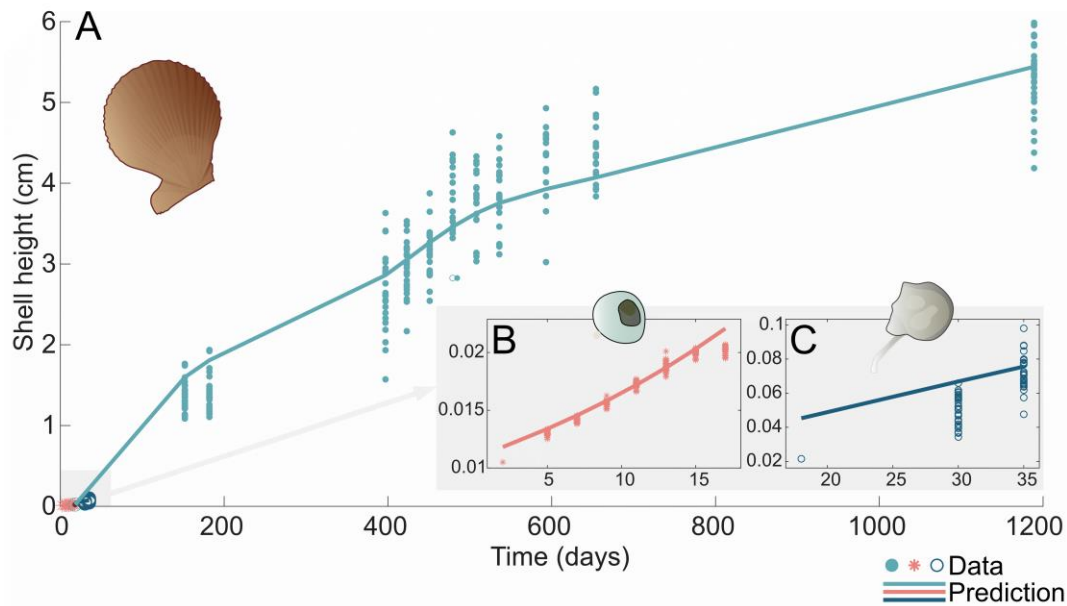


Figure 4.4: One-variate data of shell height at age for late juveniles and adults stages (A, turquoise dot), larvae (B, orange asterisk), and post-metamorphosis juveniles (C, blue empty circles). Continuous lines indicated the model predictions for the validated parameters set. Relative error between values and predictions are respectively 0.11 (A), 0.03 (B) and 12.77 (C)

4.3.2 ENVIRONMENTAL FORCING VARIABLE

For both years, first spring bloom occurred in April-May, followed by oscillations in Chl-*a* during the summer until October (Figure 4.3, A). Winter temperatures were close to 10 °C in the three sites (Figure 4.3, B). From March-April, temperatures increase, and reach the 13.5 threshold in May 2021 and in April 2022. During summer, differences are observed between sites, with a difference up to 2°C between Roz and Roscanvel for both years.

Except at the end of May 2021, the scaled functional response f remained high, ranged between 0.4 and 0.95 (Figure 4.5, A). Temperature correction T_C was minimal between December and March and maximal for the three sites between June and October. In Roz site, where the higher values of temperature are observed during summer, the upper boundary of temperature tolerance range was reached and induced a diminution in T_C .



Figure 4.5: Scaled functional response (A) and temperature correction factor (B) predicted from environmental data obtained in the 2021-2022 *M. varia* in-situ monitoring in Bay of Brest, at Sainte-Anne du Portzic (orange), Kéraliou (red), Roscanvel (green) and Roz (blue) .

4.3.3 MODEL SIMULATION

For all sites, the model successfully captured the global variations of body dry weight (Figure 4.6, A, B, C), with Pearson's correlation coefficient close to 0.9 (Appendix A). Nevertheless, during winter, the model over-estimated weight, simulating a weak but continuous growth of body dry weight and did not reproduced the winter weight-loss, especially at Roz (Figure 4.6, B). The simulated shell height is close to the observations during the first year, as showed by strong correlation coefficients higher than 0.95 at all three sites (Appendix A), but over-estimates growth in the second year (Figure 4.6, D, E, F). During winter, the shell growth stop is well reproduced, with a stable 3.5 cm shell height from November to April. At the end of simulation, shell height reaches a similar value between the three sites, close to 4.3 cm. The GSI is not well-captured by the model (Figure 4.6, G, H, I), with a correlation coefficient close to Zero (Appendix A). Simulated spawning dynamic is close to the observed one, but rematurations inside spawning seasons are underestimated. During the gonadal rest (*i.e.* October to February), the model shows an increase in GSI. Except when spawning event occurred, GSI never decreases until October 2022 (Appendix A). It is also worth noting that when the model was initiated, the GSI was largely overestimated until the first spawning. A high level of inter-individual variability in the simulations was observed.

From October 2022, however, the model showed a decrease in body weight and GSI (Figure 4.4, A-C and G-I). Despite the absence of observations, the dynamics and timing of the weight loss is comparable to the growth stop observed in 2021 at the same time of year. This reduction in weight corresponds to a more pronounced decrease in the reserve than in the previous autumn and winter, and to a reduction in the reproduction compartment (Appendix B).

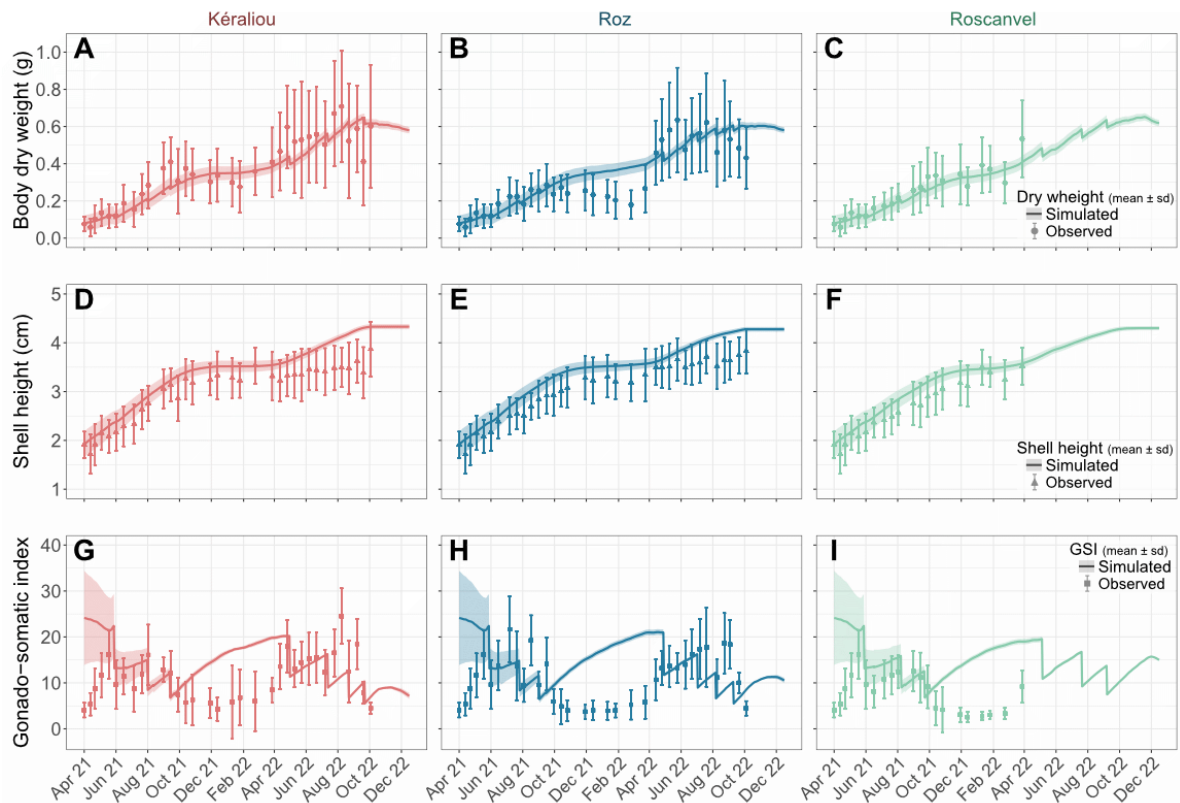


Figure 4.6: Simulated flesh dry weight (g) (A, B, C), shell height (cm) (D, E, F) and gonado-somatic index (G, H, I) between April 2021 and December 2022 in three locations in Bay of Brest: Kéraliou (red), Roz (blue), Roscanvel (green). 21 simulations were performed by site, from one-year old mature individuals in April 2021. Solid lines are the mean of the 21 simulations, and the colored area the standard deviation. Dots are observed mean values (average on 21 to 30 mature individuals) of same age than simulations variegated scallops collected during the in-situ monitoring. Error bars indicates the standard deviation.

4.3.4 FEEDING SIGNAL RECONSTRUCTION AND OBSERVED CHL-A FOOD PROXIES

FREE-LIVING INDIVIDUALS

Reconstructed scaled functional response, allowed the model provided a to simulate closely observed body dry weight at all three sites and throughout the monitoring period (Figure 4.7, A, B, C). Unsurprisingly, statistics exhibited a better fit between reconstructed f simulations and observations (Pearson's correlation coeff. approx. 0.99) than simulations based on f estimated from from Chl-a (Pearson's correlation coeff. approx. 0.90) (Appendix A). The winter weight-loss is well simulated. Shell height growth is over-estimated by the reconstruction-based simulations for the whole monitoring, especially for the second spring-summer, but its dynamics remains quite comparable to observations (Figure 4.7, D, E, F), and to the model simulations based on Chl-a (Appendix A). It can be noticed that, during summer 2022, two growth peaks are simulated at Kéraliou while one at Roz. The reconstruction-based simulations well-captured reproduction dynamic compared to Chl-a ones (Figure 4.6), for Kéraliou and Roz scallops (Figure 4.7, G, H). Nevertheless, correlation coefficients are already close to Zero between simulations and observations. After the last 2021 spawning event (August-September), GSI slightly decreases until October, then fall to a low level in February (lower than minimal observed values), over a longer period at Roz. The GSI then increases again, but later than in the observations, as for the first spawning event, with a lower GSI than in the observations. The diminution of GSI is synchronized between simulated and observed data. Nevertheless, although the increase in GSI is less marked in winter, reconstruction-based simulated GSI at Roscanvel remains close the values obtained from Chl-a based ones. The trends of state variables showed greater variations than using calculated f from Chl-a over the seasonal cycle, particularly for the reproduction buffer, but also within the same season, with a higher amplitude of variation in the reserve in summer (Appendix C).

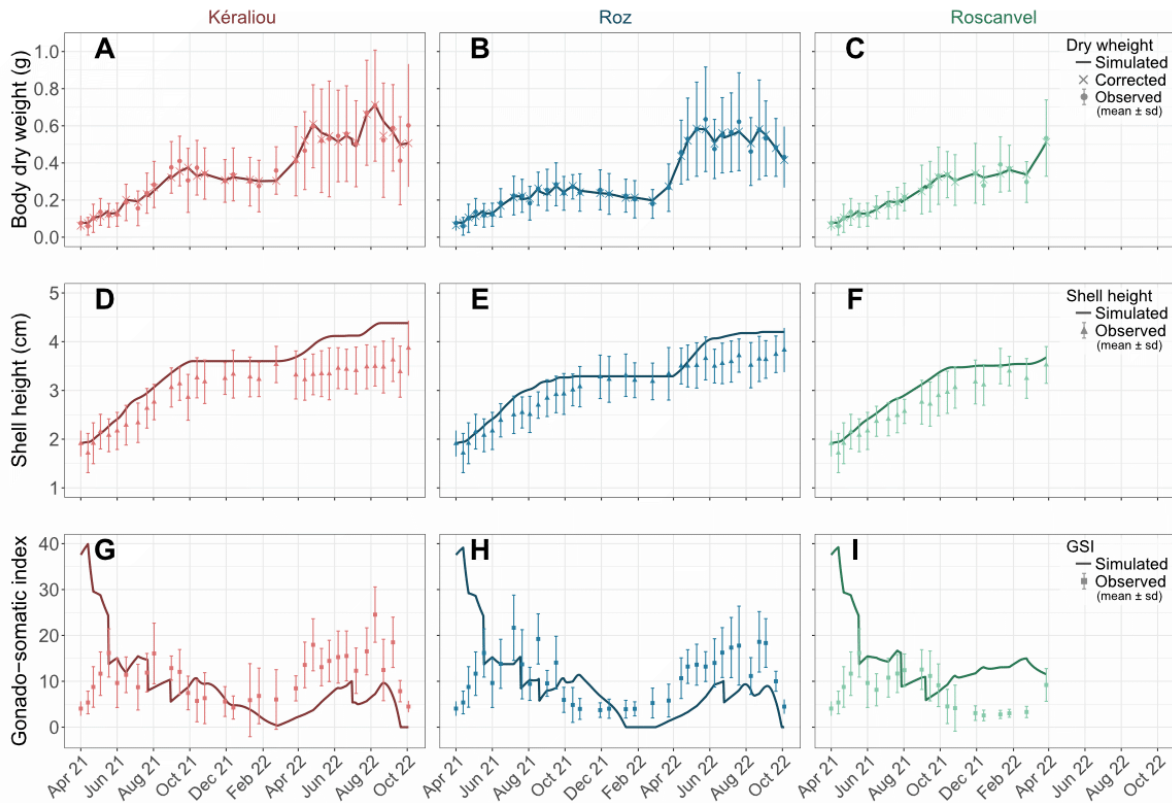


Figure 4.7: Reconstruction of physiological variables from growth trajectories using reconstructed scaled functional response, between April 2021 and October 2022: non-allocated energy in reserve E (A, B, C), structural body volume V (D, E, F), and reproduction buffer E_R (G,H,I). Dynamic of three groups of *Mimachlamys varia* from different locations in Bay of Brest were simulated: from Kéraliou (red), from Roz (blue), from Roscanvel (green).

To explain the observed body dry weight growth, the reconstructed scaled functional response f_{opt} exhibits values ranging between 0 and 3.5 (Figure 4.8). Across the sampling period, the dynamics of f_{opt} explaining growth trajectory could not be related to Chl-*a* as single food proxy. In 2021 and 2022 in all sites, food needs (*i.e.* food that had to be assimilated to explain the observed growth) were highly important from March to May (f_{opt} between 1.5 and 3.5), but peaks in f are not synchronized with highest spring Chl-*a* concentrations and then highest scaled functional response from Chl-*a* monitoring (f_{chl}) which occurred later (Figure 4.3 & Figure 4.8). Interestingly, this high reconstructed f values coincides with the period of active gametogenesis (Figure 4.7, G, H I), where reserve and reproduction buffer exhibits a high and fast increase (Appendix C). During summer, f_{opt} remained high, close to 1, excepted at Kéraliou in July 2022. Apart from a few days at Kéraliou, f_{chl} always remains above 0.5, but f_{opt} remains below this level for most of the autumn and winter, with values even below 0.25 at Roz (Figure 4.8, A & B). In 2022, f_{opt} is lower during winter in Roz than in Kéraliou, and the opposite trend is observed during spring (higher food needs during spring in Roz than in Kéraliou). At Roscanvel, f_{opt} remained close to 1 across summer 2021 and winter 2021-2022,

when f_{chl} exhibit values close to 0.75 during summer and between 0.5 and 0.75 in winter. At this site, f_{opt} decreased in February before rising suddenly and more steeply than on the other two sites in March 2022 (more than 2, Figure 4.8, C).

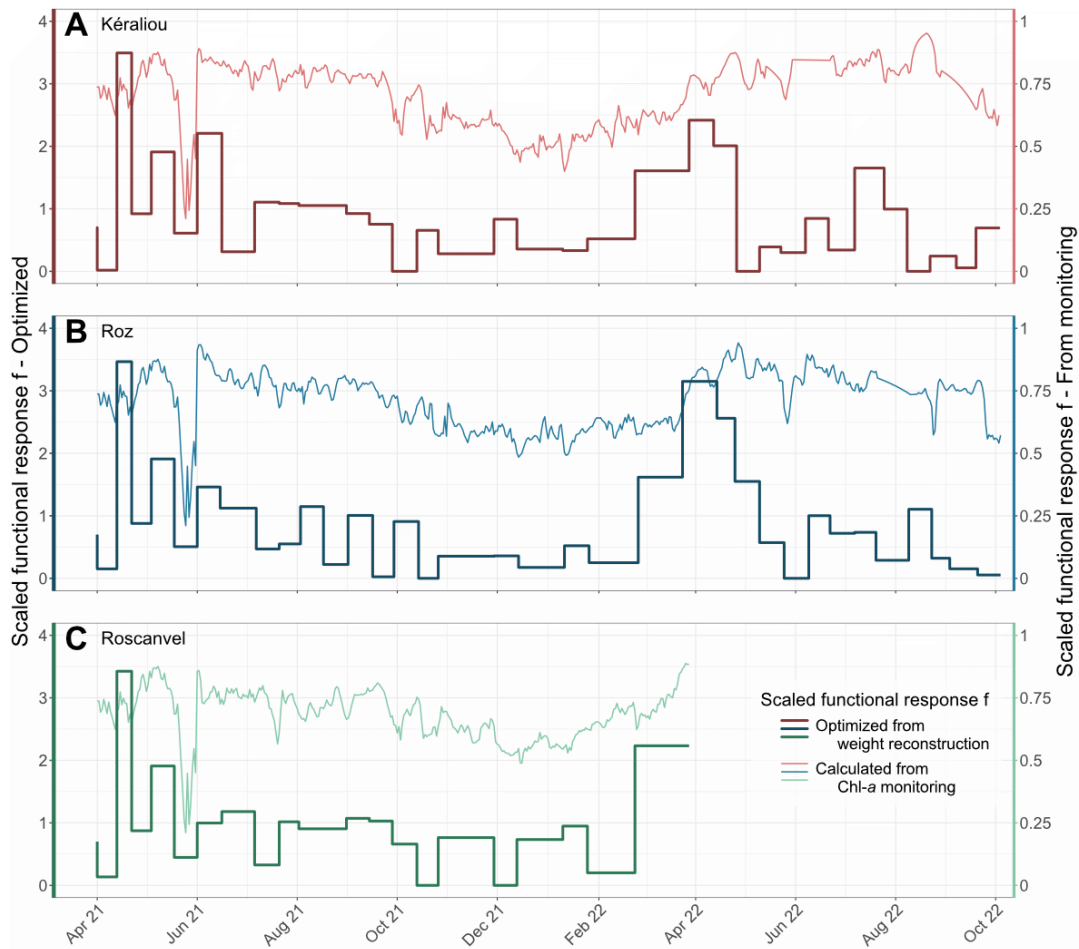


Figure 4.8: Comparison of reconstructed functional response (heavy deep line) with standardized food availability from Chlorophyll-a concentration monitoring (thin light lines) in the Bay of Brest between April 2021 and October 2022. Three sites were monitored: Kéraliou (A, red), Roz (B, blue), and Roscanvel (C, green).

CAGED INDIVIDUALS

Simulations using the reconstructed f for individuals reared in cages at Roscanvel, well capture the growth weight dynamic as well as the shell height one (Figure 4.9, A, B). Compared to observations, the simulated dynamics of the GSI shows a time lag of around 1 month in gonadal maturation after spawning, but the amplitude of maturation was the same (Figure 4.9, C). The maximum need for growth occurs later in cages at Roscanvel (May, Figure 4.9, D) than in free living in the other sites (April, Figure 4.8, A & B). The maximum f_{opt} does not exceed 2, and remains close to 0.5 after May 2022, until the end of summer. Reserve and reproduction buffer are lower in cages compared to free-living during the whole period (Appendix C, C).

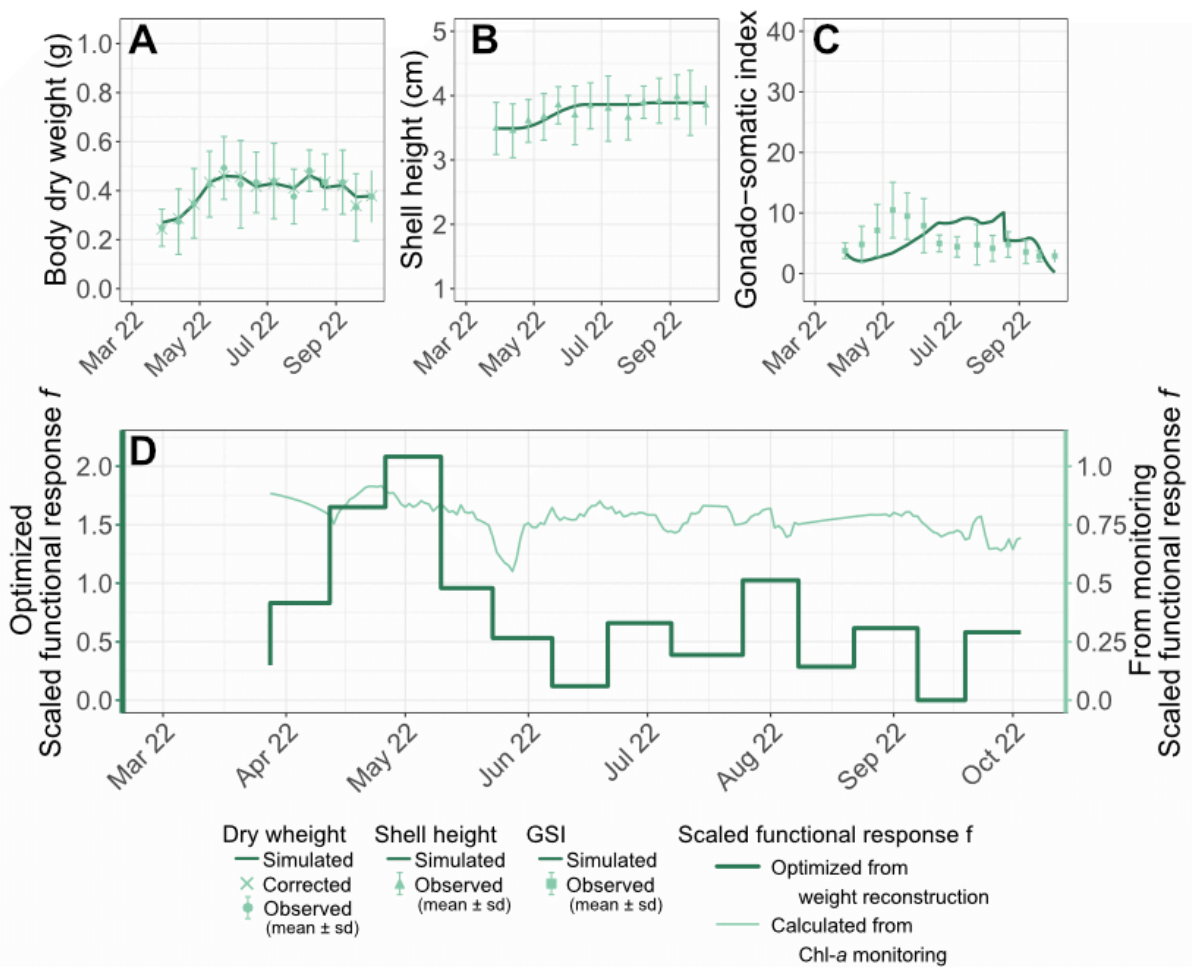


Figure 4.9: Simulated flesh dry weight (g) (A), shell height (cm) (B) and gonado-somatic index (C) from reconstruction growth trajectories using an optimized scaled functional response (D, heavy deep line), between March and October 2022. *Mimachlamys varia* from Roscanvel in closed rearing systems (cages) were used to reconstructions. Solid lines are the model simulations. Dots are observed mean values (average on 20 to 30 individuals) collected during the in-situ monitoring and error bars indicates the standard deviation. The standardized food availability from Chlorophyll-a concentration monitoring is represented thin light line (D).

RECONSTRUCTING GROWTH IN A FOOD-LIMITED ENVIRONMENT

Simulations using reconstructed f with starvation experiment data show good agreements with observed growth data (Figure 4.10, A & B). From the first iteration (between day 0 and day 7 of the experiment), f_{chl} is estimated to be 0, as expected during experiment, so the model correctly captures the dynamics of weight loss during food deprivation (Figure 4.10, D). With an f_{opt} of zero, the simulated mass decreases followed the same trend as that of the observations (Figure 4.10, A). During the experiment, because gonads were empty (*i.e.* in gonadal rest) no data were collected concerning gonads weights (see Chap. 2). Even with a high initial value of GSI in the simulation, it decreases to zero by day 56. In the simulation, individual died after 80-days of starvation, while observations showed 50 % of mortality at day 77 (see Chap. 2). Structure begins to be remobilized (Figure 4.11, B) when the reproduction

buffer is empty after day 56 (Figure 4.11, C). When death occurred, the reserve is reduced by more than 96 % of its initial capacity, and structure by 12.5 % (Figure 4.11, A & B).

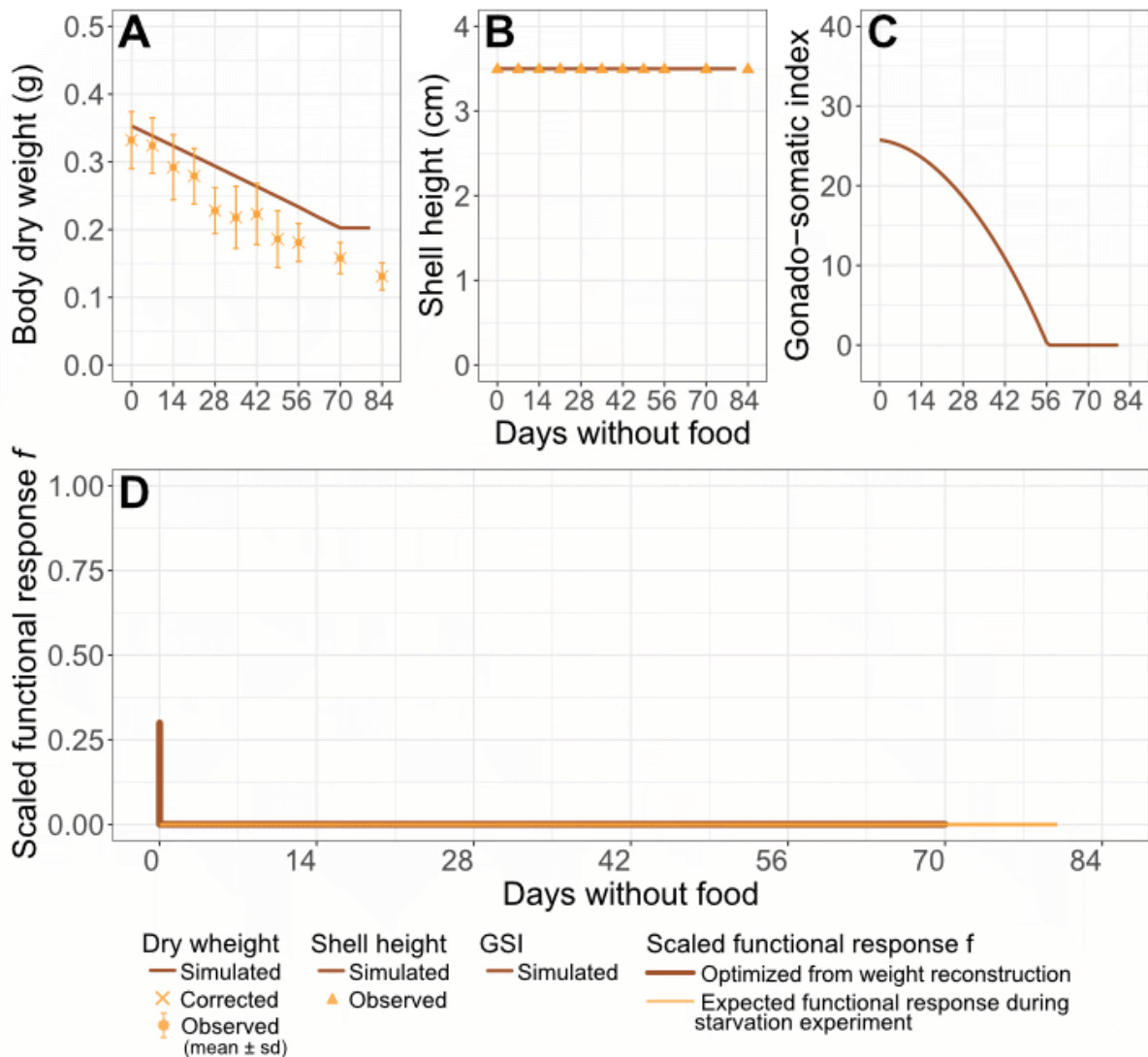


Figure 4.10: Simulated flesh dry weight (g) (A), shell height (cm) (B) and gonado-somatic index (C) from reconstruction growth trajectories using an optimized scaled functional response (D, heavy deep line). *Mimachlamys varia* from starvation experiment were used to reconstructions. Solid lines are the model simulations. Dots are observed mean values (average on 30 individuals) collected and error bars indicates the standard deviation. The expected functional response during starvation experiment (total food limitation, $f = 0$) is represented thin light line (D).

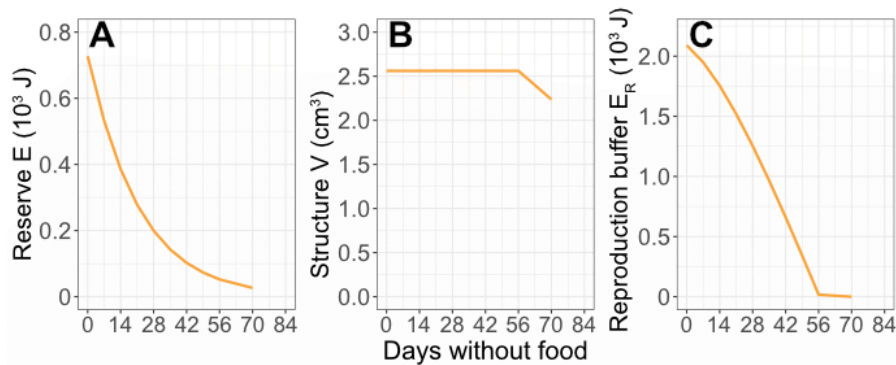


Figure 4.11: Reconstruction of physiological variables from growth trajectories using an optimized scaled functional response: non-allocated energy in reserve E (A), structural body volume V (B), and reproduction buffer E_R (C). *Mimachlamys varia* from starvation experiment were used.

4.4 DISCUSSION

4.4.1 MODELLING THE *M. VARIA* LIFE-CYCLE

In this study, we used DEB theory to build a mechanistic bioenergetic model for *M. varia* using data acquired in the Bay of Brest. The estimated parameters set allows to reproduce the individual growth during its whole life-cycle. Nevertheless, life-traits linked to metamorphosis (*i.e.* physical length at metamorphosis, and shell height at age just after metamorphosis, see Table 4.5 and Figure 4.4) are overestimated by the model in spite of the inclusion of the acceleration module (abj-DEB model; Kooijman et al., 2011) which allows to implement a slow embryonic development, combined with a fast post-metamorphic one. Parameters at metamorphosis depend on feeding history prior to metamorphosis, and might explain part of the parameter variation among individuals. Data sets used for the parameters estimation come from distinct spat batches. Although all the individuals used were reared in Tinduff Hatchery until post-metamorphosis, it is possible that food quality varied between spat productions (Thompson and Harrison, 1992; Thompson et al., 1993). This may contribute to explain why during parameter estimation process, we were unable to optimally link the transition between data from hatchery monitoring and field monitoring during the juvenile stage: the difficulties encountered may be partly due to the complexity of linking data sets acquired under environmental conditions that cannot be guaranteed to be identical. The lack of information concerning the threshold of sexual maturity (age, size, mass) may also impact on the poor estimation of metamorphosis-related traits in an abj-DEB model (Lavaud et al., 2014). In the literature, it is reported that *M. varia* is able to reproduce in the spring following its recruitment (Dalmon, 1935; Letaconnoux and Audouin, 1956; Shafee and Lucas, 1980), and we observed in the first chapter of this thesis that individuals smaller than 1.5 cm at this age seem do not reproduce. However, if sexual maturity is necessarily reached at the time of first gametogenesis, it is likely that the threshold is achieved earlier allowing to accumulate reserve in E_R then allocated to gametogenesis. The observed shell height at puberty (puberty often

approximated by the time of the first reproduction) may therefore contribute to bias parameter estimation.

In general, good agreements are observed between simulated shell height as well as simulated weight and field observations for *M. varia* in Bay of Brest. Nevertheless, the model simulates a dynamics of GSI which is different from observed one. Given that, to keep the model as simple as possible, the gonad compartment has not been represented, the modeled GSI corresponds to the ratio between E_R and total dry weight. It can only be compared with the observed GSI if all E_R is in the form of gametes. This condition is rarely met. Indeed, many species of scallops use a portion of energy stored from a previous season of abundant food (typically summer or autumn), often located in the digestive gland (Le Pennec et al., 2001; Pazos et al., 2003; Barber and Blake, 1981), to fuel gametogenesis. Furthermore, while the increase in GSI is a good indicator of the end of gonadal maturation and egg spawning (i.e. sudden drop in GSI due to gamete emission), gametogenesis is initiated as early as February in this species (Shafee, 1981; this study, Chap. 1), and therefore require energy from stored glycogen (Shafee, 1981) which may be considered as reproduction buffer. Computing GSI from reproduction buffer content thus results in a simulated GSI much higher than the GSI observed one during the winter periods and when the simulations were initialized. The consideration of E_R as gonad may also bias spawning thresholds during the reproductive season. Indeed, the minimal GSI observed in the field before a major spawning corresponds not only in our model to the content of the gonad, but to the whole E_R , thus spawning may therefore be triggered more frequently than according to observations. Some studies refined the model by adding explicitly gametes as a fourth state variable, (E_{GO}) which implicates to define rules of allocation to gametogenesis as well as resorption process, especially for bivalves (Bernard et al., 2011; Gourault et al., 2019a). The development of this fourth compartment could provide a better representation and probably understanding of the dynamics of the reproduction compartment through the gonad dynamics. The representation of the reproduction compartment in *M. varia* is less representative of the dynamics of gonadal maturation, but its simplicity has enabled us to limit the number of parameters and equations in the model, and therefore the number of uncertainties.

Despite a relatively good simulation of the global weight pattern, winter weight loss is not well captured. Functional response estimated from Chl-*a* is too high in winter to reproduce the observed weight shrinking, especially at Roz and Kéraliou, where weight loss is more pronounced (Figure 4.6, Appendix A). However, reconstructed functional response from a starvation experiment shows that weight loss due to food limitation (i.e. $f = 0$) is well simulated by the model, showing its ability to reproduce weight shrinking in situation of food limitation. Thus, this winter mismatch seems to be rather due to an overestimated assimilation. The first

hypothesis is the implication of high quantities of non-digestible particles (among them inorganic particles) in the water column, which may affect negatively the scaled functional response (Kooijman, 2006). For a same structural surface, a same maximum surface-specific assimilation rate and a same particle concentration, the presence of non-digestible particles will increase pseudo-feces production and thus reduce ingestion rate and subsequently assimilation rate. The functional response thus depends not only on food concentration and half-saturation coefficient, but also on the density of poor quality particles. An apparent half-saturation coefficient can then be used, corresponding to the half-saturation coefficient modulated by the concentration of these particles, following Kooijman (2006) conceptualization and already applied for other bivalves such as oyster (Thomas & Bacher, 2018, Cugier et al., 2022). The higher their concentration, the lower the functional response, similarly modulating the assimilation flux. At the experimental sites, turbidity was higher in winter, but also higher at Roz and Kéraliou than at Roscanvel (see Chap. 1), due to river inputs and the resuspension of sediment by hydrodynamism. The use of functional response considering the non-digestible particles therefore seems relevant for *M. varia* in the Bay of Brest and may improve the simulation.

Another way to explain the differences between field observations and simulation of body weight during winter is the food-proxy itself. To calibrate and run the model, Chl-*a* concentration estimated from fluorimetry was used as food proxy. Although it is easily monitored, it is considered as insufficient to capture all the observed variations in the physiological processes (Bourlès et al., 2009; Picoche et al., 2014; Pouvreau et al., 2006; Rosland et al., 2009). Food source of primary filter feeder consists mainly, but not exclusively, of phytoplankton, and Chl-*a* is often used as a proxy for phytoplankton biomass. However, the relationship between fluorescence and chlorophyll quantity varies from one species to another, and the relationship between chlorophyll and phytoplankton biomass can vary with environmental conditions, notably temperature, daily irradiance, and nutrient viability (Cloern, 1982). Different cells type can be present, with different qualities, and could then contribute differently to the feeding process, across the assimilation rate with different maximum surface-specific assimilation rates (Kooijman, 2010), the poorest of which correspond to the food available in winter. In scallops, the anatomy of the organs involved in filtration and ingestion (*i.e.* gills, labial palps, arborescent lip), do not allow efficient retention of small cells (< 5-7 μm) (Beninger and Le Pennec, 2016). Conversely, their plasticity allows them to ingest larger particles than other bivalves (Beninger and Le Pennec, 2016). Moreover, for a given phytoplankton species, its nutritional quality can vary greatly (*i.e.* varying biochemical composition), as shown in numerous zootechnical studies on bivalves, always depending on its environment (see e.g. Thompson and Harrison, 1992; Thompson et al., 1993). For all these

reasons, caution is advised when interpreting results from the use of chlorophyll as a proxy for food availability.

In addition, numerous suspension-feeding bivalves are known to consume various trophic sources (Chauvaud et al., 2001; Nerot et al., 2012; Marchais et al., 2013; Nerot et al., 2015), as it seems to occur with *M. varia* (Grall et al., 2006; Maloy et al., 2009; Marchais, 2014; Androuin, 2018; this study, Chap. 4). Suspension-feeding bivalves have been shown to develop a plastic trophic niche, and to have an opportunistic nutritional compartment (Rossi et al., 2004; Marín Leal et al., 2008; Marchais et al., 2013). The development of a model using several food-proxy inputs would enable us to obtain better quality simulations, as suggested by Bernard et al. (2011), and successfully developed by Lavaud et al. (2014) for *P. maximus* and by Pousse et al. (2019) for *C. gigas*.

4.4.2 GROWTH AND FEEDING RECONSTRUCTION

The approach implemented in this study for reconstructing the scale functional response gives information on the food signal that explains the observed growth in weight. Weight reconstruction using the starvation experiment allows us to partially validate the approach and the model: weight loss resulting from total food deprivation is well simulated with an optimized f equal to zero. Moreover, the thresholds for total gonadal resorption ($E_R = 0$) and mortality caused by structural lysis are simulated at 56 and 77 days respectively and are in adequation with those observed during the experiment: the remobilization of the structure as an internal energy resource after depletion of the energy stored as reserves, and the time required for the death of half of the batch (see Chap. 2).

The reconstructed functional response (f_{opt}) obtained from data based on *in-situ* monitoring of free-living scallops, shows a seasonal dynamic in overall agreement with that calculated from Chl-*a* monitoring (f_{chl}), but with wider variability over time. The reconstructed f that allows to reproduce winter weight loss is below 0.5 from October to February at Kéraliou and Roz, remaining below f_{chl} . In contrast, at Roscanvel where there is no weight loss, f_{opt} remains close to f_{chl} (values between 0.5 et 0.75). The Chl-*a* signal does not differ between October and February, and the size-classes structure of phytoplankton community does not show differences between Roscanvel and other sites (Appendix E, see also Chap. 4 of this manuscript). As turbidity seems to be lower at Roscanvel than other sites during winter 2021-2022 (see Chap. 1), it is likely that the very strong weight loss observed at Roz and Kéraliou is due to the impact of turbidity on the scaled functional response, as discussed above.

In contrast, f_{opt} reaches values substantially above 1 starting in April and lasting for a short period until the end of May (f between 2.5 and 3 in April in both years). These peaks in feeding correspond to important scallop growth in length and weight and coincides with the

observed first spring blooms. During summer, the animals don't seem to take as much advantage of the high food availability. f_{opt} remains high (close to 1) with values similar to those of f_{chl} .

The high demand for food in spring can have different causes and interpretations. After a period of severe food limitation (as in this case during winter, or after certain social interactions that prevent nutrition), it has been shown that some species may experience a short-term fast food intake after starvation or hyperphagia event (Kooijman, 2010). Nevertheless, demand is as high at Roscanvel as at Kéraliou and Roz, even though individuals at this site do not show winter weight loss. It is also possible that during this period, the food available is of better quality than in other periods, and provides more energy for a same ingested quantity, as is often the case during the first spring bloom (Cloern, 1982). Indeed, from May 2022 the increase of heterotrophic bacteria in the water column in the three monitoring sites is observed, illustrating the presence of senescent, and presumably low-quality cells (Appendix E). A survey of the flora in the water column at the Pointe du Chateau site, close to the Roz site, revealed a high degree of synchronicity between f_{opt} peaks and the presence of blooms dominated by the diatom *Cerataulina pelagica* (Sourisseau et al., 2024 ; Figure 4.12). In the scallop *Pecten Maximus*, Chauvaud et al. (2001) showed that in the Bay of Brest, shell height growth was maximal in during *C. pelagica* blooms, compared to other phytoplankton species (e.g. diatoms and dinoflagellates). In addition, *P. maximus* food intake (*i.e.* quantity of food ingested) was also maximal during *C. pelagica* blooms. In *M. varia*, a species closely related to *P. maximus*, such capacities to modify its rate of ingestion, and to assimilate this nutrient source could allow the very strong growth observed in April/May, and the support of gonadal maturation, which is very important at this period. Moreover, authors investigating the diet of *M. varia* have highlighted a significant contribution from diatoms (Maloy et al., 2009; Marchais, 2014; Androuin, 2018). A strong assimilation capacity of *C. pelagica* by *M. varia*, therefore, seems entirely consistent with these observations.

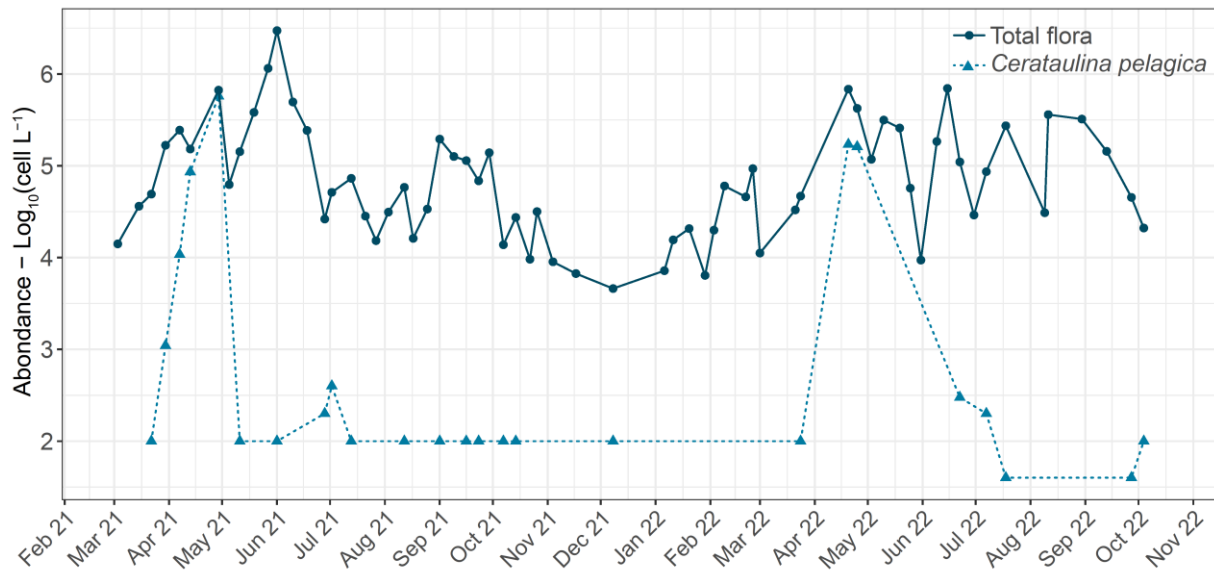


Figure 4.12: Abundance of total flora and the phytoplankton diatom *Cerataulina pelagica* ($\text{Log}_{10}(\text{Cell L}^{-1})$) in the water column in the Bay of Brest, at the Pointe du Château site, from 2009 to 2023. Microscopic counts were carried out as part of a monitoring program run by the Pelagos laboratory (Ifremer/DYNECO) (Sourisseau et al., 2024).

As discussed above, an additional food source, not considered in our model, could also be involved at this specific period, for which the scallop may have a better assimilation capacity, as developed for *P. maximus* by Lavaud et al. (2014). To cope with the variability in quality of a source over time, or of different sources between them, various strategies have already been developed within DEB theory. In the oyster *Crassostrea gigas*, the use of a time- and space-varying (*i.e.* environment-specific) half-saturation coefficient X_K allowed to take into account the variability of oyster feeding (Alunno-Bruscia et al., 2011). In particular, this successfully reflected the quantitative and qualitative effects of phytoplankton species on the feeding response of *C. gigas*. Another way of assessing the quality-dependent assimilative capacity of an organism is to take into account the ingestion rate \dot{p}_X (a function of the scaled functional response), as developed by Menu et al. (2023) for small pelagic fish. The assimilation rate \dot{p}_A then depends on the ingestion rate \dot{p}_X , modulated by a multiplicative coefficient, the assimilation efficiency, κ_X ($\dot{p}_A = \kappa_X \dot{p}_X$; Kooijman, 2010). κ_X can vary from one source to another, but also over time for the same food type (*e.g.* same phytoplanktonic species, or same trophic compartment), and thus represents the variability of energy assimilated from the same quantity of food: the food quality.

This period also corresponds to a rapid gonadal maturation, partly responsible for the very high increase in weight and hence the resulting high f_{opt} . Thus, as an opportunistic species, the considerable need to ensure reproduction can also lead to hyperphagia, with feeding on several types of complementary sources (*e.g.* sedimented organic matter, microphytobenthos). For example, in *P. maximus*, food ingestion can varied, dependent on

dominant species during blooms (Chauvaud et al., 2001). In the Roscanvel cages, the observed growth in weight is explained by a much lower f_{opt} than in free-living scallops, consistent with a lower growth probably due to limited access to food or competition within the cages. However, a significant food requirement is highlighted ($f_{opt} > 2$) between late April and early May, lagging behind free-living scallops at the same site. Even in borderline conditions, this increased need for input energy is visible, synchronous with gonadal maturation, and the single presence of better food is not sufficient to explain this need in view of the lag between caged and free-living scallops. The increased energy demand required to explain the observed growth in mass could therefore be linked to the need to successfully complete reproduction once it has begun, which may punctually increase its feeding efficiency. During the first summer of *in-situ* monitoring at Roz, the significant investment of energy in reproduction (*i.e.* GSI higher than at other sites) despite a rapidly deteriorating physiological state (*i.e.* condition index lower than at other sites) had already raised questions about the trade-offs associated with the species' reproductive effort (see Chap. 1).

In low food situation, the poor condition of the organs involved in nutrition themselves (gills, labial palp) can have an impact on assimilation ability, reducing reconstructed functional response. During the starvation experiment, and when analyzing scallops from the cages (assumed to be in unfavorable nutritional conditions), the health of the gills and labial palp was visually observed to be degraded. The high plasticity of these organs in response to environmental trophic variability (Beninger and Le Pennec, 2016) could explain both a decrease in assimilation capacity in winter, and a very sharp increase in this capacity at the first spring bloom, before rapid regulation following the first spawning. In that case the rate of assimilation would then not be regulated via the functional response, but by the variation in structural surface area itself, through the state of the gills.

4.5 CONCLUSION

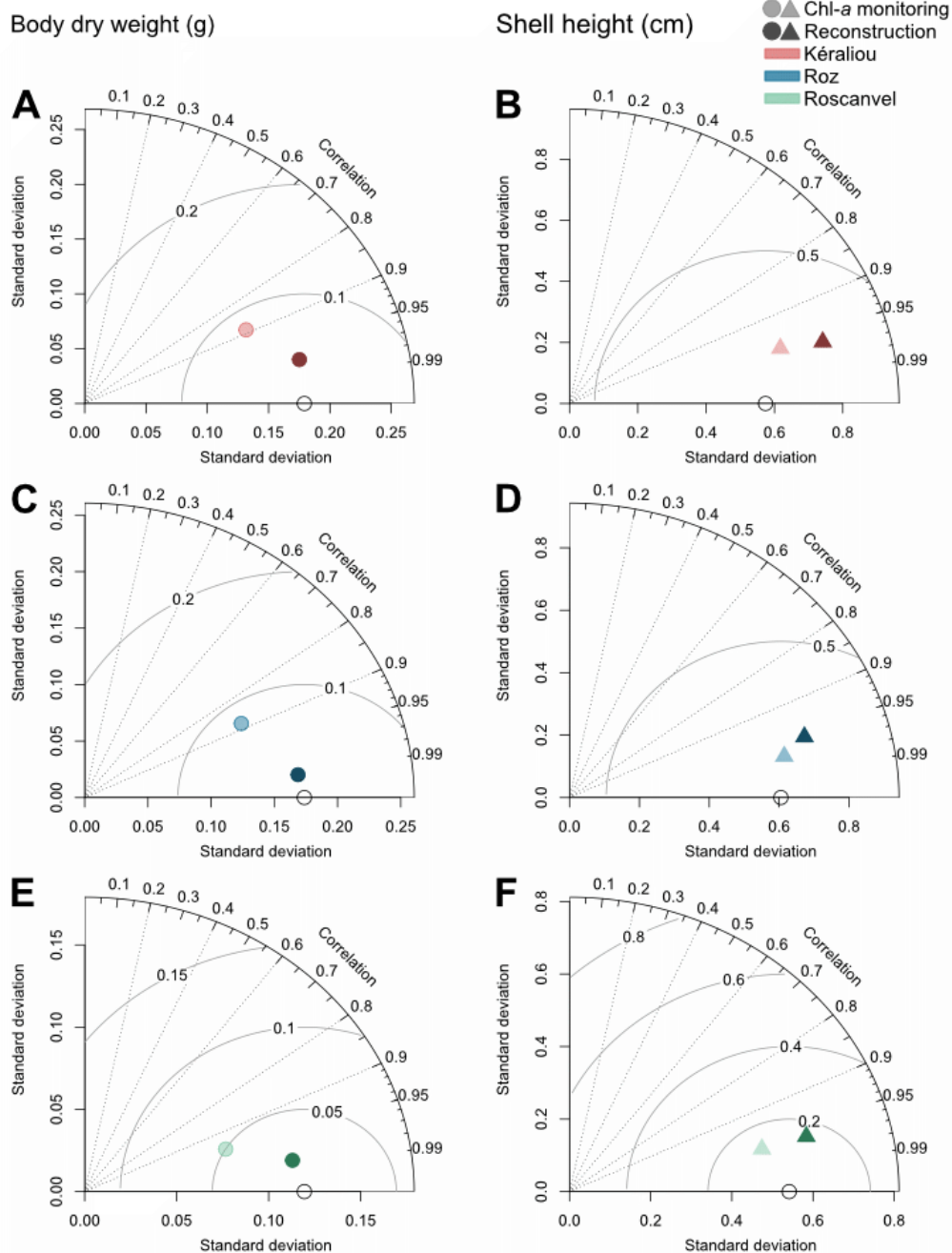
In this study, Dynamic Energy Budget (DEB) theory was successfully applied for the first time to *Mimachlamys varia*. A set of parameters was estimated and a model developed, both using data from hatchery and field monitoring in the Bay of Brest. The reconstruction of the scaled functional response based on observed body weight of *M. varia* has highlighted the links between growth dynamic of the species and its nutritional behavior and requirements. This analysis reveals low growth in autumn and winter (October to February), which can be explained by the impact of turbidity, resulting in limited access to available food, or the consumption of poorly nutritious and/or poorly assimilated food. Conversely, from March to May, extra requirements were observed, which could be explained by hyperphagia following a starvation period. This extra requirements for observed growth are not fulfilled in the model by phytoplanktonic biomass using Chl-*a* as food proxy and may be linked to a planktonic food source with very high food quality, or the presence of a complementary unmonitored food source (microphytobenthos for example), suggesting an associated surface-specific maximum assimilation rate, exceeding that estimated in this study.

This work thus offers new perspectives for understanding and modeling the variegated scallop according to DEB theory. However, challenges remain, in particular the need to take better account of processes linked to reproduction dynamics. In addition, the possibility of implementing a model that takes into account different types of food sources remains to be explored. The combined analysis of the model's output and the study of *M. varia* diet in the Bay of Brest using analytical approaches, may soon provide new insights into the trophic ecology of this species.

ANNEXES

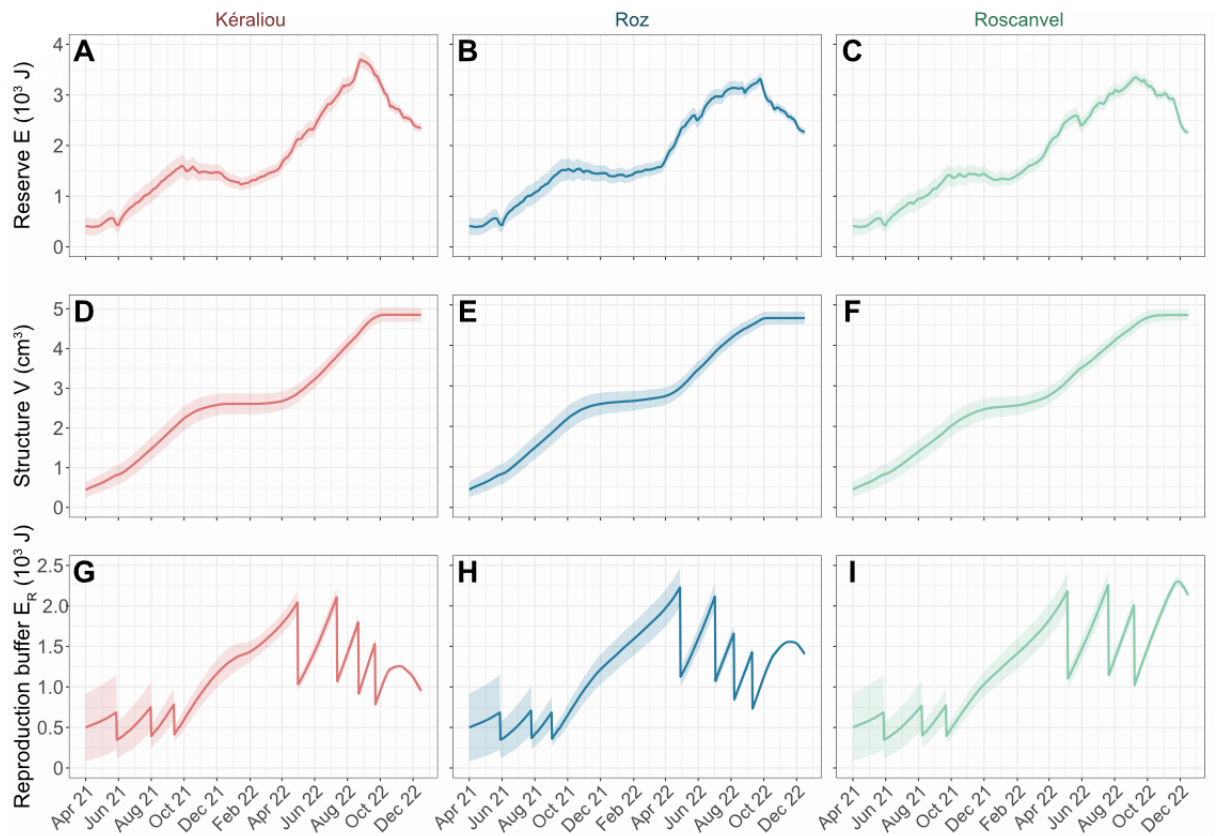
APPENDIX A

Taylor diagram presenting the standard deviation, Pearson's correlation coefficient and centered root mean squared difference (grey line) between simulated and observed body dry mass (dots, A, C, E), and shell length (triangles, B, D, F). Observations and simulations are from free-living individuals from three sites in Bay of Brest: Kéraliou (red, A, B), Roz (blue, C, D), and Roscanvel (green, E, F). Model simulations are obtained using scaled functional response calculated from Chl-a monitoring (*light colors*) and from scaled functional response reconstruction (*deep colors*).



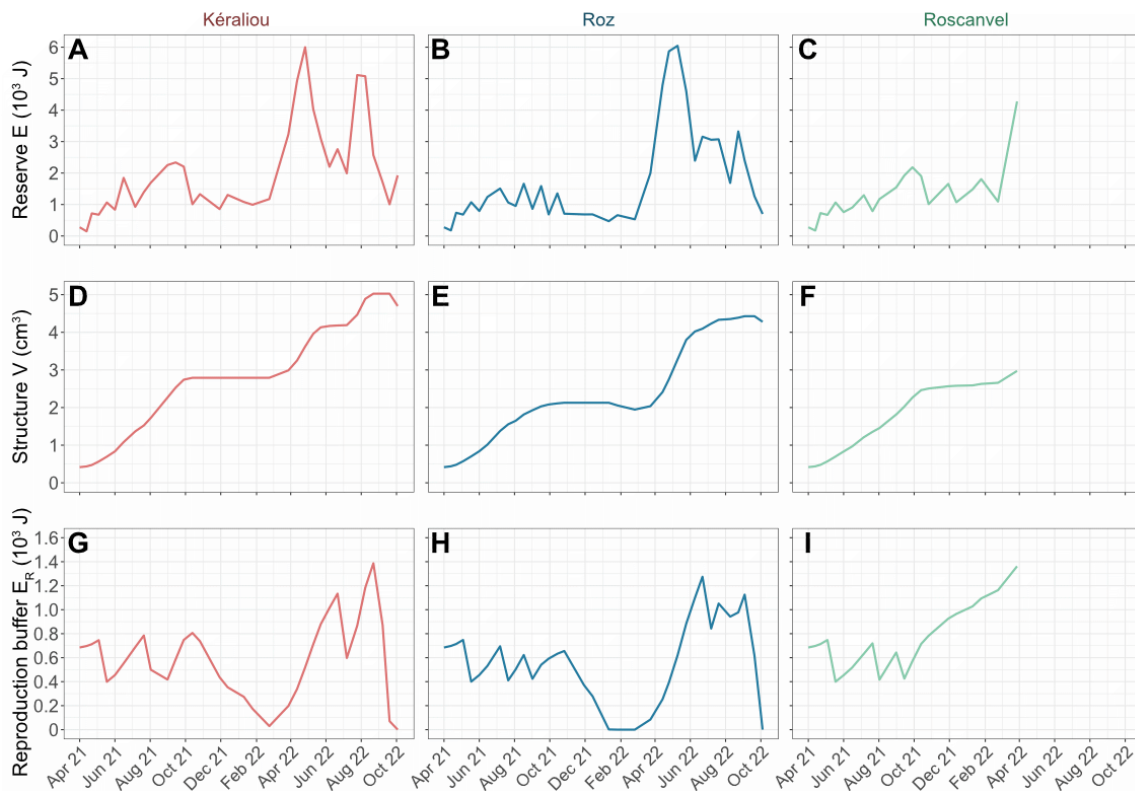
APPENDIX B

State variables dynamic from simulations between April 2021 and December 2022: non-allocated energy in reserve E (A, B, C), structural body volume V (D, E, F), and reproduction buffer E_R (G,H,I). Dynamic of three groups of *Mimachlamys varia* from different locations in Bay of Brest are simulated: from Kéraliou (in red), from Roz (in blue), from Roscanvel (in green). 21 simulations were performed by site, from individuals one-year old in April 2021. Solid lines are the mean state variables of the 21 simulations, and the colored area the standard deviation.



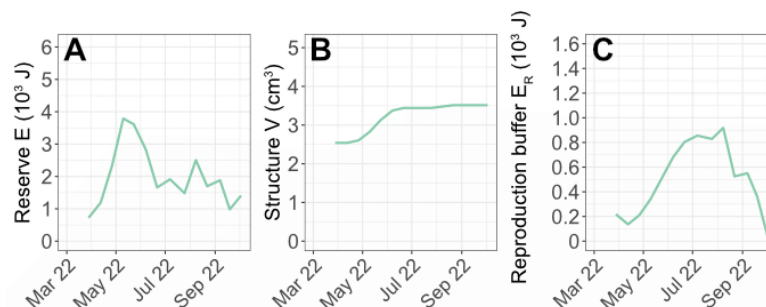
APPENDIX C

Simulated flesh dry weight (in g) (A, B, C), shell height (in cm) (D, E, F) and gonadosomatic index (G, H, I) between April 2021 and October 2022 using a scaled functional response optimized to reconstruct the observed mean body dry weight at each observation time. Data from *Mimacalamys varia* from three locations in Bay of Brest were used: from Kéraliou (in red), from Roz (in blue), from Roscanvel (in green). Solid lines are the model simulations. Dots are observed mean values (average on 20 to 30 individuals) collected during the in-situ monitoring. Error bars indicates the standard deviation.



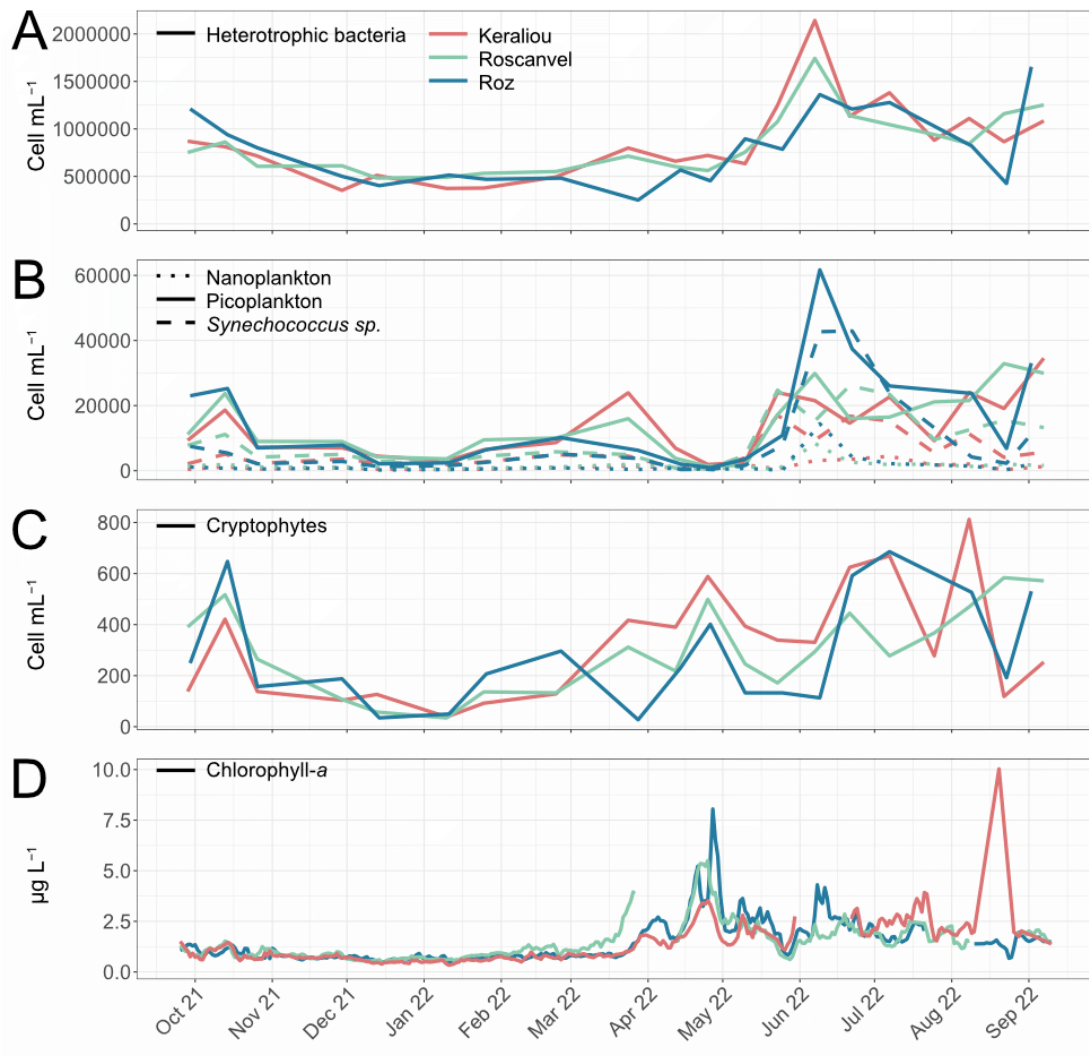
APPENDIX D

Reconstruction of physiological variables from growth trajectories using an optimized scaled functional response, between April 2021 and December 2022: non-allocated energy in reserve E (A), structural body volume V (B), and reproduction buffer E_R (C). *Mimachlamys varia* from Roscanvel in rearing system (cages) were used.



APPENDIX E

Flow cytometry analysis of bottom sea water in the three sampling sites between October 2021 and September 2022: heterotrophic bacteria (A), Nano, picoplankton and *Synechococcus* sp. (B) and cryophytes abundance (cell mL⁻¹). The Chlorophyll-a monitoring (acquisition frequency 15 minutes) in the three sites are also represented for the period ($\mu\text{g L}^{-1}$) (A). Data from Kéraliou are represented in red, from Roscanvel in green, and from Le Roz in blue.



5 CHAPITRE 4 – ÉCOLOGIE TROPHIQUE DU PÉTONCLE NOIR : L'APPROCHE VIA LES ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

Ce travail a été réalisé avec la contribution d'Aline Blanchet-Aurigny^a, Philippe Cugier^a, Jonathan Flye-Sainte-Marie^b et Fred Jean^b.

L'alternance de Marion Céliariès (Licence professionnelle AQUAREL, Université de La Rochelle), et le stage de fin de Master de Florian Desbordes (Master Sciences de la Mer, Sorbonne Université) se sont intégrés dans la réalisation de ce chapitre de thèse.

^a Ifremer, DYNECO, F-29280 Plouzané, France

^b Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzane, France

A travers ce travail de thèse, la question de l'écologie trophique de *M. varia* a été explorée via différentes approches. A partir d'observations dans le milieu naturel, nous avons pu mettre en évidence l'effet positif de la présence de chlorophylle-*a* dans la colonne d'eau sur l'état physiologique et l'effort de reproduction de *M. varia*. Les résultats d'une expérience en milieu contrôlé nous ont permis d'appréhender la stratégie mise en œuvre par l'organisme pour répondre à une limitation en nourriture, et ses compétences de survie face à un tel stress prolongé. Enfin, la modélisation nous a fourni un outil permettant de valider un certain nombre d'hypothèses concernant les processus de remobilisation d'énergie en cas de famine, et d'identifier les périodes pendant lesquelles les individus suivis en Rade de Brest avaient dû avoir accès à une nourriture abondante et/ou de qualité pour expliquer leurs capacités de croissance.

Cependant, si des hypothèses ont été émises sur les besoins nutritifs de *M. varia*, son régime alimentaire n'a pu à ce stade être clairement établi. Identifier les sources préférentielles de nourriture chez cette espèce, et celles les plus avantageuses d'un point de vue énergétique, est essentiel dans une optique de maintien d'une population en bon état physiologique. L'utilisation de marqueurs trophiques appliqués au suivi *in-situ*, peut proposer une approche complémentaire à celles mises en œuvre dans les trois premiers chapitres de ce manuscrit.

Dans ce quatrième et dernier chapitre, nous utiliserons l'approche via les isotopes stables du carbone et de l'azote, afin d'accéder au régime alimentaire du pétoncle noir. A travers l'étude de ces marqueurs chez les individus prélevés et de leurs sources de nourriture potentielles dans le milieu naturel, nous réaliserons une première analyse du régime alimentaire de *M. varia*, et initierons la caractérisation de sa niche trophique.

5.1 INTRODUCTION

Dans la perspective d'une redynamisation du stock de pétoncle noir *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758) sur le littoral français et ce afin de proposer une pêcherie alternative à celle des coquilles Saint-Jacques, les questions concernant son écologie trophique sont primordiales. En effet, en cas d'efflorescences toxiques à *Pseudo-nitzschia*, touchant particulièrement la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus*, le pétoncle noir, peu impacté par ces efflorescences, pourrait permettre un report de pêche et maintenir une activité économique pour les pêcheurs coquilliers. Aujourd'hui très rare sur le littoral Français, une telle exploitation de *M. varia* ne pourrait être mise en œuvre qu'à partir du développement de stratégies de gestions, et en premier lieu probablement de réensemencements de naissains venant d'écloseries. Il est alors nécessaire pour mener à bien ces démarches, de disposer d'un socle de connaissances solide sur la biologie et l'écologie de *M. varia*, en s'intéressant dans le cadre de cette étude à sa population en Rade de Brest.

Pour comprendre les interactions entre un organisme et son environnement, il est essentiel de comprendre son positionnement au sein de son réseau trophique, et donc, d'identifier ses sources potentielles d'alimentation. Les producteurs primaires sont à la base du réseau trophique et constituent la principale source de nourriture des suspensivores, très abondants et diversifiés en zones côtières (Gili et Coma, 1998 ; Little et al., 2009), qui assurent les premiers flux biologiques du cycle du carbone et de l'azote (Savoie et al., 2003). La dynamique de la production phytoplanctonique et l'apparition d'efflorescences ou blooms est contrôlée principalement par la température, et par la présence des nutriments d'origine terrestre et marine liés aux facteurs chimiques, biologiques et physiques de la colonne d'eau, tels que l'hydrodynamisme et la lumière (Cloern, 1982 ; Monaco et Prouzet, 2015). En Rade de Brest, les communautés phytoplanctoniques impliquées dans les efflorescences sont variées et se composent principalement de diatomées et de dinoflagellés, abondantes à partir du mois d'avril. La dynamique saisonnière de la production primaire est très marquée : la concentration cellulaire est faible en hiver, et augmente fortement au printemps avec l'apparition des blooms (Quéguiner, 1982). Le compartiment benthique est également pourvoyeur de sources de nourriture pour les organismes filtreurs. Le microphytobenthos, constitué de microalgues unicellulaires photosynthétiques (eucaryotes et cyanobactéries) au sein du biofilm, se développe sur divers substrats et peut représenter jusqu'à 20 % de la production primaire annuelle en rade de Brest (Grall et al., 2006 ; Ní Longphuirt et al., 2007). En Rade de Brest, les diatomées benthiques semblent dominantes parmi les assemblages d'espèces constituant le microphytobenthos (Marchais, 2014). Les macrophytes et les phanérogames marines se développant sur fonds rocheux ou meubles peuvent également être consommés sous forme détritique par les organismes filtreurs. Enfin, la matière organique

sédimentée, présente à l'interface eau-sédiment, est composée de matière détritique décomposée par les bactéries, des apports terrigènes sédimentés, et du microphytobenthos qui se développe sur le substrat (Riera et Richard, 1996 ; Marín Leal et al., 2008).

Aujourd'hui, de nombreux outils sont disponibles pour répondre à des questions concernant le régime alimentaire spécifique, tels que les biomarqueurs trophiques. Parmi eux, les marqueurs isotopiques, et en particulier les isotopes stables du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) sont largement utilisés dans les études trophiques. Ils permettent à la fois de caractériser le régime alimentaire et la voie d'assimilation de la matière organique dans les tissus des organismes, ainsi que leur position dans la chaîne alimentaire, tout en prenant en compte la dynamique temporelle des sources de nourriture et des consommateurs (DeNiro et Epstein, 1978 ; Fry, 2006 ; Grall et al., 2006 ; Lefebvre et al., 2009 ; Boecklen et al., 2011 ; Pernet et al., 2012 ; Savoye et al., 2012 ; Marchais et al., 2013 ; Dubois et al., 2014 ; Emmerly et al., 2017).

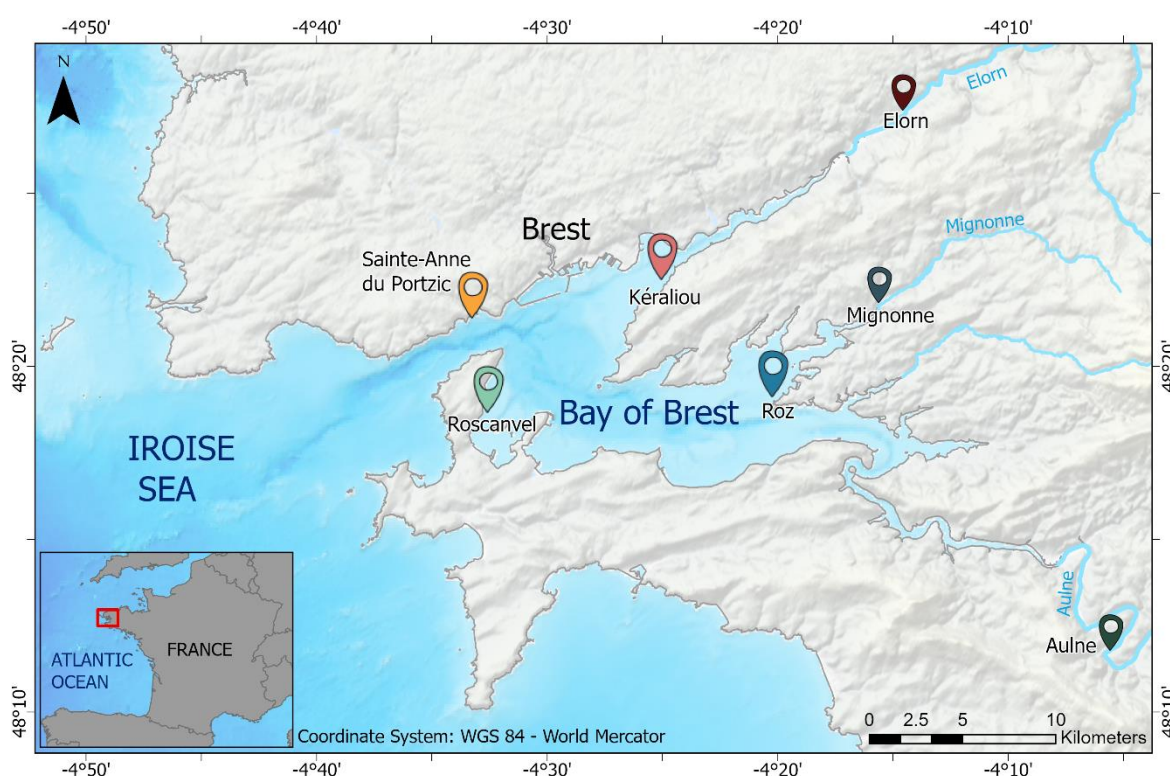
Peu d'informations sont aujourd'hui disponibles concernant l'écologie trophique du pétoncle noir. Organisme filtreur et consommateur primaire, Maloy et al. (2009) et Androuin (2018) ont mis en évidence une stratégie de nutrition de type généraliste, tant en terme de taille que de types de cellules. Certaines sources alimentaires préférentielles ont ainsi été mises en évidence, comme des diatomées, des dinoflagellés, et des fragments d'algues vertes grâce à l'analyse des isotopes stables et des acide gras (Androuin, 2018). La présence des diatomées ainsi que de dinoflagellés en tant que sources trophiques préférentielles est corroborée par des analyses de biologie moléculaire (PCR-DGGE ; Maloy et al., 2009). Une contribution non négligeable du microphytobenthos a également été mise en évidence, au moins ponctuellement, via l'approche isotopique (Grall et al., 2006). Appartenant à la famille des pectinidés, ils semblent avoir de faibles capacités de rétention des petites particules (inférieure à 5-7 μm), mais peuvent ingérer des particules de grande taille, comparé à d'autres bivalves filtreurs (Beninger et Le Pennec, 2016).

Dans ce contexte, ce travail visera donc à acquérir des connaissances sur l'écologie trophique du pétoncle noir, en prenant en compte sa dynamique spatio-temporelle, via l'analyse isotopique du carbone et de l'azote. Nous nous appuierons pour cela sur une démarche expérimentale via le suivi *in-situ* d'un même naissain de pétoncle noir semé dans trois environnements contrastés de la Rade de Brest. En couplant cette approche avec d'autres descripteurs environnementaux (e.g. concentration en chlorophylle dans le milieu, abondance des différentes classes de tailles phytoplanctoniques et des bactéries hétérotrophes au cours du temps), nous chercherons à définir (1) les principales sources alimentaires du pétoncle noir, et (2), caractériser plus précisément sa niche isotopique et trophique.

5.2 MATÉRIEL ET MÉTHODE

5.2.1 SITE D'ÉTUDE ET STRATÉGIE D'ÉCHANTILLONNAGE

Lors du suivi *in-situ* réalisé sur chacun des trois sites en Rade de Brest (voir Chap. 1), des mesures isotopiques du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) ont été réalisées sur deux types de tissus du pétoncle noir de même que sur ses sources de nourriture potentielles, entre avril 2021 et octobre 2022. Durant cette même période, des prélèvements d'eau ont également été effectués sur les principales rivières de l'Elorn, l'Aulne, et La Mignonne (Figure 5.1). L'ensemble du protocole de prélèvements et de traitement des échantillons en vue des analyses isotopiques et en cytométrie en flux est résumé dans la Figure 5.2, et décrit ci-après.



Base map source: EMODnet Bathymetry Consortium (2022). EMODnet Digital Bathymetry (DTM 2022) - Tile E4. EMODnet Bathymetry Consortium. <https://doi.org/10.12770/ff3aff8a-cff1-44a3-a2c8-1910bf109f85>

Figure 5.1 : Carte de la Rade de Brest (France), indiquant la localisation des sites expérimentaux du suivi *in-situ* des pétoncles noirs : le banc de Kéraliou (en rouge), la baie de Roscanvel (en vert), l'anse du Roz (en bleu). Préalablement au semis sur les trois sites expérimentaux, les pétoncles noirs ont été suivis dans la concession de l'écloserie du Tinduff, à Sainte-Anne du Portzic (en orange). Les sites de prélèvements d'eau de rivière sont également indiqués : à Landerneau pour l'Elorn (en rouge foncé), à Daoulas pour La Mignonne (en bleu foncé), et à Châteaulin pour l'Aulne (en vert foncé).

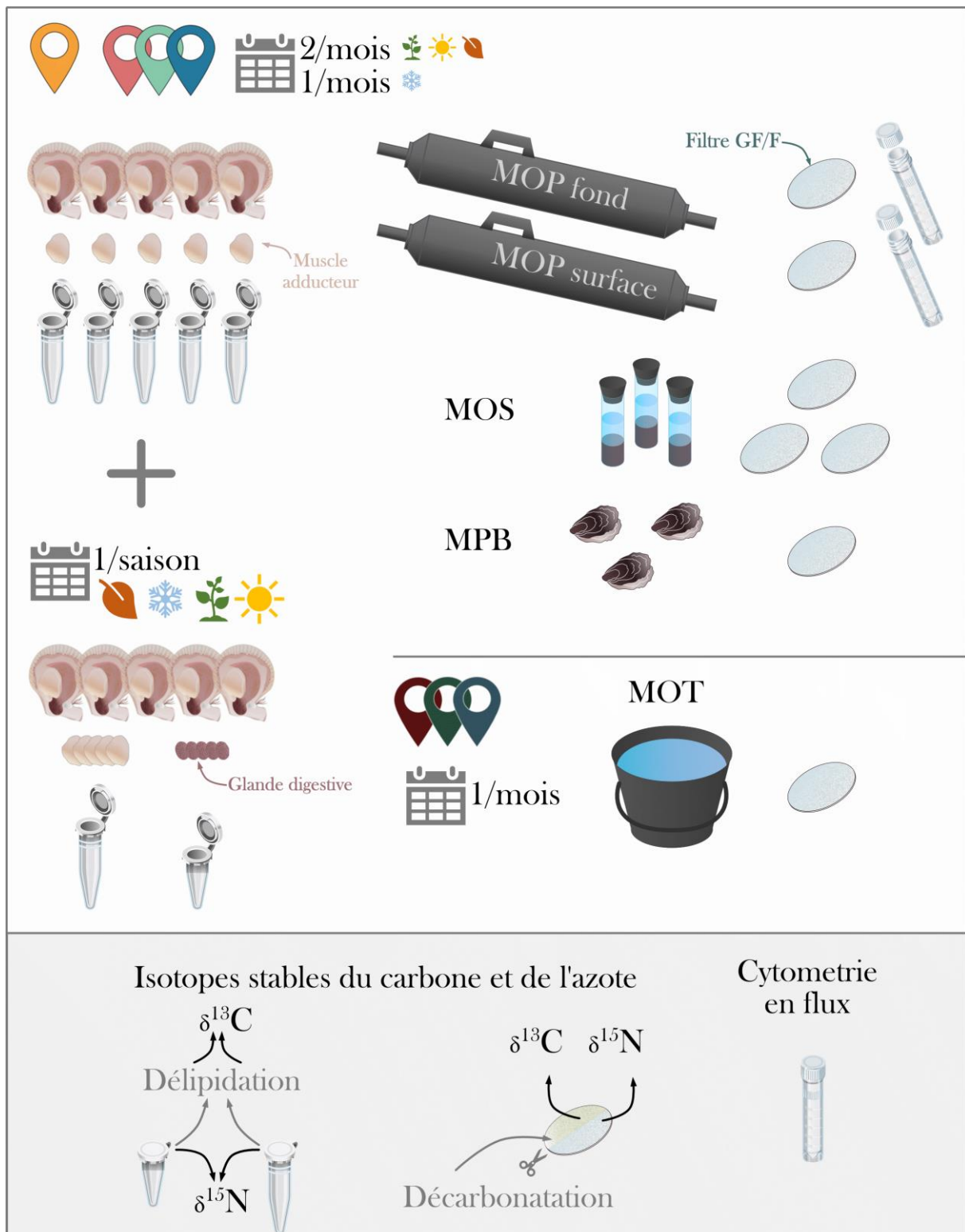


Figure 5.2 : Schéma du protocole d'échantillonnage et de la préparation des échantillons pour l'étude de l'écologie trophique du pétoncle noir en Rade de Brest, d'avril 2021 à octobre 2022. Les prélèvements sur les sites expérimentaux (jaune, rouge, vert, bleu) ont lieu deux fois par mois à l'exception de l'hiver (une fois par mois). Les muscles adducteurs de cinq individus sont traités et analysés à chaque prélèvement. Une fois par saison, les glandes digestives et les muscles adducteurs de cinq individus supplémentaires sont analysés sur des échantillons poolés. Les tissus ont été broyés puis séparés en deux fractions. La fraction délipidée est utilisée pour l'analyse isotopique du carbone, et la fraction non délipidée pour l'analyse isotopique de l'azote. Les sources alimentaires analysées sont la matière organique particulaire (MOP) de l'eau de mer de fond et de surface, la matière organique sédimentée (MOS) et le microphytobenthos (MPB) présent dans le

biofilm des huîtres des parcs. Les prélèvements d'eau en rivière ont lieu une fois par mois (rouge foncé, vert foncé, bleu foncé) pour analyser la matière organique d'origine terrigène (MOT). Toutes les sources sont filtrées sur filtre GF/F (rétention de particule 0,7 µm) et nettoyées. Le filtre est coupé en deux : une partie est acidifiée pour l'analyse isotopique du carbone, et l'autre est utilisée pour l'analyse isotopique de l'azote. A partir d'octobre 2021, un échantillon d'eau de mer de fond et un échantillon d'eau de mer de surface ont été fixés au glutamate et analysés au cytomètre en flux à chaque prélèvement pour l'analyse des groupes phytoplanctoniques et bactériens.

PRÉLÈVEMENT DES TISSUS ANIMAUX

A chaque prélèvement (voir Chap. 1 de ce manuscrit, Annexe C), les muscles adducteurs des cinq individus dont la hauteur de la coquille se rapprochait le plus de la hauteur médiane des trente individus échantillonnés par site et par type de conditionnement (*i.e.* en vie libre dans les parcs expérimentaux ou en cage) ont été analysés en isotopie. Leurs biométries (*e.g.* hauteur de coquille, masse des différents organes) ont été réalisées suivant le protocole présenté dans le Chapitre 1 du manuscrit. Une analyse isotopique de la glande digestive a été également menée. Néanmoins, la quantité de ce tissu prélevé par animal étant très faible et son nettoyage très fastidieux et chronophage, l'analyse n'a été réalisée que pour un seul prélèvement par saison, sur l'ensemble des sites, et les deux types de conditionnement (le 26/10/2021, le 25/01/2022, le 23/05/2022 et le 22/08/2022 pour les signaux d'automne, d'hiver, de printemps et d'été respectivement). Un minimum de cinq individus a été utilisé pour l'analyse des glandes digestives.

PRÉLÈVEMENT DES SOURCES DE NOURRITURES

Sur les sites de suivi, les sources de nourriture potentielles ont été prélevées en plongée à marée haute en période de mortes-eaux, simultanément aux prélèvements des pétoncles. La matière organique particulaire en suspension dans l'eau de mer a été prélevée à l'aide de bouteilles Niskin en surface (MOP-S) et à proximité du fond (MOP-F). Trois coquilles d'huître des parcs ont été prélevées afin d'échantillonner le microphytobenthos (MPB) présent dans le biofilm et se développant à leur surface, à proximité des pétoncles. Des carottes de sédiment (diamètre 5 cm) ont été réalisées à hauteur de trois réplicats afin de prélever la matière organique sédimentée (MOS) à l'interface eau-sédiment, à l'intérieur des parcs. Durant le suivi, un suivi des paramètres environnementaux a été mis en œuvre, avec des mesures tous les quarts d'heure de la concentration en chlorophylle-a par fluorescence, de la turbidité, de la température et de la salinité (voir Chap. 1).

Une fois par mois lors des marées de vives-eaux, les trois principales rivières de la Rade de Brest ont été échantillonnées en fin de marée descendante, pour accéder au signal isotopique de la matière organique terrigène (MOT). L'Elorn a été échantillonnée à Landerneau (48°27'27.4"N 4°14'18.7"W), La Mignonne à Daoulas (48°21'44.7"N 4°15'38.4"W), et l'Aulne à Châteaulin (48°11'50.2"N 4°05'25.4"W) (Figure 5.1).

5.2.2 PRÉPARATION DES ÉCHANTILLONS

PRÉPARATION DES TISSUS ANIMAUX POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE

Après dissection, le muscle adducteur a été rincé abondamment à l'eau MilliQ® puis séchés au moins 24h à l'étuve à 60 °C, et enfin broyés en poudre fine à l'aide d'un mortier.

Le muscle adducteur des individus sélectionnés pour l'analyse de la glande digestive a été traité de manière identique. Après dissection, la glande digestive a été également isolée avant nettoyage. Afin de la vider de son contenu, celle-ci a été ouverte, rincée abondamment à l'eau MilliQ®, puis dans un second temps, nettoyée plus finement sous loupe binoculaire, à l'aide de pinces fines. Quand cela s'avérait nécessaire, les glandes digestives ont été placées quelques minutes dans un bain à ultra-son, afin de décoller la matière en cours de digestion. Les glandes digestives des cinq individus ont été poolées, séchées à l'étuve à 60 °C durant 12 h puis broyées en poudre fine. Les muscles adducteurs de ces cinq individus ont été également poolés.

Le contenu en lipides dans les tissus animaux est parfois important de même qu'il peut varier au cours des saisons. Par rapport à d'autres constituants biochimiques, les lipides sont riches en C¹² et peuvent entraîner un biais dans les mesures isotopiques, sous-estimant les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ (Bodin et al., 2007 ; Post et al., 2007). Pour cette raison, la moitié de l'échantillon obtenue a été délipidée par rinçage au cyclohexane pour extraire les lipides de réserve, suivant le protocole décrit par Kojadinovic et al. (2008), adapté à de petites quantités, en vue de l'analyse du carbone. Cette procédure pouvant également affecter le signal de l'azote (Sweeting et al., 2006 ; Bodin et al., 2007 ; Kojadinovic et al., 2008), les échantillons non délipidés ont été conservés pour l'analyse du $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 5.2). Après préparation, les échantillons ont été conservés à -80 °C jusqu'à l'encapsulation.

PRÉPARATION DES SOURCES POUR L'ANALYSE ISOTOPIQUE

Les prélèvements d'eau (eau de fond et de surface sur les sites de suivi, et eau des rivières) ont systématiquement été pré-filtrés sur une maille de 200 µm afin d'éliminer une grande partie des macro-débris. Les coquilles d'huître collectées dans le parc pour l'analyse du MPB ont été abondamment rincées à l'eau MilliQ® dès le retour au laboratoire pour en enlever la partie non fixée (sédiments, matière organique sédimentée). Le biofilm a été prélevé en brossant délicatement les coquilles, et en les rinçant à nouveau afin de le mettre en suspension. La SOM présente à l'interface eau-sédiment des carottes a été remise en suspension en créant un faible courant à l'aide d'une seringue. Les échantillons d'eau de la POM, la TOM, le biofilm et la SOM ont ensuite été filtrés sur rampe de filtration sur des filtres GF/F de 47 mm de diamètre préalablement calcinés. Les filtres ont été séchés à l'étuve (40 °C), puis nettoyés sous loupe binoculaire des macro-débris restant (*i.e.* fibres textiles, grains de sable, débris végétaux de grande taille), et de l'éventuelle présence de zoo-plancton (principalement amphipodes et copépodes), ne pouvant être consommés par *M. varia*. Afin de ne pas biaiser l'analyse du carbone de la matière organique par la présence de carbone inorganique ayant une signature distincte (Lorrain *et al.*, 2003), la moitié de chaque filtre a été décarbonatée. Les demi-filtres ont été exposés pendant 4 h, sous atmosphère saturée en vapeurs d'acide chlorhydrique fumant à 37 %, dans un dessiccateur (Lorrain *et al.*, 2003 ; Schlacher et Connolly, 2014). Ce processus pouvant affecter les mesures de $\delta^{15}\text{N}$, la seconde moitié a été conservée sans traitement pour l'analyse (Figure 5.2). Un filtre par type de source (MOP, MOT, MPB) et par carotte (MOS) a été préparé. Après séchage, les filtres ont été grattés à l'aide d'un scalpel pour récupérer les résidus à analyser, tout en minimisant la proportion de fibres de verre. Tous les échantillons ont été conservés à - 80 °C.

ANALYSE DES ISOTOPES STABLES DU CARBONE ET DE L'AZOTE

Afin de procéder à l'analyse des isotopes stables, 1 ($\pm 0,050$) mg de poudre de chaque échantillon de tissu (muscle adducteur et glande digestive) a été encapsulé dans une capsule en étain. Une capsule par muscle a été préparée pour les individus issus du *suivi in-situ*. Les pools de glandes digestives et de muscles associés ont été encapsulés en triplicats.

Les capsules de tissus, ainsi que les filtres des sources, ont été expédiés au *Cornell University Stable Isotope Laboratory*, dans l'état de New-York, aux Etats-Unis. Ce laboratoire a réalisé l'encapsulation du dépôt des filtres ainsi que l'analyse isotopique et élémentaire de tous les échantillons par spectrométrie de masse de rapports isotopiques (IRMS) à l'aide d'un spectromètre Thermo Delta V interfacé à un analyseur élémentaire NC2500 et muni de l'échantillonneur automatique PN150.

La composition isotopique est exprimée dans la notation conventionnelle δ pour mille (‰), et se base sur les standards internationaux (Vienna Pee Dee Belemnite pour le $\delta^{13}\text{C}$, et l'azote atmosphérique pour le $\delta^{15}\text{N}$ (‰)) :

$$\delta_{\text{Échantillon}} = \left[\frac{R_{\text{Échantillon}}}{R_{\text{Standard}}} - 1 \right] \times 1000$$

Avec, R le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ pour $\delta^{13}\text{C}$ ou $\delta^{15}\text{N}$ respectivement.

ANALYSE DE L'ABONDANCE ET DE LA COMPOSITION PHYTOPLANCTONIQUE EN CYTOMÉTRIE EN FLUX

À partir d'octobre 2021, des échantillons d'eau de fond et de surface ont été conservés à chaque date d'échantillonnage et pour chaque site, en vue de l'analyse de la composition et de l'abondance du phytoplancton de même que l'abondance des bactéries via la cytométrie en flux. Après filtration sur une maille de 100 μm , les échantillons ont été fixés dès retour au laboratoire avec un mélange de Glutaraldéhyde à 25 % et de Pluronic 10 % selon le protocole SOMLIT (Annexe B), puis stockés à $-80\text{ }^\circ\text{C}$. Les analyses cytométriques ont été réalisées par le plateau technique CYTOMER du LEMAR (IUEM, UBO), sur un cytomètre en flux FacsVerse. Le jour de l'analyse, les échantillons ont été préparés selon le protocole de la plateforme, pour une analyse du phytoplancton (nano/pico-plancton), et des bactéries hétérotrophes (Annexe C).

5.2.3 ANALYSE DES RÉSULTATS

La niche isotopique du pétoncle noir a été analysée grâce à l'estimation de l'aire de l'ellipse standard (AES, en ‰² ; Syväranta et al., 2013) à travers sa taille et son recouvrement entre groupes, et est définie comme l'aire de l'espace isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ en fonction de $\delta^{15}\text{N}$) comprenant 95 % des données d'un groupe. Elle a été appliquée à chaque site et dispositif de croissance (croissance en cage ou en vie libre) pour l'ensemble du suivi, ainsi que pour chaque site et chaque saison. Les différences d'AES entre les sites de suivi ont été estimées par inférence bayésienne des AES (AES_B) exprimées en ‰² (Jackson et al., 2011).

Les analyses des résultats ont été réalisées via le logiciel R version 4.3.0. L'estimation des niches isotopiques du pétoncle noir a été effectuée en utilisant le package SIBER version 2.1.9 (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R ; Jackson et al., 2011).

Afin d'identifier la contribution des différentes sources potentielles au régime trophique du pétoncle noir, des taux de fractionnement isotopiques (TEF pour Trophic Enrichment Factor) de la littérature ont été appliqués dans un second temps à l'ensemble des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des sources. Un TEF de 1,9‰ a été choisi pour le carbone, correspondant à des valeurs observées chez *Crassostrea gigas*, autre bivalve filtreur consommateur primaire

présent en Rade de Brest (Lefebvre et Dubois, 2016), et de 2,5‰ pour l'azote, estimé pour des consommateurs primaires (Zanden et Rasmussen, 2001).

5.3 RÉSULTATS

5.3.1 CARACTÉRISATION DES SOURCES

SUIVI ENVIRONNEMENTAL

La description détaillée de l'environnement (température, Chl-a, turbidité, salinité) au cours du suivi sur chacun des sites est présentée dans le chapitre 1 de ce manuscrit.

Sur la période de septembre 2021 à septembre 2022, l'abondance des groupes phytoplanctoniques et des bactéries hétérotrophes présents dans la colonne d'eau ne montre pas de différences importantes entre l'eau de fond et l'eau de surface (Annexe A). La dynamique saisonnière de l'abondance des bactéries hétérotrophes et des groupes phytoplanctoniques est globalement similaire entre les trois sites (Figure 5.3). L'abondance des bactéries hétérotrophes dans la colonne d'eau, sur les trois sites, augmente à partir de mai 2022, avec un pic observé en juin (plus important à Kéraliou) et une abondance notable observée durant l'été (Figure 5.3, A). Les cellules nano-planctoniques sont peu représentées sur les trois sites et durant la totalité du suivi (Figure 5.3, B). Les abondances en pico-plancton et en *Synechococcus sp.* suivent la même dynamique temporelle au sein de chaque site mais varient entre les sites (Figure 5.3, B). En effet, à Kéraliou et à Roscanvel, une augmentation de leur abondance est observée en mars 2022, puis à nouveau fin mai, jusqu'à la fin de l'été. En revanche au Roz, la dynamique observée est différente des deux autres sites : leur abondance reste faible jusqu'au mois de mai, puis augmente significativement en juin avec des valeurs deux fois plus importantes par rapport aux deux autres sites. Enfin, des cryptophytes sont observés dans la colonne toute l'année, mais en très faible quantité, de novembre à février (Figure 5.3, C).

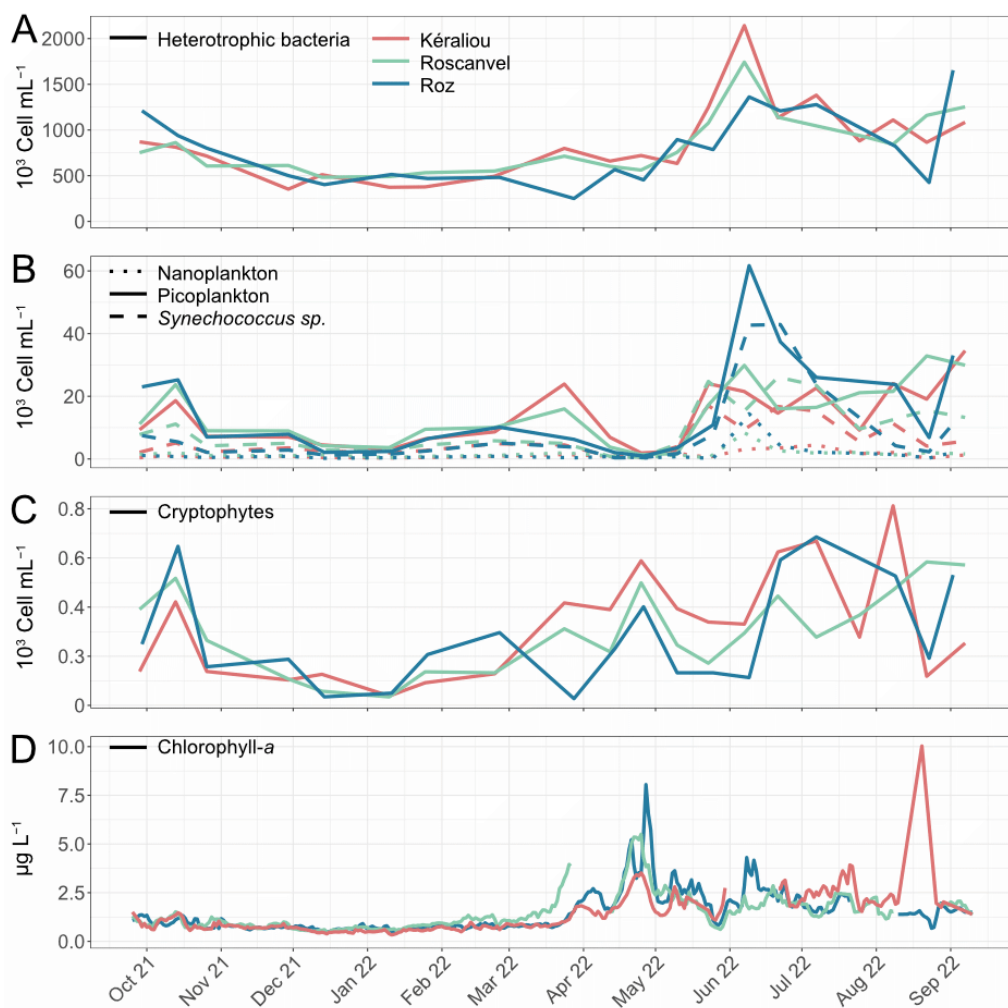


Figure 5.3 : Composition phytoplanctonique de l'eau de fond via l'analyse en cytométrie en flux (A à C) et suivi de la concentration en chlorophylle-a (D) sur les trois sites de suivi des pétoncles noir en Rade de Brest, entre Septembre 2021 et septembre 2022. Les analyses cytométriques ont été réalisées par le plateau technique CYTOMER du LEMAR (IUEM, UBO), sur un cytomètre en flux FacsVerse. Le suivi de la concentration en chlorophylle-a ($\mu\text{g L}^{-1}$) sur les trois sites de suivi a été effectué à l'aide de sondes in-situ avec une fréquence d'acquisition de 15 minutes.

En comparant les résultats de l'analyse via la cytométrie en flux au suivi de la chlorophylle-a grâce à l'instrumentation, certains pics de chlorophylle ne semblent pas expliqués par les fractions de cellules phytoplanctoniques de petite taille analysées au cytomètre en flux. En mars-avril 2022, un premier pic de chlorophylle-a est visible ($2,5 \mu\text{g L}^{-1}$, Figure 5.3, D), et ne semble pas lié aux fractions analysées en cytométrie. De même, le bloom très important observé fin avril 2022 sur les trois sites ne correspond pas à une forte augmentation des cellules analysées, considérant l'abondance quasi nulle du nano-, pico-plancton et des *Synechococcus sp.* dans la masse d'eau (Figure 5.3, B).

ANALYSES ISOTOPIQUES

Les signatures du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) de l'ensemble des sources suivent un signal saisonnier marqué au cours du suivi, et mettent en évidence des différences entre les sites et entre les deux années de suivi (Figure 5.4).

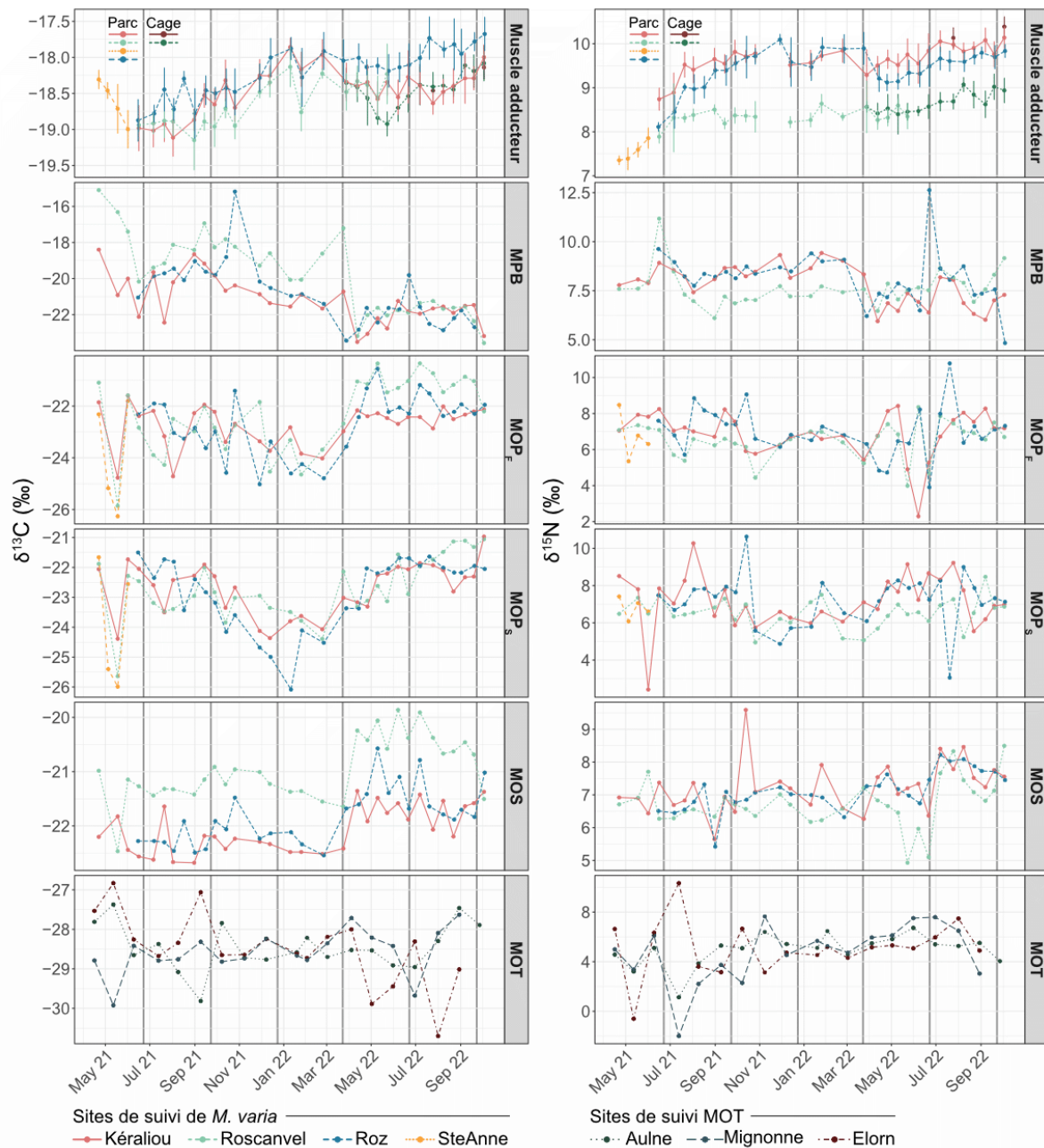


Figure 5.4 : Ratios isotopiques du carbone (colonne de gauche, $\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote (colonne de droite, $\delta^{15}\text{N}$ en ‰) au cours du suivi des muscles du pétoncle noir et de ses sources de nourriture possibles : le microphytobenthos (MPB), la matière organique particulaire en suspension dans l'eau de fond (MOP_F) et de surface (MOP_S), la matière organique sédimentée (MOS) et la matière organique d'origine terrigène (MOT). Les lignes verticales grises indiquent les subdivisions opérées pour l'analyse des relations entre les signaux isotopiques du pétoncle noir et de ses sources de nourriture potentielles (voir section 3.3.2).

Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ du microphytobenthos (MPB) montrent les variations les plus élevées et sont ponctuellement les plus enrichies de toutes les sources analysées dans cette étude, avec des valeurs variant respectivement de -21‰ à -15‰ , et de 6‰ à plus de 10‰ . Les valeurs de carbone présentent d'importantes fluctuations au printemps et à l'été 2021, suivies d'un appauvrissement au cours de l'hiver. Au printemps et à l'été suivant, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont plus stables dans le temps, et plus appauvries par rapport à celles observées l'année précédente ($\sim -20\text{‰}$ en 2021, contre $\sim -22\text{‰}$ en 2022). L'évolution du $\delta^{15}\text{N}$ suit également un appauvrissement au cours des hivers 2021 et 2022, avec des valeurs légèrement plus faibles à l'été 2022 qu'à l'été 2021 ($\sim 8\text{‰}$ en 2021, contre $\sim 7\text{‰}$ en 2022). Le signal isotopique du MPB à Roscanvel se distingue des deux autres sites à la fois sur le carbone et l'azote durant la première année de suivi. En effet, les signaux du carbone et de l'azote sont respectivement enrichis et appauvris d'environ 2‰ par rapport à ceux du Roz et de Kéraliou.

Le signal du carbone de la matière organique en suspension dans l'eau de surface (MOP_S) et de fond (MOP_F) présente de fortes fluctuations saisonnières. Le $\delta^{13}\text{C}$ s'appauvrit en automne (de -22‰ à moins de -24‰ pour la MOP_S), reste bas en hiver, avant de retrouver au printemps 2022 des valeurs comparables (de -23 à -21‰) à celles observées l'année précédente. À Roscanvel, le $\delta^{13}\text{C}$ de l'été 2022 de l'eau de fond est cependant plus enrichi que l'année précédente, et que celui des deux autres sites. Le signal de l'azote garde une valeur moyenne relativement constante au cours du temps ($\sim 6\text{-}7\text{‰}$), mais montre des oscillations importantes au printemps et en été (pics de 3 à 10‰) comparé à la dynamique hivernale (de 5 à 8‰).

Sur toute la durée du suivi, le signal du carbone de la matière organique sédimentée (MOS) sur le site de Roscanvel est plus enrichi de 1 à 2‰ que sur les deux sites estuariens. Au sein de chaque site, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOS montre également un enrichissement de 1 à $1,5\text{‰}$ entre la première année de suivi et le printemps et l'été 2022, marquée par une augmentation très rapide du signal en mars-avril. Concernant le signal de l'azote, il n'apparaît pas de tendance claire au cours du temps, ni de différences marquées entre sites, notamment à cause de variations rapides et importantes au cours du suivi. Le $\delta^{15}\text{N}$ apparaît cependant plus appauvri à Roscanvel comparé aux autres sites au début de l'été 2022, et sensiblement enrichi (environ 1‰) sur tous les sites à l'été 2022 comparé à l'été 2021.

La dernière source considérée dans cette étude, à savoir la matière organique d'origine terrigène (*i.e.* issue des rivières, MOT) se distingue par des signatures isotopiques les plus appauvries en carbone et en azote parmi toutes les sources analysées ($\delta^{13}\text{C} \sim -28,5\text{‰}$ et $\delta^{15}\text{N} \sim 5\text{‰}$). En hiver, le signal de l'azote et du carbone reste relativement stable, et des pics d'enrichissement et d'appauvrissement asynchrones entre les rivières sont observés en été,

de -30.5 à -27‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$, et de -2 à 10‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$. Les signaux isotopiques mesurés dans l'Elorn montrent les plus grandes variations entre les trois rivières.

L'analyse du rapport C/N montre également une dynamique saisonnière, mais ne permet pas de discerner de tendance entre sites (Figure 5.5). Pour l'ensemble des sources, les valeurs de C/N sont proches de 5-6. Considérant le MPB, le rapport C/N présente des oscillations importantes sur tous les sites sur l'ensemble de l'année 2021, avec des pics pouvant aller de moins de 4 à plus de 8 en une dizaine de jours. À partir de février 2022, le signal se stabilise sur les trois sites (~ 5), avant de réamorcer une dynamique très variable à partir d'août 2022. La MOP (MOP_s et MOP_F) et la MOS montrent une tendance à l'augmentation du C/N en hiver, avec des valeurs comprises entre 4 et 10. Enfin, le rapport C/N de la MOT oscille entre 5 et 10 de manière synchrone entre les rivières, de Mars à septembre 2021 et 2022, avec une augmentation très importante en hiver, atteignant un maximum d'environ 20 en décembre pour l'Aulne et l'Elorn, et d'environ 25 en janvier pour la Mignonne.

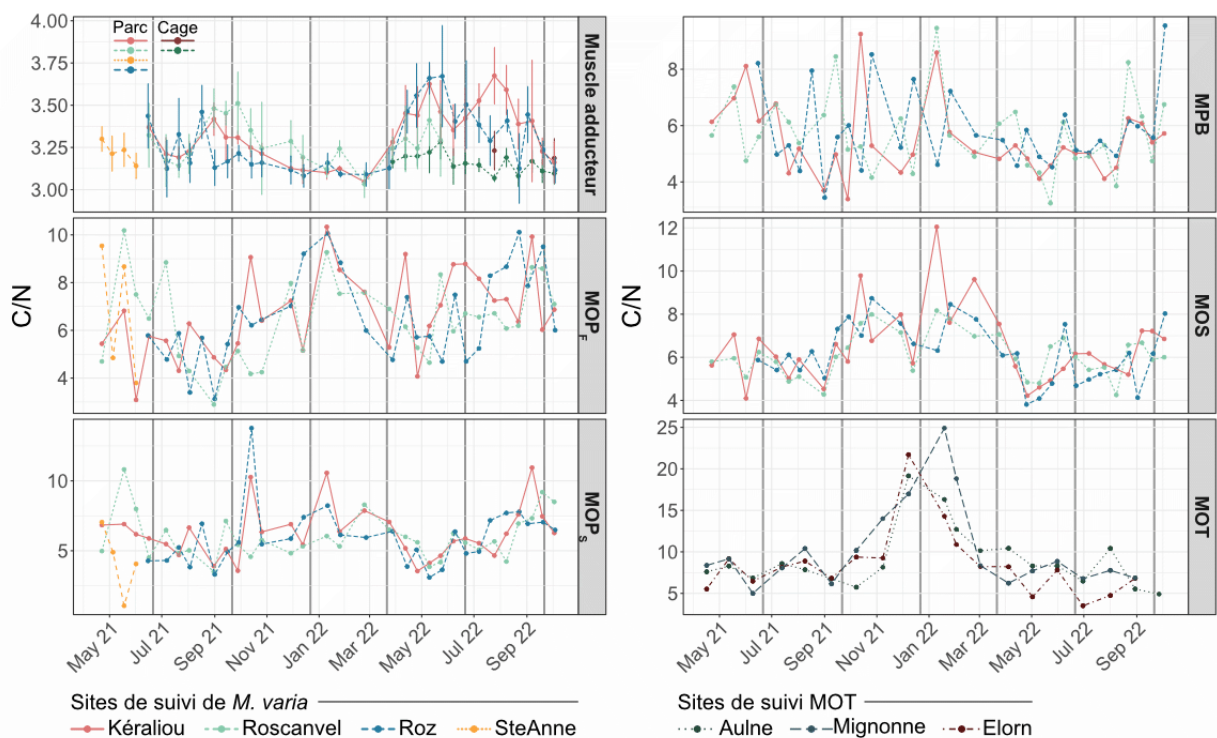


Figure 5.5 : Rapport C/N au cours du suivi des muscles du pétoncle noir et de ses sources de nourritures possibles : la matière organique particulaire en suspension dans l'eau de fond (MOP_F) et de surface (MOP_s), le microphytobenthos (MPB), la matière organique sédimentée (MOS) et la matière organique d'origine terrigène (MOT). Les lignes verticales grises indiquent les subdivisions opérées pour l'analyse des relations entre les signaux isotopiques du pétoncle noir et de ses sources de nourriture potentielles (voir section 3.3.2).

5.3.2 CARACTÉRISATION DU PÉTONCLE NOIR

MUSCLE ADDUCTEUR

Les analyses isotopiques du carbone et de l'azote menées sur le muscle adducteur des pétoncles montrent des variations temporelles mais également entre les sites de suivi (Figure 5.6). Le ratio isotopique du carbone est en moyenne compris entre -19,2 et -17,3‰ et montre un signal saisonnier sur les trois sites (Figure 5.6, A), avec un appauvrissement du $\delta^{13}\text{C}$ au printemps, entre mars et juin pour les deux années, et un enrichissement de juin à mars 2021, puis de juin à octobre 2022. En 2022, ces variations sont moins marquées qu'en 2021 sur le signal du carbone du muscle des pétoncles en vie libre, dans les parcs expérimentaux, mais cependant demeurent très visibles sur le signal des individus ayant grandi dans des cages. En 2022, le signal isotopique du carbone au Roz reste enrichi par rapport aux autres sites.

Le signal de l'azote (Figure 5.6, B) peut être analysé en considérant deux périodes distinctes. Durant une première période, du début du suivi à début juillet 2021, un enrichissement de 1‰ en $\delta^{15}\text{N}$ est observé en l'espace de deux mois ($\sim 7,5\text{‰}$ fin avril 2021 à $\sim 8,5\text{‰}$ fin juin 2021). C'est durant cette période qu'a lieu le transfert des pétoncles du site de croissance initial (S^{te}-Anne) vers les sites de suivi. L'augmentation du signal persiste cependant sur les trois sites. La seconde période correspond à une relative stabilité du $\delta^{15}\text{N}$. Dès juillet 2021, le signal se stabilise sur le site de Roscanvel ($\delta^{15}\text{N} \sim 8,2\text{‰}$), mais une période de transition plus longue est observée au Roz et à Kéraliou, jusqu'à une stabilisation du $\delta^{15}\text{N}$ au milieu de l'été ($\delta^{15}\text{N} \sim 9,5\text{‰}$). Il est à noter une légère ré-augmentation du signal au cours du printemps et de l'été 2022. À partir de juillet 2021, les valeurs moyennes du $\delta^{15}\text{N}$ sont comprises entre 9 et 10‰ au Roz et à Kéraliou, et entre 8 et 9‰ à Roscanvel, quel que soit le mode de conditionnement des individus (*i.e.* croissance en cage ou en vie libre).

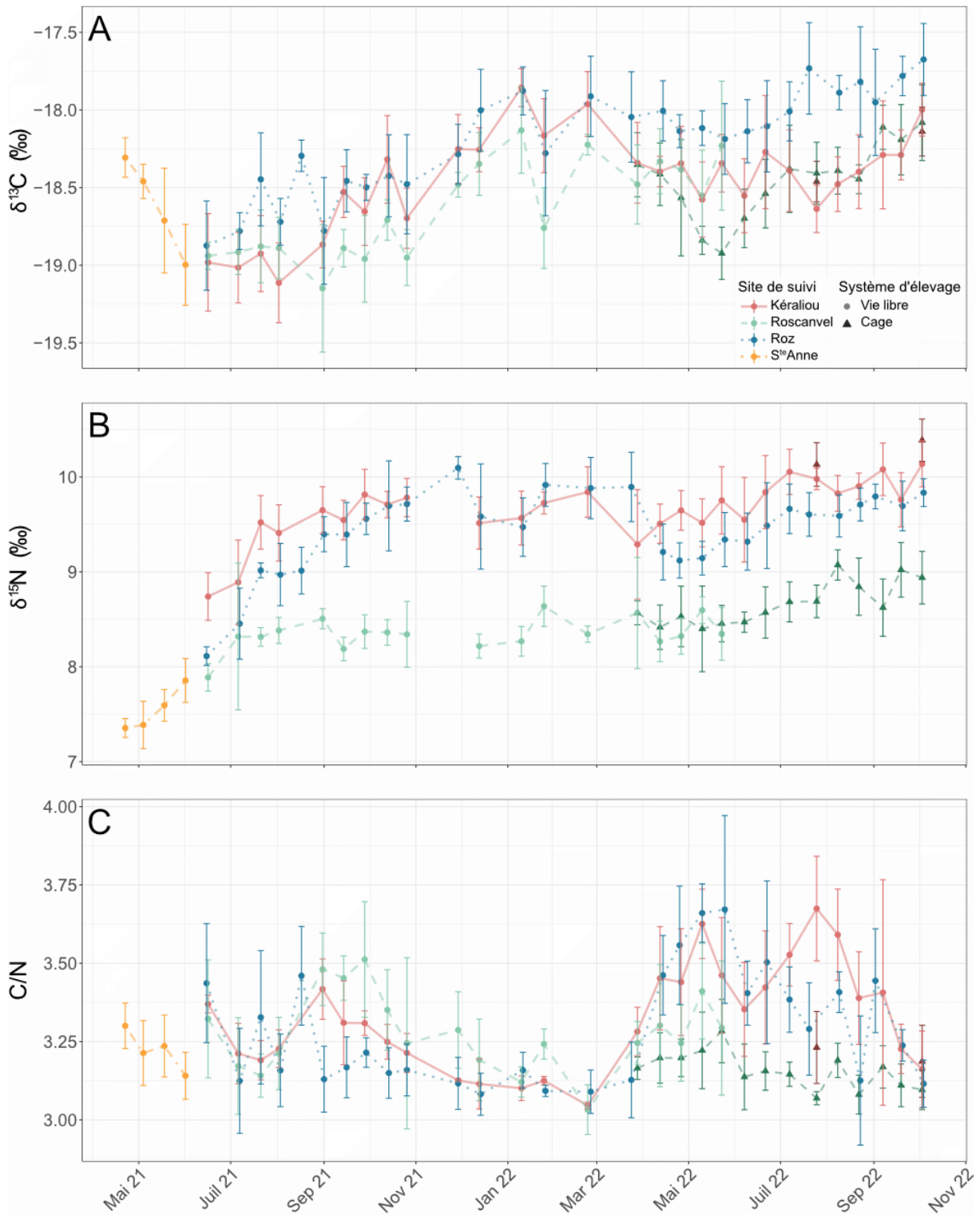


Figure 5.6 : Ratios isotopiques du carbone (A, $\delta^{13}\text{C}$ en ‰) et de l'azote (B, $\delta^{15}\text{N}$ en ‰) et rapports C/N (C) des muscles adducteurs des pétoncles noirs sur les trois sites de suivi. Les valeurs isotopiques (moyenne \pm écart-type) des individus provenant de Kéraliou sont représentées en rouge (lignes continues), celles provenant de Roscanvel en vert (lignes discontinues), et celles provenant du Roz en bleu (lignes pointillées). Les données issues de S^{te}-Anne sont représentées en jaune (lignes pointillées irrégulières). Les valeurs isotopiques provenant des individus élevés dans les cages sont indiquées par des triangles de couleur plus foncée.

SIGNAL SAISONNIER DE LA GLANDE DIGESTIVE ET DU MUSCLE ADDUCTEUR

En considérant le signal saisonnier du $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ dans les glandes digestives et les muscles adducteurs, des différences sont observées (Figure 5.7). Le $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives suit une dynamique saisonnière proche de celle des muscles, présentant un enrichissement en hiver et en été comparé au printemps et à l'automne, quel que soit le site et le système de croissance considéré. Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ apparaissent comparables entre les deux tissus. Cette dynamique est également visible sur le signal du carbone dans les glandes digestives, alors qu'il est relativement stable au cours du temps dans les muscles. De plus, le signal du carbone apparait systématiquement appauvri dans les glandes digestives comparés aux muscles, de -1 à -2‰. Les différences en $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ observées entre sites de suivis et systèmes d'élevages sont identiques pour les deux tissus.

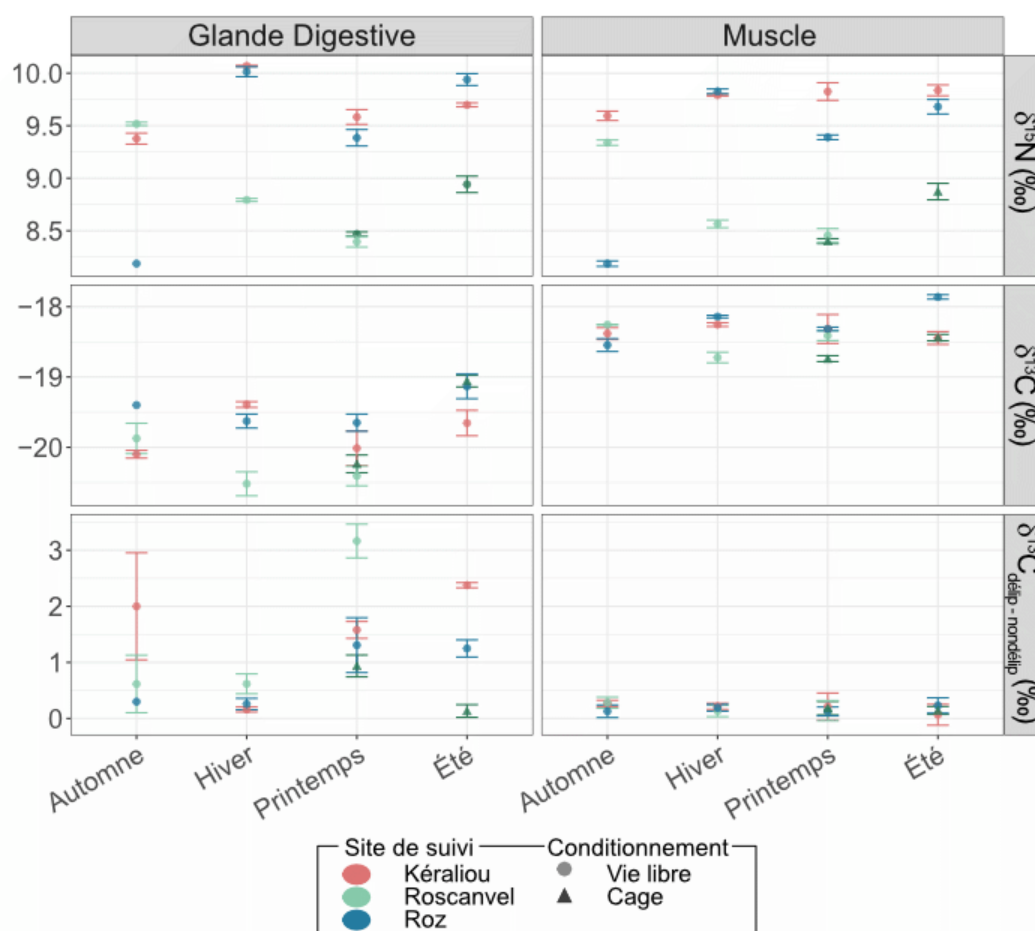


Figure 5.7 : Ratios isotopiques du carbone et de l'azote ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ respectivement, en ‰) des glandes digestives et des muscles adducteurs des pétoncles noir sur les trois sites de suivi. La différence de signature isotopique de l'azote entre échantillons délipidés et non délipidés est également représentée. Pour chaque échantillon, les tissus de 5 individus sont poolés, et les mesures isotopiques sont réalisées en triplicat. Les valeurs isotopiques (moyenne \pm écart-type) des individus provenant de Kéraliou sont représentés en rouge, celles provenant de Roscanvel en vert, et celles provenant du Roz en bleu. Les valeurs isotopiques provenant des individus conservés dans les cages sont indiquées par des triangles de couleur plus foncée. Un prélèvement a été effectué par saison : le 26/10/2022 en automne, le 25/01/2022 en hiver, le 23/05/2022 au printemps, et le 22/08/2022 en été.

La comparaison du signal de carbone à partir des tissus délipidés et non délipidés montrent également de grandes différences entre les organes (Figure 5.7). En effet, si les muscles présentent une différence de $\delta^{13}\text{C}$ négligeable entre les deux traitements ($< 0,5\text{‰}$) et stable au cours du temps, celui des glandes digestives présente une grande variabilité saisonnière. En effet, dans la glande digestive, des différences maximales de 3‰ sont observées au printemps, où tous les prélèvements montrent des différences supérieures à 1‰. En été, dans les parcs, les différences sont encore élevées, et diminuent en automne, pour devenir minimales en hiver, proches des différences observées dans les muscles. Une variabilité de la dynamique entre sites est observée également. Il est notable que ces différences entre $\delta^{13}\text{C}$ des glandes digestives délipidées et non-délipidées mettent en évidence des différences importantes entre les conditionnements. En effet, l'écart de signal des tissus entre les deux types de dispositifs de croissance est toujours bien plus faible pour les individus élevés en cage que dans les parcs, et s'approche même d'avantage des valeurs obtenues dans les muscles en été.

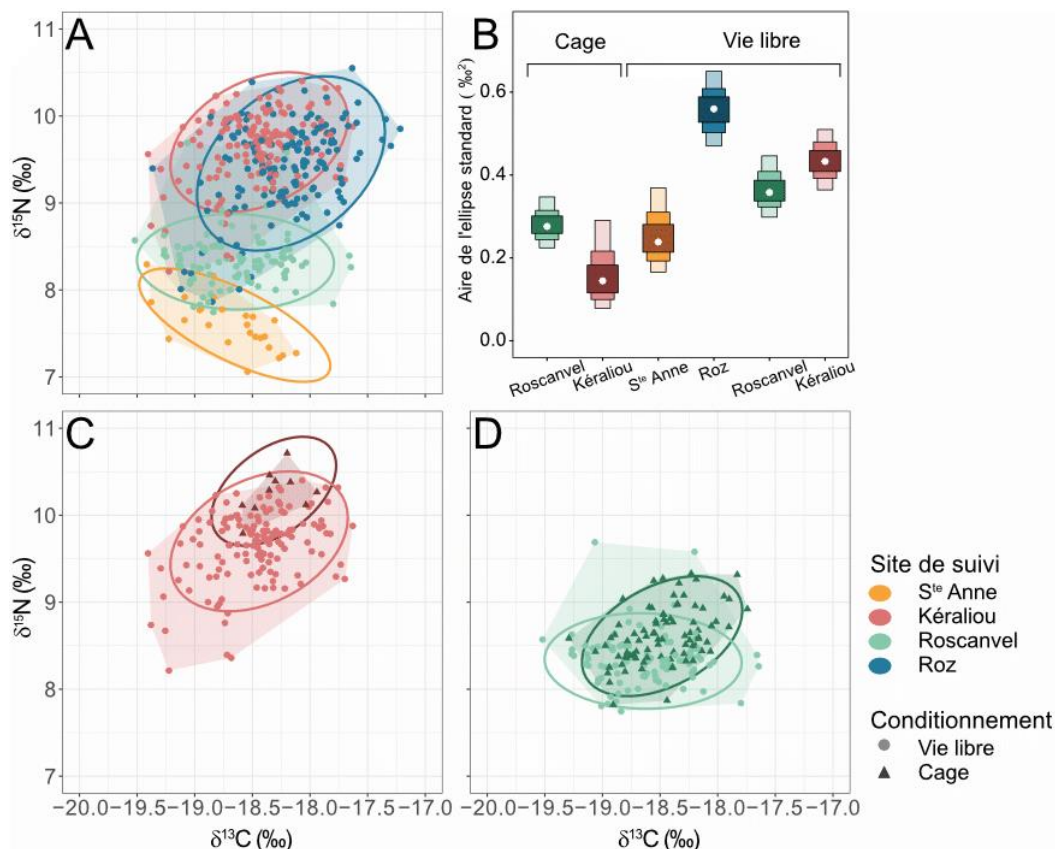
5.3.3 NICHE TROPHIQUE ET ISOTOPIQUE DU PÉTONCLE NOIR

NICHE ISOTOPIQUE DU PÉTONCLE NOIR EN RADE DE BREST

L'analyse de la niche isotopique de *M. varia* montre des différences importantes entre sites, concernant les pétoncles en vie libre (Figure 5.8, A & B). Les ellipses à 95 % des pétoncles noirs après semis sur les sites de suivi (*i.e.* Kéraliou, Roscanvel et Le Roz) montrent très peu de chevauchement entre les individus de Roscanvel et ceux des deux autres sites (8 % de recouvrement entre Roscanvel et Kéraliou, et 19 % entre Roscanvel et Le Roz), et se discriminent principalement vis-à-vis du signal isotopique de l'azote (Figure 5.8, A). Les ellipses des pétoncles de Kéraliou et du Roz se chevauchent largement avec un taux de recouvrement de 54 % des ellipses des deux sites, mais un décalage entre les niches isotopiques est visible à travers la présence d'individus ayant un $\delta^{13}\text{C}$ plus enrichi au Roz comparé à Kéraliou (Figure 5.8, A). La niche isotopique des jeunes individus ayant été placés à S^{te}-Anne avant le semis se discrimine quasi-totalement de ceux placés à Kéraliou et au Roz (0 % de recouvrement des ellipses à 95 %), et se distingue également de ceux placés à Roscanvel, situation intermédiaire, avec un chevauchement de 20 % des ellipses. L'aire de l'ellipse standard (AES ; Figure 5.8, B) est plus importante au Roz que sur les autres sites de suivi (mode $\sim 0,6\text{‰}^2$ au Roz et $\sim 4\text{‰}^2$ à Roscanvel et Kéraliou), et est minimale pour les pétoncles au début de leur croissance à S^{te}-Anne (mode $\sim 2\text{‰}^2$). L'analyse saisonnière du suivi met en évidence des différences entre sites dès le premier prélèvement sur les sites de suivi, et jusqu'à sa fin (voir Figure 5.4 pour le découpage du suivi ; Annexe B). Cependant, en automne et en hiver, les ellipses à 95 % de Kéraliou et du Roz se chevauchent entièrement, et se discriminent complètement de celle du site de Roscanvel qui présente de valeurs plus

appauvries en $\delta^{15}\text{N}$. Excepté au printemps 2021, l'AES du Roz reste supérieure à celle des autres sites de suivi jusqu'à la fin de l'hiver 2021, après quoi il n'y a pas de différences notables entre l'AES des différents sites (Annexe C).

Une différence notable de niche isotopique est également observée entre les pétoncles ayant grandi en cage et ceux ayant été semés en vie libre dans les parcs expérimentaux (Figure 5.8, C & D). En effet, bien qu'un chevauchement soit observable entre les enveloppes convexes et les ellipses associées (respectivement 30 % et 51 % de recouvrement entre les ellipses caractérisant les pétoncles des cages et des parcs à Kéraliou et Roscanvel), une discrimination est visible en fonction du mode de culture. En effet, les muscles des pétoncles vivants dans les cages présentent un enrichissement en azote 15 comparés à ceux en vie libre, considérant aussi bien le site de Kéraliou (2 prélèvements dans les cages ; Figure 5.8, C) que celui de Roscanvel (14 prélèvements dans les cages ; Figure 5.8, D) de même que pour un même site, l'AES est plus grande en vie libre qu'en cage (Figure 5.8, B).



INTERACTIONS TROPHIQUES ENTRE LE PÉTONCLE NOIR ET SES SOURCES DE NOURRITURE POTENTIELLES

Les muscles et les glandes digestives des pétoncles présentent des signatures en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ plus enrichies comparées à celles de l'ensemble des sources potentielles de nourriture (Annexes D & E). En prenant en compte les valeurs de fractionnement isotopique (TEF) et en visualisant la position du muscle dans l'espace à deux dimensions constitués par le biplot $\delta^{15}\text{N}$ - $\delta^{13}\text{C}$ par rapport aux positions des sources, les tissus des pétoncles se situent de l'été 2021 au printemps 2022 entre le signal du MPB et celui des autres sources quelle que soit la station considérée (Figure 5.9). À partir de l'été 2022, le signal en azote et en carbone du MPB s'appauvrit, et celui des muscles des pétoncles reste donc plus enrichi que toutes les sources potentielles malgré les valeurs de fractionnement appliquées. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des glandes digestives des pétoncles se situent plus au centre des nuages isotopiques constitués par les valeurs moyennes par saison de chaque type de sources, et sont plus proches des valeurs de POM (POM_S et POM_F) et de MOS que celles des muscles. Une grande proximité est observée entre le signal d'azote et de carbone des glandes digestives et de la MOS pour une même saison à Kéraliou et au Roz (Figure 5.9). A Roscanvel, son positionnement est intermédiaire entre la MOP et la MOS (considérant surtout le signal du carbone, (Figure 5.9). En considérant les valeurs moyennes des signaux isotopiques par saison, les sources issues de Roscanvel sont globalement appauvries en azote dès l'été 2021, et enrichies en carbone dès l'hiver 2021-2022 par rapport aux autres sites. Le signal des muscles et des glandes digestives entre sites suit la même tendance. Concernant le positionnement des sources entre elles dans l'espace isotopique, la MOP_F se situe généralement entre la MOP_S et la MOS quels que soient le site et la saison considérée.

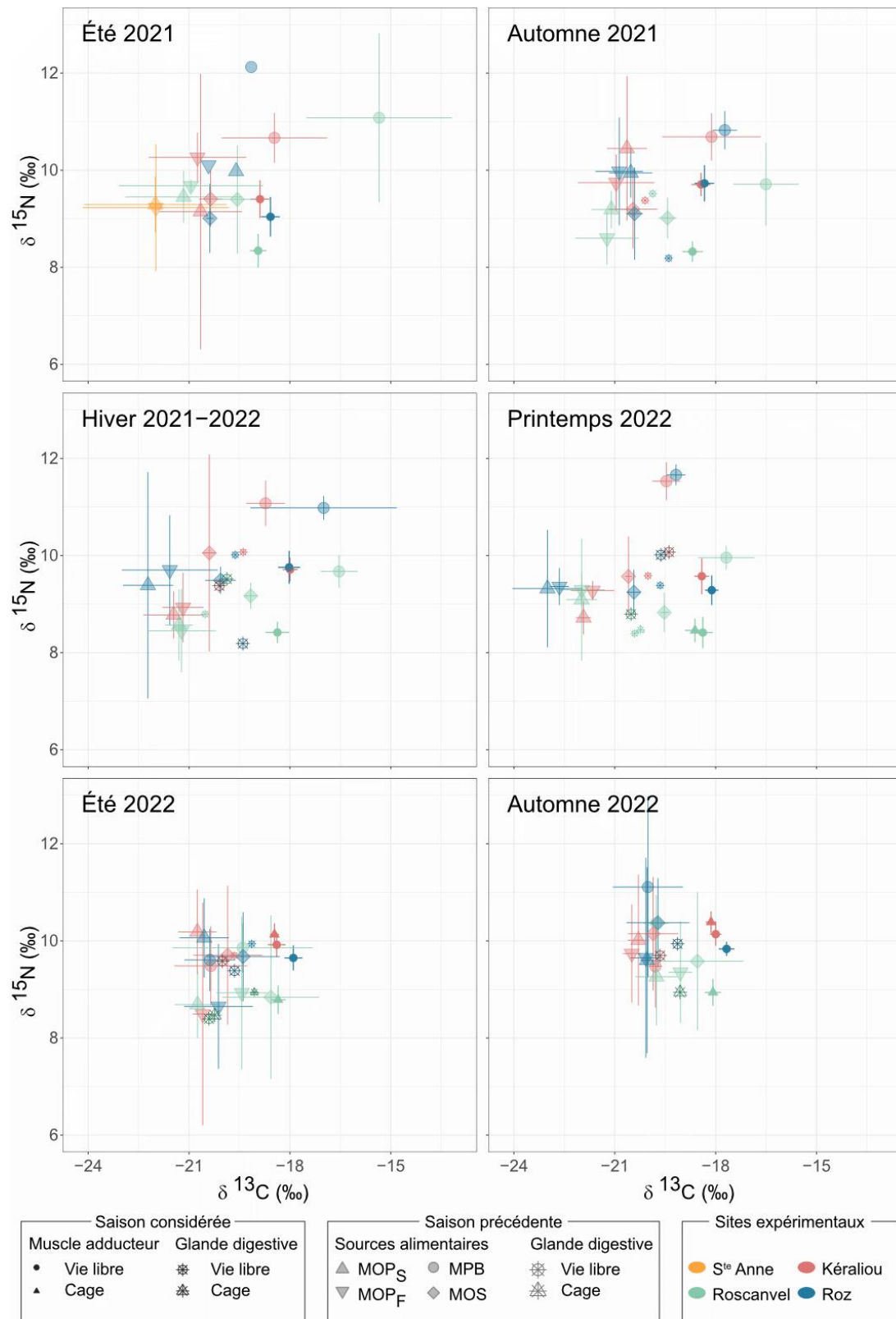


Figure 5.9 : Composition saisonnière moyenne en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des tissus de *M. varia* et des sources associées sur chaque site d'étude. Pour chaque saison, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des muscles adducteurs et des glandes digestives sont affichées, ainsi que les valeurs des sources et des glandes digestives de la saison précédente. Un taux de fractionnement isotopique de 1,9 ‰ pour le carbone (Lefebvre and Dubois, 2016) et de 2,5 ‰ pour l'azote (Zanden and Rasmussen, 2001) ont été appliqués aux sources de nourriture.

5.4 DISCUSSION

5.4.1 VARIABILITÉ DES RAPPORTS ISOTOPIQUES DES SOURCES POTENTIELLES DE *M. VARIA*

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ des différents compartiments étudiés ici sont en accords avec les gammes des valeurs observées en Rade de Brest (Riera et Richard, 1996 ; Lorrain et al., 2002 ; Grall et al., 2006 ; Marchais et al., 2013 ; Marchais, 2014).

Sur les trois sites, les variations observées dans le signal du carbone de la MOP (MOP_S et MOP_F) montrent une forte saisonnalité, avec un enrichissement important en été, et un appauvrissement notable en hiver. Ces observations sont en accord avec la dynamique d'apparition des blooms phytoplanctoniques, dont la croissance rapide des microalgues qui les constitue peut induire un enrichissement en ^{13}C , notamment lié à la présence de diatomées (Fry et Wainright, 1991 ; Marchais, 2014). Les valeurs de C/N, proches de 6 pour l'eau de surface sur l'ensemble du suivi indique que la matière organique présente dans la colonne d'eau est composée majoritairement de cellules phytoplanctoniques fraîches durant toute l'année (Brzezinski, 1985 ; Montagnes et al., 1994 ; Savoye et al., 2003). La dynamique de la MOP_F , cependant, montre de plus grandes variations, considérant le signal du $\delta^{13}\text{C}$ de même que le rapport C/N. L'enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP_F au printemps-été 2022 comparé à 2021, et la forte augmentation du rapport C/N en hiver, synchrones avec un appauvrissement du $\delta^{13}\text{C}$, indiquent une contribution importante de la MOS et de la MOT. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOS montre un enrichissement de 1 à 1,5‰ entre l'été 2021 et le printemps et l'été 2022, et le signal de C/N des trois rivières côtières augmente fortement en hiver, passant de 6 à 25. En hiver, le C/N de la MOP_F montre donc une plus forte influence continentale. La variabilité importante du C/N au cours de l'année indique cependant une contribution de matière organique de diverses origines (continental, phytoplanctonique, bactérien) dont les proportions peuvent varier au cours du temps (Savoye et al., 2003).

La dynamique du $\delta^{13}\text{C}$ du biofilm comprenant le MPB montre une tendance à l'appauvrissement quasi continu au cours du temps, de 3 à 6‰ selon le site considéré entre le printemps 2021 et le printemps 2022. Le C/N montre également une dynamique différente entre la première année de suivi, et après février 2022. En effet, de très grandes variations du rapport C/N (de moins de 4 à plus de 8) sont observées en 2021, puis semblent se stabiliser à des valeurs proches de 5 en 2022. Le biofilm ayant été recueilli sur les huîtres semées dans les parcs expérimentaux au début du suivi, il est très probable que ces dynamiques soient le reflet de la dynamique de colonisation des huîtres au cours du temps. Lors des échantillonnages, la présence de plus en plus importante de petites macroalgues, notamment des algues rouges a été notée. Celles-ci pouvant avoir un signal appauvri en carbone comparé au MPB, il est possible que malgré le soin appliqué lors des prélèvements à favoriser les zones libres des coquilles, le signal observé soit le reflet de l'assemblage d'espèces colonisant les

coquilles d'huître. De même, le développement de communautés bactériennes, caractérisées par un rapport C/N entre 3 et 6, pourrait expliquer en partie la dynamique du biofilm (Fagerbakke et al., 1996 ; Savoye et al., 2003).

Étonnamment, les signaux isotopiques des sources échantillonnées ne permettent pas de mettre en évidence un gradient estuarien clair, excepté pour la MOS, et plus modestement pour le MPB. Ce gradient est couramment observé via un enrichissement du $\delta^{13}\text{C}$ des zones estuariennes (ici Kéraliou et Le Roz) vers le large (Roscanvel et Sainte-Anne), dû à la faible teneur en ^{13}C des producteurs primaires d'origine continentale (Peterson et Fry, 1987). Les signaux du carbone des eaux de rivières sont bien appauvris en ^{13}C (-29 à -28‰ en moyenne) et en accord avec les valeurs mesurées dans l'Elorn précédemment (~ 28‰ ; Nérot, 2011), mais ce signal ne se reflète pas dans le signal de la MOP de surface. Un léger enrichissement est observable dans le signal du biofilm jusqu'au printemps 2022 à Roscanvel par rapport aux autres sites. Sur l'ensemble du suivi, la MOS seule montre un enrichissement important en $\delta^{13}\text{C}$ à Roscanvel, avec des valeurs enrichies de 1‰ sur ce site par rapport aux autres sites sous influence continentale. En Rade de Brest, l'absence de gradient clair dans la signature isotopique des sources de nourritures disponibles pour des bivalves filtreurs a déjà été mise en évidence (Marchais et al., 2013). L'impact des forts courants de marée liés au régime macrotidal de la Rade de Brest et à sa conformation géographique (*i.e.* ouverture vers la mer d'Iroise par un étroit goulet ; Le Pape et al., 1996) a été mis en avant, pouvant avoir un effet important sur la dilution de la matière organique de provenance continentale dans la masse d'eau océanique en amont des estuaires (Marchais et al., 2013). La signature de l'azote du MPB montre également un appauvrissement à Roscanvel par rapport aux autres sites, qui présentaient un signal enrichi de 1 à 2‰ durant la première année de suivi. Ce gradient a également été mis en évidence en rade de Brest dans l'étude de Marchais et al. (2013). Elle pourrait être dû à un apport des eaux usées via les bassins versants des fleuves côtiers, la matière d'origine anthropique ayant un signal d'azote plus élevé que le MPB ($\delta^{15}\text{N}$ entre 7 et 9‰), où les activités humaines sont importantes, notamment liées à l'agriculture intensive (*i.e.* élevages porcins, bovins, aviculture, maraichage ; Grall et Glémarec, 1997). Des valeurs similaires ont en effet été observées sur le biofilm se développant dans des zones à fort impact anthropique du port de Brest (Schaal et al., 2010). La faible remise en suspension du biofilm par l'hydrodynamisme, et le turnover important de cellules microphytobenthiques peuvent expliquer l'intégration du signal continental dans le MPB des sites sous influence des fleuves côtiers et non dans les autres sources alimentaires, ou seulement ponctuellement (*i.e.* MOP, MOS).

Excepté cet enrichissement notable dans le MPB présent aux sites sous influence continentale comparé au site plus océanique, la dynamique de la signature en azote des

sources alimentaires potentielles du pétoncle noir analysées ici ne permet pas de mettre en évidence une forte saisonnalité, ni des différences spatiales marquées au cours du suivi. Seul un très léger enrichissement périodique du $\delta^{15}\text{N}$ de certaines sources peut être distingué sur les stations estuariennes par rapport à Roscanvel, de 1 à 2‰ : du MPB de juillet à mars 2022, de la MOP_S de février à juillet 2022, et de la MOS avec un enrichissement faible, mais sur la quasi-totalité du suivi.

5.4.2 RAPPORTS ISOTOPIQUES DE *MIMACHLAMYS VARIA*

VARIATION TEMPORELLE DES SIGNATURES ISOTOPIQUES DU MUSCLE ADDUCTEUR EN LIEN AVEC SES SOURCES TROPHIQUES POTENTIELLES

Les signaux isotopiques du carbone et de l'azote mesurés dans les muscles adducteurs de *M. varia* sont en accord avec les autres études menées sur la caractérisation du régime alimentaire de *M. varia* en Rade de Brest (Grall et al., 2006 ; Marchais, 2014). Des variations ont été observées dans la dynamique temporelle des signatures en carbone des muscles des pétoncles noirs. Elles suivent la dynamique globale de la MOP_S, qui peut apparaître comme la source principale d'alimentation du pétoncle noir. Cependant, le signal enrichi en ^{13}C dans les muscles des trois sites comparés au $\delta^{13}\text{C}$ et au $\delta^{15}\text{N}$ de la MOP, malgré le taux de fractionnement appliqué (Figure 5.9) laisse présager une contribution importante d'une autre source de nourriture, ou une variation du TEF au cours du temps. De l'été 2021 au printemps 2022, le signal du biofilm (considéré comme du MPB), présente des signaux en carbone supérieurs à toutes les autres sources potentielles, ainsi qu'à ceux des muscles de *M. varia* après application du taux de fractionnement. Durant le second été du suivi, comme discuté précédemment, le signal du biofilm est probablement moins pur, car il résulte d'un assemblage de plusieurs types d'organismes présents dans le biofilm, ou d'organismes macroscopiques épibiontiques (*i.e.* cellules microphytobenthiques fraîches, film bactérien, matière détritique, macroalgues). Le signal toujours élevé en $\delta^{13}\text{C}$ du muscle des pétoncles pourrait donc être tout de même expliqué par une consommation importante de MPB présent dans le biofilm (*e.g.* diatomées benthiques), avec une capacité de sélection plus fine du type de particules, comme cela a déjà été mis en évidence chez d'autres pectinidés (Shumway et al., 1987, 1997 ; Chauvaud et al., 1998). Dans son étude menée sur la moule et sur le pétoncle noir en Rade de Brest, Marchais (2014) a également évoqué des capacités de sélection de cet organisme, se nourrissant préférentiellement de cellules fraîches, plus nutritives (Hughes et Sherr, 1983) majoritairement phytoplanctoniques, mais pouvant également provenir du compartiment benthique (diatomées majoritairement). Dans leur analyse de plusieurs organismes filtreurs dont *M. varia*, Grall et al. (2006), ont également mis en évidence une contribution importante du MPB dans le régime alimentaire du pétoncle noir, qui présentait des signatures isotopiques plus proches de celles du MPB que de celles du phytoplancton. Sur le site du Roz, le maintien

d'un signal élevé du $\delta^{13}\text{C}$ durant la seconde année de suivi pourrait être lié à une consommation plus importante de MOS que sur les deux autres sites, source qui présente un enrichissement important de son $\delta^{13}\text{C}$ en 2022 par rapport à 2021. En été 2022, cet enrichissement est aussi observé sur le $\delta^{15}\text{N}$, pouvant être expliqué par la dégradation de détritiques impliquant la colonisation de bactéries, plus riches en ^{15}N . L'hydrodynamisme plus faible au Roz qu'à Kéraliou pourrait permettre également une plus importante sédimentation de matériel issus des apports des rivières. Des différences sont également observées en 2022, sur la composition et l'abondance des communautés phytoplanctoniques, et des bactéries hétérotrophes à cette station comparées à Roscanvel et à Kéraliou (Figure 5.3). L'augmentation de l'abondance des bactéries est plus tardive, et moins importante au Roz que sur les autres sites (Figure 5.3, B). À l'inverse, les communautés de picoplancton et *Synechococcus sp.* montrent de fortes abondances au Roz en juillet, quand sur les deux autres stations, leur abondance varie moins. Un changement saisonnier des sources alimentaires consommées en fonction de leur abondance dans le milieu et/ou de leur type pourrait aussi avoir lieu, en lien également avec les besoins énergétiques de l'organisme (Kreeger et Newell, 2001 ; Cranford et al., 2011).

RAPPORTS ISOTOPIQUES DES DIFFÉRENTS TISSUS DE *M. VARIA*

Si les signatures isotopiques en carbone de la glande digestive du pétoncle noir sont proches de celles mesurées dans les autres études menées sur ce même tissu (Marchais, 2014 ; Androuin, 2018), celles de l'azote sont plus élevées dans notre étude (de 8 à 10‰ contre 6 à 10 dans les études citées). Les deux autres études ayant été menées dans l'embouchure de l'Elorn, en Rade de Brest, proche de notre site de Kéraliou, il semble peu probable que l'environnement seul soit responsable des différences observées. La préparation des échantillons, notamment le nettoyage des tissus et le mode de correction des signaux liés à la présence de lipides (*i.e.* délipidation avant analyse élémentaire ou correction analytique en post-traitement) peut quant à elle expliquer en partie la différence observée. En effet, dans notre étude, la glande digestive a été méticuleusement nettoyée et séparée de son contenu avant analyse, alors que chez Androuin (2018), les individus ont simplement été placés une nuit dans une eau filtrée. La présence du contenu du tractus digestifs dans la glande digestive a pu biaiser la mesure, se rapprochant d'avantage du signal du contenu (*e.g.* des cellules phytoplanctoniques, de $\delta^{15}\text{N}$ proche de 6), que des tissus.

Les variations saisonnières entre les signaux des différents tissus sont plus marquées dans les glandes digestives que dans les muscles adducteurs des pétoncles. Il a été largement montré dans la littérature que ces différences pouvaient être liées au turnover spécifique à chaque tissu, étant communément plus lent pour le tissu musculaire que pour les glandes digestives (Raikow et Hamilton, 2001 ; Lorrain et al., 2002 ; Fry, 2006). Les informations

pouvant être obtenues de l'analyse de ces deux tissus sont donc dans des temporalités complémentaires, le muscle étant indicateur du régime alimentaire à long terme (quelques mois), et les glandes digestives à court termes (quelques semaines). Des temps d'intégrations plus courts doivent donc être appliqués. A ce stade de l'analyse, il est encore complexe de pouvoir interpréter plus précisément la signature isotopique des glandes digestives pour les relier au régime alimentaire de *M. varia*. La grande proximité entre le signal d'azote et de carbone des glandes digestives et de la MOS pour une même saison sur les trois sites va tout de même dans le sens d'une consommation possible de la MOS, au moins ponctuellement, sur les trois sites d'étude.

FRACTIONNEMENT ISOTOPIQUE ENTRE SOURCE ET *M. VARIA*

L'une des principale limite actuelle dans cette démarche de compréhension du régime alimentaire de *M. varia* via l'approche isotopique, comme pour de nombreuses similaires, restent la détermination du taux de fractionnement isotopique entre source et consommateur, mais également le temps d'intégration du signal isotopique des sources dans les tissus du consommateur. Les valeurs de fractionnement choisies, issues de la littérature, semblent être appropriées pour la glande digestive, mais non pour le muscle adducteur, dont les signatures isotopiques restent en dehors de la répartition de celles de ses sources potentielles de nourriture malgré l'application des TEF, par rapport à l'azote (été 2021 à Kéraliou, Figure 5.9), ou au carbone (été et automne 2022, Figure 5.9).

Le rapport isotopique du carbone et de l'azote d'un consommateur est le reflet de celui de la source de nourriture assimilée, enrichie de quelques ‰ (DeNiro et Epstein, 1978 ; Fry, 2006). Les valeurs de fractionnement communément admises dans la littératures sont proches de 1‰ pour le $\delta^{13}\text{C}$ (DeNiro et Epstein, 1978 ; Yokoyama et al., 2005), et varient de 3 à 4‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ (DeNiro et Epstein, 1978 ; Minagawa et Wada, 1984). Cependant, elles peuvent varier selon l'organisme, son mode d'alimentation, et son métabolisme (Zanden et Rasmussen, 2001 ; Vanderklift et Ponsard, 2003 ; Caut et al., 2009). Plusieurs approches existent aujourd'hui et ont été employée avec succès sur des organismes benthiques filtreur, via la modélisation (Dynamic Isotope Budget : Emmery et al., 2011 ; Ballutaud et al., 2022), ou l'expérimentation en milieux contrôlés (Dubois et al., 2007 ; Lefebvre et al., 2009). Il serait donc intéressant, pour une meilleure compréhension des relations trophiques entre *M. varia* et ses sources d'alimentation possible, de mettre en œuvre une de ces approches afin de définir des valeurs de TEF plus fiables pour notre espèce.

RAPPORTS ISOTOPIQUES ET ÉTAT PHYSIOLOGIQUE

Si l'utilisation des muscles ou des glandes digestives délipidées dans l'analyse ne permet pas de mettre en évidence de différences de régimes alimentaires entre pétoncles en

cages et en vie libre, la glande digestive nous informe sur l'état physiologique des individus (Figure 5.7). En effet, si les muscles montrent des signaux très proches entre échantillons délipidés et non délipidés, quel que soit la saison considérée (moins de 0,5‰ de différence de $\delta^{13}\text{C}$), ces différences sont marquées pour les glandes digestives, allant jusqu'à plus de 3‰ à Roscanvel chez les individus en vie libre au printemps. Elles montrent une variabilité saisonnière, spatiale, et entre systèmes d'élevages.

La délipidation est un processus chimique permettant de s'affranchir de la fraction lipidique contenue dans les tissus, composé biochimique ayant par nature un signal appauvri en ^{13}C , pouvant biaiser l'interprétation du signal isotopique d'un organisme en lien avec son régime alimentaire (Bodin et al., 2007 ; Post et al., 2007). De ce fait, une différence importante observée entre le $\delta^{13}\text{C}$ de tissus traités et non traités implique une présence de lipides en grande quantité dans le tissu, et inversement. Comme montré chez les pectinidés et chez d'autres bivalves dans la littérature (Comely, 1974 ; Taylor et Venn, 1979 ; Barber et Blake, 1981 ; Robinson et al., 1981 ; Napolitano et Ackman, 1992 ; Le Pennec et al., 2001 ; Pazos et al., 2003), et suggéré dans le chapitre 2 de ce manuscrit, la glande digestive du pétoncle noir semble être un organe de stockage important d'énergie principalement sous forme de lipides, contrairement au muscle. Sa dynamique saisonnière, montre un contenu minimal en lipides en hiver (proche de celui du muscle), augmentant fortement au printemps, et se maintenant à des seuils élevés en été et jusqu'à l'automne à Roscanvel. Cela implique une mobilisation importante de ce composé énergétique dans les mois hivernaux, pouvant correspondre à des périodes d'amaigrissement. Le léger enrichissement de 0,5‰ en $\delta^{15}\text{N}$ entre janvier en mars pourrait donc être lié à l'état physiologique des organismes (*i.e.* individus amaigris) plus qu'à la dynamique des sources de nourriture, un enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ d'une valeur proche ayant été observé chez des individus maintenus dans des conditions de famine prolongée (voir Chap. 2 de ce manuscrit). La dynamique entre sites montre également des différences importantes. La faible différence de $\delta^{13}\text{C}$ entre glandes digestives délipidées et non délipidées au Roz comparé aux autres sites à chaque prélèvement analysé met en évidence un état physiologique plus dégradé chez les individus semés au Roz que sur les autres sites, et ce dès la fin du premier été, comme suggéré dans le chapitre 1 de ce manuscrit. Enfin, la comparaison entre les pétoncles des parcs et des cages à Roscanvel met en évidence une quasi absence de lipides dans les glandes digestives des individus des cages et une différence de $\delta^{13}\text{C}$ trois fois plus grande chez les individus des parcs que chez ceux des cages. Si notre analyse du régime alimentaire de *M. varia* n'a à ce stade pas pu montrer de différences claires entre mode d'élevage, il apparaît clairement que les individus placés dans les cages sont très amaigris, et peuvent à minima avoir un accès limité aux sources nutritives comparées à ceux en vie libre (voir également Chap. 1).

5.4.3 NICHE ISOTOPIQUE DE *M. VARIA*

La niche isotopique de *M. varia* montre des différences saisonnières, mais également spatiales. Des différences très marquées sont observées entre les sites estuariens (Kéraliou et le Roz), et les sites océaniques (Roscanvel et Sainte-Anne du Portzic) résultant de grandes variations dans le signal de l'azote, qui ne semble pas refléter des différences intrinsèques aux types de sources alimentaires disponibles. En effet, à part pour le MPB, les signaux en azote des sources alimentaires potentielles ne présentent pas un appauvrissement marqué à Roscanvel (ou S^{te}-Anne) par rapport aux sites sous influence continentale. Cependant, le MPB, comme la MOS, ne peuvent être rendues accessibles aux organismes filtreurs qu'après remise en suspension, par l'action des courants. Sur les sites estuariens, l'hydrodynamisme, surtout à Kéraliou en face du goulet, peut augmenter la remise en suspension de ces sources trophiques, les rendant plus accessibles.

L'impact de la croissance importante des pétoncles lors des premiers mois de suivi (voir Chap. 1) peut également impacter leur $\delta^{15}\text{N}$ (Minagawa et Wada, 1984 ; Mortillaro et al., 2014 ; Gorokhova, 2018), et expliquer des différences entre site. L'enrichissement observé au cours des mois de suivi à Sainte-Anne peut être expliqué par cette forte croissance, et avoir un impact sur la discrimination de la niche isotopique des pétoncles à Sainte-Anne par rapport aux autres sites. Cependant, après le semis sur les trois sites de suivi, l'enrichissement en ^{15}N des muscles des pétoncles à Roscanvel (site le plus proche des conditions environnementales de Sainte-Anne) se stabilise rapidement, alors que sur les deux sites estuariens, l'enrichissement perdure, surtout au Roz. Entre les sites de Roscanvel et de Kéraliou, la croissance des pétoncles au cours du suivi ne montre pas de différence importante pouvant expliquer ces variations de $\delta^{15}\text{N}$: la discrimination des niches isotopiques des trois sites de suivi semble avoir une autre cause, comme une source enrichie en ^{15}N d'origine anthropique et/ou continentale.

La différence de taille de niche isotopique du pétoncle mesurée entre les stations de fond de rade (Roz et Kéraliou) et la station plus marine de Roscanvel peut s'expliquer par une plus grande variabilité des conditions environnementales sur les sites de Kéraliou et du Roz pouvant induire un stress physiologique plus important chez les individus. Ceci aurait pour conséquence une plus grande variation des signatures isotopiques inter-individuelles et donc une augmentation de la taille de la niche isotopique (Gorokhova, 2018 ; Karlson et al., 2018), notamment lié à une augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ (Martínez del Rio et al., 2009). L'état physiologique plus dégradé au Roz qu'à Kéraliou, et la plus grande taille de sa niche isotopique pendant les saisons de faibles disponibilités en nourriture (*i.e.* automne et hiver 2021) pourrait également être lié à stress (Gorokhova, 2018 ; Karlson et al., 2018).

Une autre explication pourrait être la disponibilité en abondance d'une ressource optimale pour l'espèce à Roscanvel, que les individus pourraient exploiter en quasi-exclusivité (Karlson et al., 2014). Au Roz, site présentant la plus grande niche isotopique, une présence moins abondante et/moins constante de cette nourriture pourrait entraîner les individus à compléter leur régime alimentaire sur d'autres sources plus enrichies en azote, mais également en carbone par rapport aux autres sources, comme le MPB (Svanbäck et Bolnick, 2007). Cela induirait donc une plus grande variabilité inter-individuelle de leur composition isotopique, et donc une niche isotopique élargie (Svanbäck et Bolnick, 2007).

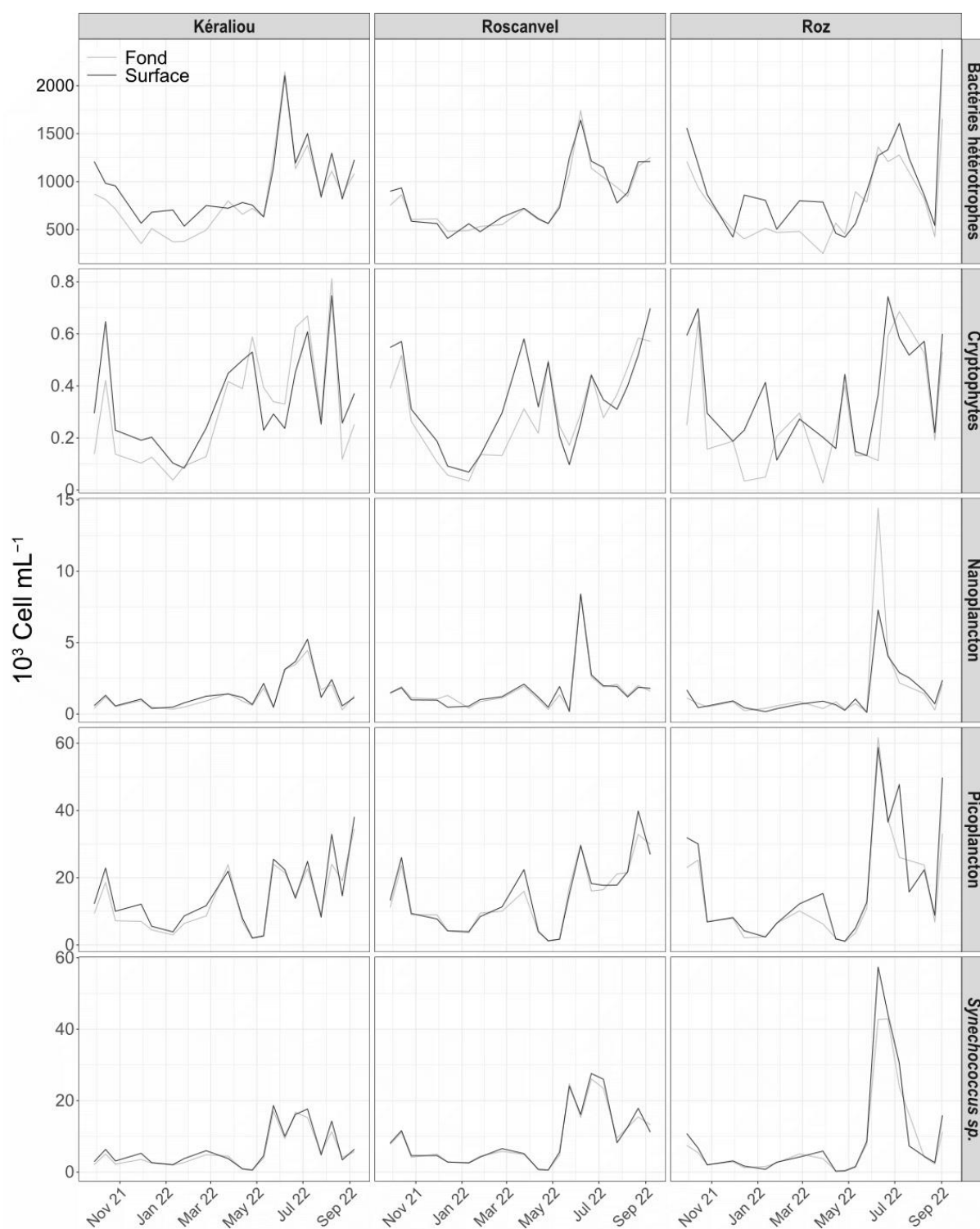
5.5 CONCLUSION

Les premiers résultats de l'analyse de l'écologie trophique de *M. varia* en Rade de Brest via les isotopes stables du carbone et de l'azote ont permis d'émettre des hypothèses générales en accord avec les rares études connues sur ce bivalve benthique filtreur. *M. varia* qui semble présenter un régime trophique de type opportuniste, favorisant la matière fraîche issue du compartiment phytoplanctonique, ou de cellules microphytobenthiques. Il peut sans doute également tirer parti d'autres sources (e.g. la MOS lors de remises en suspension par l'hydrodynamisme), et pourrait compléter son régime principal (cellules fraîches) dans certaines conditions, comme cela a été montré pour un autre pectinidé, *Placopecten magellanicus* (Grant et Cranford, 1991). Il semble que l'espèce soit en capacité de mettre en œuvre des mécanismes de sélection des particules alimentaires, et de varier leur provenance dans différents compartiments, en contrôlant les apports des différentes sources (MOP, MPB, MOS).

ANNEXES

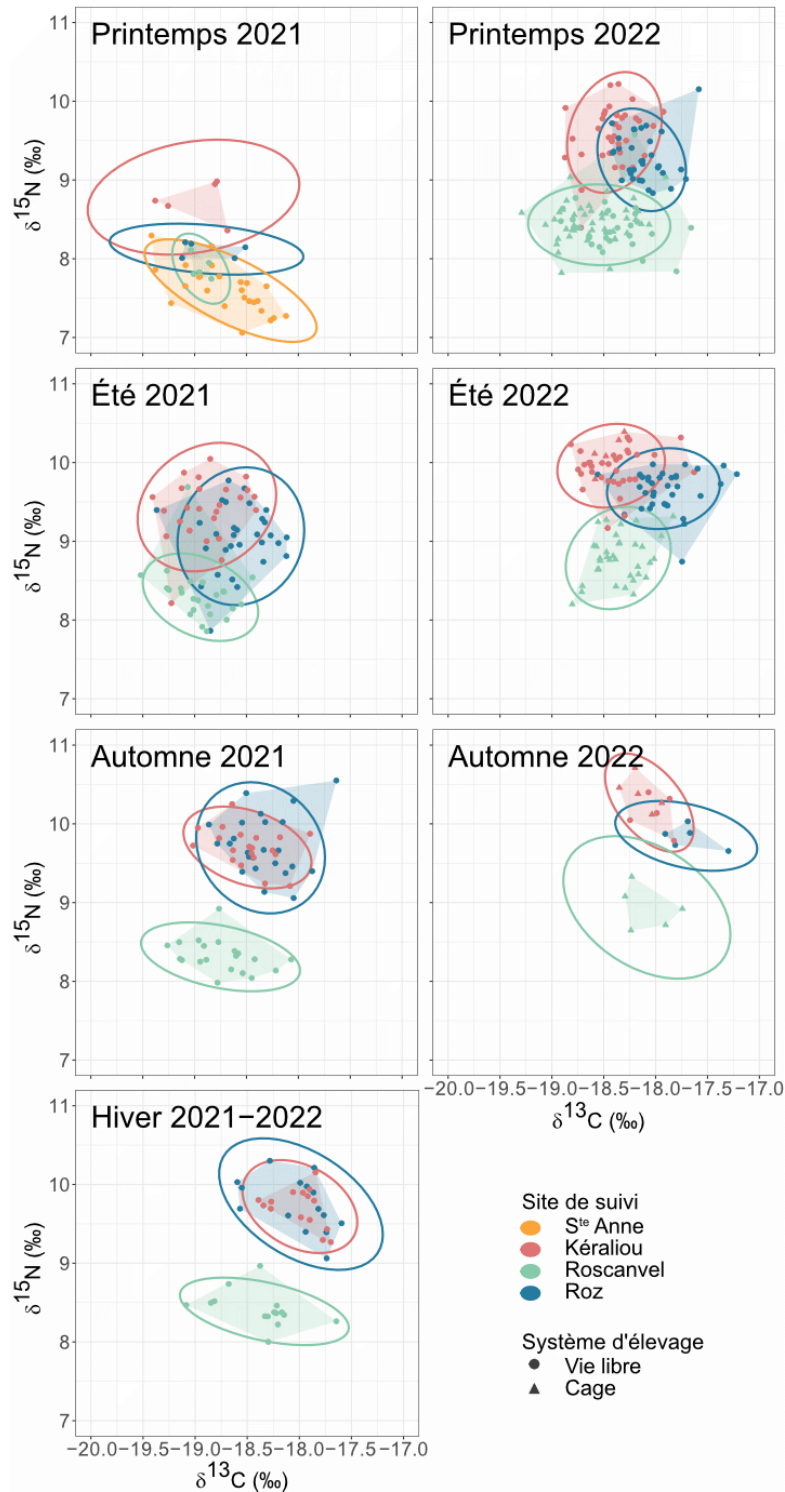
APPENDIX A

Composition phytoplanctonique de l'eau de fond (gris clair) et de surface (gris foncé) via l'analyse en cytométrie en flux sur les trois sites de suivi des pétoncles noir en Rade de Brest, entre Septembre 2021 et septembre 2022. Les analyses cytométriques ont été réalisées par le plateau technique CYTOMER du LEMAR (IUEM, UBO), sur un cytomètre en flux FacsVerse.



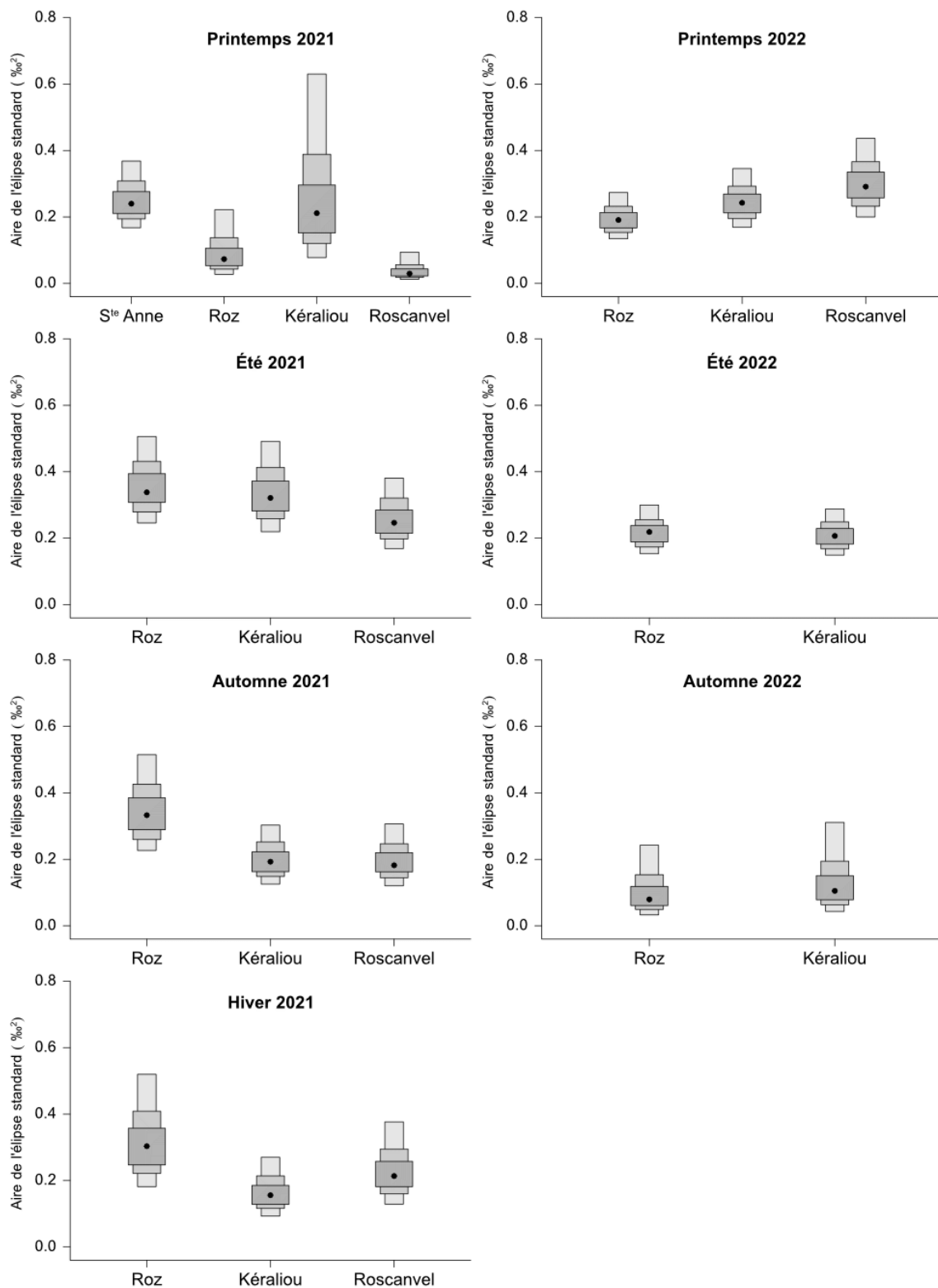
APPENDIX B

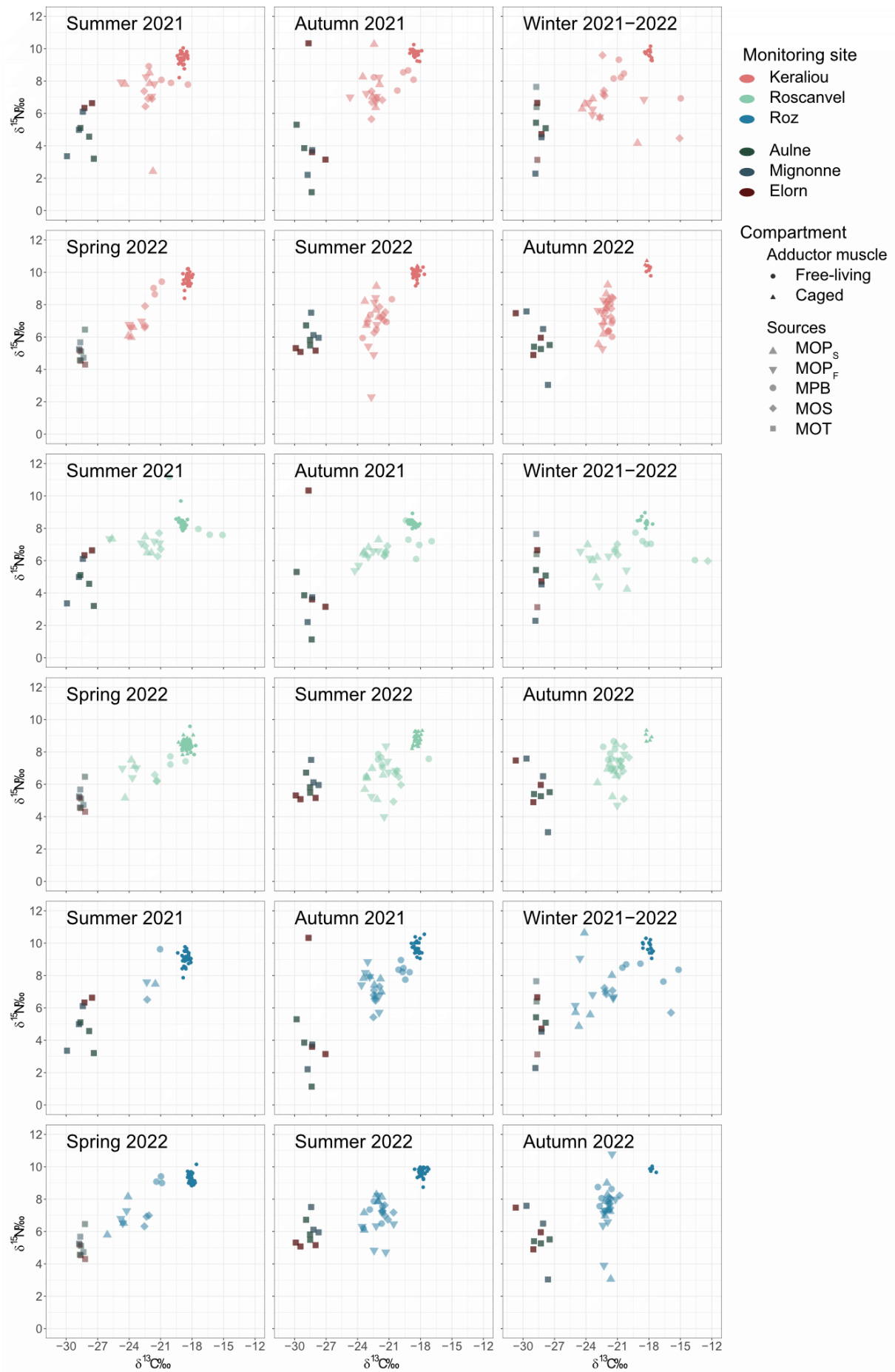
Niches isotopiques du pétoncle noir en Rade de Brest par saison, et par site de suivi. Les enveloppes convexes des niches sont représentées par les aires colorées, et les ellipses associées en trait continu, comprenant 95 % de chaque distribution. Chaque individu analysé est représenté par un point (individus en vie libre) ou un triangle (individus en cage). Les informations issues du site de S^{te} Anne sont représentées en orange, de Kéraliou en rouge, de Roscanvel en vert, et du Roz en bleu.



APPENDIX C

Diagramme de densité des estimations de l'aire de l'ellipse standard ($\%o^2$) des individus en vie libre issus des quatre sites de suivi pour chaque saison. Le point central indique le mode de l'estimation, et les boîtes des intervalles de crédibilité à 50, 75 et 90 %. Les individus ayant grandi en vie libre ou en cage sont ici regroupés.





6 DISCUSSION GÉNÉRALE

6.1 UN NOUVEAU SOCLE DE CONNAISSANCES SUR L'ÉCOLOGIE ET LA BIOLOGIE DE *M. VARIA* : ENVISAGER UNE RÉ-EXPLOITATION ?

Au cours de ce travail, les capacités de croissance en taille du pétoncle noir, en lien avec son état physiologique ont été largement étudiées. Apporter des informations sur ses compétences de croissance est essentiel en se replaçant dans un contexte d'exploitation de stock de coquillages. En effet, les politiques de gestion des ressources pour ces espèces s'appuient en grande partie sur des limitations en tailles (plus grande hauteur de coquille chez les pectinidés) afin de garantir le maintien de gisements en bonne santé. Cependant, l'atteinte d'une taille donnée ne garantit pas que les individus soient en bon état physiologique, et donc un stock de qualité et durable. En particulier, la capacité de reproduction des individus au sein d'une population est un élément clé du maintien d'un stock dynamique de coquillages.

6.1.1 UNE CROISSANCE FAIBLE EN RADE DE BREST

En Rade de Brest, la croissance actuelle de *M. varia* semble plus lente et/ou plus limitée qu'il y a une quarantaine d'année (Shafee, 1980 ; Dao et Caisey, 1992), et que dans d'autres zones géographiques où elle a été étudiée (Bodoy et al., 1990 ; Cancelo et al., 1992 ; Burnell, 1995 ; Rathman et al., 2017 ; Prato et al., 2020 ; Zorita et al., 2023). Au bout de trois ans dans des conditions naturelles, la croissance ralentit de manière importante, n'atteignant pas, ou difficilement, la taille commerciale de 4 cm. Les causes de ces différences ne sont pas aujourd'hui clairement établies. Un changement dans la quantité et/ou de la qualité de la nourriture, une augmentation des stress environnementaux pourraient avoir un impact sur les tailles observées. L'état physiologique des organismes (pouvant être quantifié grossièrement par relation entre la masse d'un individu et sa taille) semble cependant indiquer une meilleure condition des individus à croissance lente par rapport à ceux présentant une croissance rapide, considérant la hauteur de coquille.

Les pectinidés, organismes ectothermes, sont fortement influencés par la température de leur milieu. Plus précisément, une élévation de la température de l'eau provoque rapidement un ralentissement de leur croissance (Heilmayer et al., 2004). Il a également été mis en évidence chez *Pecten maximus*, le long d'un gradient latitudinal en Europe, que les populations nordiques avaient tendance à présenter une croissance journalière plus importante que celles situées plus au sud (Chauvaud et al., 1998). Les auteurs ont notamment mis en cause les températures plus basses dans les hautes latitudes, liées à un taux de croissance journalier plus important comparé aux zones plus au sud. Dans un scénario de réchauffement climatique, les populations plus au sud de l'aire de répartition tendraient ainsi vers une diminution de la croissance. Les différences de croissance observées en Rade de Brest chez *M. varia* depuis les années 80 (Shafee, 1980 ; Dao et Caisey, 1992) pourraient

donc aussi être liées à des forçages thermiques (Chap. 1), et pourraient être prise en compte dans l'établissement d'une réglementation spatialisée.

6.1.2 UNE REPRODUCTION COMPLEXE

L'étude *in-situ* de la reproduction de l'espèce dans la Rade de Brest a montré des similarités avec d'autres études (Dalmon, 1935 ; Lubet, 1959 ; Reddiah, 1962 ; Shafee et Lucas, 1980 ; Perodou et Latrouite, 1981 ; Dao et al., 1985 ; Burnell, 1991 ; Dao et Caisey, 1992 ; Iglesias et al., 2012). A partir de février, la gamétogénèse est initiée grâce à l'énergie stockée par l'organisme lors de la saison de reproduction précédente. La maturation gonadique est importante entre mars et mai selon les conditions environnementales du milieu (température, disponibilité trophique), et les pontes s'étalent d'avril à septembre, pouvant être synchrones, asynchrones, totales ou partielles. Les seuils de déclenchement des pontes ont également été questionnés. L'impact de la température sur la date de première ponte annuelle semble être un de facteurs déterminants, et a déjà été mis en avant dans la littérature (Iglesias et al., 2012 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lucas, 1965). Cependant, la température de déclenchement d'environ 13,5 °C observée en rade de Brest est plus faible que dans les études citées précédemment, qui font plutôt état d'une température proche de 16 °C. Ainsi, la conjonction d'un seuil de température minimal, et d'une augmentation rapide de température, comme proposé par Burnell (1983), pourrait être une des pistes à investiguer, via des expériences en milieu contrôlé ou via l'utilisation du modèle DEB développé pour *M. varia*, afin d'améliorer les connaissances sur le déterminisme de la reproduction. De même, l'implication de signaux biochimiques entre individus, ainsi que les facteurs limitant la saison de ponte à la fin septembre pourraient être également étudiés.

Un des résultats importants de cette étude reste cependant l'impact de la limitation en nourriture sur les capacités de reproduction, via (1) les observations réalisées dans les cages, dont nous avons vu qu'elles limitent la disponibilité en nourriture, et (2) les hypothèses émises sur l'impact d'un amaigrissement prolongé sur la disponibilité d'énergie endogène pour initier la gamétogénèse. En effet, ces résultats laissent présager un impact négatif fort sur les capacités individuelles de reproduction en cas de limitation en nourriture importante dans le milieu. Les expérimentations ont permis de mettre en évidence un seuil proche du niveau d'amaigrissement observé aujourd'hui dans le bassin sud de la rade.

Cette étude a également permis d'apporter des informations concernant le déterminisme sexuel de l'espèce. Généralement décrite comme hermaphrodite successif de type protandre (Dalmon, 1935 ; Letaconnoux et Audouin, 1956 ; Lubet, 1959 ; Lucas, 1965 ; Perodou et Latrouite, 1981), nous avons pu mettre en évidence que le type sexuel à chaque événement de reproduction dépend en premier lieu de la structure en taille de la population. Les plus grands individus, en meilleur état physiologique, tendront vers une reproduction de type

femelle, alors que les plus petit, tendront vers une reproduction de type mâle. Cela permet d'expliquer pourquoi, dès la première reproduction, un sex-ratio à l'équilibre entre mâles et femelles est observé.

Nous avons également pu montrer que si *M. varia* est en capacité de se reproduire dès le printemps suivant sa naissance, il existe une taille limite en deçà de laquelle les individus ne se reproduisent pas. Les causes précises ne sont pas à ce stade clairement établies. La maturité sexuelle peut à cette taille ne pas être encore acquise. Ces individus pourraient également être en moins bon état physiologique (expliquant leur retard de croissance), et préserveraient ainsi leur énergie face à un risque de ne pas pouvoir mener une tentative de reproduction à son terme, qui pourrait de plus mettre l'individu dans état physiologique critique. Ainsi, leur chance de se reproduire dans de bonnes conditions pour une éventuelle saison future serait également optimisée, en épargnant leur énergie. Des implications peuvent en découler dans la structure de la population. A ces observations dans les conditions naturelles de la rade s'ajoutent celles réalisées dans les cages, milieu limitant manifestement l'état physiologique. En plus de phénomènes de retard de ponte par rapport aux individus en vie libre, le déséquilibre dans les sex-ratio (*i.e.* très grande dominance d'individus de type mâles) peuvent impacter la population. Ces questions de déterminisme sexuel pourraient donc présenter un grand intérêt pour mieux comprendre la biologie de l'espèce à l'échelle individuelle, et ses implications à l'échelle de la population. Des études en milieu contrôlé pourraient permettre d'y apporter des réponses.

6.1.3 ECOLOGIE TROPHIQUE

L'écologie trophique a été abordée dans ce travail via une approche intégrative, mêlant de l'observation *in-situ* (Chap. 1, 4), de l'expérimentation en milieu contrôlé (Chap. 2), et de la modélisation bioénergétique (Chap. 3). Nous avons pu mettre en évidence un régime alimentaire de type opportuniste, avec de possibles capacités de sélection au cours de l'absorption, en accord avec la littérature disponible pour cette espèce (Grall et al., 2006 ; Maloy et al., 2009 ; Marchais, 2014 ; Androuin, 2018). Son régime alimentaire repose sans doute en grande partie sur des cellules fraîche phytoplanctoniques, avec une probable alimentation sur d'autres sources, notamment le microphytobenthos se développant dans le biofilm de ses abris. Une période clé au début du printemps, d'avril à mai, a été mise en évidence concernant l'apport énergétique permettant d'expliquer la croissance observée des individus suivis en Rade de Brest. Ce très important apport énergétique sur une très courte période reflète probablement la disponibilité dans le milieu d'une ressource de particulièrement bonne qualité et/ou très facilement assimilable par l'organisme, ou de plusieurs sources complémentaires. Sur un de nos sites d'étude et pour les deux printemps du suivi, cette période correspond à des blooms très importants de *Cerataulina pelagica*, diatomée

phytoplanctonique. Chauvaud et al. (2001) se sont intéressés aux liens entre espèces ingérées et capacités de croissances chez un autre pectinidé proche de *M. varia*, la coquille Saint-Jacques *P. maximus*. Ils ont montré qu'en Rade de Brest, la croissance en hauteur de coquille était maximale chez *P. maximus* lors d'un bloom à *C. pelagica*, comparé aux autres espèces phytoplanctoniques (e.g. diatomées et dinoflagellés). De plus, la prise de nourriture de *P. maximus* (i.e. quantité de nourriture ingérée) était maximale également lors de blooms à *C. pelagica*. Chez *M. varia*, la capacité à modifier son taux d'ingestion, la capacité à sélectionner des cellules fraîches et nutritives, et une complémentarité possible d'autres sources nutritives pourraient permettre la très forte croissance observée en avril/mai, et le soutien de la maturation gonadique très importante à cette période. Dans la littérature, tous les auteurs ayant étudié le régime alimentaire de *M. varia* ont mis en évidence une contribution importante de diatomées (Maloy et al., 2009 ; Marchais, 2014 ; Androuin, 2018). Une grande importance de *C. pelagica* dans la nutrition de *M. varia*, semble donc tout à fait en accord avec ces observations.

Cependant, les années 2021 et 2022 ont été des années exceptionnelles concernant l'intensité des blooms printaniers à *Cerataulina*. En effet, les efflorescences observées ces deux années comptent parmi les quatre efflorescences les plus importantes en termes d'abondance de ces 25 dernières années sur le site de suivi de la flore de la Pointe du Château, proche du site du Roz (Sourisseau et al., 2024 ; Figure 6.1). Pouvoir suivre la croissance printanière et l'efficacité de la reproduction de *M. varia* lors d'années où les blooms printaniers sont dominés par d'autres espèces phytoplanctoniques, comme en 2019 ou en 2020 (Figure 6.1), permettrait de mieux appréhender le lien trophique entre *C. pelagica* et *M. varia*.

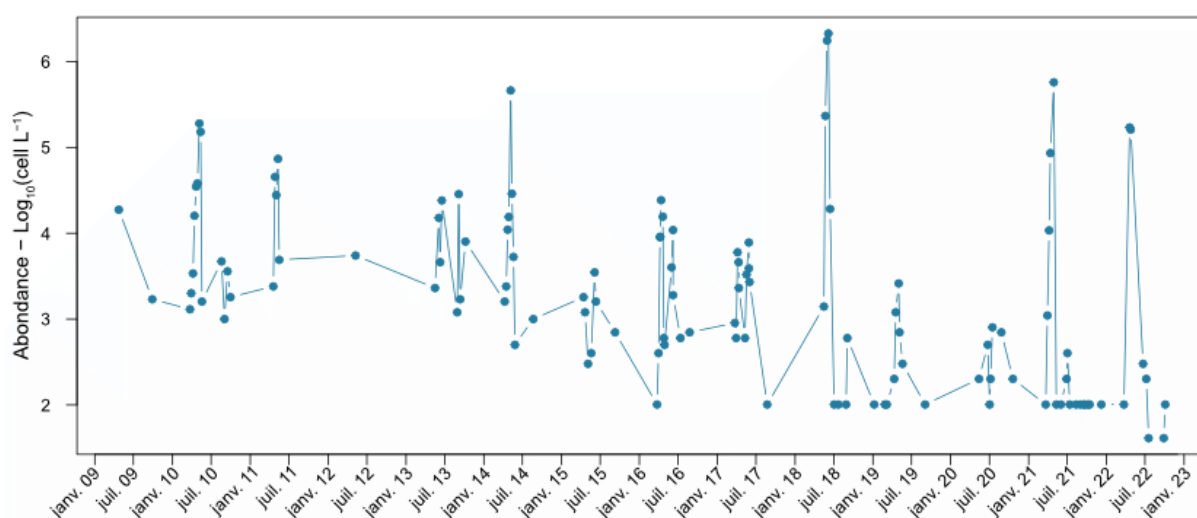


Figure 6.1 : Abondance de la diatomée phytoplanctonique *Cerataulina pelagica* ($\text{Log}_{10}(\text{Cell L}^{-1})$) dans la colonne d'eau en Rade de Brest, sur le site de la Pointe du Château, de 2009 à 2023. Les dénombrements ont été effectués en microscopie dans le cadre d'un suivi assuré par le laboratoire Pelagos (Ifremer/DYNECO) (Sourisseau et al., 2024).

En posant l'hypothèse d'une plus grande efficacité de nutrition de *M. varia* sur *C. pelagica* que sur d'autres espèces (e.g. augmentation de l'activité de filtration, meilleur taux de rétention, meilleure assimilation), comme observé chez *P. maximus* (Chauvaud et al., 2001), la présence non systématique de ces blooms en rade peut également interroger sur le maintien de populations productives au cours des années pauvres en *Cerataulina*. Nous avons montré qu'en Rade de Brest, l'amaigrissement hivernal (tant en perte en masse, qu'en utilisation des lipides dans la glande digestive) pouvait être sévère, et proche des seuils limites de survie face à une privation de nourriture prolongée. En sortie d'hiver, sans ces apports exogènes importants, une bonne reprise en masse et une reproduction efficace peuvent être limités, comme cela a été observé chez les individus placés en cages, avec un accès limité à la nourriture.

Grâce à la fréquence des échantillonnages et à l'aspect spatialisé de notre étude, une grande quantité d'informations concernant l'écologie trophique du pétoncle noir a pu être recueillies via notamment l'approche isotopique du carbone et de l'azote. L'analyse que nous avons pu en faire dans le cadre de cette thèse est prometteuse, et devra être poursuivie. En effet, de nombreux outils ont été récemment développés dans l'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote, pour limiter entre autres les difficultés liées aux questions de fractionnement isotopique et de temps d'intégration. Par exemple, l'utilisation des modèles de mélanges classique permet une bonne appréhension des régimes alimentaires de consommateurs (Dubois et al., 2007 ; Lefebvre et al., 2009 ; Parnell et al., 2010). Ils permettent généralement une bonne discrimination des sources de nourriture (Lefebvre et al., 2009 ; Dubois et al., 2014), mais est limité par le choix à priori de valeurs de fractionnement, de temps d'intégration, et de probabilités de contributions des sources au régime alimentaire de l'espèce considérée. De même, la croissance et l'état physiologique d'un organisme peuvent avoir un fort impact sur son signal isotopique. Il est donc envisagé à très court termes de parfaire cette étude, en s'orientant vers l'utilisation de modèles dynamiques, comme développé par Ballutaud et al. (2022), prenant également en compte la croissance des organismes étudiés.

Au-delà de l'analyse des résultats isotopiques acquis durant ce travail, leur couplage avec d'autres marqueurs trophiques, tels que les marqueurs lipidiques ou les marqueurs pigmentaires pourraient être envisagé. En effet, ces biomarqueurs peuvent apporter des informations complémentaires. Les marqueurs lipidiques, et plus précisément les acides gras dont ils sont composés, sont synthétisés uniquement par les producteurs primaires. Certains acides gras sont essentiels à la vie, et les organismes situés à des niveaux trophiques supérieurs sont donc contraint de les tirer de leur alimentation (Dalsgaard et al., 2003). Deux spécificités en font un bon indicateur trophique : certains sont synthétisés exclusivement par un ou plusieurs types de producteurs primaires, et leur incorporation dans les tissus des

consommateurs se fait sans modification majeure de leur structure biochimique (Dalsgaard et al., 2003 ; Dubois et al., 2014 ; Pernet et al., 2012). Les pigments photosynthétiques sont largement représentés chez les organismes autotrophes, leur permettant de capter l'énergie lumineuse et de la convertir en énergie utilisable par l'organisme pour effectuer ses fonctions métaboliques. Il existe de nombreux types de pigments photosynthétiques, également caractéristiques de certains groupes de producteurs primaires, permettant donc de les utiliser comme biomarqueurs trophiques (Brotas et Plante-Cuny, 2003 ; Roy et al., 2011). L'utilisation combinée de plusieurs de ces indicateurs a montré des résultats performants, permettant de mieux préciser les relations trophiques complexes entre consommateurs et sources trophiques (voir e.g. Pernet et al., 2012 ; Blanchet-Aurigny et al., 2015 ; Lavaud et al., 2018 ; Androuin et al., 2020). Une telle approche pourrait être envisagée par la suite pour aider à caractériser le régime alimentaire et la niche trophique de *M. varia*.

6.1.4 UNE APPROCHE INTÉGRATIVE

L'approche intégrative menée dans ce travail de thèse a été une des forces pour mieux comprendre l'écologie de *M. varia*. L'observation est le cœur et la base de toute étude en écologie, permettant la description des phénomènes et la collecte de données réelles dans le temps. Son couplage avec l'étude de l'impact de forçages environnementaux isolés via l'expérimentation en milieu contrôlé, et l'utilisation de la modélisation nous ont permis d'appréhender de nombreux aspects de l'écologie et de la biologie de *M. varia* sous des angles complémentaires. Observer et expérimenter a été essentiel pour construire le modèle de croissance individuel, qui, au-delà d'appliquer un outil (*i.e.* modèle DEB) déjà existant à une nouvelle problématique, nous a permis de définir les pistes à explorer. En effet, la modélisation permet de tester des hypothèses et de les confronter aux observations réalisées sur le terrain, en ouvrant de nouveaux questionnements, pouvant à leur tour être l'objet d'expérimentations, et sans doute redéfinir et améliorer les modalités d'observation.

En prolongeant cette stratégie, l'approche expérimentale pourrait nous apporter des informations sur le taux de filtration et la respiration, pour notamment mieux modéliser l'ingestion et l'assimilation. Grâce au modèle, nous pourrions alors tester d'avantage d'hypothèses concernant les capacités de nutrition de *M. varia*, comme les hypothèses d'hyperphagie, ou de qualité nutritive des particules consommées (Grangeré et al., 2010 ; Kooijman, 2010 ; Montalto et al., 2017 ; Menu et al., 2023). Les informations acquises dans l'approche *in-situ* sur la reproduction pourraient également être implémentées dans le modèle, notamment en développant un compartiment gonade en suivant la démarche de Bernard et al. (2011), déjà appliqué avec succès à *P. maximus* (Gourault et al., 2019a). En le couplant à de l'expérimentation en milieu contrôlé, il pourrait également permettre de tester des

hypothèses concernant le déterminisme de changement de sexe, et les seuils de déclenchement des pontes, informations importantes à l'échelle de la population.

6.2 CONCLUSION ET PERSPECTIVES

6.2.1 UN ENVIRONNEMENT COMPLEXE, DES STRESSEURS MULTIPLES

Durant ce travail de thèse, l'impact du stress nutritionnel sur les traits biologiques de *M. varia* a été un des forçages environnementaux les plus étudiés. De nombreuses approches ont été couplées : l'expérimentation *in-situ* dans des systèmes de cultures différents, l'observation sur différents sites d'étude, l'expérimentation en milieu contrôlé, et la modélisation. Cependant, de nombreuses autres pressions environnementales peuvent impacter les traits biologiques de l'espèce, et nécessiteraient d'être plus largement étudiés.

Par exemple, dans la zone intertidale, pendant la marée basse de printemps, les pétoncles noirs peuvent connaître des périodes d'exposition aérienne (~ 2 h). Outre la limitation de l'accès à la nourriture pendant cette période, ils doivent faire face à des conditions hypoxiques. Alors que l'impact cumulatif de la limitation de la nourriture et de la diminution de la disponibilité en oxygène dissous a été étudié pour d'autres bivalves (Aguirre-Velarde et al., 2018), l'impact unique de l'émersion (sans limitation de la nourriture) sur l'établissement de voies anaérobies chez le pétoncle noir a également été étudié (Ory et al., 2019). Le fait que *M. varia* recoure à la production d'énergie anaérobie après une période d'immersion de deux heures, en utilisant des voies anaérobies, implique que le glucose est la première source de carburant (Ory et al., 2019). La combinaison du stress nutritionnel (consommation de glycogène) et des voies anaérobies pourrait alors affaiblir les sous-populations intertidales.

6.2.2 LE STRESS THERMIQUE

Chez la plupart des ectothermes, l'activité métabolique est étroitement liée à la température du milieu. Il semble que cela se traduise chez les pectinidés par une efficacité de croissance qui diminue avec l'augmentation de la température dans son aire de répartition (Heilmayer et al., 2004). Les mécanismes physiologiques sous-jacents aux changements de taille corporelle des ectothermes face au réchauffement global peuvent avoir des implications dans un contexte écologique large à différents niveaux d'organisation, de l'individu à la communauté (Ohlberger, 2013). Nos observations concernant l'effet probablement négatif de la température au-delà de 20 °C dans le milieu naturel sur l'état physiologique et la reproduction de *M. varia*, nous poussent à nous questionner sur l'impact qu'aurait une augmentation même faible de la température estivale en rade. Établir les limites de tolérance thermique de l'espèce semble aujourd'hui primordial dans l'optique de redynamisation de la population de *M. varia*, espèce pouvant être présente en zones intertidales, et donc soumise à des amplitudes thermiques d'autant plus importantes (Ory et al., 2019). Chez de nombreuses

espèces de pectinidés, les approches expérimentales en milieu contrôlé ont permis d'accéder à ces informations, via l'analyse directe des traits biologiques et de la survie face à des températures variables (voir e.g. Jónasson et al., 2004), ou via l'utilisation d'indicateurs de stress métaboliques (voir e.g. Jiang et al., 2019). De telles informations pourraient également profiter à l'approche via la modélisation DEB, permettant d'apporter une meilleure correction des flux énergétiques en fonction de la température, grâce à une meilleure connaissance du lien entre température et métabolisme. Une démarche complémentaire serait d'utiliser le modèle développé dans ce travail, afin de tester des scénarios à partir de différents jeux de seuils de températures (*i.e.* seuils de tolérance maximaux et minimaux, et comportement au frontières), en les comparant à nos observations *in-situ*. Outre l'impact de températures trop élevées dans les saisons chaudes, cela nous apporterait des informations complémentaires sur les capacités hivernales de survie, dans un contexte d'élévation des températures et de conditions trophiques minimales.

6.2.3 LA PRÉSENCE DE PRÉDATEURS

La prédation par les étoiles de mer, poissons, poulpes, crustacés, peut impacter considérablement la population. Elle peut induire une mortalité directe importante (comme observé sur un de nos sites de suivis), voire induire indirectement un stress notable. En présence d'un prédateur, une des premières réactions de *M. varia*, consiste à se fermer, ce qui entraîne l'arrêt de toute activité d'alimentation (Forester, 1979). De plus, le comportement de fuite du pétoncle noir par la contraction du muscle adducteur augmente les besoins énergétiques (Forester, 1979 ; Le Pennec et al., 2001). Si cette demande supplémentaire entraîne un déséquilibre du budget énergétique (c'est-à-dire une consommation supérieure à l'apport alimentaire), l'animal subira un stress nutritionnel et son état physiologique se verra détérioré. En outre, ce pectinidé est capable de détacher son byssus pour échapper aux prédateurs (Forester, 1979). En plus de l'énergie dépensée pour s'échapper, il doit donc dépenser une énergie additionnelle pour sécréter et rattacher son byssus (Shafee et Conan, 1984). Indirectement, un individu qui connaît déjà une période de stress, comme une limitation trophique ou un stress thermique, sera moins en capacité de réagir rapidement à la pression des prédateurs, car le comportement de nage est très énergivore. Si les prédateurs sont nombreux, ils pourraient, à long terme, avoir un impact significatif sur les populations locales, à travers la prédation elle-même (*i.e.* mortalité directe), ou à travers ses conséquences métaboliques.

L'importance de l'impact de la prédation observée dans notre étude n'est cependant pas nécessairement représentative de la prédation dans des conditions naturelles. En effet, la densité extrême de pétoncles présents sur une superficie très restreinte (50 m²) a pu concentrer les prédateurs alentour (principalement les étoiles de mer), et augmenter de

manière conséquente la pression de prédation. Toutefois, l'évaluation des stocks de pétoncles noirs et de leurs prédateurs associés en Rade de Brest montre une forte densité d'étoiles de mer sur une grande partie de la rade (Projet MaSCoET, Figure 6.2). Leur densité est la plus abondante en centre rade, proche du site de suivi qui a subi le plus de mortalité, et leur présence devra être prise en compte dans l'optique de futurs réensemencements.

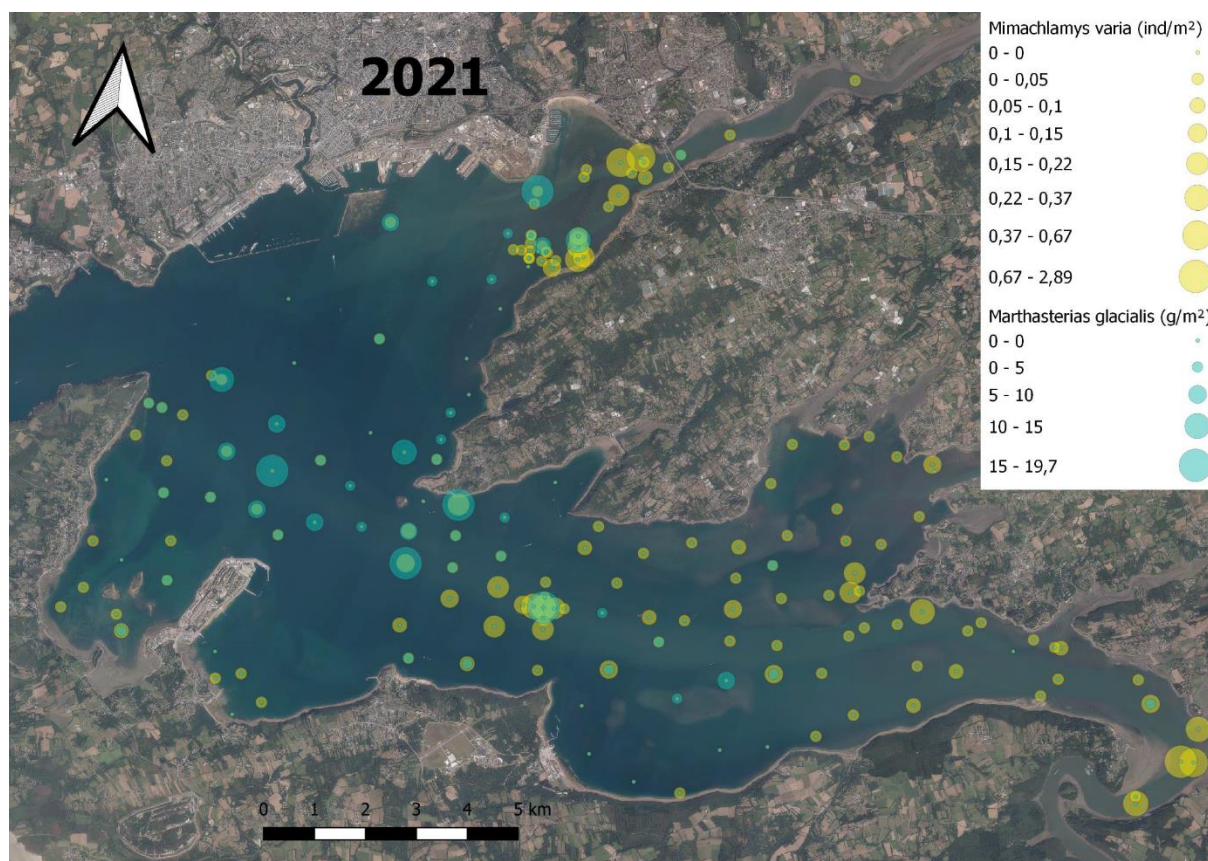


Figure 6.2 : Distribution de *Mimachlamys varia* et *Marthasterias glacialis* en Rade de Brest, en 2021 (Projet MaSCoET, d'après Lucas Pinsivy, UBO/IUEM/Lemar).

6.2.4 POLLUTION, TOXICITÉ ET MALADIE ?

Enfin, le milieu côtier est un environnement connu pour être soumis à de multiples pressions anthropiques, tels que des rejets issus de l'agriculture intensive, la présence d'agglomérations, ou d'activités industrielles. En Rade de Brest, les rejets liés aux activités humaines dont ceux de l'agriculture sont importants (Grall et Glémarec, 1997). On trouvera par exemple des contaminants émergents issus de produits pharmaceutiques, d'hygiène personnelle, ou des pesticides, pouvant être toxiques pour les organismes filtreurs (Di Poi et al., 2018). Les pollutions aux métaux lourds comme le plomb sont également importantes en Rade de Brest, notamment dans le bassin sud de la rade, sous influence de l'Aulne (Pouvreau et al., 2016). *M. varia* est connue pour être une espèce indicatrice de pollutions aux métaux lourds (voir e.g. Bustamante et al., 2002 ; Miramand, 2005), mais l'accumulation de ces

éléments dans ses tissus pourrait créer un stress oxydatif important, et délétère pour l'organisme (Breitwieser et al., 2016, 2018).

La toxicité engendrée par certaines micro-algues peut également induire un stress important chez les pectinidés. Chez *P. maximus* par exemple, les blooms toxiques à *Gymnodinium* cf. *nagasakiense* ont été identifiés comme responsables de périodes de ralentissement de croissance (Chauvaud et al., 1998), malgré une régulation de la croissance connue pour être principalement due à la température et la salinité de l'eau de fond, plutôt que par la nourriture.

L'ensemble de ces stressseurs pourrait donc également être pris en compte pour expliquer les dynamiques de croissance observée en Rade de Brest chez *M. varia*, mais également pour envisager un maintien à long terme d'une population en bonne santé.

6.2.5 DE L'INDIVIDU À LA POPULATION

SPATIALISATION DES COMPÉTENCES BIOLOGIQUES DE *M. VARIA*

Les compétences biologiques et écologiques de *M. varia* en Rade de Brest acquises tout au long de ce travail sont importantes à elles seules, mais doivent être replacées dans un contexte plus large. A l'issue de ce travail, une étape clé dans la démarche visant à mettre en place des outils de gestion des stocks de *M. varia* sera d'identifier les zones présentant des caractéristiques environnementales propices à la croissance de l'espèce. Afin de répondre au mieux à cette question, le couplage de modèles d'écosystèmes 3D (e.g. ECO-MARS3D, CROCO), au modèle de croissance individuelle développé dans le cadre de cette thèse est d'ores et déjà envisagé. En effet, de tels couplages ont déjà été réalisés avec succès pour répondre à des questions de croissance et/ou de distribution d'espèces d'autre bivalves, comme l'huître (Cugier et al., 2022), la moule (Guyondet et al., 2015 ; Lavaud et al., 2020), ou la coquille Saint-Jacques (Le Goff et al., 2017), et permettra de définir des zones d'intérêt stratégique dans une optique de reconquête du milieu par *M. varia*.

DE L'ÉCHELLE DE L'INDIVIDU À L'ÉCHELLE DE LA POPULATION

Comprendre les traits biologiques d'une espèce en lien avec son environnement à l'échelle individuelle est essentiel pour pouvoir définir les conditions optimales pour qu'un organisme assure ses fonctions biologiques. Cependant, s'intéresser à des stratégies de redynamisation de stocks et d'exploitation durable d'une ressource, implique un changement d'échelle, de l'individu à la population. La prise en compte de la croissance, de l'état physiologique, des capacités de reproduction, et des risques de mortalité doit se faire à travers une vision interconnectée entre individus. La modélisation peut nous permettre d'accéder à l'échelle de la population à partir du modèle DEB développé ici pour *M. varia*. En effet, le couplage de modèles de type DEB avec des modèles de dynamique de population structuré

en classes d'âge (Le Goff et al., 2017) ou individu centré comme les développements DEB-IBM (Individual based model ; Martin et al., 2013) ont été largement appliqués, notamment à des bivalves (Bacher et Gangnery, 2006 ; Le Goff et al., 2017). Les capacités prédictives de ces approches pourraient alors être exploitées, pour étudier la faisabilité du maintien d'un stock en bonne santé à travers différents scénarios d'évolution de l'environnement de la Rade de Brest, notamment dans le contexte du dérèglement climatique actuel (Thomas et al., 2016; Gourault et al., 2019b; Lavaud et al., 2021).

MAINTENIR UNE POPULATION DYNAMIQUE, RESTAURER SON ENVIRONNEMENT

Certains aspects, tels que la fertilité ou les capacités actuelles de recrutement dans le milieu naturel sont essentiels pour étudier le maintien d'une population à long termes, et n'ont pas été abordés dans cette étude. Les dernières études menées en 2020 sur le succès de recrutement des jeunes *M. varia* en rade ont montré une chute importante dans le nombre de recrues (Le Grill, 2020). La chute de la population de *M. varia*, et donc du nombre de géniteur, ainsi que la présence de prédateur ont été mises en cause, mais également la raréfaction des supports de fixations des jeunes recrues. Dans cette étude, l'auteur a montré que leur support préférentiel était la coquille d'huître, et plus spécifiquement d'huître plate, *Ostrea edulis* (Linnaeus, 1759). La coquille de cette espèce est également un des abri les plus appréciés par *M. varia* durant l'ensemble de son cycle de vie après fixation (Figure 6.3, A), lui prodiguant une protection efficace contre les prédateurs (Pouvreau et al., 2016). Cependant, unique huître native des côtes européennes, *O. edulis* a été fortement exploitée depuis le XIX^e siècle, et est désormais menacée de disparition à l'aube du XXI^e (Pouvreau et al., 2021).

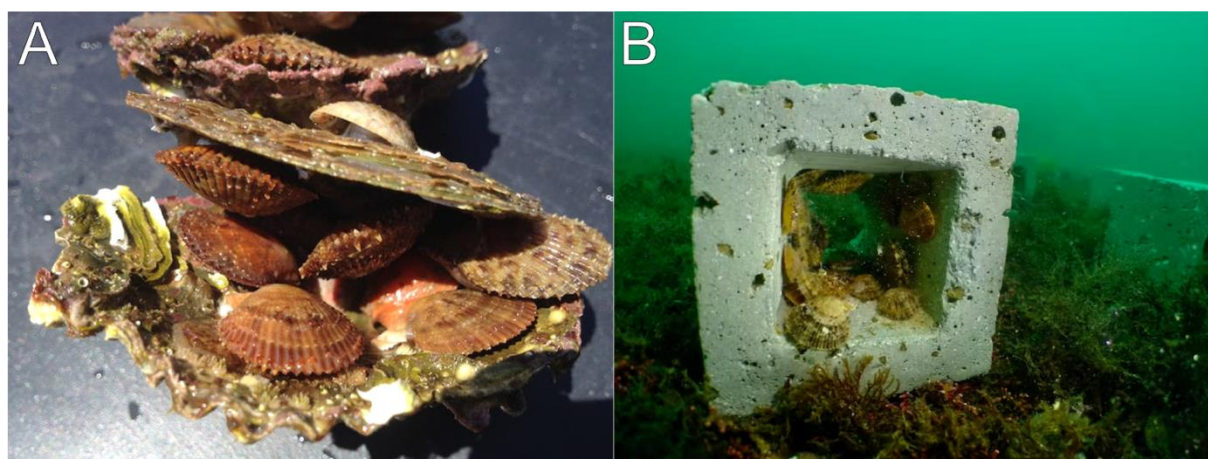


Figure 6.3 : Attractions naturelles (huître plate *Ostrea edulis*, @Stéphane Pouvreau/Ifremer ; A) et artificielles (Écoblocs, projet MaSCoET @Matthias Huber/Ifremer ; B) pour la fixation de *M. varia* et sa protection contre les prédateurs.

La mise en place d'outils de recrutement artificiel via le déploiement de collecteurs a été réalisé avec succès pour *M. varia* depuis les années 30 (Dao et al., 1985 ; Burnell, 1991 ; Dao et Caisey, 1992 ; Le Grill, 2020 ; Zorita et al., 2023), et l'utilisation de systèmes de

grossissements clos, est actuellement étudié dans de nombreux pays pour développer l'exploitation de l'espèce à travers l'aquaculture (e.g. en Coratie : Cancelo et al., 1992 ; en Espagne : Antolović et Antolović, 2012, Iglesias et al., 2012, Zorita et al., 2023). Cependant, œuvrer pour une restauration de son environnement, via notamment la restauration des récifs d'huître plate présents historiquement en Rade de Brest, pourrait représenter une démarche vertueuse pour maintenir un stock dynamique, et permettre une exploitation durable. Des projets s'intégrant dans cette démarche ont déjà été menés et sont toujours à l'étude, comme le projet FOREVER (<https://www-ium.univ-brest.fr/lemar/projets-scientifiques/forever/>), qui de 2017 à 2020 s'est intéressé à l'état écologique et la santé des dernières populations d'*O. edulis* présentes en Bretagne et a abordé les aspects de la restauration écologique de l'espèce (Pouvreau et al., 2021), de même que le projet REEFORST (<https://www-ium.univ-brest.fr/lemar/projets-scientifiques/reeforst/>), initié en 2022, sur la même thématique.

Pour une pêche durable à *M. varia*, le soutien au moins dans un premier temps des populations naturelles par des naissains produits en écloserie semble donc nécessaire, mais devra s'accompagner de la restauration d'une partie de son habitat. Cette restauration, via à minima un enrichissement de supports de fixation naturels (semis de coquilles vides ; Figure 6.3, A), ou artificiels (Figure 6.3, B) devra s'accompagner d'une réflexion sur les techniques de pêche employées. L'utilisation de la drague nécessitera un entretien important de l'abondance et de la qualité des supports, et ces pêcheries ne peuvent s'effectuer à proximité immédiates de récifs d'huîtres. De plus, l'impact sur les individus de petite taille (*i.e.* issus de cohortes plus jeunes, ou à croissance plus lente) de ces outils peut être négatif et important, via le stress engendré par l'immersion et l'arrachage des supports, malgré une remise à l'eau. Une rotation des sites exploités avec des périodes de jachère sur le modèle de la pêche à la coquille Saint-Jacques en Baie de Seine (Foucher et al., 2010 ; Foucher et Varenne, 2021) semble peu réaliste, du fait de l'espace limité en Rade de Brest, et de la multitude d'activités qui y prennent place (Projet Historade, <https://historade.fr/>). Le développement d'autres techniques de pêche, comme la pêche professionnelle en plongée, pourraient représenter des alternatives durables, d'un point de vue de la ressource et de son environnement. Elle est aujourd'hui pratiquée en Rance et au large de Saint-Malo pour plusieurs coquillages dont la coquille Saint-Jacques, et permet à la fois un impact minime sur l'espèce ciblée (prélèvement à la main sans dérangement des individus ne faisant pas la taille commerciale), ainsi que sur son écosystème (COEUR Émeraude – Projet de Parc naturel régional Vallée de la Ranche et Côte d'Émeraude, <https://pnr-rance-emmaude.fr/peche-en-plongee-professionnelle/>). Au vu des variabilités de taille inter-individuelle, et du temps nécessaire pour atteindre la taille commerciale, ce faible dérangement des individus de petite taille apparaît particulièrement intéressant. Ce type de pêche permettrait également de cibler des individus fixés sur des

supports non accessibles à la drague, comme des anfractuosités rocheuses ou des récifs de coquillages morts. En Rance et sur la côte d'Émeraude, cette activité de pêche concerne 7 navires professionnels, et pourrait représenter une réelle alternative pour la pêche au pétoncle noir en Rade de Brest, à travers des pratiques durables et responsables.

7 BIBLIOGRAPHIE

- Abbott, K.C., Dwyer, G., 2007. Food Limitation and Insect Outbreaks: Complex Dynamics in Plant-Herbivore Models. *Journal of Animal Ecology* 76, 1004–1014. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01263.x>
- Aguirre-Velarde, A., Jean, F., Thouzeau, G., Flye-Sainte-Marie, J., 2018. Feeding behaviour and growth of the Peruvian scallop (*Argopecten purpuratus*) under daily cyclic hypoxia conditions. *Journal of Sea Research* 131. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.11.001>
- Aguirre-Velarde, A., Pecquerie, L., Jean, F., Thouzeau, G., Flye-Sainte-Marie, J., 2019. Predicting the energy budget of the scallop *Argopecten purpuratus* in an oxygen-limiting environment. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 254–261. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.09.011>
- Alban, F., Boncoeur, J., 2008. Sea Ranching in the Bay of Brest (France) : Technical Change and Institutional Adaptation of a Scallop Fishery, in: Townsend, R., Shotton (Eds), R. (Eds.), *Case Studies in Fisheries Self-Governance*, FAO Fisheries Technical Papers N° 504, Rome. FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS, pp. 41–52.
- Alf, A., Brenzinger, B., Haszprunar, G., Schrödl, M., Schwabe, E., 2020. *A Guide to Marine Molluscs of Europe* ConchBooks. ConchBooks.
- Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Gouletquer, P., Pouvreau, S., 2011. A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster *Crassostrea gigas* in six Atlantic ecosystems. *Journal of Sea Research* 66, 340–348. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.008>
- Amar, A., Redpath, S., Thirgood, S., 2003. Evidence for food limitation in the declining hen harrier population on the Orkney Islands, Scotland. *Biological Conservation* 111, 377–384. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00306-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00306-3)
- AmP, 2023. Add-my-Pet collection, online database of DEB parameters, implied properties and referenced underlying data. [WWW Document]. URL <http://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/addmypet/>
- Amzil, Z., Fresnel, J., Le Gal, D., Billard, C., 2001. Domoic acid accumulation in French shellfish in relation to toxic species of *Pseudo-nitzschia multiseries* and *P. pseudodelicatissima*. *Toxicon* 39, 1245–1251. [https://doi.org/10.1016/S0041-0101\(01\)00096-4](https://doi.org/10.1016/S0041-0101(01)00096-4)
- Androuin, T., 2018. *Ecologie trophique de l'espèce ingénieur *Crepidula fornicata* et implications pour le fonctionnement de son habitat* (phdthesis). Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Androuin, T., Dubois, S.F., Hubas, C., Lefebvre, G., Le Grand, F., Schaal, G., Carlier, A., 2020. Trophic niche of the invasive gregarious species *Crepidula fornicata*, in relation to ontogenic changes (preprint). *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2020.07.30.229021>
- Antolović, M., Antolović, N., 2012. Biological and ecological characteristics of variegated scallop *Chlamys varial* (Linnaeus, 1758.) – as the basis for farming. *Croatian Journal of Fisheries* 70, 31–40.
- Bacher, C., Gangnery, A., 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. *Journal of Sea Research, Dynamic Energy Budgets in Bivalves* 56, 140–155. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.004>
- Bajjouk, T., Hamdi, A., Chevalier, C., Cordier, C., Grall, J., Carlier, A., Caisey, X., Gaffet, J.-D., Blanchet-Aurigny, A., Segeat, B., 2023. Carte de synthèse des habitats benthiques côtiers des sites Natura 2000 de la Rade de Brest (FR5300046), estuaire de l'Aulne et du site Rivière Elorn (FR5300024). <https://doi.org/10.12770/ad448666-eff5-4224-9728-23ee9d23f269>
- Ballutaud, M., Travers-Trolet, M., Marchal, P., Dubois, S.F., Giraldo, C., Parnell, A.C., Nuche-Pascual, M.T., Lefebvre, S., 2022. Inferences to estimate consumer's diet using stable isotopes: Insights from a dynamic mixing model. *PLOS ONE* 17, e0263454. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0263454>

- Barber, B.J., Blake, N.J., 1981. Energy storage and utilization in relation to gametogenesis in *Argopecten irradians concentricus* (say). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 52, 121–134. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(81\)90031-9](https://doi.org/10.1016/0022-0981(81)90031-9)
- Baron, J., 1988. Détermination de l'aptitude à l'élevage d'une espèce candidate à l'aquaculture : le pétoncle *Chlamys varia*.
- Bates, S.S., Bird, C.J., Freitas, A.S.W. de, Foxall, R., Gilgan, M., Hanic, L.A., Johnson, G.R., McCulloch, A.W., Odense, P., Pocklington, R., Quilliam, M.A., Sim, P.G., Smith, J.C., Rao, D.V.S., Todd, E.C.D., Walter, J.A., Wright, J.L.C., 1989. Pennate Diatom *Nitzschia pungens* as the Primary Source of Domoic Acid, a Toxin in Shellfish from Eastern Prince Edward Island, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46, 1203–1215. <https://doi.org/10.1139/f89-156>
- Bates, S.S., Hubbard, K.A., Lundholm, N., Montresor, M., Leaw, C.P., 2018. Pseudo-nitzschia, *Nitzschia*, and domoic acid: New research since 2011. *Harmful Algae, Domoic acid 30 years on* 79, 3–43. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2018.06.001>
- Bayne, B.L., 2004. Phenotypic Flexibility and Physiological Tradeoffs in the Feeding and Growth of Marine Bivalve Molluscs1. *Integrative and Comparative Biology* 44, 425–432. <https://doi.org/10.1093/icb/44.6.425>
- Bayne, B.L., 1976. Aspect of reproduction in bivalve molluscs, in: Wiley, M. (Ed.), *Estuarine Processes*. Academic Press, pp. 432–448. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-751801-5.50043-5>
- 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, 1–22. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(87\)90017-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(87)90017-7)
- Bayne, B.L., Scullard, C., 1977. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (*Bivalvia*: *Mollusca*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 57, 355–369. <https://doi.org/10.1017/S0025315400021809>
- Belin, C., Soudant, D., Amzil, Z., 2021. Three decades of data on phytoplankton and phycotoxins on the French coast: Lessons from REPHY and REPHYTOX. *Harmful Algae, Global Harmful Algal Bloom Status Reporting* 102, 101733. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2019.101733>
- Beninger, P. G., Auffret, M., Le Pennec, M., 1990. Peribuccal organs of *Placopecten magellanicus* and *Chlamys varia* (*Mollusca*: *Bivalvia*): Structure, ultrastructure and implications for feeding I The labial palps. *Mar. Biol.* 107, 215–223. <https://doi.org/10.1007/BF01319820>
- Beninger, P.G., Le Pennec, M., 2016. Scallop Structure and Function, in: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, pp. 85–159. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62710-0.00003-1>
- Beninger, Peter G., Pennec, M.L., Auffret, M., 1990. Peribuccal organs of *Placopecten magellanicus* and *Chlamys varia* (*Mollusca*: *Bivalvia*): Structure, ultrastructure and implications for feeding II The lips. *Marine Biology* 107, 225–233. <https://doi.org/10.1007/bf01319821>
- 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, The AquaDEB project (phase II): what we've learned from applying the Dynamic Energy Budget theory on aquatic organisms* 66, 349–360. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.07.009>
- Beukema, J.J., Bruin, W. de, 1979. Calorific values of the soft parts of the tellinid bivalve *Macoma balthica* (L.) as determined by two methods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37, 19–30. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90023-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90023-6)
- Blanchet-Aurigny, A., Dubois, S.F., Quéré, C., Guillou, M., Pernet, F., 2015. Trophic niche of two co-occurring ophiuroid species in impacted coastal systems, derived from fatty acid and stable isotope analyses. *Marine Ecology Progress Series* 525, 127–141. <https://doi.org/10.3354/meps11169>

- Blanco, J., Acosta, C.P., Bermúdez de la Puente, M., Salgado, C., 2002. Depuration and anatomical distribution of the amnesic shellfish poisoning (ASP) toxin domoic acid in the king scallop *Pecten maximus*. *Aquatic Toxicology* 60, 111–121. [https://doi.org/10.1016/S0166-445X\(01\)00274-0](https://doi.org/10.1016/S0166-445X(01)00274-0)
- Blanco, J., Cano, J., Mariño, M. del C., Campos, M.J., 2006. Effect of phytoplankton containing paralytic shellfish and amnesic shellfish toxins on the culture of the king scallop *Pecten maximus* in Málaga (SE Spain). *Aquatic Living Resources* 19, 267–273. <https://doi.org/10.1051/alr:2006027>
- Bodin, N., Le Loc'h, F., Hily, C., 2007. Effect of lipid removal on carbon and nitrogen stable isotope ratios in crustacean tissues. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 341, 168–175. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.008>
- Bodoy, A., Garnier, J., Heurtebise, S., 1990. L'élevage hivernal du pétoncle noir *Chlamys varia* sur les côtes de Charente-Maritime. Résultats préliminaires en claire et en mer ouverte.
- Boecklen, W.J., Yarnes, C.T., Cook, B.A., James, A.C., 2011. On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42, 411–440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>
- Bostock, J., Lane, A., Hough, C., Yamamoto, K., 2016. An assessment of the economic contribution of EU aquaculture production and the influence of policies for its sustainable development. *Aquacult Int* 24, 699–733. <https://doi.org/10.1007/s10499-016-9992-1>
- Bourlès, Y., Alunno-Bruscia, M., Pouvreau, S., Tollu, G., Leguay, D., Arnaud, C., Gouletquer, P., Kooijman, S.A.L.M., 2009. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. *Journal of Sea Research, Metabolic organization: 30 years of DEB applications and developments* 62, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.03.002>
- Bourne, N.F., 2000. The potential for scallop culture – the next millenium. *Aquaculture International* 8, 113–122. <https://doi.org/10.1023/A:1009212226803>
- Breitwieser, M., Barbarin, M., Plumejeaud-Perreau, C., Dubillot, E., Guyot, T., Huet, V., Churlaud, C., Coulombier, T., Brenon, I., Fichet, D., Imbert, N., Thomas, H., 2020. Biomonitoring of *Mimachlamys varia* transplanted to areas impacted by human activities (La Rochelle Marina, France). *Chemosphere* 243, 125199. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2019.125199>
- Breitwieser, M., Vigneau, E., Viricel, A., Becquet, V., Lacroix, C., Erb, M., Huet, V., Churlaud, C., Le Floch, S., Guillot, B., Graber, M., Thomas, H., 2018. What is the relationship between the bioaccumulation of chemical contaminants in the variegated scallop *Mimachlamys varia* and its health status? A study carried out on the French Atlantic coast using the Path ComDim model. *Science of The Total Environment* 640–641, 662–670. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.317>
- Breitwieser, M.-P., Viricel, A., Graber, M., Murillo, L., Becquet, V., Churlaud, C., Fruitier-Arnaudin, I., Huet, V., Lacroix, C., Pante, E., Le FLOCH, S., Thomas-Guyon, H., 2016. Short-Term and Long-Term Biological Effects of Chronic Chemical Contamination on Natural Populations of a Marine Bivalve. *Plosone* 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150184>
- Brotas, V., Plante-Cuny, M.-R., 2003. The use of HPLC pigment analysis to study microphytobenthos communities. *Acta Oecologica* 24, S109–S115. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(03\)00013-4](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(03)00013-4)
- Browne, T., Lalas, C., Mattern, T., van Heezik, Y., 2011. Chick starvation in yellow-eyed penguins: Evidence for poor diet quality and selective provisioning of chicks from conventional diet analysis and stable isotopes. *Austral Ecology* 36, 99–108. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02125.x>
- Brzezinski, M.A., 1985. The Si:C:N ratio of marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology* 21, 347–357. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1985.00347.x>

- Burnell, G.M., 1995. Age-related protandry in the scallop *Chlamys varia* (L.) on the west coast of Ireland (report). ICES MSS Vol.199 - Shellfish life histories and shellfishery models. <https://doi.org/10.17895/ices.pub.19271363.v1>
- Burnell, G.M., 1991. Annual variations in the spawning and settlement of the scallop *Chlamys varia* (L.) on the west coast of Ireland. An international compendium of scallop biology and culture 47–66.
- Burnell, G.M., 1983. Growth and reproduction of the scallop, *Chlamys varia* (L.), on the west coast of Ireland.
- Bustamante, P., Germain, P., Leclerc, G., Miramand, P., 2002. Concentration and distribution of ²¹⁰Po in the tissues of the scallop *Chlamys varia* and the mussel *Mytilus edulis* from the coasts of Charente-Maritime (France). Marine Pollution Bulletin 44, 997–1002. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(02\)00135-2](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00135-2)
- Cancelo, M., Guerra, A., Fernandez, A., Gabin, C., Fernandez, J., 1992. *Chlamys varia*, L.: Raft culture from nursery to commercial size in Galicia (N.W. of Spain). Presented at the Les Mollusques Marins: Biologie et Aquaculture, Brest (France), 9 Nov 1990.
- Cano, J., Campos Suñol, M.J., López, F.J., Saavedra, M., 2005. Utilización de distintos sistemas de engorde en el cultivo de vieira *Pecten maximus* (L., 1758), zamburiña *Mimachlamys varia* (L., 1758) y volandeira *Aequipecten opercularis* (L., 1758) en Andalucía (España). Boletín. Instituto Español de Oceanografía 21, 283–292.
- Castellini, M.A., Rea, L.D., 1992. The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experientia* 48, 575–582. <https://doi.org/10.1007/BF01920242>
- Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., 2009. Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology* 46, 443–453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Cépralmar, 2013. Approche prospective du marché du pétoncle noir (*Chlamys varia*) de culture marine en Languedoc-Roussillon. Languedoc Roussillon.
- Chase, R., McMahon, R.F., 1995. Effects of Starvation at Different Temperatures on Dry Tissue and Dry Shell Weights in the Zebra Mussel, *Dreissena Polymorpha* (Pallas). U.S. Army Engineer Waterways Experiment Station.
- 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. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* 324, 743–755. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(01\)01349-X](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(01)01349-X)
- 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). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 227, 83–111. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00263-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00263-3)
- Cherel, Y., Robin, J.-P., Maho, Y.L., 1988. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Can. J. Zool.* 66, 159–166. <https://doi.org/10.1139/z88-022>
- Clarke, A., 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 573–581. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.08.007>
- Cloern, J., 1982. Does the Benthos Control Phytoplankton Biomass in South San Francisco Bay? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9, 191–202. <https://doi.org/10.3354/meps009191>
- Comely, C.A., 1974. Seasonal variations in the flesh weights and biochemical content of the scallop *Pecten maximus* L. in the Clyde Sea Area. *ICES Journal of Marine Science* 35, 281–295. <https://doi.org/10.1093/icesjms/35.3.281>

- Conan, G., Shafee, M.S., 1978. Growth and biannual recruitment of the black scallop *Chlamys varia* (L.) in lanveoc area, Bay of Brest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 35, 59–71. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(78\)90090-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(78)90090-4)
- Cordeiro, N.I.S., Andrade, J.T.M., Montresor, L.C., Luz, D.M.R., Martinez, C.B., Darrigran, G., Pinheiro, J., Vidigal, T.H.D.A., 2016. Effect of starvation and subsequent feeding on glycogen concentration, behavior and mortality in the golden mussel *Limnoperna fortunei*(Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1465>
- Cranford, P.J., Ward, J.E., Shumway, S.E., 2011. Bivalve Filter Feeding: Variability and Limits of the Aquaculture Biofilter, in: Shumway, S.E. (Ed.), *Shellfish Aquaculture and the Environment*. Wiley, pp. 81–124. <https://doi.org/10.1002/9780470960967.ch4>
- Cueto-Vega, R., Flye-Sainte-Marie, J., Aguirre-Velarde, A., Jean, F., Gil-Kodaka, P., Thouzeau, G., 2022. Size-based survival of cultured *Argopecten purpuratus* (L, 1819) under severe hypoxia. *J World Aquaculture Soc* 53, 151–173. <https://doi.org/10.1111/jwas.12777>
- Cugier, P., Thomas, Y., Bacher, C., 2022. Ecosystem modelling to assess the impact of rearing density, environment variability and mortality on oyster production. *Aquacult. Environ. Interact.* 14, 53–70. <https://doi.org/10.3354/aei00428>
- Da Costa, F., Nóvoa, S., Ojea, J., Martínez-Patiño, D., 2012. Effects of algal diets and starvation on growth, survival and fatty acid composition of *Solen marginatus* (Bivalvia: Solenidae) larvae. *Scientia Marina* 76, 527–537. <https://doi.org/10.3989/scimar.03470.18A>
- Dabrowski, T., Lyons, K., Curé, M., Berry, A., Nolan, G., 2013. Numerical modelling of spatio-temporal variability of growth of *Mytilus edulis* (L.) and influence of its cultivation on ecosystem functioning. *Journal of Sea Research* 76, 5–21.
- Dalmon, J., 1935. Note sur la biologie du pétoncle. (*Chlamys varia* L.). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 8, 268–281.
- Dalsgaard, J., St John, M., Kattner, G., Müller-Navarra, D., Hagen, W., 2003. Fatty acid trophic markers in the pelagic marine environment. *Adv Mar Biol* 46, 225–340. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(03\)46005-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(03)46005-7)
- Dao, J.-C., Barret, J., Devauchelle, N., Fleury, P.-G., Robert, R., 1996. Rearing of scallops (*Pecten maximus*) in France, from hatchery to intermediate culture, results of a 10 year programme (1983-1993). Presented at the Workshop on fish and mollusc larviculture, 1996.
- Dao, J.-C., Caisey, X., 1992. Captage de naissain de pectinidés en rade de Brest. Incidences sur les programmes d'aménagement.
- Dao, J.-C., Fleury, P.-G., Barret, J., 1999. Scallop Sea Bed Culture in Europe. Stock enhancement and sea ranching (Book chap.) 423–436.
- Dao, J.-C., Gerard, A., Buestel, D., 1985. Acquis biologique sur le pétoncle noir (*Chlamys varia*) en Rade de Brest 1973-1983. Conséquences sur l'aménagement de la ressource. Presented at the Cinquième Réunion Internationale sur les Pectinidés.
- Day, R., Williams, M., Hawkes, G., 1995. A comparison of fluorochromes for marking abalone shells. *Mar. Freshwater Res.* 46, 599. <https://doi.org/10.1071/MF9950599>
- Delmas, R., 1981. Etude de l'évolution saisonnière des sels nutritifs dans la Rade de Brest en fonction des apports fluviaux et des échanges avec l'Iroise. UBO.
- DeNiro, M.J., Epstein, S., 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42, 495–506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)

- Devauchelle, N., Mingant, C., 1991. Review of the reproductive physiology of the scallop, *Pecten maximus*, applicable to intensive aquaculture. *Aquat. Living Resour.* 4, 41–51. <https://doi.org/10.1051/alr:1991004>
- Di Poi, C., Costil, K., Bouchart, V., Halm-Lemeille, M.-P., 2018. Toxicity assessment of five emerging pollutants, alone and in binary or ternary mixtures, towards three aquatic organisms. *Environmental Science And Pollution Research* 25, 6122–6134. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-9306-9>
- Diaz, E., Rosalia, M., 2004. Variabilité et bioénergétique de la reproduction chez l’huître creuse *Crassostrea gigas*. Université de Bretagne Occidentale.
- Doi, H., Akamatsu, F., González, A.L., 2017. Starvation effects on nitrogen and carbon stable isotopes of animals: an insight from meta-analysis of fasting experiments. *Royal Society Open Science* 4, 170633. <https://doi.org/10.1098/rsos.170633>
- Dolmer, P., 1998. Seasonal and spatial variability in growth of *Mytilus edulis* L. in a brackish sound: comparisons of individual mussel growth and growth of size classes. *Fisheries Research* 34, 17–26. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(97\)00081-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(97)00081-7)
- Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate Change Impacts on Marine Ecosystems. *Annual Review of Marine Science* 4, 11–37. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611>
- Doucett, R.R., Giberson, D.J., Power, G., 1999. Parasitic Association of *Nanocladius* (Diptera:Chironomidae) and *Pteronarcys biloba* (Plecoptera:Pteronarcyidae): Insights from Stable-Isotope Analysis. *Journal of the North American Benthological Society* 18, 514–523. <https://doi.org/10.2307/1468383>
- Doucette, G.J., Maneiro Estraviz, I., Riveiro, I., Svensen, C., 2006. Phycotoxin Pathways in Aquatic Food Webs: Transfer, Accumulation and Degradation. pp. 283–295. https://doi.org/10.1007/978-3-540-32210-8_22
- Douglas, D.J., Kenchington, E.R., Bird, C.J., Pocklington, R., Bradford, B., Silvert, W., 1997. Accumulation of domoic acid by the sea scallop (*Placopecten magellanicus*) fed cultured cells of toxic *Pseudo-nitzschia multiseries*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 907–913. <https://doi.org/10.1139/f96-333>
- Dubois, S., Blanchet, H., Garcia, A., Massé, M., Galois, R., Grémare, A., Charlier, K., Guillou, G., Richard, P., Savoye, N., 2014. Trophic resource use by macrozoobenthic primary consumers within a semi-enclosed coastal ecosystem: Stable isotope and fatty acid assessment. *Journal of Sea Research* 88, 87–99. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.01.004>
- Dubois, S., Blin, J.-L., Bertrand, B., Lefebvre, S., 2007. Isotope trophic-step fractionation of suspension-feeding species: Implications for food partitioning in coastal ecosystems. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 351, 121–128. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.020>
- Duinker, A., 1996. Effect of photoperiod on growth and feeding rate of scallop spat (*Pecten maximus* L.). <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.31059.58401>
- Duncan, P.F., Brand, A.R., Strand, Ø., Foucher, E., 2016. The European Scallop Fisheries for *Pecten maximus*, *Aequipecten opercularis*, *Chlamys islandica*, and *Mimachlamys varia*, in: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, pp. 781–858. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62710-0.00019-5>
- Eberhardt, L.L., Ricker, W.E., 1977. Computation and Interpretation of Biological Statistics of Fish Populations. *The Journal of Wildlife Management* 41, 154. <https://doi.org/10.2307/3800109>
- Ehleringer, J.R., Rundel, P.W., Nagy, K.A., 1986. Stable isotopes in physiological ecology and food web research. *Trends in Ecology & Evolution* 1, 42–45. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(86\)90072-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(86)90072-8)

- Emmery, A., Alunno-Bruscia, M., Bataille, M.P., Kooijman, S. a. L.M., Lefebvre, S., 2017. Dynamics of stable isotope ratios ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) in different organs of *Crassostrea gigas* at two contrasted ecosystems: insights from growth and food sources. *Vie et Milieu / Life & Environment* 66, 261–273.
- Emmery, A., Lefebvre, S., Alunno-Bruscia, M., Kooijman, S.A.L.M., 2011. Understanding the dynamics of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in soft tissues of the bivalve *Crassostrea gigas* facing environmental fluctuations in the context of Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal of Sea Research, The AquaDEB project (phase II): what we've learned from applying the Dynamic Energy Budget theory on aquatic organisms* 66, 361–371. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.08.002>
- Evrard, V.P.E., 2007. Assessing the fate of organic matter in subtidal sandy sediments using carbon and nitrogen stable isotopes as deliberate tracers. *Geologica Ultraiectina* 277.
- Ezgeta-Balić, D., Lojen, S., Dolenc, T., Žvab Rožič, P., Dolenc, M., Najdek, M., Peharda, M., 2014. Seasonal differences of stable isotope composition and lipid content in four bivalve species from the Adriatic Sea. *Marine Biology Research* 10, 625–634. <https://doi.org/10.1080/17451000.2013.833338>
- Fagerbakke, K., Heldal, M., Norland, S., 1996. Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.* 10, 15–27. <https://doi.org/10.3354/ame010015>
- Feng, M., Tan, K., Zhang, H., Zheng, H., 2023. Factors affecting sex reversal in bivalves: Case study on the effects of sex reversal on growth of offspring employing the noble scallop *Chlamys nobilis*. *Aquaculture* 566, 739192. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2022.739192>
- Fleury, P.-G., 2009. Les potentialités d'élevage du pétoncle noir en baie de Quiberon.
- Flye Sainte Marie, Jonathan, Alunno-Bruscia, M., Gangnery, A., Rannou, E., Rosland, R., Strand, Ø., 2009. Individual mussel growth model using DEB (Dynamic Energy Budget) theory: revisiting the DEB parameter values for *Mytilus edulis*. Presented at the Aquaculture Europe 2009, Trondheim, 14-17 August 2010.
- Flye Sainte Marie, J., Jean, F., Paillard, C., Kooijman, S.A.L.M., 2009. A quantitative estimation of the energetic cost of brown ring disease in the Manila clam using Dynamic Energy Budget theory. *J. Sea Res.* 62, 114–123.
- Forester, A.J., 1979. The association between the sponge *Halichondria panicea* (Pallas) and scallop *Chlamys varia* (L.): A commensal-protective mutualism. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 36, 1–10. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(79\)90096-0](https://doi.org/10.1016/0022-0981(79)90096-0)
- Foucher, E., Biseau, A., Berthou, P., Fifas, S., Forest, A., Vigneau, J., 2010. Eléments d'information sur la coquille Saint-Jacques en baie de Seine et l'éventualité de la mise en place d'une zone de restriction spéciale.
- Foucher, E., Varenne, F., 2021. Evaluation du stock de coquilles Saint-Jacques *Pecten maximus* du gisement de la baie de Seine. Résultats de la campagne scientifique COMOR 2021 (3 au 21 juillet 2021).
- FranceAgriMer, 2023. Chiffres-clés des filières pêche et aquaculture en France en 2023.
- Freitas, V., Cardoso, J.F.M.F., Santos, S., Campos, J., Drent, J., Saraiva, S., Witte, J.J., Kooijman, S.A.L.M., Van der Veer, H.W., 2009. Reconstruction of food conditions for Northeast Atlantic bivalve species based on Dynamic Energy Budgets. *Journal of Sea Research, Metabolic organization: 30 years of DEB applications and developments* 62, 75–82. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.07.004>
- Fry, B., 2006. *Stable Isotope Ecology*, Berlin. <https://doi.org/10.1007/0-387-33745-8>
- Fry, B., Scalan, R.S., Parker, P.L., 1977. Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 41, 1875–1877. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(77\)90218-6](https://doi.org/10.1016/0016-7037(77)90218-6)

- Fry, B., Wainright, S., 1991. Diatom sources of ^{13}C -rich carbon in marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 149–157. <https://doi.org/10.3354/meps076149>
- Galtsoff, P.S., 1964. The American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin., *Fishery Bulletin*.
- Gannes, L.Z., del Rio, C.M., Koch, P., 1998. Natural Abundance Variations in Stable Isotopes and their Potential Uses in Animal Physiological Ecology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 119, 725–737. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(98\)01016-2](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(98)01016-2)
- Gannes, L.Z., O'Brien, D.M., del Rio, C.M., 1997. Stable Isotopes in Animal Ecology: Assumptions, Caveats, and a Call for More Laboratory Experiments. *Ecology* 78, 1271–1276. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1271:SIIAEA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1271:SIIAEA]2.0.CO;2)
- Gaudron, S., Lefebvre, S., Marques, G., 2021. Inferring functional traits in a deep-sea wood-boring bivalve using dynamic energy budget theory. *Scientific Reports* 11, 22720. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-02243-w>
- Gili, J.-M., Coma, R., 1998. Benthic suspension feeders: Their paramount role in littoral marine food webs. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 316–321. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01365-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01365-2)
- Goodman, M.N., Larsen, P.R., Kaplan, M.M., Aoki, T.T., Young, V.R., Ruderman, N.B., 1980. Starvation in the rat. II. Effect of age and obesity on protein sparing and fuel metabolism. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 239, E277–E277. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.1980.239.4.E277>
- Gorokhova, E., 2018. Individual growth as a non-dietary determinant of the isotopic niche metrics. *Methods in Ecology and Evolution* 9, 269–277. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12887>
- Gosling, E.M., Burnell, G.M., 1988. Evidence for selective mortality in *Chlamys varia* (L.) transplant experiments. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 68, 251–258. <https://doi.org/10.1017/S0025315400052164>
- Gouletquer, P., Heral, M., 1997. Marine Molluscan Production Trends in France: From Fisheries to Aquaculture. NOAA Tech. Rep. NMFS 129.
- Gourault, M., Lavaud, R., Leynaert, A., Pecquerie, L., Paulet, Y.-M., Pouvreau, S., 2019a. New insights into the reproductive cycle of two Great Scallop populations in Brittany (France) using a DEB modelling approach. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 207–221. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.09.020>
- Gourault, M., Petton, S., Thomas, Y., Pecquerie, L., Marques, G.M., Cassou, C., Fleury, E., Paulet, Y.-M., Pouvreau, S., 2019b. Modeling reproductive traits of an invasive bivalve species under contrasting climate scenarios from 1960 to 2100. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 128–139. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.05.005>
- Gourault, M., Petton, S., Thomas, Y., Pecquerie, L., Marques, G.M., Cassou, C., Fleury, E., Paulet, Y.-M., Pouvreau, S., 2019c. Modeling reproductive traits of an invasive bivalve species under contrasting climate scenarios from 1960 to 2100. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 128–139. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.05.005>
- Grall, J., Chauvaud, L., 2002. Marine eutrophication and benthos: the need for new approaches and concepts. *Global Change Biology* 8. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00519.x>
- Grall, J., Glémarec, M., 1997. Using biotic indices to estimate macrobenthic community perturbations in the Bay of Brest. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44, 43–53. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(97\)80006-6](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(97)80006-6)

- Grall, J., Le Loc'h, F., Guyonnet, B., Riera, P., 2006. Community structure and food web based on stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analysis of a North Eastern Atlantic maerl bed. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 338, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.06.013>
- Grangeré, K., Lefebvre, S., Bacher, C., Cugier, P., Ménesguen, A., 2010. Modelling the spatial heterogeneity of ecological processes in an intertidal estuarine bay: dynamic interactions between bivalves and phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series* 415, 141–158. <https://doi.org/10.3354/meps08659>
- Grant, J., Cranford, P.J., 1991. Carbon and Nitrogen Scope for Growth as A Function of Diet in the Sea Scallop *Placopecten Magellanicus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 71, 437–450. <https://doi.org/10.1017/S0025315400051699>
- Guérin, L., 2004. La crépidule en rade de Brest : un modèle biologique d'espèce introduite proliférante en réponse aux fluctuations de l'environnement (phdthesis). Université de Bretagne occidentale - Brest.
- Gunderson, A.R., Armstrong, E.J., Stillman, J.H., 2016. Multiple Stressors in a Changing World: The Need for an Improved Perspective on Physiological Responses to the Dynamic Marine Environment. *Annual Review of Marine Science* 8, 357–378. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-122414-033953>
- Guyondet, T., Comeau, L.A., Bacher, C., Grant, J., Rosland, R., Sonier, R., Filgueira, R., 2015. Climate Change Influences Carrying Capacity in a Coastal Embayment Dedicated to Shellfish Aquaculture. *Estuaries And Coasts* 38, 1593–1618. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9899-x>
- Halpern, B.S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J.S., Micheli, F., O'Hara, C., Scarborough, C., Selkoe, K.A., 2019. Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Sci Rep* 9, 11609. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>
- Hatch, K.A., 2012. The Use and Application of Stable Isotope Analysis to the Study of Starvation, Fasting, and Nutritional Stress in Animals, in: McCue, M.D. (Ed.), *Comparative Physiology of Fasting, Starvation, and Food Limitation*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 337–364. https://doi.org/10.1007/978-3-642-29056-5_20
- Heilmayer, O., Brey, T., Pörtner, H.O., 2004. Growth Efficiency and Temperature in Scallops: A Comparative Analysis of Species Adapted to Different Temperatures. *Functional Ecology* 18, 641–647.
- Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., Widdows, J., Lucas, C.H., Heip, C.H.R., 2000. Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204, 79–92. <https://doi.org/10.3354/meps204079>
- Hill, J.M., McQuaid, C.D., 2009. Effects of food quality on tissue-specific isotope ratios in the mussel *Perna perna*. *Hydrobiologia* 635, 81–94. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9865-y>
- Hobson, K.A., Alisauskas, R.T., Clark, R.G., 1993. Stable-Nitrogen Isotope Enrichment in Avian Tissues Due to Fasting and Nutritional Stress: Implications for Isotopic Analyses of Diet. *The Condor* 95, 388–394. <https://doi.org/10.2307/1369361>
- Hughes, E.H., Sherr, E.B., 1983. Subtidal food webs in a georgia estuary: $\delta^{13}\text{C}$ analysis. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 67, 227–242. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(83\)90041-2](https://doi.org/10.1016/0022-0981(83)90041-2)
- Hummel, H., Amiard-Triquet, C., Bachelet, G., Desprez, M., Marchand, J., Sylvand, B., Amiard, J.C., Rybarczyk, H., Bogaards, R.H., Sinke, J., De Wit, Y., De Wolf, L., 1996. Sensitivity to stress of the estuarine bivalve *Macoma balthica* from areas between the Netherlands and its southern limits (Gironde). *Journal of Sea Research* 35, 315–321. [https://doi.org/10.1016/S1385-1101\(96\)90758-3](https://doi.org/10.1016/S1385-1101(96)90758-3)
- Husson, B., Hernández-Fariñas, T., Le Gendre, R., Schapira, M., Chapelle, A., 2016. Two decades of *Pseudonitzschia* spp. blooms and king scallop (*Pecten maximus*) contamination by domoic acid along the French Atlantic and English Channel coasts: Seasonal dynamics, spatial heterogeneity and interannual variability. *Harmful Algae* 51, 26–39. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.10.017>

- Iannucci, S., Auriemma, R., Davanzo, A., Ciriaco, S., Segarich, M., Del Negro, P., 2023. Can the Empty Shells of *Pinna nobilis* Maintain the Ecological Role of the Species? A Structural and Functional Analysis of the Associated Mollusc Fauna. *Diversity* 15, 956. <https://doi.org/10.3390/d15090956>
- Iglesias, J.I.P., Urrutia, M.B., Navarro, E., Ibarrola, I., 1998. Measuring feeding and absorption in suspension-feeding bivalves: an appraisal of the biodeposition method. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219, 71–86. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00175-5](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00175-5)
- Iglesias, P., Louro, Á., Román, G., 2012. The Effect of Depth on the Reproductive and Reserve Storage Cycles of the Pectinids *Aequipecten opercularis* (L., 1758) and *Chlamys varia* (L., 1758) in Galicia, Northwest Spain. *shre* 31, 677–684. <https://doi.org/10.2983/035.031.0311>
- Intergovernmental Panel On Climate Change (Ippc), 2023. *Climate Change 2022 – Impacts, Adaptation and Vulnerability: Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, 1st ed. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9781009325844>
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C., Bearhop, S., 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80, 595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jiang, W., Du, M., Fang, J., Gao, Y., Mao, Y., Chen, Q., Lin, F., Jiang, Z., 2019. Response of Yesso scallop *Patinopecten yessoensis* to acute temperature challenge: physiological and biochemical parameters. *J. Ocean. Limnol.* 37, 321–329. <https://doi.org/10.1007/s00343-019-7245-7>
- Jiang, W., Lin, F., Du, M., Fang, Jianguang, Fang, Jinghui, Gao, Y., Wang, X., Li, F., Dong, S., Hou, X., Jiang, Z., 2020. Simulation of Yesso scallop, *Patinopecten yessoensis*, growth with a dynamic energy budget (DEB) model in the mariculture area of Zhangzidao Island. *Aquacult Int* 28, 59–71. <https://doi.org/10.1007/s10499-019-00447-6>
- Jiang, W., Lin, F., Zeng, Z., Ning, Y., Du, M., Fang, Jinghui, Gao, Y., Fang, Jianguang, Jiang, Z., 2022. Modelling individual growth of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) and Fujian oyster (*C. angulata*). *Journal of Fisheries of China* 46, 1–10. <https://doi.org/10.11964/jfc.20201012456>
- Jónasson, J.P., Thórarinsdóttir, G.G., Eiríksson, H., Marteinsdóttir, G., 2004. Temperature tolerance of Iceland scallop, *Chlamys islandica* (O.F. Müller) under controlled experimental conditions. *Aquaculture Research* 35, 1405–1414. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01159.x>
- Jones, N.S., 1951. The Bottom Fauna Off the South of the Isle of Man. *Journal of Animal Ecology* 20, 132–144. <https://doi.org/10.2307/1651>
- Kaehler, S., McQuaid, C.D., 1999. Use of the fluorochrome calcein as an in situ growth marker in the brown mussel *Perna perna*. *Marine Biology* 133, 455–460. <https://doi.org/10.1007/s002270050485>
- Karlson, A.M.L., Gorokhova, E., Elmgren, R., 2014. Nitrogen Fixed By Cyanobacteria Is Utilized By Deposit-Feeders. *PLOS ONE* 9, e104460. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104460>
- Karlson, A.M.L., Reutgard, M., Garbaras, A., Gorokhova, E., 2018. Isotopic niche reflects stress-induced variability in physiological status. *Royal Society Open Science* 5, 171398. <https://doi.org/10.1098/rsos.171398>
- Klein, C., Claquin, P., Bouchart, V., Le Roy, B., Véron, B., 2010. Dynamics of *Pseudo-nitzschia* spp. and domoic acid production in a macrotidal ecosystem of the Eastern English Channel (Normandy, France). *Harmful Algae* 9, 218–226. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2009.10.004>
- Kojadinovic, J., Richard, P., Corre, M.L., Cosson, R.P., Bustamante, P., 2008. Effects of Lipid Extraction on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ Values in Seabird Muscle, Liver and Feathers. *cowa* 31, 169–178. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2008\)31\[169:EOLEOC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2008)31[169:EOLEOC]2.0.CO;2)
- Kooijman, B., 2010. *Dynamic Energy Budget Theory for Metabolic Organisation*, 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511805400>

- Kooijman, S.A.L.M., 2014. Metabolic acceleration in animal ontogeny: An evolutionary perspective. *Journal of Sea Research, Dynamic Energy Budget theory: applications in marine sciences and fishery biology* 94, 128–137. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.06.005>
- Kooijman, S.A.L.M., 2006. Pseudo-faeces production in bivalves. *Journal of Sea Research, Dynamic Energy Budgets in Bivalves* 56, 103–106. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.003>
- Kooijman, S.A.L.M., Pecquerie, L., Augustine, S., Jusup, M., 2011. Scenarios for acceleration in fish development and the role of metamorphosis. *Journal of Sea Research, The AquaDEB project (phase II): what we've learned from applying the Dynamic Energy Budget theory on aquatic organisms* 66, 419–423. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.04.016>
- Kreeger, D.A., Newell, R.I.E., 2001. Seasonal utilization of different seston carbon sources by the ribbed mussel, *Geukensia demissa* (Dillwyn) in a mid-Atlantic salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 260, 71–91. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00242-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00242-8)
- Kroeker, K.J., Kordas, R.L., Crim, R., Hendriks, I.E., Ramajo, L., Singh, G.S., Duarte, C.M., Gattuso, J.-P., 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. *Global Change Biology* 19, 1884–1896. <https://doi.org/10.1111/gcb.12179>
- Kvrgić, K., Lešić, T., Džafić, N., Pleadin, J., 2022. Occurrence and Seasonal Monitoring of Domoic Acid in Three Shellfish Species from the Northern Adriatic Sea. *Toxins* 14, 33. <https://doi.org/10.3390/toxins14010033>
- Latrouite, D., 1979. L'aquaculture des Pétoncles ; état présent et perspectives. Presented at the Journées d'étude Aquaculture extensive et repeuplement - Brest, 29-31 mai 1979.
- Lavaud, R., Artigaud, S., Le Grand, F., Donval, A., Soudant, P., Flye-Sainte-Marie, J., Strohmeier, T., Strand, Ø., Leynaert, A., Beker, B., Chatterjee, A., Jean, F., 2018. New insights into the seasonal feeding ecology of *Pecten maximus* using pigments, fatty acids and sterols analyses. *Marine Ecology Progress Series* 590, 109–129.
- Lavaud, R., Filgueira, R., Augustine, S., 2021. The role of Dynamic Energy Budgets in conservation physiology. *Conserv Physiol* 9, coab083. <https://doi.org/10.1093/conphys/coab083>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.10.011>
- Lavaud, R., Guyondet, T., Filgueira, R., Tremblay, R., Comeau, L., 2020. Modelling bivalve culture - Eutrophication interactions in shallow coastal ecosystems. *Marine Pollution Bulletin* 157, 111282. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111282>
- Lavaud, R., Rannou, E., Flye-Sainte-Marie, J., Jean, F., 2019. Reconstructing physiological history from growth, a method to invert DEB models. *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 183–192. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.07.007>
- Layman, C.A., Araujo, M.S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C.M., Harrison, E., Jud, Z.R., Matich, P., Rosenblatt, A.E., Vaudo, J.J., Yeager, L.A., Post, D.M., Bearhop, S., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews* 87, 545–562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>
- 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, 237–362.
- Le Goff, C., Lavaud, R., Cugier, P., Jean, F., Flye-Sainte-Marie, J., Foucher, E., Desroy, N., Fifas, S., Foveau, A., 2017. A coupled biophysical model for the distribution of the great scallop *Pecten maximus* in the

English Channel. Journal Of Marine Systems 167, 55–67.
<https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.10.013>

- Le Grill, M., 2020. Variabilité spatio-temporelle de la reproduction et du recrutement du pétoncle noir en rade de Brest : Analyse de séries historiques et premières expérimentations. Mémoire de stage de Master 2 Année Universitaire 2019-2020 Structure d'accueil : LEMAR Tuteur universitaire : Gauthier SCHAAL Maître de stage : Stéphane POUVREAU Collaboration : (Rapport de stage Master SML).
- Le Maho, Y., Vu Van Kha, H., Koubi, H., Dewasmes, G., Girard, J., Ferre, P., Cagnard, M., 1981. Body composition, energy expenditure, and plasma metabolites in long-term fasting geese. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism* 241, E342–E354. <https://doi.org/10.1152/ajpendo.1981.241.5.E342>
- Le Pape, O., Del Amo, Y., Menesguen, A., Aminot, A., Quequiner, B., Treguer, P., 1996. Resistance of a coastal ecosystem to increasing eutrophic conditions: the Bay of Brest (France), a semi-enclosed zone of Western Europe. *Continental Shelf Research* 16, 1885–1907. [https://doi.org/10.1016/0278-4343\(95\)00068-2](https://doi.org/10.1016/0278-4343(95)00068-2)
- Le Pennec, G.L., Le Pennec, M.L., Beninger, P.G., 2001. Seasonal digestive gland dynamics of the scallop *Pecten maximus* in the Bay of Brest (France). *J. Mar. Biol. Ass.* 81, 663–671. <https://doi.org/10.1017/S0025315401004349>
- Lefebvre, S., Dubois, S., 2016. The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates: insight into the metabolic part. *Vie Et Milieu-life And Environment* 66, 305–314.
- Lefebvre, S., Harma, C., Blin, J., 2009. Trophic typology of coastal ecosystems based on $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ ratios in an opportunistic suspension feeder. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 390, 27–37. <https://doi.org/10.3354/meps08187>
- Lefebvre, Sébastien, Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Blin, J.-L., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Galois, R., 2009. Seasonal dynamics of trophic relationships among co-occurring suspension-feeders in two shellfish culture dominated ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 82, 415–425. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.02.002>
- Lelong, A., Hégaret, H., Soudant, P., Bates, S.S., 2012. Pseudo-nitzschia (Bacillariophyceae) species, domoic acid and amnesic shellfish poisoning: revisiting previous paradigms. *Phycologia* 51, 168–216. <https://doi.org/10.2216/11-37.1>
- Letaconnoux, R., Audouin, J., 1956. Contribution a l'étude du pétoncle (*Chlamys varia* L.). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 20, 133–155.
- Lewis, D.E., Cerrato, R.M., 1997. Growth uncoupling and the relationship between shell growth and metabolism in the soft shell clam *Mya arenaria*. *Marine Ecology Progress Series* 158, 177–189. <https://doi.org/10.3354/meps158177>
- Lignot, J.-H., LeMaho, Y., 2012. A History of Modern Research into Fasting, Starvation, and Inanition, in: McCue, M.D. (Ed.), *Comparative Physiology of Fasting, Starvation, and Food Limitation*. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 7–23. https://doi.org/10.1007/978-3-642-29056-5_2
- Lindstedt, S., Boyce, M., 1985. Seasonality, Fasting Endurance, and Body Size in Mammals. *American Naturalist - AMER NATURALIST* 125. <https://doi.org/10.1086/284385>
- Little, C., Williams, G.A., Trowbridge, C.D., Little, C., Williams, G.A., Trowbridge, C.D., 2009. *The Biology of Rocky Shores*, Second Edition, Second Edition. ed, *Biology of Habitats Series*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Liu, T., Li, R., Liu, L., Wu, S., Zhang, Lijing, Li, Y., Wei, H., Shu, Y., Yang, Y., Wang, S., Xing, Q., Zhang, Lingling, Bao, Z., 2022. The Effect of Temperature on Gonadal Sex Differentiation of Yesso Scallop *Patinopecten yessoensis*. *Frontiers in Cell and Developmental Biology* 9.

- Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C., 2002a. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275, 47–61. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00220-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00220-4)
- Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Chauvaud, L., Savoye, N., Donval, A., Saout, C., 2002b. Differential $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ signatures among scallop tissues: implications for ecology and physiology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 275, 47–61. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(02\)00220-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(02)00220-4)
- Lubet, P., 1959. Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les mytilides et les pectinides (Mollusques bivalves). *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 23, 387–548.
- Lucas, A., 1965. Recherche sur la sexualité des mollusques bivalves, Faculté des Sciences de l'Université de Rennes. ed. Rennes (FRA).
- Lucas, T., Palmer, P.J., Wang, S., Scoones, R., O'Brien, E., 2008. Marking the Shell of the Saucer Scallop *Amusium balloti* for Sea Ranching using Oxytetracycline, Calcein and Alizarin Red S. *shre* 27, 1183–1188. <https://doi.org/10.2983/0730-8000-27.5.1183>
- MacDonald, B.A., Thompson, R.J., Bayne, B.L., 1987. Influence of temperature and food availability on the ecological energetics of the giant scallop *Placopecten magellanicus*. *Oecologia* 72, 550–556. <https://doi.org/10.1007/BF00378981>
- Maino, J.L., Kearney, M.R., 2015. Ontogenetic and interspecific scaling of consumption in insects. *Oikos* 124, 1564–1570. <https://doi.org/10.1111/oik.02341>
- Maloy, A.P., Culloty, S.C., Slater, J.W., 2009. Use of PCR-DGGE to investigate the trophic ecology of marine suspension feeding bivalves. *Marine Ecology Progress Series* 381, 109–118. <https://doi.org/10.3354/meps07959>
- Malthus, T.R., 1798. *An Essay on the Principle of Population As It Affects the Future Improvement of Society*.
- Manthey-Karl, M., Lehmann, I., Ostermeyer, U., Rehbein, H., Schröder, U., 2015. Meat Composition and Quality Assessment of King Scallops (*Pecten maximus*) and Frozen Atlantic Sea Scallops (*Placopecten magellanicus*) on a Retail Level. *Foods* 4, 524–546. <https://doi.org/10.3390/foods4040524>
- Marchais, V., 2014. Relations trophiques entre producteurs primaires et quatre consommateurs primaires benthiques dans un écosystème côtier tempéré (thesis). Brest.
- Marchais, V., Schaal, G., Grall, J., Lorrain, A., Nerot, C., Richard, P., Chauvaud, L., 2013. Spatial Variability of Stable Isotope Ratios in Oysters (*Crassostrea gigas*) and Primary Producers Along an Estuarine Gradient (Bay of Brest, France). *Estuaries and Coasts* 36, 808–819. <https://doi.org/10.1007/s12237-012-9584-x>
- Marin, F., Le Roy, N., Marie, B., 2012. The formation and mineralization of mollusk shell. *Frontiers in bioscience (Scholar edition)* 4, 1099–125.
- Marín Leal, J.C., Dubois, S., Orvain, F., Galois, R., Blin, J.-L., Ropert, M., Bataillé, M.-P., Ourry, A., Lefebvre, S., 2008. Stable isotopes ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) and modelling as tools to estimate the trophic ecology of cultivated oysters in two contrasting environments. *Mar Biol* 153, 673–688. <https://doi.org/10.1007/s00227-007-0841-7>
- Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., Kooijman, S.A.L.M., 2018. The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. *PLOS Computational Biology* 14, e1006100. <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006100>
- Marques, G.M., Lika, K., Augustine, S., Pecquerie, L., Kooijman, S.A.L.M., 2019. Fitting Multiple Models to Multiple Data Sets. *J. Sea Res.* 143, 48–56. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.07.004>

- Martin, B.T., Jager, T., Nisbet, R.M., Preuss, T.G., Grimm, V., 2013. Predicting Population Dynamics from the Properties of Individuals: A Cross-Level Test of Dynamic Energy Budget Theory. *The American Naturalist* 181, 506–519. <https://doi.org/10.1086/669904>
- Martínez del Río, C., Wolf, N., Carleton, S.A., Gannes, L.Z., 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews* 84, 91–111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x>
- Masanja, F., Yang, K., Xu, Y., He, G., Liu, X., Xu, X., Xiaoyan, J., Xin, L., Mkuye, R., Deng, Y., Zhao, L., 2023. Impacts of marine heat extremes on bivalves. *Frontiers in Marine Science* 10.
- McConnaughey, T., McRoy, C.P., 1979. Food-Web structure and the fractionation of Carbon isotopes in the bering sea. *Mar. Biol.* 53, 257–262. <https://doi.org/10.1007/BF00952434>
- McCue, M., Pollock, E., 2008. Stable isotopes may provide evidence for starvation in reptiles. *Rapid communications in mass spectrometry : RCM* 22, 2307–14. <https://doi.org/10.1002/rcm.3615>
- McCue, M.D., 2010. Starvation physiology: Reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 156, 1–18. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.01.002>
- McCue, M.D., Guzman, R.M., Passemont, C.A., Davidowitz, G., 2015. How and When Do Insects Rely on Endogenous Protein and Lipid Resources during Lethal Bouts of Starvation? A New Application for ¹³C-Breath testing. *PLOS ONE* 10, e0140053. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140053>
- Melzner, F., Thomsen, J., Koeve, W., Oschlies, A., Gutowska, M.A., Bange, H.W., Hansen, H.P., Körtzinger, A., 2013. Future ocean acidification will be amplified by hypoxia in coastal habitats. *Mar Biol* 160, 1875–1888. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1954-1>
- Menu, C., Pecquerie, L., Bacher, C., Doray, M., Hattab, T., van der Kooij, J., Huret, M., 2023. Testing the bottom-up hypothesis for the decline in size of anchovy and sardine across European waters through a bioenergetic modeling approach. *Progress in Oceanography* 210, 102943. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2022.102943>
- Minagawa, M., Wada, E., 1984. Stepwise enrichment of ¹⁵N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 48, 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)
- Miramand, P., 2005. Evaluation of the variegated scallop *Chlamys varia* as a biomonitor of temporal trends of Cd, Cu, and Zn in the field. *Environmental pollution (Barking, Essex : 1987)* 138, 109–20. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2005.02.014>
- Møhlenberg, F., Riisgård, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17, 239–246. <https://doi.org/10.1080/00785326.1978.10425487>
- Monaco, A., Prouzet, P., 2015. Marine Biosphere, Carbonate Systems and the Carbon Cycle, in: *Marine Ecosystems*. John Wiley & Sons, Ltd, pp. 1–23. <https://doi.org/10.1002/9781119116219.ch1>
- Montagnes, D.J.S., Berges, J.A., Harrison, P.J., Taylor, F.J.R., 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 39, 1044–1060. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1044>
- Montalto, V., Martinez, M., Rinaldi, A., Sara, 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.
- Mortillaro, J.M., Schaal, G., Grall, J., Nerot, C., Brind'Amour, A., Marchais, V., Perdriau, M., Le Bris, H., 2014. Comparative study of isotopic trends in two coastal ecosystems of North Biscay: A multitrophic spatial gradient approach. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 136, 149–156. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.11.025>

- Muggeo, V.M., 2008. Segmented: an R package to fit regression models with broken-line relationships. *R news* 8, 20–25. <https://cran.r-project.org/doc/Rnews/>
- Munro, J.L., Pauly, D., 1983. A simple method for comparing the growth of fishes and invertebrates. *Fishbyte* 1, 5–6.
- Nagasawa, K., Nagata, M., 1992. Effects of *Pectenophilus ornatus* (Copepoda) on the Biomass of Cultured Japanese Scallop *Patinopecten yessoensis*. *The Journal of Parasitology* 78, 552–554. <https://doi.org/10.2307/3283669>
- Napolitano, G.E., Ackman, R.G., 1992. Anatomical distributions and temporal variations of lipid classes in sea scallops *placopecten magellanicus* (gmelin) from georges bank (nova scotia). *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 103, 645–650. [https://doi.org/10.1016/0305-0491\(92\)90384-4](https://doi.org/10.1016/0305-0491(92)90384-4)
- Nérot, C., 2011. Invertébrés benthiques et biomarqueurs : témoins du fonctionnement trophique des écosystèmes côtiers (These de doctorat). Brest.
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.11.004>
- Nerot, C., Meziane, T., Schaal, G., Grall, J., Lorrain, A., Paulet, Y.-M., Kraffe, E., 2015. Spatial changes in fatty acids signatures of the great scallop *Pecten maximus* across the Bay of Biscay continental shelf. *Continental Shelf Research* 109, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.08.032>
- Nezan, E., Antoine, E., Fiant, L., Billard, C., 2006. Identification of *Pseudo-nitzschia australis* and *P. multiseriata* in the Bay of Seine. Was there a relation to presence of domoic acid in king scallops in autumn 2004? *Harmful algae news* 1–3.
- Ní Longphuirt, S., Clavier, J., Grall, J., Chauvaud, L., Le Loc’h, F., Le Berre, I., Flye-Sainte-Marie, J., Richard, J., Leynaert, A., 2007. Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 367–380. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.025>
- Ohlberger, J., 2013. Climate warming and ectotherm body size – from individual physiology to community ecology. *Functional Ecology* 27, 991–1001. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12098>
- Olive, P.J.W., Pinnegar, J.K., Polunin, N.V.C., Richards, G., Welch, R., 2003. Isotope trophic-step fractionation: a dynamic equilibrium model. *Journal of Animal Ecology* 72, 608–617. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00730.x>
- Orton, J.H., 1925. The Conditions for Calcareous Metabolism in Oysters and other Marine Animals. *Nature* 116, 13–13. <https://doi.org/10.1038/116013a0>
- Ory, P., Bonnet, A., Mondeguer, F., Breitwieser, M., Dubillot, E., Graber, M., 2019. Metabolomics based on UHPLC-QToF- and APGC-QToF-MS reveals metabolic pathways reprogramming in response to tidal cycles in the sub-littoral species *Mimachlamys varia* exposed to aerial emergence. *Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics* 29, 74–85. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2018.11.002>
- Palmer, A.R., 1981. Do carbonate skeletons limit the rate of body growth? *Nature* 292, 150–152. <https://doi.org/10.1038/292150a0>
- Pannella, G., MacClintock, C., 1968. Biological and Environmental Rhythms Reflected in Molluscan Shell Growth. *Memoir (The Paleontological Society)* 2, 64–80.
- Parnell, A.C., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., 2010. Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLOS ONE* 5, e9672. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672>

- Patterson, M.A., Parken, B.C., Neves, R.J., 1999. Glycogen concentration in the mantle tissue of freshwater mussels (*Bivalvia: Unionidae*) during starvation and controlled feeding. *American Malacological Bulletin* 15, 47–50.
- Pauly, D., Munro, J.L., 1984. ICLARM's activities in tropical stock assessment: 1979-1984, and beyond. *ICLARM Newsletter*.
- Pazos, A.J., Sánchez, J.L., Román, G., Luz Pérez-Parallé, M., Abad, M., 2003. Seasonal changes in lipid classes and fatty acid composition in the digestive gland of *Pecten maximus*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 134, 367–380. [https://doi.org/10.1016/S1096-4959\(02\)00286-5](https://doi.org/10.1016/S1096-4959(02)00286-5)
- Pecquerie, L., Fablet, R., De Pontual, H., Bonhommeau, S., Alunno-Bruscia, M., Petitgas, P., Kooijman, S., 2012. Reconstructing individual food and growth histories from biogenic carbonates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 447, 151–164. <https://doi.org/10.3354/meps09492>
- Pernet, F., Malet, N., Pastoureaud, A., Vaquer, A., Quere, C., Dubroca, L., 2012. Marine diatoms sustain growth of bivalves in a Mediterranean lagoon. *Journal Of Sea Research* 68, 20–32. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.11.004>
- Perodou, D., Latrouite, D., 1981. Contribution à l'étude de la reproduction du pétoncle noir (*Chlamys varia*) de la baie de Quiberon. Presented at the CIEM - Conseil International pour l'Exploration de la Mer.
- Peterson, B.J., Fry, B., 1987. Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18, 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>
- Petton, S., Le Roy, V., Pouvreau, S., 2021. SMART Daoulas data from coriolis Data Centre in the Bay of Brest. <https://doi.org/10.17882/86020>
- Picoche, C., Gendre, R.L., 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109796>
- Pinheiro, J., 1996. Influence of starvation on the glycogen and galactogen contents in the snail *Bradybaena similaris* (Férussac, 1821) (Mollusca, gastropoda). *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39, 349–357.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., Montaña, C.G., 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152, 179–189. <https://doi.org/10.1007/s00442-006-0630-x>
- Pousse, É., Flye-Sainte-Marie, J., Alunno-Bruscia, M., Hégaret, H., Rannou, É., Pecquerie, L., Marques, G.M., Thomas, Y., Castrec, J., Fabioux, C., Long, M., Lassudrie, M., Hermabessiere, L., Amzil, Z., Soudant, P., Jean, F., 2019. Modelling paralytic shellfish toxins (PST) accumulation in *Crassostrea gigas* by using Dynamic Energy Budgets (DEB). *Journal of Sea Research, Ecosystem based management and the biosphere: a new phase in DEB research* 143, 152–164. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2018.09.002>
- 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, Dynamic Energy Budgets in Bivalves* 56, 156–167. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2006.03.007>
- Pouvreau, S., Cochet, H., Fabien, A., Arzul, I., Lapegue, S., Gachelin, S., Salaun, B., 2021. Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huitres plates en Bretagne : le projet FOREVER.
- Pouvreau, S., Huber, M., Petton, S., Roy, V.L., Mingant, C., Breton, F., Sourget, Q., 2016. Diversification de la pêche de la RAde de Brest par l'étude de semis de Pétoncle Noir : le projet DIRAPEN. Rapport Interne Ifremer.

- Prato, E., Biandolino, F., Parlapiano, I., Papa, L., Denti, G., Fanelli, G., 2020. Estimation of Growth Parameters of the Black Scallop *Mimachlamys varia* in the Gulf of Taranto (Ionian Sea, Southern Italy). *Water* 12, 3342. <https://doi.org/10.3390/w12123342>
- Quéguiner, B., 1982. Evolution saisonnière qualitative et quantitative du phytoplancton dans un écosystème eutrophe fortement soumis à l'influence des marées: la rade de Brest (Seasonal qualitative and quantitative evolution of phytoplankton in a eutrophic ecosystem strongly influenced by the tides: the Bay of Brest). <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.32237.87527>
- Quigley, D., 2015. Biodiversity of the Order Pectinoidea (Mollusca: Bivalvia) in Irish waters.
- Raikow, D.F., Hamilton, S.K., 2001. Bivalve diets in a midwestern U.S. stream: A stable isotope enrichment study. *Limnology and Oceanography* 46, 514–522. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.3.0514>
- Rathman, M., Bolotin, J., Glavić, N., Barišić, J., 2017. Influence of water depth on growth and mortality of *Chlamys varia* (Linnaeus, 1758): implications for cage culture in Mali Ston Bay, Croatia. *Aquacult Int* 25, 135–146. <https://doi.org/10.1007/s10499-016-0018-9>
- Reddiah, K., 1962. The sexuality and spawning of Manx Pectinids. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 42, 683–703. <https://doi.org/10.1017/S0025315400054357>
- Regular, P.M., Buren, A.D., Dwyer, K.S., Cadigan, N.G., Gregory, R.S., Koen-Alonso, M., Rideout, R.M., Robertson, G.J., Robertson, M.D., Stenson, G.B., Wheeland, L.J., Zhang, F., 2022. Indexing starvation mortality to assess its role in the population regulation of Northern cod. *Fisheries Research* 247, 106180. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106180>
- Riascos, J., Guzmán, N., Laudien, J., Heilmayer, O., Oliva, M., 2007. Suitability of three stains to mark shells of *Concholepas concholepas* (gastropoda) and *mesodesma donacium* (bivalvia). *Journal of Shellfish Research* 26, 43–49. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[43:SOTSTM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[43:SOTSTM]2.0.CO;2)
- Riera, P., Richard, P., 1996. Isotopic Determination of Food Sources of *Crassostrea gigas* Along a Trophic Gradient in the Estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42, 347–360. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0023>
- Riera, P., Stal, L., Nieuwenhuize, J., 2004. Utilization of food sources by invertebrates in a man-made intertidal ecosystem (Westerschelde, the Netherlands): a $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ study. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 84, 323–326. <https://doi.org/10.1017/S002531540400921Xh>
- Robinson, W.E., Wehling, W.E., Morse, M.P., McLeod, G.C., 1981. Seasonal changes in soft-body component indices and energy reserves in the Atlantic deep-sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Fishery Bulletin* 79, 449–458.
- 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, Metabolic organization: 30 years of DEB applications and developments* 62, 49–61. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2009.02.007>
- Rossi, F., Herman, P.M.J., Middelburg, J.J., 2004. Interspecific and intraspecific variation of δC and δN in deposit- and suspension-feeding bivalves (*Macoma balthica* and *Cerastoderma edule*): Evidence of ontogenetic changes in feeding mode of *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography* 49, 408–414. <https://doi.org/10.4319/lo.2004.49.2.0408>
- Rowley, R.J., Mackinnon, D.I., 1995. Use of the fluorescent marker calcein in biomineralisation studies of brachiopods and other marine organisms., in: *Bulletin de l'Institut Océanographique (Monaco)*. Presented at the Special Issue, pp. 111–120.
- Roy, S., Llewellyn, C.A., Egeland, E.S., Johnsen, G., 2011. *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*. Cambridge University Press.

- Sacristán, H.J., Mufari, J.R., Lorenzo, R.A., Boy, C.C., Lovrich, G.A., 2020. Ontogenetic changes in energetic reserves, digestive enzymes, amino acid and energy content of *Lithodes santolla* (Anomura: Lithodidae): Baseline for culture. *PLOS ONE* 15, e0232880. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0232880>
- Salomon, J.-C., Breton, M., 1991. Salomon, J. C. et Breton, M. (1991). Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. In: *Environmental Hydraulics*. Lee, Cheung, Balkema, Rotterdam, 459-464., in: *Environmental Hydraulics*. pp. 459–464.
- 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. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(98\)00406-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(98)00406-2)
- Saraiva, S., Meer, J. van der, Kooijman, S.A.L.M., Witbaard, R., Philippart, C.J.M., Hippler, D., Parker, R., 2012. Validation of a Dynamic Energy Budget (DEB) model for the blue mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 463, 141–158.
- Sauvey, A., Denis, F., Hégaret, H., Le Roy, B., Lelong, C., Jolly, O., Pavie, M., Fauchot, J., 2021. Interactions between Filter-Feeding Bivalves and Toxic Diatoms: Influence on the Feeding Behavior of *Crassostrea gigas* and *Pecten maximus* and on Toxin Production by *Pseudo-nitzschia*. *Toxins* 13, 577. <https://doi.org/10.3390/toxins13080577>
- Savoie, N., Aminot, A., Tréguer, P., Fontugne, M., Naulet, N., Kérouel, R., 2003. Dynamics of particulate organic matter d15N and d13C during spring phytoplankton blooms in a macrotidal ecosystem (Bay of Seine, France). *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER* 255, 27–41. <https://doi.org/10.3354/meps255027>
- Savoie, N., David, V., Morisseau, F., Etcheber, H., Abril, G., Billy, I., Charlier, K., Oggian, G., Derriennic, H., Sautour, B., 2012. Origin and composition of particulate organic matter in a macrotidal turbid estuary: The Gironde Estuary, France. *Estuarine Coastal And Shelf Science* 108, 16–28. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.12.005>
- Scaperrotta, M., Bartolini, S., Bogi, C., 2012. Accrescimenti IV - Stadi di accrescimento dei Molluschi marini del Mediterraneo - Stages of growth of marine molluscs of the Mediterranean Sea, Vol. IV.
- Schaal, G., Riera, P., Leroux, C., Grall, J., 2010. A seasonal stable isotope survey of the food web associated to a peri-urban rocky shore. *Marine Biology* 157, 283–294. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1316-9>
- Schmidt-Nielsen, K., 1997. *Animal Physiology: Adaptation and Environment*. Cambridge University Press.
- Shafee, M.S., 1982. Variations saisonnières de la consommation d'oxygène chez le pétoncle noir *Chlamys varia* (L.) de Lanvéoc (rade de Brest). *Oceanologica Acta* 5, 189–197.
- Shafee, M.S., 1981. Seasonal changes in the biochemical composition and calorific content of the black scallop *Chlamys varia* (L.) from Lanveoc, Bay of Brest. *Oceanologica Acta* 4, 12.
- Shafee, M.S., 1980. Application of some growth models to the black scallop, *Chlamys varia* (L.) from lanveoc, bay of brest. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 43, 237–250. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90050-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90050-7)
- Shafee, M.S., Conan, G., 1984. Energetic parameters of a population of *Chlamys varia* (Bivalvia: Pectinidae). *Marine Ecology Progress Series* 18, 253–262.
- Shafee, M.S., Lucas, A., 1980. Quantitative studies on the reproduction of black scallop, *Chlamys varia* (L.) from lanveoc area (Bay of Brest). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 42, 171–186. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(80\)90174-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(80)90174-4)

- Shank, B., Hart, D., Friedland, K., 2012. Post-settlement predation by sea stars and crabs on the sea scallop in the Mid-Atlantic Bight. *Marine Ecology Progress Series* 468, 161–177. <https://doi.org/10.3354/meps09974>
- Shumway, S., D.F., S., Selvin, R., 1987. Food resources related to habitat in the scallop, *Placopecten magellanicus* (Gmelin 1791): A qualitative study. *Journal of Shellfish Research* 6, 89–95.
- Shumway, S.E., Cucci, T.L., Lesser, M.P., Bourne, N., Bunting, B., 1997. Particle clearance and selection in three species of juvenile scallops. *Aquacult Int* 5, 89–99. <https://doi.org/10.1007/BF02764790>
- Sourisseau, M., Cadier, M., Caradec, F., Chapelle, A., Danielou, M.-M., Huber, M., Latimier, M., Le Gac, M., Le Roy, V., Petton, S., Plus, M., Pouvreau, S., Queau, I., Quere, J., Rabiller, E., Regaudie De Gioux, A., Schmitt, S., 2024. Environmental time series from a temperate microtidal bay (Bay of Brest). <https://doi.org/10.17882/100831>
- Stoeckmann, A.M., Garton, D.W., 2001. Flexible energy allocation in zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in response to different environmental conditions. *Journal of the North American Benthological Society* 20, 486–500. <https://doi.org/10.2307/1468043>
- Strömngren, T., Cary, C., 1984. Growth in length of *Mytilus edulis* L. fed on different algal diets. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 76, 23–34. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(84\)90014-5](https://doi.org/10.1016/0022-0981(84)90014-5)
- Sühnel, S., J. Lagreze-Squella, F., 2016. Nutrition in Pectinids, in: *Developments in Aquaculture and Fisheries Science*. Elsevier, pp. 355–370. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-62710-0.00008-0>
- Svanbäck, R., Bolnick, D.I., 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proc. R. Soc. B* 839–844. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198>
- Sweeting, C.J., Polunin, N.V.C., Jennings, S., 2006. Effects of chemical lipid extraction and arithmetic lipid correction on stable isotope ratios of fish tissues. *Rapid Commun Mass Spectrom* 20, 595–601. <https://doi.org/10.1002/rcm.2347>
- Syväranta, J., Lensu, A., Marjomäki, T.J., Oksanen, S., Jones, R.I., 2013. An Empirical Evaluation of the Utility of Convex Hull and Standard Ellipse Areas for Assessing Population Niche Widths from Stable Isotope Data. *PLOS ONE* 8, e56094. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056094>
- Taylor, A.C., Venn, T.J., 1979. Seasonal Variation in Weight and Biochemical Composition of the Tissues of the Queen Scallop, *Chlamys opercularis*, from the Clyde Sea Area. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 59, 605–621. <https://doi.org/10.1017/S0025315400045628>
- Taylor, K.E., 2001. Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres* 106, 7183–7192. <https://doi.org/10.1029/2000JD900719>
- Teaniniuraitemoana, V., 2016. Effect of temperature, food availability, and estradiol injection on gametogenesis and gender in the pearl oyster *Pinctada margaritifera* [WWW Document].
- Tebble, N., 1966. *British bivalve seashells : a handbook for identification*, Royal Scottish Museum.
- Telahigue, K., Hajji, T., Rabeh, I., Cafsi, M.E., 2013. The Effect of Starvation on the Biochemical Composition of the Digestive Gland, the Gonads and the Adductor Muscle of the Scallop *Flexopecten glaber* 2013. <https://doi.org/10.4236/fns.2013.44052>
- Thébault, J., Chauvaud, L., Clavier, J., Fichez, R., Morize, E., 2006. Evidence of a 2-day periodicity of striae formation in the tropical scallop *Comptopallium radula* using calcein marking. *Marine Biology* 149, 257–267. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0198-8>
- Thomas, Y., Mazurié, J., Alunno-Bruscia, M., Bacher, C., Bouget, J.-F., Gohinand F., S., Pouvreau, Struski, C., 2011. Modelling spatio-temporal variability of *Mytilus edulis* (L.) growth by forcing a dynamic energy budget model with satellite-derived environmental data. *J. Sea Res.* 66, 308–317.

- Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barille, L., Gohin, F., Bryere, P., Gernez, P., 2016. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *J. Biogeogr.* 43, 568–579. <https://doi.org/10.1111/jbi.12665>
- Thompson, P.A., Guo, M., Harrison, P.J., 1993. The influence of irradiance on the biochemical composition of three phytoplankton species and their nutritional value for larvae of the Pacific Oyster (*Crassostrea gigas*). *Marine Biology* 117, 259–268. <https://doi.org/10.1007/BF00345671>
- Thompson, P.A., Harrison, P.J., 1992. Effects of monospecific algal diets of varying biochemical composition on the growth and survival of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae. *Marine Biology* 113, 645–654. <https://doi.org/10.1007/BF00349708>
- Thorel, M., Clauquin, P., Schapira, M., Le Gendre, R., Riou, P., Goux, D., Le Roy, B., Raimbault, V., Deton-Cabanillas, A.-F., Bazin, P., Kientz-Bouchart, V., Fauchot, J., 2017. Nutrient ratios influence variability in *Pseudo-nitzschia* species diversity and particulate domoic acid production in the Bay of Seine (France). *Harmful Algae* 68, 192–205. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2017.07.005>
- Tjui Yeuw, T., Miraldo, M.C., Fontes, R.F.C., Vannucchi, F.S., 2022. Assessing bivalve growth using bioenergetic models. *Ecological Modelling* 473, 110069. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2022.110069>
- Trainer, V.L., Bates, S.S., Lundholm, N., Thessen, A.E., Cochlan, W.P., Adams, N.G., Trick, C.G., 2012. *Pseudo-nitzschia* physiological ecology, phylogeny, toxicity, monitoring and impacts on ecosystem health. *Harmful Algae*, Harmful Algae--The requirement for species-specific information 14, 271–300. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2011.10.025>
- Troadec, P., Le Goff, R., 1997. Etat des lieux et des milieux de la rade de Brest et de son bassin versant: phase préliminaire du Contrat de Baie de la rade de Brest.
- Tsotsios, D., Tzovenis, I., Katselis, G., Geiger, S.P., Theodorou, J.A., 2016. Spat Settlement of the Smooth Scallop *Flexopecten glaber* (Linnaeus, 1758) and Variegated Scallop *Chlamys varia* (Linnaeus, 1758) in Amvrakikos Gulf, Ionian Sea (Northwestern Greece). *shre* 35, 467–474. <https://doi.org/10.2983/035.035.0219>
- Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia* 136, 169–182. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>
- Visciano, P., Schirone, M., Berti, M., Milandri, A., Tofalo, R., Suzzi, G., 2016. Marine Biotoxins: Occurrence, Toxicity, Regulatory Limits and Reference Methods. *Frontiers in Microbiology* 7.
- Wang, C., Croll, R.P., 2004. Effects of sex steroids on gonadal development and gender determination in the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. *Aquaculture* 238, 483–498. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2004.05.024>
- Watts, A.J.R., McGill, R.A.R., Albalat, A., Neil, D.M., 2014. Biophysical and biochemical changes occur in *Nephrops norvegicus* during starvation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 457, 81–89. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.03.020>
- Yokoyama, H., Tamaki, A., Harada, K., Shimoda, K., Koyama, K., Ishihi, Y., 2005. Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER* 296, 115–128. <https://doi.org/10.3354/meps296115>
- Young, J.K., Black, B.A., Clarke, J.T., Schonberg, S.V., Dunton, K.H., 2017. Abundance, biomass and caloric content of Chukchi Sea bivalves and association with Pacific walrus (*Odobenus rosmarus divergens*) relative density and distribution in the northeastern Chukchi Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, The Hanna Shoal Ecosystem of the Northeastern Chukchi Seashelf* 144, 125–141. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2017.04.017>

- Yu, J.H., Song, J.H., Choi, M.C., Park, S.W., 2009. Effects of water temperature change on immune function in surf clams, *Macra veneriformis* (Bivalvia: Mactridae). *Journal of Invertebrate Pathology* 102, 30–35. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2009.06.002>
- Zanden, M.J.V., Rasmussen, J.B., 2001. Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46, 2061–2066. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.8.2061>
- Zeng, L.-Q., Fu, S.-J., Li, X.-M., Li, F.-J., Li, B., Cao, Z.-D., Zhang, Y.-G., 2014. Physiological and morphological responses to the first bout of refeeding in southern catfish (*Silurus meridionalis*). *J Comp Physiol B* 184, 329–346. <https://doi.org/10.1007/s00360-014-0801-8>
- Zeng, L.-Q., Li, F.-J., Li, X.-M., Cao, Z.-D., Fu, S.-J., Zhang, Y.-G., 2012. The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol* 162, 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2012.02.022>
- Zorita, I., Rodriguez, J.G., Garmendia, J., 2023. First attempt to cultivate black scallop *Mimachlamys varia* (L., 1758) under suspended conditions in waters of the Basque coast (SE Bay of Biscay): a note *Revista de Investigación Marina* [29.1] 29, 1–10.
- Zwaan, A. de, Eertman, R.H.M., 1996. Anoxic or aerial survival of bivalves and other euryoxic invertebrates as a useful response to environmental stress—A comprehensive review. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Pharmacology, Toxicology and Endocrinology* 113, 299–312. [https://doi.org/10.1016/0742-8413\(95\)02101-9](https://doi.org/10.1016/0742-8413(95)02101-9)

Titre : Écologie & dynamique de la croissance du pétoncle noir (*Mimachlamys varia*) en Rade de Brest

Mots clés : *Mimachlamys varia*, Ecologie, Traits de vie, Dynamic Energy Budget, Isotopes stables, Rade de Brest

Résumé : Le pétoncle noir, *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), est un pectinidé présent sur les côtes Atlantiques nord-est et historiquement pêché en France, mais en déclin depuis les années 70. Pour redynamiser ses stocks et assurer une pêche durable, nous avons mené une étude intégrative de son écologie et de ses traits biologiques pour mieux comprendre comment sa croissance, sa reproduction et son écologie trophique varient en fonction de l'environnement. Pour cela, nous avons combiné différentes approches : observations *in-situ*, expérimentations en milieu contrôlées et modélisation. En Rade de Brest, les performances de croissance actuelles sont plus faibles qu'en 1990, et la taille commerciale est difficilement atteinte, après plus de trois ans. La température et la disponibilité alimentaire ont une influence sur la croissance et la

reproduction, ce qui entraîne des variations spatiales dans les paramètres démographiques de *M.varia*. Par exemple, des performances démographiques plus faibles sont observées lorsque la température est trop élevée, et l'accessibilité aux sources trophiques limitée. Les paramètres démographiques collectés et combinés à des mesures isotopiques nous ont permis de paramétrer un modèle de croissance qui a révélé que *M. varia* se nourrit principalement de phytoplancton frais, tout en ayant la capacité d'utiliser différentes sources trophiques, avec une efficacité de nutrition variable au cours du temps. Sur la base de ces résultats, des recommandations sont proposées pour restaurer les populations de *M. varia* en Rade de Brest.

Title : Ecology & growth dynamics of the variegated scallop (*Mimachlamys varia*) in the Bay of Brest

Keywords : *Mimachlamys varia*, Ecology, Life traits, Dynamic Energy Budget, Stable isotopes, Bay of Brest

Abstract : The variegated scallop, *Mimachlamys varia* (Linnaeus, 1758), is a scallop found on the northeast Atlantic coast and historically fished in France, but in decline since the 1970s. To reverse the observed stock declines and ensure a sustainable fishery, we carried out an integrative approach through an extensive study of its ecology and biological traits to better understand how and to which extent its growth, reproduction and trophic ecology vary depending on spatio-temporal variations in environmental conditions. For this purpose, we combined various approaches: *in-situ* observations, controlled experiments and modeling. In the Bay of Brest, the observed growth performance is lower than in the 1990's, while the commercial size is barely reached even after three years of growth.

Temperature and food availability influenced both the growth and the reproduction, resulting in spatio-temporal variations in *M.varia* demographic parameters. For example, a lower demographic performance is observed when temperature is too high, and/or when the accessibility to trophic resources is limited. By combining the estimated demographic parameters with isotopic measurements we parameterized a dynamic energy budget model revealing that *M. varia* feeds preferentially on fresh phytoplankton, but is still able to use different resources, with a variable feeding efficiency over time. Based on these results, recommendations are proposed for restoring *M. varia* populations in the Bay of Brest.