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

Rapport final

Contrat FEAMP 17/2215675

Février 2021

Coordination & Rédaction :

S. Pouvreau[1], H. Cochet[2], A. Fabien[3], I. Arzul[1], S. Lapègue[1], S. Gachelin[4], B. Salaun[5]

avec la contribution de :

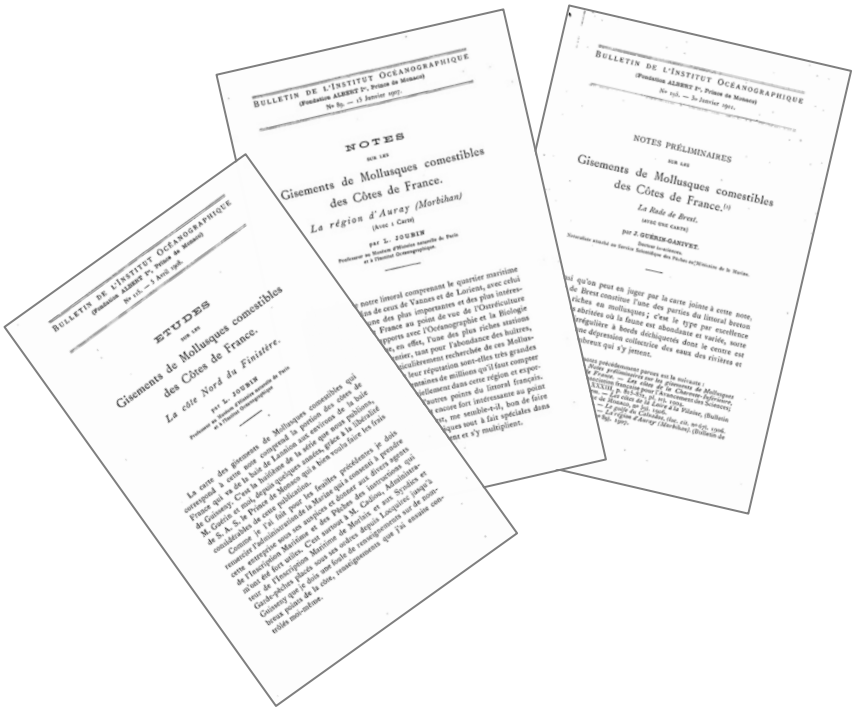
Ifremer : S. Petton, A. Brossin, T. Guillet, V. Le Roy, M. Huber, I. Queau, C. Di Poï, T. Gromberg, N. Mérou, C. Lecadet, S. Heurtebise, A. Terre, JF. Bouget, N. Cochennec, P. Boudry

ESITC : N. Sebaibi, M. Dufeu, A. Gérault, S. Chaudemanche, M. Boutouil

CRC Bretagne Sud : G. Raibaut, S. Perrignon

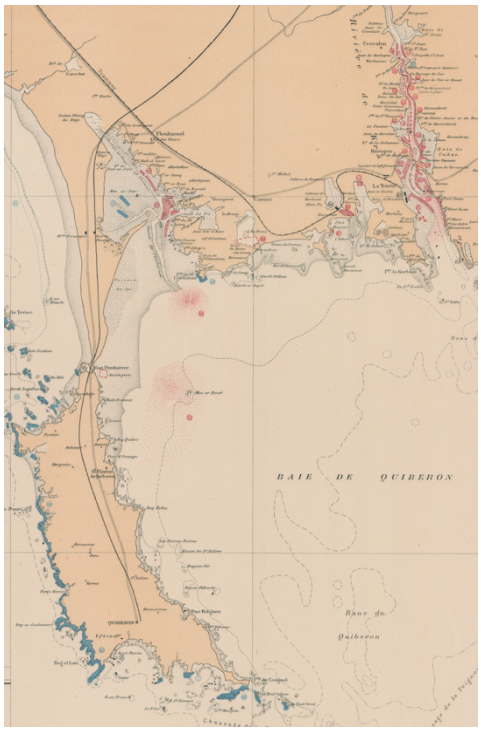
CRC Bretagne Nord : N. Cozannet, C. Chevalier, R. Gonzalez

1 2 3 4 5



Dans les pas du Naturaliste Louis Joubin...

Au tout début du 20ème siècle, Louis Joubin, Professeur au Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, réalise avec l'aide son collègue Joseph Guérin-Ganivet, un remarquable inventaire des huitrières en France. Construit au travers d'une vingtaine de bulletins océanographiques édités sur plusieurs années, ce travail est illustré de cartographies uniques localisant à la perfection les populations sauvages d'huitres plates encore présentes à l'époque. Au cours de l'une de ses missions, ici dans le Morbihan, voici ce que l'on pouvait lire :



Il est bien certain qu'autrefois dans chaque rivière le banc était continu et que plus anciennement encore il existait non seulement dans l'entrée de la rivière mais se rattachait à un grand banc naturel de haute mer. On trouve encore des vestiges de ce banc dans la baie de Quiberon où les pêcheurs au chalut prennent un peu partout quelques huîtres éparses. Mais aujourd'hui les bancs ne se continuent plus en haute mer; l'embouchure des rivières ne contient plus de bancs et les abus de toutes sortes joints à diverses causes naturelles en ont fait disparaître des sections entières et appauvri le reste au point que leur existence est sous la dépendance de l'observation des règlements actuels. Cette observation est fort importante, car, non loin de là, on a pu voir disparaître totalement les bancs des rivières de Vannes et de Penerf. Pour avoir voulu donner satisfaction aux inscrits on les a laissé draguer à outrance sous prétexte de nettoyer les bancs; ils les ont si bien nettoyés qu'ils les ont entièrement détruits et ruiné l'industrie du pays; ils en ont été les premières victimes. Il est à souhaiter que l'administration continue à appliquer strictement les règlements dans les rivières de la région d'Auray et résiste aux influences qui voudraient, là aussi, lui faire tuer la poule aux œufs d'or.

Un siècle plus tard, dans un contexte d'érosion majeure de la biodiversité terrestre et marine, l'Alliance Européenne pour la Restauration de l'Huitre Plate (NORA) était fondée à Berlin en novembre 2017 et le projet FOREVER démarrait tout juste en France... Trois ans plus tard, ce rapport vous emmène à la recherche des huitrières oubliées de Louis Joubin et des mécanismes permettant de les restaurer...

Résumé

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

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

Ce rapport apporte aussi de nombreux nouveaux éléments de gestion, utiles aux professionnels de l'ostréiculture, de la pêche, mais aussi aux gestionnaires de l'environnement, notamment aux animateurs du réseau des sites Natura 2000, à l'Office Français de la Biodiversité ainsi qu'à différentes associations impliquées. A titre d'exemple, ci-joint quelques résultats marquants :

- Pour la profession ostréicole, la meilleure compréhension du recrutement de l'espèce ouvre les voies pour assurer un captage "régulier" pour les années à venir. Les cartes de dispersion expliquent la distribution spatiale du recrutement dans les deux seuls sites de captage français. Les tendances temporelles démontrent l'importance de gérer les populations sauvages, seul moyen d'assurer un captage lorsque des étés frais moins favorables à la reproduction. Le seuil des 18°C/19°C constitue une température critique des masses d'eau en deçà de laquelle le recrutement se fait mal, surtout quand les stocks sont faibles.
- Pour le secteur de la pêche professionnel (mais aussi récréative), les résultats montrent l'extrême fragilité des bancs résiduels bretons et insistent sur le fait qu'aucune exploitation durable de cette espèce ne pourra être menée sans une gestion très précise des populations résiduelles incluant conservation, restauration et suivis scientifiques.
- Pour les gestionnaires de l'environnement, ce rapport est l'occasion de mettre en lumière cette espèce-ingénieur, qui après trois siècles de surexploitation, est menacée de disparition. Pourtant une huitrière en bonne santé apporte de nombreux services écosystémiques, comme lutter contre l'érosion de la biodiversité et la dégradation de la qualité de l'eau. De nombreux éléments précis sont fournis pour permettre aux services de l'état, aux gestionnaires Natura 2000 et à l'OFB de protéger et restaurer les dernières populations présentes sur leurs périmètres d'intervention.

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

Remerciements

Le projet FOREVER a pu être réalisé grâce à la contribution régionale :

- *des ostréiculteurs de l'ensemble des bancs expertisés du Golfe du Morbihan à Cancale :*
  - ***Baie de Quiberon, Morbihan** : L. Tanguy, M. Tanguy, M. Le Joubioux, C. Kerisit, J.F. Taugé (SOBAIE)*
  - ***Anse de Penfoulic, Finistère** : R. le Faou, S. Le Gac, B. Le Meur et F. Laupies.*
  - ***Rivières de l'Odet et de Pont l'Abbé, Finistère** : K. Way et N. Héron*
  - ***Rade de Brest, Finistère** : J. Coïc*
  - ***Rivière de Penzé, Finistère :** A. Morvan*
  - ***Rivière du Trieux, Côtes d'Armor :** G. Le Rouzes*

- *des gestionnaires de l'environnement et autres acteurs du littoral :*
  - ***Côtes d'Armor :** L'association VIVARMOR et ses bénévoles*
  - ***Côtes d'Armor :** F. Bargat (Bureau étude LITTOBS)*
  - ***Rivières du Trieux et du Jaudy :** G. Prigent (Ethnologue, Côtes d'Armor)*
  - ***Estuaire de la Rance :** F. Lang (Dinan agglomération)*
  - ***Rivière de l'Odet :** A.S. Blanchard (SIVALODET)*
  - ***Rade de Brest :** A. Larzillière (PNRA), Alain Pibot (OFB)*
  - ***Baie de Quiberon :** L. Gosselin et M. Remault (OFB, Natura 2000)*
  - ***Baie de Quiberon :** B. Perrin (Taxonomiste, MNHN)*

Le génotypage SNP a été réalisé grâce à la Plateforme GENTYANE de l'INRA de Clermont-Ferrand. Les travaux en acoustique sous-marine ont bénéficié des moyens techniques de l'ENSTA et de la collaboration avec les collègues IRD du LEMAR (J. Habasque).

Liste des rapports et publications scientifiques issus du projet

Les différents travaux présentés ci-dessous détaillent certains volets du projet en complément du présent rapport de synthèse. Ils sont accessibles sur Archimer (https://archimer.ifremer.fr) ou envoyés sur simple demande auprès des gestionnaires du projet FOREVER.

Brossin A. (2018) Étude de la dispersion, du comportement larvaire et du recrutement de l'huître plate en rade de Brest. Rapport master II Agrocampus.

Chaumillon L. (2019) Detection and mapping of native flat oyster (*Ostrea edulis*): the Bay of Brest, France. Rapport master II ENSTA.

Bosseboeuf L. (2019) Étude de la variation des ressources marines en rade de Brest : 1866-1963. Rapport master II EGEL, IUEM-UBO.

Colsoul B., Pouvreau S., Di Poi C., Pouil S., Merk V., Peter C., Boersma M., Pogoda B. (2020) Addressing critical limitations of oyster (Ostrea edulis) restoration: Identification of nature-based substrates for hatchery production and recruitment in the field . Aquatic Conservation-marine And Freshwater Ecosystems, 30, 2101-2115 . https://doi.org/10.1002/aqc.3454

Mérou N. (2021) Étude des cycles de Marteilia refringens et Bonamia ostreae, parasites protozoaires de l'huître plate Ostrea edulis. Thèse Univ. La Rochelle. Soutenance le 23 Février 2021.

Mérou N., Lecadet C., Pouvreau S., Arzul I. (2020) An eDNA/eRNA-based approach to investigate the life cycle of non-cultivable shellfish micro-parasites: the case of Bonamia ostreae , a parasite of the European flat oyster Ostrea edulis. Microbial Biotechnology, 13(6), 1807-1818. https://doi.org/10.1111/1751-7915.13617

Petton S., Pouvreau S., Dumas F. (2020) Intensive use of Lagrangian trajectories to quantify coastal area dispersion . Ocean Dynamics , 70, 541-559 . https://doi.org/10.1007/s10236-019-01343-6

Pogoda B., Brown J., Hancock B., Preston J., Pouvreau S., Kamermans P., Sanderson W., Von Nordheim H. (2019) The Native Oyster Restoration Alliance (NORA) and the Berlin Oyster Recommendation: bringing back a key ecosystem engineer by developing and supporting best practice in Europe . Aquatic Living Resources , 32, 13. https://doi.org/10.1051/alr/2019012

Potet M., Fabien A., Chaudemanche S., Sebaibi N., Guillet T., Gachelin S., Cochet H., Boutouil M., Pouvreau S. (2021) Which concrete substrate suits you? Ostrea edulis larval preferences and implications for shellfish restoration in Europe. Ecological Engineering, *162.* https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106159

Pouvreau S., Cochet H., Gachelin S., Chaudemanche S., Fabien A. (2019) Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huitres plates en Bretagne : le projet FOREVER . Rapport Intermédiaire 2018. RBE/PFOM/PI 2019-3 . https://doi.org/10.13155/61629

Zu Ermgassen P. S. E., Bonačić K., Boudry P., Bromley C. A., Cameron T. C., Colsoul B., Coolen J. W. P., Frankić A., Hancock B., Have T. M., Holbrook Z., Kamermans P., Laugen A. T., Nevejan Na., Pogoda Be., Pouvreau S., Preston Jo., Ranger C. J., Sanderson W. G., Sas He., Strand Å., Sutherland W. J. (2020) Forty questions of importance to the policy and practice of native oyster reef restoration in Europe . Aquatic Conservation-marine And Freshwater Ecosystems , 30(11), 2038-2049 . https://doi.org/10.1002/aqc.3462

Pour citer ce présent rapport, merci d'utiliser cette référence :

Pouvreau S., Cochet H., Fabien A., Arzul I., Lapègue S., Gachelin S., Salaun B. (2021) Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huitres plates en Bretagne: le projet FOREVER. Ifremer. Rapport Final. Contrat FEAMP 17/ 2215675. 122 p

Table des Matières

1 INTRODUCTION 11

2 INVENTAIRE ET DIAGNOSTIC DES POPULATIONS RESIDUELLES DE BRETAGNE 16

2.1 INVENTAIRE A L'ECHELLE DE LA BRETAGNE 16
2.1.1 Cartographie et état écologique des bancs 16
2.1.2 Habitat actuel 29
2.1.2.1 Profondeur 29
2.1.2.2 Sédiment 29
2.1.2.3 Température et salinité 30
2.1.2.4 Entité hydrographique 31
2.1.2.5 Biocénose 31
2.1.3 État démographique des bancs 35
2.2 ÉTAT PARASITAIRE 37
2.3 STRUCTURATION GENETIQUE 40

3 DYNAMIQUE D'UN BANC SAUVAGE D'HUITRES PLATES 45

3.1 INSTALLATION DE DEUX LABORATOIRES SOUS-MARINS DEDIES 46
3.2 CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES GENERALES DE 2018 A 2020 47
3.2.1 Conditions hydrologiques 47
3.2.2 Régimes de vents dominants 49
3.3 ABONDANCE LARVAIRE ET INDICE DE RECRUTEMENT 50
3.3.1 Abondance larvaire et fenêtre environnementale favorable 51
3.3.2 Tendance temporelle sur le long terme 53
3.3.3 Comportement larvaire et distribution des larves sur la colonne d'eau 56
3.4 FOCUS SUR LA DISPERSION LARVAIRE 59
3.4.1 Carte de dispersion globale sur chaque secteur 59
3.4.2 Intégration du comportement larvaire dans les modèles hydrodynamiques 63
3.5 VARIABILITE SPATIALE DU RECRUTEMENT 68
3.5.1 Variabilité spatiale du recrutement en rade de Brest 69
3.5.2 Variabilité spatiale du recrutement en baie de Quiberon 72
3.6 IMPACT DE LA PREDATION 73
3.7 IMPACT DES MALADIES PARASITAIRES 77
3.7.1 Variations temporelles 77
3.7.2 Distribution spatiale 81

4 CONSERVATION ET RESTAURATION ÉCOLOGIQUE 82

4.1 MESURES DE CONSERVATION 82
4.2 RESTAURATION ACTIVE PAR ENRICHISSEMENT COQUILLIER 86
4.3 RESTAURATION ACTIVE PAR SEMIS DE NAISSAINS 87
4.4 RESTAURATION ACTIVE PAR IMPLANTATION DE RECIFS ARTIFICIELS ADAPTES 89
4.4.1 Formulations des bétons pour la construction des récifs 90
4.4.2 Tests préliminaires de recrutement 92
4.4.3 Design tridimensionnel du module récifal 95
4.4.4 Immersion et suivi des récifs 96
4.4.5 Influence de la rugosité de surface 101
4.4.5.1 Étude préliminaire 2018 101
4.4.5.2 Étude approfondie en 2019 102
4.4.6 Influence du macro relief 107
4.4.7 Influence de la couleur 108
4.4.8 Autres types de structures récifales 109

5 CONCLUSION ET RECOMMANDATIONS 111

6 REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 116

Table des illustrations

Figure 1 : Les services écosystémiques des bancs et récifs d'huitres plates 12
Figure 2 : Les différents projets de restauration des récifs huitriers dans le monde et la démarche générique de mise en œuvre résumée ici en 7 étapes. 13
Figure 3 : La restauration écologique et les solutions fondées sur la Nature (source : IUCN). 14
Figure 4 : Les différentes phases du cycle de vie étudiées dans le cadre du projet français FOREVER (Flat Oyster REcoVERy) de conservation et restauration de l'huitre plate en France. 15
Figure 5 : Localisation et caractérisation des principaux gisements expertisés en Bretagne selon leur état écologique. La légende sur les densités est indiquée dans l'angle haut à gauche de l'image. Attention, certaines icônes sont superposées, ce qui empêche de voir ici toutes les densités observées. Les planches présentées ci-après permettent de zoomer sur chaque secteur pertinent. 17
Figure 6 : Diversité des supports de fixation des naissains d'huitres plates : graviers (photo 1), autres coquillages déjà installés, ici l'huitre creuse (photo 2), pieds de tables ostréicoles basses sur estran (photo 3) 30
Figure 7 : Quelques exemples de photos illustrant la biodiversité hébergée dans les récifs d'huitres plates 34
Figure 8 : Distribution en taille (longueur en mm) et en poids (en g) des individus (n = 30) prélevés sur chaque banc présentant une densité suffisante. 35
Figure 9 : Fenêtre et intensité du recrutement au sein de 7 populations inventoriées dans le projet FOREVER. De haut en bas : le banc du Milieu (au large de Penthièvre) en Baie de Quiberon (BDQ), le banc de Saint jean en Ria d'Etel (ETL), le banc de Perennou en Rivière de l'Odet (ODT), le banc de l'île Chevalier en Rivière de Pont l'Abbé (PAB), le banc de Penfoulic en Baie de Fouesnant (PFC), le banc de Saint Yves en rivière de Penzé (PNZ) et enfin le banc du Roz en Rade de Brest. Le recrutement s'exprime en nombre d'individus cumulés par collecteur au cours d'une exposition de 15 jours. Chaque collecteur présente une surface de 116 cm^2. 36
Figure 10 : Dépôt noir au niveau de l'attache du muscle adducteur d'une huître plate provenant de l'Odet. 38
Figure 11 : Localisation des échantillons étudiés. Le code couleur représente l'origine française (vert) ou étrangère des populations (rouge). 40
Figure 12 : Exemples de résultats de génotypages pour deux marqueurs de la puce huitre plate. Chaque point ou triangle est un échantillon et chaque couleur représente l'un des trois génotypes possibles (AA, AB ou BB). La Figure (A) présente un cas classique de bonne séparation des trois groupes de génotypes, alors que la figure (B) présente un exemple d'erreur de génotypage pour le réplicat technique (entouré en rose). 41
Figure 13 : Effectif des échantillons par population dont les génotypes ont été utilisés dans l'analyse. 42
Figure 14 : Résultat de la clusterisation : populations françaises (en vert) vs populations étrangères (en rouge)43
Figure 15 : Représentation des deux premiers axes de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) 43
Figure 16 : Connectivité hydrodynamique au sein de la rade de Brest et identification de populations (dans les cercles rouges) génétiquement différenciées : Roscanvel, Elorn et Rade Sud (Hussenot et al., 2014). 44
Figure 17 : Différenciation observée à l'échelle européenne (Harrang, 2012) 44
Figure 18 : Principaux facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates 45
Figure 19 : Schéma du laboratoire sous-marin déployé sur les deux sites ateliers de rade de Brest et baie de Quiberon. Chaque site, au cours des 3 années du projet, a fait l'objet de mesures hydrologiques, de suivis de l'abondance larvaire et du recrutement, et d'expériences permettant d'évaluer la prédation et le rôle des parasites dans la survie des individus. Ces sites ont aussi été utilisés pour réaliser des tests spécifiques sur les préférences de l'espèce en termes de substrat lors du recrutement. En outre, ces deux secteurs font aussi l'objet de rejeux de modèles hydrodynamiques permettant d'évaluer les contraintes dans la dispersion larvaire. 46
Figure 20 : Conditions hydrologiques (Température, Salinité, Chlorophylle a et Turbidité) enregistrées sur le site du Roz en rade de Brest (en vert) et sur le site de Men Er Roué en baie de Quiberon (en bleu) de 2018 à 2020.. 47
Figure 21 : Hauteur d'eau, direction et vitesse des courants sur le banc du Roz sur une période d'un mois (deux cycles de mortes eaux / vives eaux) et comparaison entre la mesure (par ADCP) et le modèle hydrodynamique de la rade de Brest (Mars 3D - 50 m). 48
Figure 22 : Rose des vents estivaux (direction et force) observée pour les deux sites tout au long du projet FOREVER (2018-2020). Les données proviennent du modèle Météo-France Arome 2,5 km. 49
Figure 23 : Cycle biologique d'Ostrea edulis. Les facteurs dont dépend le recrutement sont représentés en bleu clair (schéma adapté de Pineda et al., 2009 ; Pawlik, 1992 ; Pineda et al., 2007). 50
Figure 24 : Relation entre l'abondance larvaire et la température de l'eau : approche comparée entre la rade de Brest (Site du Roz) et la baie de Quiberon (Site de Men Er Roué). 52

Figure 25 : Relation entre la présence saisonnière des larves évoluées (aire grisée) et le recrutement sur collecteurs benthiques (aires colorées) en baie de Quiberon et rade de Brest..... 53
Figure 26 : Évolution interannuelle de l'abondance larvaire (larves totales et larves évoluées) en rade de Brest et en baie de Quiberon. La valeur en étiquette donne la moyenne sur l'été en complément des indications de dispersion fournies par les autres graphiques..... 54
Figure 27 : Variations interannuelles du recrutement en baie de Quiberon et en rade de Brest. A gauche : tendances interannuelles et à droite corrélation du recrutement observé entre les deux secteurs, un code couleur indique la température de l'été (moyenne sur les deux secteurs). 55
Figure 28 : Capacité de nage et de chute chez les larves de bivalves. Les vitesses indiquent les ordres de grandeur fréquemment rencontrées pour les larves de bivalves (toutes espèces confondues). Les valeurs record de 3 cm/s sont rencontrées lors de la nage active vers le fond (appelée "dive-bombing")..... 56
*Figure 29 : Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d'Ostrea edulis en fonction de leur taille. Les valeurs moyennes des vitesses utilisées dans les modèles de dispersion (paragraphe suivant) sont représentées par les droites en pointillés rouges et verts. Graphe (a) : les larves représentées par les points noirs ont une nage « droite » (hélice peu prononcée avec un diamètre inférieur à 1 mm) tandis que les larves représentées par les points gris ont une nage avec des hélices plus prononcées (diamètre compris entre 1 et 5 mm). Graphe (b) : équation de la droite de régression linéaire de la vitesse de chute (en bleu, R2 = 0.741) : y = 0.028*x – 2.15..... 57*
Figure 30 : Concentration larvaire (nombre total de larves/m^3) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observés dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 10/07/2018 au fond, à mi-hauteur et à la surface de la colonne d'eau à 3 moments de marée différents : basse mer, mi marée, pleine mer..... 58
Figure 31 : Concentration larvaire (larves / m^3) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observées dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 25/07/2018 à différents niveaux de la colonne d'eau..... 59
Figure 32 : Cartographie de la dispersion en Rade de Brest (Indicateur de dispersion locale en m^2.s^{-1}, Petton et al., 2020) en fonction du coefficient de marée (a,b et c) et des vents dominants (d, e, f et g). 61
Figure 33 : Cartographie de la dispersion en Baie de Quiberon (Indicateur de dispersion locale en m^2.s^{-1}, Petton et al., 2020) en fonction du coefficient de marée (a,b et c) et des vents dominants (d, e, f et g). 62
Figure 34 : Présentation des trois grands types de comportement théorique testés dans le modèle hydrodynamique pour la larve d'Ostrea edulis au cours de sa vie pélagique (de haut en bas : comportement neustonique - comportement intermédiaire - comportement suprabenthique). La courbe en bleu présente la position de la larve dans la colonne d'eau résultante pour chaque comportement. L'exemple présenté ici correspond à une émission théorique des larves en début de vives eaux (augmentation progressive du marnage, courbe noire). 63
Figure 35 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 65
Figure 36 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vive-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 66
Figure 37 : Dispersion des larves (n = 30 millions) émises depuis les bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les valeurs sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau. 67
Figure 38 : Du comportement larvaire au recrutement grégaire : résumé des différents comportements larvaires d'Ostrea edulis en réponse à différents signaux physiques et chimiques. Les comportements sont représentés en rouge, les signaux en bleu (schéma adapté de Brossin, 2018). 68
Figure 39 : Disposition des collecteurs benthiques dans la rade de Brest lors de la campagne 2018 de suivi du recrutement d'Ostrea edulis (Mise à l'eau le 10 juillet 2018 et récupération le 23 juillet 2018). Le positionnement précis a été fait en relation avec les cartes de dispersion potentielle larvaire. 69
Figure 40 : Cartographie du recrutement et histogramme (en médaillon) représentant le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018. Les barres d'erreurs de l'histogramme correspondent aux écarts-types calculés à partir du nombre de naissains fixés sur les 6 coupelles comptées par site. 70
Figure 41 : Recrutement d'Ostrea edulis du 10 au 23 juillet 2018 (nombre de naissains/coupelle) et carte de dispersion au 10ème jour des larves d'Ostrea edulis en période de morte-eau et ayant un comportement intermédiaire. La Figure en médaillon montre la corrélation entre les deux variables. 71
Figure 42 : Recrutement (nombre moyen de naissains par coupelles obtenus sur collecteurs temporaires hebdomadaires) en 6 point de la baie la Quiberon de 2018 à 2020. 72

Figure 43 : Protocole de l'expérimentation mise en œuvre en rade de Brest et baie de Quiberon pour évaluer les risques de prédation lors de la première année de vie de l'huitre plate..... 74
Figure 44 : Résultats de l'expérimentation sur la prédation menée en rade de Brest et baie de Quiberon en 2019. Les photos de gauche présentent, de haut en bas, quelques exemple de dégâts causés par la prédation : (1) du bigorneau perceur (forage d'un trou dans l'une des valves), (2) les daurades (coquilles broyées en plusieurs morceaux) et (3) les crustacées, ici l'araignée de mer observée en 2018 (grignotage de la valve inférieure). Les graphes à droite montrent l'évolution des taux de mortalités causés par la prédation au cours du printemps et de l'été 2019, sur les deux sites atelier..... 75
Figure 45 : Fréquences de détection d'ADN de Marteilia refringens et de Bonamia ostreae dans les huitres plates du banc du Roz en fonction des saisons sur un cycle de deux ans (2018-2019)..... 78
Figure 46 : Détection de M. refringens et B. ostreae dans les huitres plates de mars 2016 à février 2020. A : Évolution de la proportion d'huitres non infectées, infectées par M. refringens, infectées par B. ostreae ou co-infectées. B : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de M. refringens dans les huitres et régression linéaire associée. C : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de B. ostreae dans les huitres et régression linéaire associée..... 79
Figure 47 : Représentation graphique des corrélations calculées entre la fréquence de détection de M. refringens et B. ostreae dans les huîtres plates l'été, et la moyenne des paramètres environnementaux sur le printemps, l'hiver et l'automne précédent. Sur cette figure, seules les corrélations fortes (cor > 0.5) sont représentées..... 80
Figure 48 : Synthèse des résultats de détection d'ADN de deux parasites de l'huitre plate Marteilia refringens et Bonamia ostreae obtenus au cours des campagnes saisonnières de prélèvement au niveau du gisement du Roz en rade de Brest (Mérou, 2021). Contrairement à Bonamia, le parasite Marteilia peut être observé dans de nombreux compartiments de l'environnement en fonction des saisons..... 81
Figure 49 : Méthodes de conservation et restauration écologique proposées et testées au sein du projet FOREVER. Selon les secteurs, certaines méthodes de restauration sont plus appropriées et l'ensemble de ces méthodes permet donc un mode d'action très complet pour sauvegarder les populations naturelles. 82
Figure 50 : Carte des enjeux écologiques de la façade Nord Atlantique / Manche Ouest: les récifs d'huitres plates, au même titre que les bancs de maërl, les massifs d'hermelles, les herbiers à zostères, les prés salés et les champs de laminaires sont des habitats particuliers côtiers à enjeu fort ou majeur. Extrait du Document Stratégique de Façade Nord Atlantique - Manche Ouest DIRM-NAMO..... 85
Figure 51 : Illustration de la démarche de communication dans le cadre du projet FOREVER 86
Figure 52 : Colonisation des huitres creuses au bout d'un an et demi après leur dépôt sur le banc du Roz. Photo de gauche : différentes organismes épibiontes (ascidies, éponges, sabelles, crépidules) dont un ormeau - photo de droite : forte abondance d'huitres plates (recrutement 2015 et jeunes naissains du recrutement 2016). 87
Figure 53 : Localisation des semis 2015 à 2020 sur le banc du milieu en baie de Quiberon 88
Figure 54 : Semis de naissains sur le banc du milieu en baie de Quiberon : semis au démarrage (naissain âgé de 6 mois, photo de gauche), semis à 18 mois (huitres âgées de 2 ans, photo de centre) et illustration de la prédation des semis par l'étoile de mer. 88
Figure 55 : Nombre de naissains par support (pour 100 cm², extrait de Hussenot et al., 2014)..... 89
Figure 56 : Taille des morceaux de coquille d'huitres utilisés dans le béton : a. poudre, b. moyenne, c. grande.. 90
Figure 57 : Photos de dalles de recrutement (à gauche 0CH à droite 50CHg). 92
Figure 58 : Le laboratoire de test sous-marin du Roz : illustration des structures benthiques permettant d'évaluer le recrutement sur différents types de matériaux, distribués en damier aléatoire..... 92
Figure 59 : Résultat du recrutement après 15 jours d'immersion pour chaque formulation sur les deux sites. ... 93
Figure 60 : Recrutement après 15 jours d'immersion sur chacun des sites. Légende : 20Shell, 35Shell et 50Shell = taux de coquilles dans la formulation, S1, S2 et S3 = Taille des morceaux coquilles (poudre, moyenne, grosse) . 94
Figure 61 : Vue détaillée de la dalle 20Shell et de l'hétérogénéité du recrutement en fonction de la rugosité : à gauche, chaque point rouge indique la présence d'une larve, à droite vue à fort grossissement d'une larve d'huitre plate (taille = 700 µm). 95
Figure 62: Design tridimensionnel des récifs artificiels du projet FOREVER..... 95
Figure 63 : Évolution de la résistance mécanique du béton en fonction de la quantité et de la nature des coquilles d'huitres utilisées dans sa confection..... 96
Figure 64 : Phase d'immersion des récifs FOREVER en Rade de Brest et Baie de Quiberon et vue des récifs posés sur le fond (juin 2019) 97
Figure 65 : Illustration de l'évolution de la colonisation sur l'un des récifs (Rade de Brest)..... 97
Figure 66 : Illustration de la disparité de colonisation entre les secteurs, du problème de la sédimentation et l'arrivée des différents prédateurs les récifs : bigorneaux perceurs, crustacés, étoiles de mer. 98
Figure 67 : Comparaison de la colonisation des récifs sur les trois sites (vue du dessus)..... 99

Figure 68 : Comparaison de la colonisation des récifs sur les trois sites (vue de côté). 100
Figure 69 : Comparaison par analyse microscopique de la colonisation en fonction de la rugosité de surface.. 101
Figure 70 : Évolution de la densité en recrues en fonction de la rugosité de surface des échantillons 102
Figure 71 : Gamme des différents échantillons (10 textures différentes obtenues an utilisant 10 matrices différentes) servant à l'étude de la rugosité de surface. 103
Figure 72 : Schéma, photo des structures permettant de tester les échantillons et répartition aléatoire des échantillons au sein de chaque grille de test..... 104
Figure 73 : Boîte à moustaches représentant la densité de recrutement pour chaque texture. 105
Figure 74 : Boîte à moustaches représentant la densité de recrutement pour chaque texture sur chaque grille (A en blanc, B en gris clair ou C en gris foncé). La valeur moyenne de chaque substrat est indiquée par une étoile noire. 105
Figure 75 : a) Distribution aléatoire des pavés sur les grilles expérimentales. Le nombre du haut est le numéro de référence de la texture (de 1 à 10) et le nombre du bas indique la densité de recrutement. b) Boîtes à moustaches représentant, pour chaque texture, le recrutement moyen pour les dalles qui étaient positionnés en bordure (le périmètre) ou au centre des grilles. 106
Figure 76 : Représentation de la densité de recrutement sur chaque type de zone défini (haut, fosse ou flanc) pour les dalles à textures très ondulées (n°7, 9 et 10). 107
Figure 77 : Effet de la couleur sur le recrutement. En haut : couleur testée ; en bas : comparaison entre le matériau de référence (à droite) et un matériau avec pigments noirs (à gauche). 108
Figure 78 : Développement progressif d'une huitrière "suspendue" sur le site du Roz en rade de Brest. 110
Figure 79 : Illustration de la capacité des huitres (plates à gauche, creuses à droite) à coloniser naturellement des structures verticales plantées dans le sédiment. Les capacités de croissance accélérées à quelques dizaines de centimètres du sédiment et un probable effet réduit de la prédation benthique entrainent la formation de ces structures agrégatives en "bouquets"..... 110
Figure 80 : Exemple de différents matériaux et design à envisager dans les méthodes de renaturation des bancs d'huitres plates (photos empruntées à : Reef-Ball et Seaboost). 111
Figure 81 : Principaux résultats du projet FOREVER : Identification des différents leviers permettant la conservation et la restauration de l'huitre plate à différentes étapes de son cycle de reproduction 115

1 Introduction

En France, l'huitre plate, *Ostrea edulis*, la seule huitre native des côtes européennes, autrefois dominante dans la plupart des écosystèmes côtiers, ne subsiste plus que dans quelques milieux restreints notamment en Bretagne et en Normandie (Duchêne et *al*., 2015). Après plusieurs siècles d'exploitation enveloppés d'un syndrome d'amnésie collective, les dernières populations résiduelles encore présentes sur nos côtes (Hussenot et *al*., 2014) sont soumises à des pressions sans cesse croissantes qui feront disparaître définitivement l'espèce et ses habitats si aucune action ciblée de conservation et de restauration écologique n'est engagée rapidement (Pogoda *et al.*, 2019). Anciennement le fleuron de l'ostréiculture française dont elle est à l'origine, cette espèce, également appelée «Belon» en Bretagne, affichait, encore, dans les années 1960 une production de plus de 20 000 tonnes. Celle-ci s'est effondrée à 2000 tonnes à partir de 1970, suite à l'émergence de deux maladies parasitaires toujours en vigueur (*Bonamiose* et *Marteiliose*). Elle ne s'est jamais redressée depuis et à partir des années 2010, une succession d'années à faible recrutement a même fait chuter sa production à 500 tonnes en 2015 (Cochet et *al*., 2015) mettant en péril la situation financière des dernières entreprises ostréicoles spécialisées sur cette espèce patrimoniale. Il faut en effet savoir que, même si des populations résiduelles existent le long des côtes françaises, l'élevage de l'huitre plate en France ne repose plus que sur le captage naturel réalisé principalement en baie de Quiberon et accessoirement en rade de Brest. Il faut aussi rappeler, que parallèlement à la production ostréicole, l'espèce fait toujours l'objet, localement, d'une pêche à la drague balbutiante compte tenu de l'état extrêmement fragile des bancs naturels. **La sécurisation de l'approvisionnement en naissains pour la profession ostréicole associée à une meilleure gestion des populations résiduelles naturelles constitue le point de départ du projet FOREVER.** Mais l'enjeu du projet va au-delà de cette première ambition.

En effet, sur le plan écologique, les huitres font partie des espèces dites « ingénieur d'écosystème » : elles créent des habitats favorables à l'installation d'autres organismes et augmentent ainsi la biodiversité de leur environnement proche. Parce qu'une population d'huitres présente la capacité de construire de véritables récifs biogéniques calcaires, ce groupe d'espèces constitue l'équivalent tempéré des récifs coralliens tropicaux (Beck et *al*., 2011). Or, au niveau mondial, les récifs d'huitres sont au premier plan des habitats côtiers les plus menacés et une étude récente montre que 85 % des récifs ont été « gravement endommagés voire détruits » dans le monde (Beck et *al*., 2011). C'est notamment le cas en Europe pour l'huitre plate native. Répertoriée dans la liste noire des espèces menacées de la convention OSPAR[1] (Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est, cf OSPAR commission, 2008) et comme « en danger critique d'extinction » par l'EUNIS (Agence européenne de l'environnement), elle fait l'objet de mesures de conservation et de restauration ciblées au Royaume-Uni (UK Native Oyster Action Plan[2]), en Allemagne (RESTORE Project[3]) et dans d'autres pays européens. Depuis peu, l'ensemble de ces actions européennes de conservation et restauration sont désormais regroupées et promues dans le cadre de l'Alliance Européenne de Restauration de l'Huitre plate (NORA : Native Oyster Restoration Alliance[4], e.g. Pogoda *et al.*, 2019).

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

Il faut en effet savoir qu'une population d'huitres en bon état écologique, *i.e.* capable de construire ses formations récifales, peut rendre de nombreux services écosystémiques (Figure 1, e.g. Volety et *al*., 2014). Outre la création d'habitats, l'offre de refuge et de camouflage, leurs rôles de nourriceries et de nurseries, le maintien d'une certaine biodiversité, les bancs et les récifs d'huitres accomplissent aussi des services de régulations majeurs pour l'écosystème. Ce sont avant tout de puissants filtreurs : en clarifiant l'eau, ils améliorent sa qualité et contrôlent les blooms algaux. Ils favorisent le couplage bentho-pélagique et contribuent ainsi aux cycles biogéochimiques avec notamment un rôle dans la dénitrification et le piégeage de substances néfastes dans les sédiments. En stabilisant le substrat, ils luttent aussi contre l'érosion côtière. Enfin, au cœur d'activités séculaires de pêche et d'ostréiculture, leur rôle patrimonial est aussi essentiel, depuis la cour des anciens rois jusqu'à nos tables de fête.

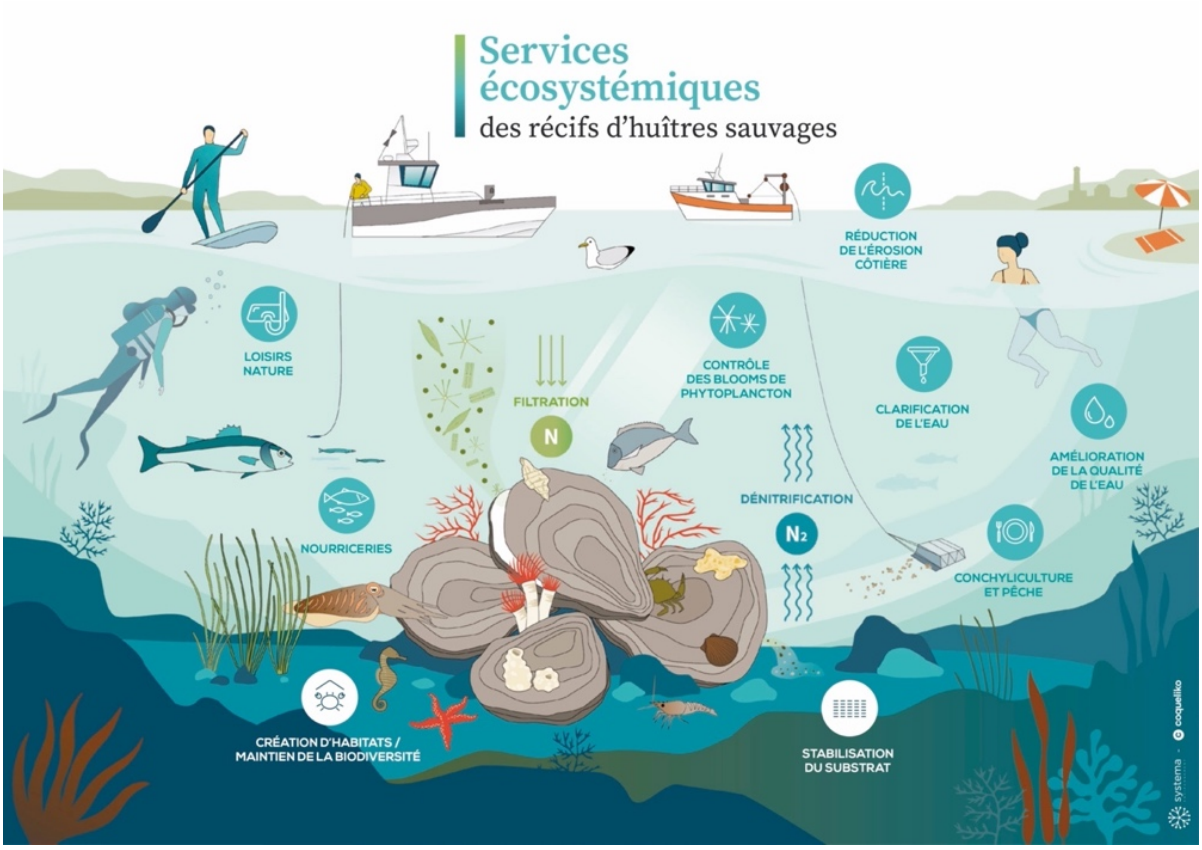


Figure 1 : Les services écosystémiques des bancs et récifs d'huitres plates

Conscients de la richesse écologique offerte par ces espèces « ingénieur », différents projets de conservation et de restauration voient le jour dans le monde (Bagett et al., 2014). Certains projets pionniers ont même été mis en œuvre déjà depuis plusieurs décennies. Présentés sommairement sur la Figure 2, on en dénombre plus d'une centaine, qui se focalisent majoritairement sur 8 espèces d'huitres menacées, notamment des huitres plates cousines d'*Ostrea edulis* et des huitres creuses très proches de notre introduite huitre creuse, *Crassostrea gigas*. L'expérience nous montre que chaque projet de restauration inclut toujours des étapes communes essentielles impliquant de façon coordonnée et échelonnée dans le temps : les instances institutionnelles, les scientifiques, les gestionnaires de

l'environnement, les professionnels du secteur, le monde associatif et le grand public. Ces étapes sont résumées sur la figure 2 et ont été, pour partie, mises en œuvre dans le présent projet.

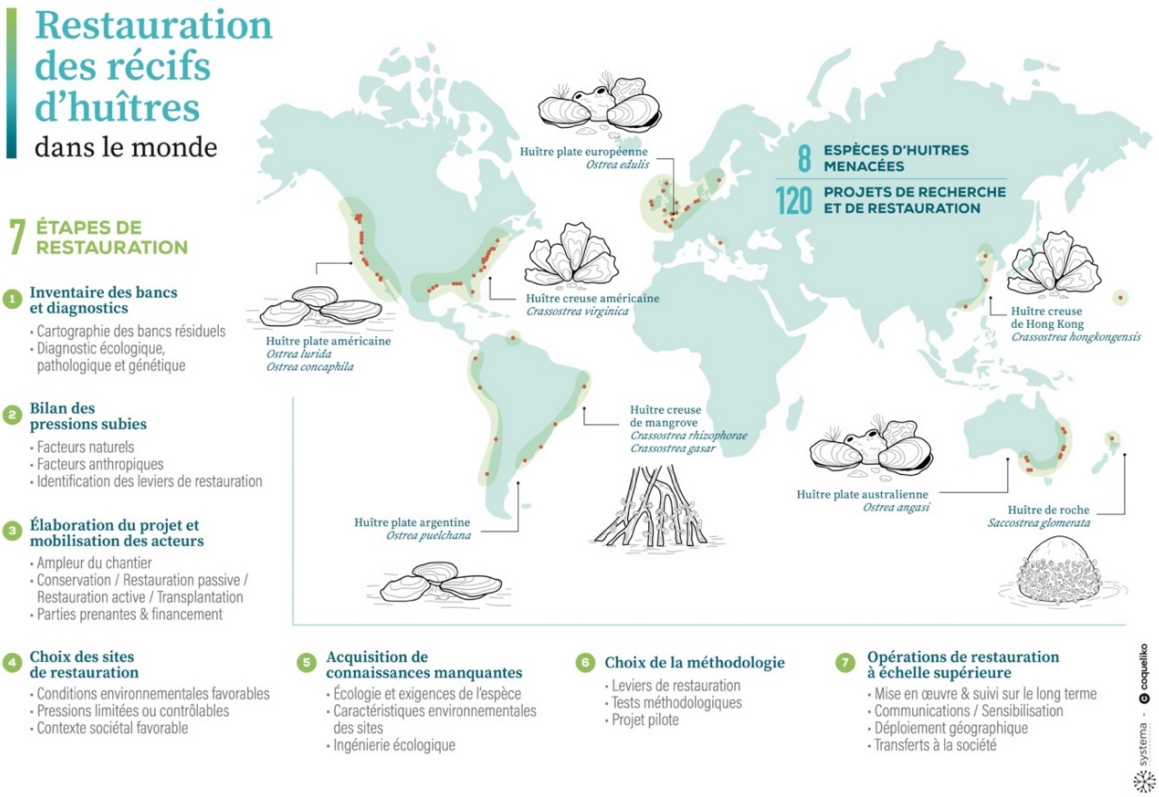


Figure 2 : Les différents projets de restauration des récifs huitriers dans le monde et la démarche générique de mise en œuvre résumée ici en 7 étapes.

En France, force est de constater que, malgré un ensemble d'engagements de l'État (e.g. convention internationale pour la Diversité Biologique en 1992, directive européenne « Stratégie pour le milieu marin » en 2008, stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées en 2012, loi sur la reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages en 2016) et malgré son intérêt écologique, patrimonial et économique, très peu d'études et/ou d'actions ont été engagées jusqu'à lors pour la conservation de cette espèce et la restauration de son habitat, à l'exception de quelques actions pionnières localisées (Hussenot et *al*., 2014 ; Cochet et *al*., 2015). Cette inertie est expliquée de façon intéressante au travers de la notion d'amnésie intergénérationnelle (Alleway & Connell, 2015). L'étude, en prenant l'exemple de l'huitre plate australienne *Ostrea angasi*, montre comment l'érosion de notre mémoire collective nous fait oublier progressivement l'existence d'un patrimoine naturel pourtant majeur dans le passé, comme si, dans quelques siècles, notre monde oubliait l'existence et le rôle élémentaire des forêts terrestres. **Contribuer à la conservation, à la restauration de l'espèce et par la même de la biodiversité marine associée est le deuxième enjeu majeur du projet FOREVER.**

D'ailleurs, plus généralement, la restauration écologique côtière reste toujours à son balbutiement en France, l'urgence imposée par les crises actuelles, changement climatique - érosion de la biodiversité - émergence de pathogène, oblige les scientifiques, les gestionnaires et les utilisateurs des ressources naturelles à proposer des propositions concrètes pour la conservation et la restauration de la biodiversité côtière (notion de "Natured-based solutions", littéralement "solutions fondées sur la nature", Figure 3). Rappelons que le dernier rapport de l'IPBES souligne avec force que l'humain a déjà profondément altéré la nature : 75 % de la surface terrestre, 66 % des océans et plus de 85 % de la surface des zones humides. L'UICN, quant à elle, plaide pour un quota minimal, à l'échelle de la planète, de 30 % d'aires protégées sur terre et en mer d'ici 2030. Enfin, cette problématique s'inscrit plus que jamais dans le contexte de la "Décennie pour la Restauration" sous l'égide des Nations Unies ouverte à compter de janvier 2021. **Entreprendre une restauration écologique de l'espèce, notamment à base d'éco-matériaux, est le troisième enjeu du projet FOREVER.** C'est donc dans ce contexte d'enjeux scientifiques, écologiques et sociétaux que se place le projet actuel de conservation et restauration de l'huître plate proposé ici.

Figure 3 : La restauration écologique et les solutions fondées sur la Nature (source : IUCN).

Le projet FOREVER, pour Flat Oyster REcoVERY, a démarré en Janvier 2018 et s'est terminé en Décembre 2020. Ce projet a été construit autour de suivis et d'expérimentations ciblant les différentes phases du cycle de vie de l'espèce (Figure 4) et orienté de manière à fournir des éléments scientifiques et objectifs permettant d'initier la restauration écologique de l'espèce. En terme d'organisation, il est séparé en trois groupes d'actions (Work-Package, WP) : le premier WP a consisté à réaliser l'inventaire des principales populations sauvages résiduelles encore présentes en Bretagne (**WP 1**) et le deuxième WP a cherché à détailler au mieux la dynamique d'une population sauvage (**WP 2**). Cet inventaire exhaustif et cette meilleure compréhension de la dynamique des bancs naturels ont ensuite servis de bases scientifiques pour proposer des mesures concrètes visant à conserver, protéger et restaurer ces bancs résiduels (**WP 3**), et ainsi contribuer à pérenniser l'activité de captage et de production de cette espèce native et patrimoniale, tout en assurant pour l'avenir son rôle dans la biodiversité marine de nos côtes.

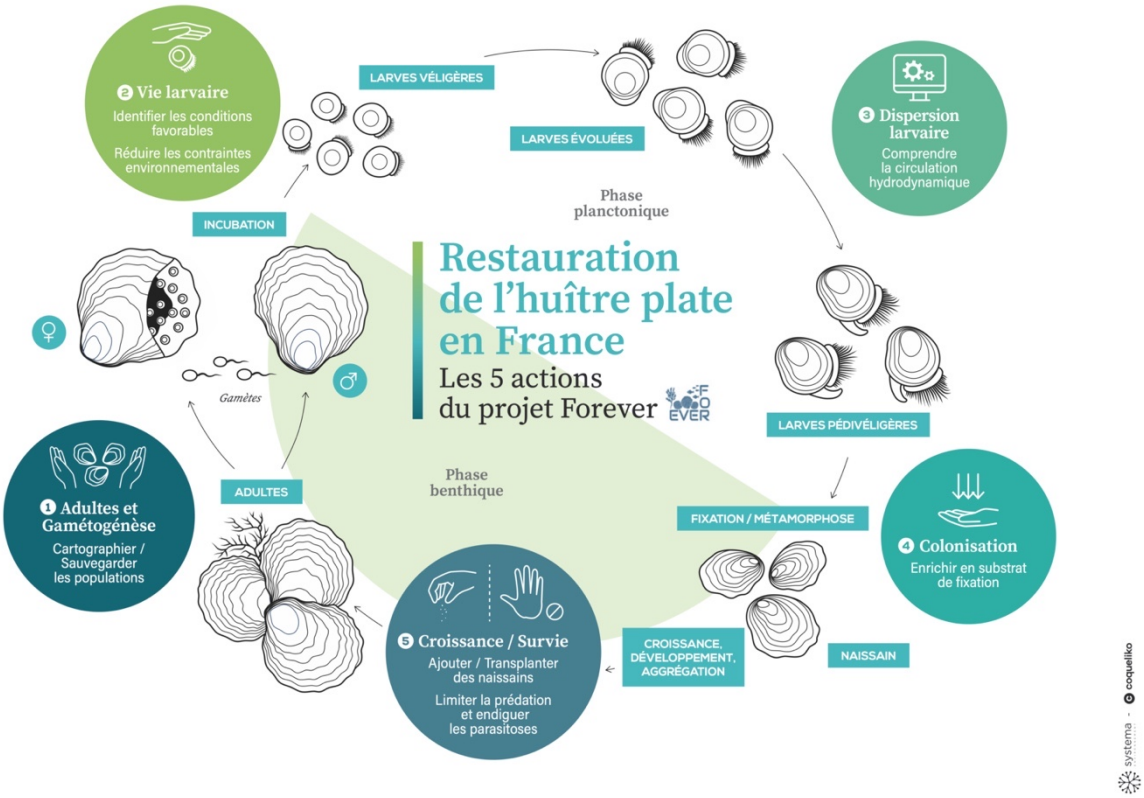


Figure 4 : Les différentes phases du cycle de vie étudiées dans le cadre du projet français FOREVER (Flat Oyster REcoVERy) de conservation et restauration de l'huitre plate en France.

2 Inventaire et diagnostic des populations résiduelles de Bretagne

L'importance du maintien des bancs pour la pérennité de l'espèce a conduit le projet FOREVER à proposer, dans son action 1, le recensement et la caractérisation des bancs résiduels d'huitres plates à l'échelle du littoral breton. En effet, toute opération de restauration écologique ne peut se faire que sur la base d'une connaissance détaillée de l'état écologique des populations résiduelles, du milieu environnant et d'un diagnostic aussi précis que possible de leur état de santé. Ce diagnostic, renforcé par l'analyse détaillée des processus écologiques impliqués dans la dynamique d'une population (action 2), permet aussi d'évaluer les mesures de conservation et de restauration les plus adaptées à chaque banc qui ont été, en parallèle, expérimentées dans l'action 3. Pour les professionnels de la pêche et de la conchyliculture ainsi que pour les gestionnaires des milieux, l'ensemble de ces acquis permet une meilleure connaissance du milieu et contribue à la mise en œuvre de mesures de gestion et de restauration adaptées pour cette espèce native, patrimoniale et garante de la biodiversité côtière.

2.1 Inventaire à l'échelle de la Bretagne

2.1.1 Cartographie et état écologique des bancs

En début de projet, différentes méthodes acoustiques ont été testées en collaboration avec l'ENSTA pour évaluer leurs pertinences à identifier les bancs d'huitres plates et à estimer les densités présentes sur le fond (Chaumillon, 2019). Il s'est avéré qu'aucune technique ne s'est révélée suffisamment efficace pour identifier les populations d'huitres plates, compte tenu des très faibles densités de ces dernières et des milieux complexes dans lesquels elles peuvent être observées (par exemple présence de cailloux et de rochers). Il a été donc été décidé de procéder à un inventaire des populations au moyen de différentes enquêtes de terrain.
En 2019, un premier travail a été réalisé par un groupe d'étudiants de Master 1 de l'Agrocampus de Rennes au travers d'une analyse bibliographique associée à une série d'enquêtes et d'entretiens auprès de différents acteurs du littoral : professionnels de la mer, principalement conchyliculteurs mais aussi poissonniers, instituts de recherche, gestionnaires de milieux. Ce travail d'inventaire était l'occasion de recenser les bancs ancestraux disparus, les bancs supposés encore présents, même ceux présentant des densités très faibles. Chacune des informations récoltées a été renseignée dans une base de données géo-référencée sur les critères suivant : Nom du banc, Localisation, État actuel (présent/disparu/présence supposée), Type de banc (sauvage/concédé), Source bibliographique, Acteur(s) rencontré(s), Nature du fond, Mortalité, Intérêt. Cette base de données a aussi été complétée, pour les Côtes d'Armor, par la base de données fournie par l'association Vivarmor. En parallèle, l'analyse détaillée des recueils cartographiques des « gisements de coquillages comestibles » effectués par L. Joubin (MNHN) & J. Guérin-Ganivet (Ministère de la Marine) de 1907 à 1910 a permis de compléter ce travail préliminaire et de cibler davantage les bancs à expertiser pour le travail de terrain.
A l'issu de ce travail préliminaire et sur la base des informations récoltées, une expertise de terrain a lieu à partir de mi-2019 puis tout au long de l'année 2020, sur estran et en plongée. Les bancs résiduels ont été géo-localisés précisément et caractérisés d'un point de vue écologique. Des prélèvements ont été faits pour des analyses de biométrie, de prévalence parasitaire et de caractérisation génétique. Une carte en ligne (Figure 5) sous le format « google map » a été constituée, elle montre que :

- Dans les côtes d'Armor, pour la majorité des stations échantillonnées, il s'agit d'individus isolés. Seules les informations obtenues pour le site de la Rance indiquent une densité plus importante.
- Dans le Finistère Nord, de la baie de Morlaix à la rade de Brest, on répertorie des densités faibles (1 à 5 individus/m^2). Seules les densités sur le banc du Roz en rade de Brest sont supérieures à 5 individus/m^2.
- Dans le Finistère Sud, les bancs situés en rivière de Pont l'Abbé, de l'Odet et dans l'anse de Penfoulic montrent des densités intéressantes, souvent supérieures à 5 individus/m^2.
- Dans le Morbihan, les densités sont variables de la ria d'Etel au Golfe du Morbihan. Seul le banc de Penthièvre en baie de Quiberon présente des densités supérieures à 20 individus /m^2.

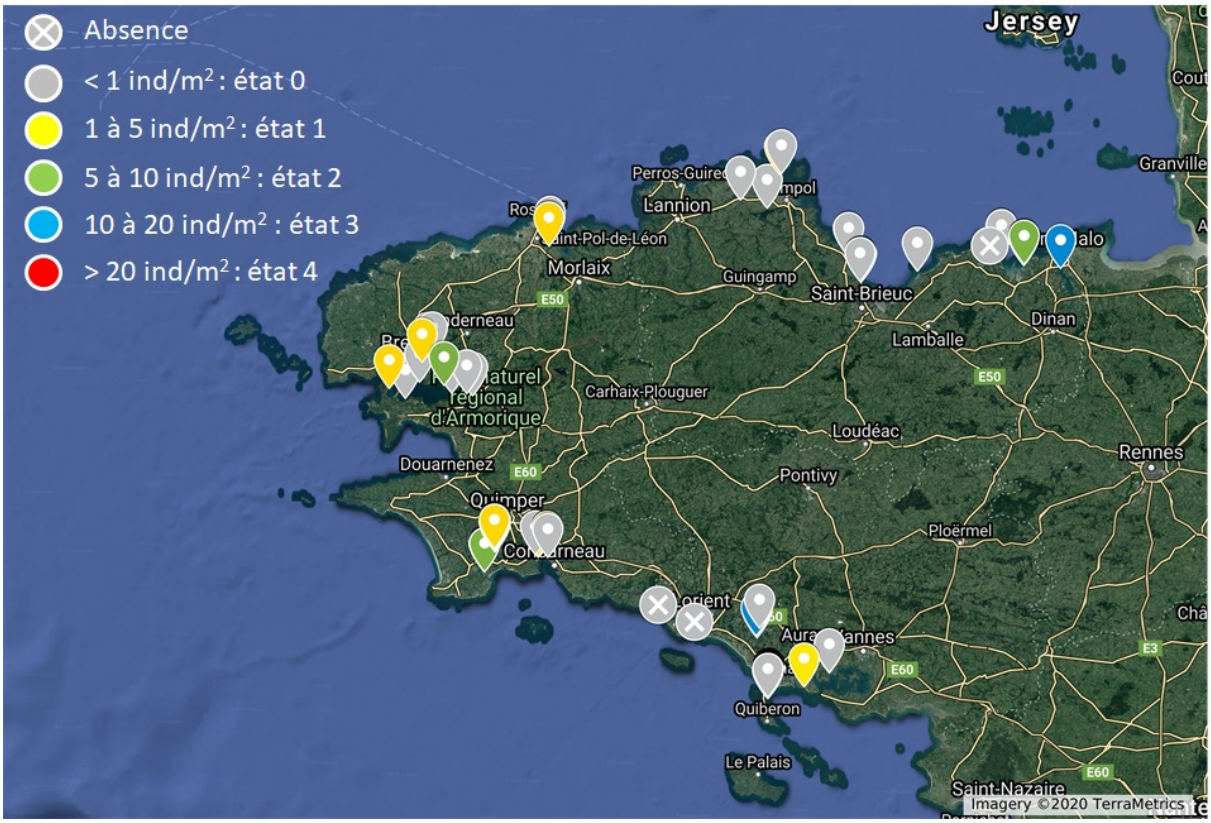


Figure 5 : Localisation et caractérisation des principaux gisements expertisés en Bretagne selon leur état écologique. La légende sur les densités est indiquée dans l'angle haut à gauche de l'image. Attention, certaines icônes sont superposées, ce qui empêche de voir ici toutes les densités observées. Les planches présentées ci-après permettent de zoomer sur chaque secteur pertinent.

Cet échantillonnage des populations et de leur densité a permis de dresser une échelle caractérisant l'état écologique des bancs d'huitres plates encore présents en Bretagne. Cette échelle compte 5 stades (Tableau 1): de l'état 0 pour lequel on observe uniquement quelques rares individus "non fixés" à l'état 4 pour lequel on observe un récif cohésif probablement proche de l'état originel, appelé historiquement "huitrière".

Cette échelle nous semble importante non seulement pour caractériser une population lors d'un inventaire de terrain, mais aussi pour évaluer l'évolution d'une population dans le cadre d'opérations de conservation et de restauration (cf action 3 du projet). A chaque stade de cette échelle, nous avons associé une fonction écosystémique rendue par la population selon son état de développement. Bien sûr, seul le stade ultime (Stade 4 : récif biogénique) permet de remplir totalement tous les services écosystémiques (cf Figure 1).

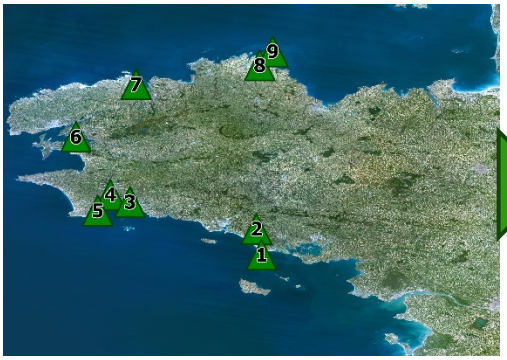
Ensuite, sur l'ensemble des gisements identifiés sur la figure 5, dix d'entre eux ont fait l'objet d'une expertise plus approfondie. Pour chacun d'entre eux, une fiche descriptive a été produite accompagnée de recommandations générales adaptées. Ces dix fiches sont proposées à partir de la page 19.

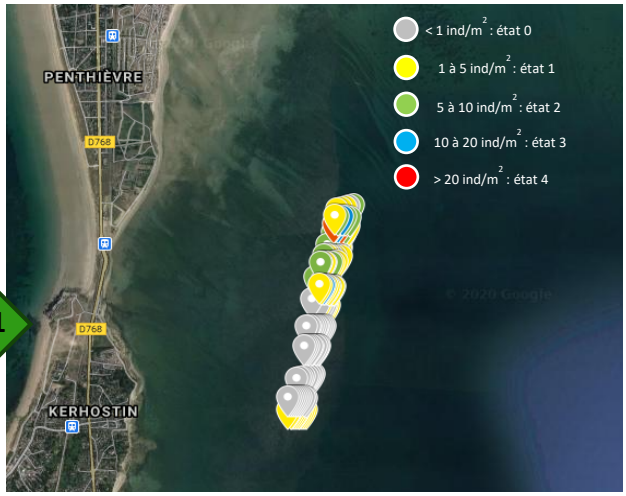
Tableau 1 : Classification des différents états écologiques des bancs résiduels expertisés sur le littoral breton dans le cadre du projet FOREVER. A noter que l'huitre plate est une espèce ingénieur ubiquiste, on la retrouve dans différents habitats de l'infralittoral : Vasières infralittorales (photo 1), Bancs de Maërl (photo 2), Sables grossiers & graviers (photo 3), Roches infralittorales (photo 4). Mais après plusieurs années, elle peut créer elle-même son habitat : le récif biogénique (photo 5).

	ETAT 0 : Huitres isolées roulantes - Densité : **< 1 ind/m²** - Huitres plates seules - Partiellement enfouies - Libres / roulantes - Peu ou pas de protection - Biodiversité nulle - Peu ou pas de support - Pas de services écosystémiques **=> État critique : population en cours d'extinction**	
	ETAT 1 : Huitres implantées - Densité : **1 à 5 ind/m²** - Huitres plates fixées - Seules ou en duo - Position élevée - Démarrage d'une colonie - Protection faible - Biodiversité minimale - Pas de services écosystémiques **=> État résiduel : conservation prioritaire, restauration possible**	
	ETAT 2 : Colonie émergente - Densité : **5 à 10 ind/m²** - Huitres bien implantées - Plusieurs spécimens agrégés - Huitres de tailles variées - Position élevée / organisation 3D - Structure résiliente - Protection significative - Biodiversité significative - Services écosystémiques émergents **=> État fragile : conservation prioritaire, restauration facilitée**	
	ETAT 3 : Récif biogénique en formation - Densité : **10 à 20 ind/m²** - Huitres fortement implantées - Nombreux spécimens agrégés - Huitres de tailles variées - Position élevée / organisation 3D - Structure très résiliente - Biodiversité forte - Protection accrue - Services écosystémiques émergents **=> État favorable : conservation, restauration, exploitation possible**	
	ETAT 4 : Récif biogénique établi ou Huitrière - Densité : **> 20 ind/m²** - Structure cohésive massive - Nombreux spécimens agrégés - Huitres de tailles variées - Position élevée / organisation 3D - Structure très résiliente - Biodiversité très forte - Protection maximale - Services écosystémiques croissants **=> État fonctionnel : conservation, entretien, usages**	

1. Banc de Penthièvre, baie de Quiberon, Morbihan

Coordonnées GPS : Lat : 47,5456 // Long : -3,1168
Localisation : Ouest de la baie de Quiberon
Modalités d'accès : estran et plongée
Coefficient d'accès : > 100





Habitat :

Milieu : Pourtour de baie
Profondeur : 0-4 mètres
Sédiment : sable, graviers, débris coquilliers
Support : cailloux, coquilles
Caractéristiques hydrologiques :
Température max : > 20 °C
Salinité min. : > 20 PSU, **site favorable**
Turbidité : faible à modérée

Indicateurs patrimoniaux :

Historique : Anciennement appelé banc de Men-er-Roué, il occupait une grande partie de la partie occidentale de la Baie
Statut actuel : Concession conchylicole CRC BS
Site Natura 2000 : Massif Dunaire Gâvres-Quiberon - ZSC - FR 5300027
Intérêts : Ostréiculture, pêche à pied, biodiversité, patrimoine
Remarques : Concessions conchylicoles à proximité

Démographie :

Superficie : Étendue
État écologique : stade 1 à 3
Densité : 1 à 30 individus / m²
Taille moyenne : 6 cm
Recrutement : Fort
Prédateurs : Dorades / Bigorneaux perceurs
Parasites : Bonamia +

Photos d'illustration :

Recommandations générales :

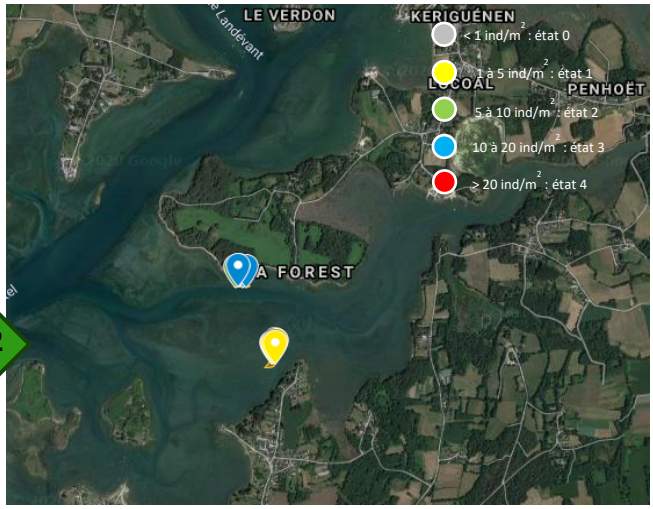
Développer les mesures de conservation
Pérenniser le banc (proposer son classement)
Sensibiliser acteurs et usagers :
Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied

Engager une restauration active
Proposer comme site pilote français
Renforcer les densités par ajout de supports
Lutte active contre la prédation

Déployer un accompagnement scientifique
Observatoire Long Terme :
Hydrologie Haute Fréquence
Abondances larvaires / Recrutement / Densité
Biodiversité

2. Banc du chenal de St Jean, Ria d'Etel, Morbihan

Coordonnées GPS
Banc de Ninezur: Lat : 47.6897// Long : -3.1602
Banc de la Forest : Lat : 47.69363// Long : -3.16295
Localisation : Bordures du chenal de St Jean
Modalités d'accès : estran
Coefficient d'accès : > 100



Habitat :

Milieu : Bords de chenal
Profondeur : 0-1 mètre
Sédiment : vase
Support : coquilles, pieds de tables ostréicoles
Caractéristiques hydrologiques :
Température max : > 20 °C
Salinité min. : > 20 PSU, favorable
Turbidité : élevée

Indicateurs patrimoniaux :

Historique : Très forte exploitation au 19ème siècle du banc de la Rivière d'Etel, notamment dans le chenal de Ster-Er-Istrec (la rivière des Huîtres).
Statut actuel : Concessions conchylicoles
Site Natura 2000 : Ria d'Etel -ZSC-FR5300028
Intérêts : Ostréiculture, pêche à pied, biodiversité, patrimoine
Remarques : Concessions conchylicoles CRCBS à proximité

Démographie :

Superficie : Étendue
État écologique : stade 1 à 3
Densité : 1 à 20 individus / m²
Taille moyenne : 5,9 cm
Recrutement : Moyen
Prédateurs : Pas de bigorneaux perceurs
Parasites : Bonamia ++ ; Marteilia +

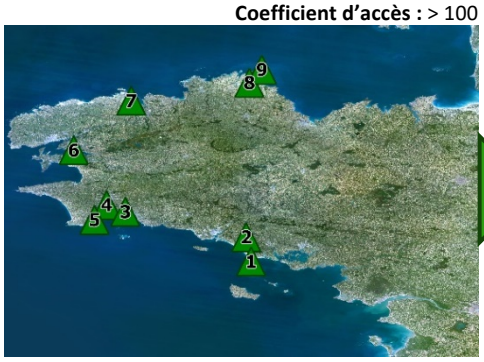
Recommandations générales :

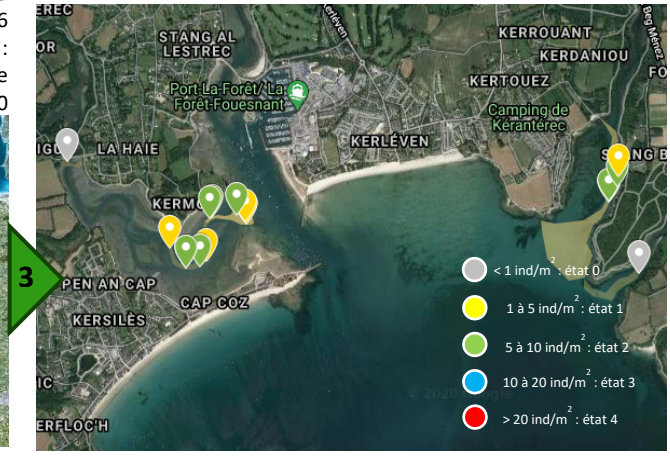
Développer les mesures de conservation
Surveiller le banc et éviter l'envasement
Vérifier la salinité et les dessalures
Sensibiliser acteurs et usagers :
Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied
Engager une restauration active
Renforcer les densités par ajout de supports
Privilégier site à faible dessalure
Déployer un accompagnement scientifique
Observatoire Long Terme :
Hydrologie Haute Fréquence
Recrutement / Densité

Photos d'illustration :

3. Banc de Penfoulic (et de Saint Laurent), Anse de Fouesnant, Finistère Sud

Coordonnées GPS :
Banc de Penfoulic : Lat : 47.8913 // Long : 3.98225
Banc Saint Laurent : Lat : 47.89474 //Long -3.94846
Localisation :
Modalités d'accès : estran et plongée
Coefficient d'accès : > 100

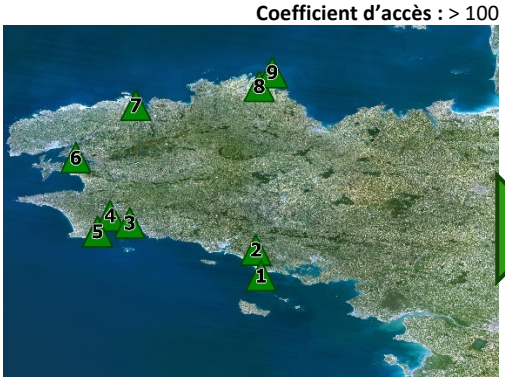


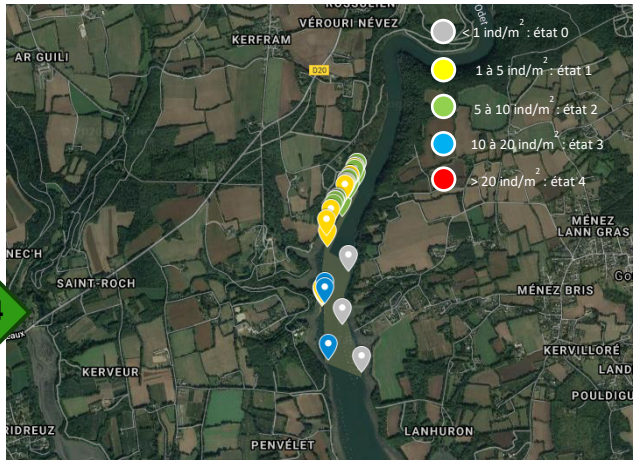


Habitat :	Indicateurs patrimoniaux :
Milieu : Bords du chenal **Profondeur :** 0-1 mètre **Sédiment :** vase, sable, débris coquilliers **Support :** cailloux, coquilles, pieds de tables ostréicoles **Caractéristiques hydrologiques :** Température max : > 20 °C Salinité min. : > 20 PSU, favorable Turbidité : moyenne	**Historique :** L'huitrière occupait dans le passé toute la baie de la Forêt et fit l'objet de nombreux travaux de Coste en 1860 (la réserve impériale de Penfoulic). Elle fut fortement exploitée par les marins du Quartier Maritime de Concarneau et s'épuise au début du 20ème siècle. **Statut actuel :** Aucun **Site Natura 2000 :** Dunes de Trévignon - ZPS - FR5312010 **Intérêts :** Ostréiculture, pêche, biodiversité, patrimoine **Remarques :** Concessions conchylicoles à proximité
Démographie (Penfoulic):	**Photos d'illustration :**
Superficie : Étendue **État écologique :** stade 1 à 2 **Densité :** 1 à 30 individus / m² **Taille moyenne :** 6,5 cm **Recrutement :** Moyen **Prédateurs :** Pas de bigorneaux perceurs **Parasites :** Bonamia - ; Marteilia - **Chambrage :** important	
Recommandations générales :	
Développer les mesures de conservation Pérenniser le banc (proposer son classement) Envasement à surveiller, Suivre la salinité Sensibiliser acteurs et usagers : Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied **Engager une restauration active** Proposer comme site pilote français Renforcer les densités par ajout de supports **Déployer un accompagnement scientifique** Observatoire Long Terme Hydrologie Haute fréquence Recrutement / Densité / Biodiversité	

4. Banc du Perennou, Rivière de l'Odet, Finistère Sud

Coordonnées GPS : Lat : 47,9151 // Long : -4,456
Localisation : Partie médiane de l'Odet
Modalités d'accès : estran
Coefficient d'accès : > 100

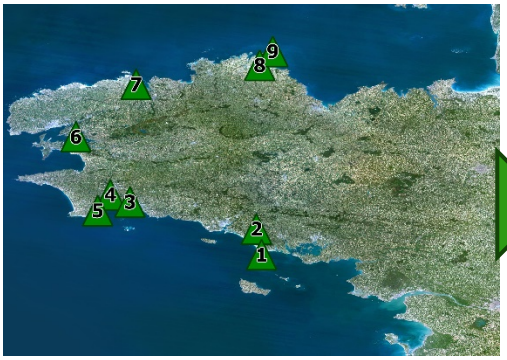




Habitat :	Indicateurs patrimoniaux :
Milieu : Bords de chenal **Profondeur :** 0-2 mètres **Sédiment :** vase et débris coquilliers **Support :** cailloux, coquilles **Caractéristiques hydrologiques :** Température max : > 20 °C Salinité min. : > 15 PSU, Dessalure probable Turbidité : élevée	**Historique :** Il s'agit du cœur de l'ancienne huitrière de Sainte Barbe qui avec d'autres bancs recouvrait tous les fonds du chenal de l'Odet sur plusieurs kilomètres. **Statut actuel :** Pêche à la drague sous moratoire **Site Natura 2000 :** Rivières de Pont l'Abbé et de l'Odet - ZPS - FR 5312005 **Intérêts :** Ostréiculture, pêche, biodiversité, patrimoine **Remarques :** Expertise pour réhabilitation (SIVALODET)
Démographie :	**Photos d'illustration :**
Superficie : Étendue **État écologique :** 1 à 3 (individus et agrégats) **Densité :** 1 à 20 individus / m² **Taille moyenne :** 6,6 cm **Recrutement :** Moyen **Prédateurs :** Pas de bigorneaux perceurs **Parasites :** Bonamia + ; Marteilia – **Autres parasites :** Polydora, *Ostracoblabe implexa, éponges*	
Recommandations générales :	
Développer les mesures de conservation Pérenniser le banc (proposer son classement) Envasement à surveiller, Suivre la salinité Sensibiliser acteurs et usagers : Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied / SIVALODET **Engager une restauration active** Renforcer les densités par ajout de supports Favoriser des sites en aval (risque dessalures) **Déployer un accompagnement scientifique** Observatoire Long Terme Hydrologie Haute Fréquence Recrutement Biodiversité	

5. Banc de l'île Chevalier, Rivière de Pont l'Abbé, Finistère Sud

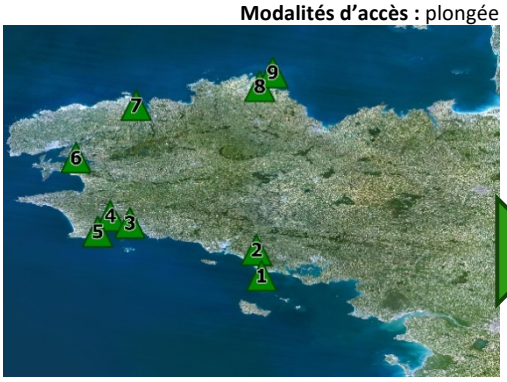
Coordonnées GPS : Lat : 47.85489 // Long : -4.18373
Localisation :
Modalités d'accès : estran et plongée
Coefficient d'accès : > 100

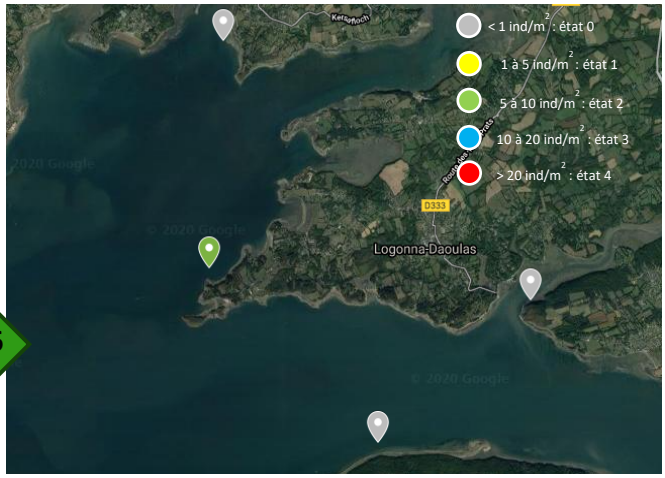


Habitat :	Indicateurs patrimoniaux :
Milieu : Bords du chenal **Profondeur :** 0-1 mètre **Sédiment :** sable, graviers, débris coquilliers **Support :** cailloux, coquilles, pieds de tables **Caractéristiques hydrologiques :** Température max : > 20 °C Salinité min. : **Assez fortes dessalures possibles** (10 PSU en amont du site) Turbidité : moyenne	**Historique :** Il s'agit du cœur de l'ancienne huitrière de Poul ar Marc'h qui s'étendait sur plus d'un kilomètre dans le chenal de la rivière jumelée avec l'huitrière du Pouldon situé de l'autre côté de l'île chevalier. **Statut actuel :** Concession conchylicole **Site Natura 2000 :** Rivières de Pont l'Abbé et de l'Odet - ZPS - FR 5312005 **Intérêts :** Ostréiculture, pêche à pied, biodiversité, patrimoine
Démographie :	**Photos d'illustration :**
Superficie : Restreinte **État écologique :** Stade 1 à 2 **Densité :** 1 à 10 individus / m^2 **Taille moyenne :** 6,4 cm **Recrutement :** Moyen **Prédateurs :** Pas de bigorneaux perceurs **Parasites :** Bonamia + ; Marteilia +	
Recommandations générales :	
Développer les mesures de conservation Pérenniser le banc (proposer son classement) Surveiller l'envasement, Suivre la salinité Sensibiliser acteurs et usagers : Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied **Engager une restauration active** Renforcer les densités par ajout de support **Déployer un accompagnement scientifique** Observatoire Long Terme Hydrologie Haute Fréquence Recrutement Biodiversité	

6. Banc du Roz, Rade de Brest, Finistère

Coordonnées GPS : Lat : 48.31842 // Long : -4.33571
Localisation : Anse du Roz, aval de la rivière de Daoulas
Modalités d'accès : plongée

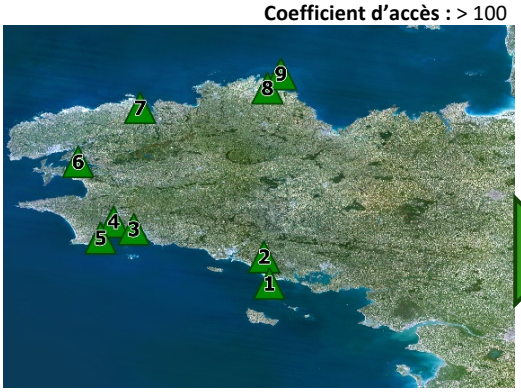




Habitat :	Indicateurs patrimoniaux :
Milieu : **Profondeur :** 3 mètres **Sédiment :** maërl, débris coquilliers **Support :** cailloux, coquilles **Caractéristiques hydrologiques :** Température max : > 20 °C Salinité min. : > 20 PSU, **site favorable** Turbidité : faible	**Historique :** Il s'agit du cœur de l'ancienne huitrière du Bindy, qui avec les huitrières du Tinduff et de Porsguen, recouvrait une grande partie de la baie de Daoulas. Rappelons qu'au 19ème siècle, 500 navires, 1800 hommes exploitaient, en rade de Brest, 2500 tonnes d'huitres plates par an... **Statut actuel :** Moratoire provisoire de pêche à la drague **Site Natura 2000 :** Rade de Brest- Aulne - ZSC - FR 5300046 **Intérêts :** Ostréiculture, biodiversité, patrimoine **Remarques :** Présence d'autres bancs en rade de Brest
Démographie :	**Photos d'illustration :**
Superficie : Restreinte **État écologique :** Stade 1 à 2 **Densité :** 1 à 10 individus / m² **Taille moyenne :** 6,3 cm **Recrutement :** Fort **Prédateurs :** Dorades, bigorneaux perceurs, araignées **Parasites :** Bonamia + ; Marteilia ++	
Recommandations générales :	
Développer les mesures de conservation Pérenniser le banc (proposer son classement) Évaluer d'autres bancs (à salinité plus élevée) Sensibiliser acteurs et usagers : Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied **Engager une restauration active** Proposer comme site pilote français Renforcer les densités par ajout de supports. Lutter contre la prédation **Déployer un accompagnement scientifique** Observatoire Long Terme Hydrologie Haute Fréquence Abondances larvaires - Recrutement Biodiversité	

7. Banc de Saint Yves, Rivière de Penzé, Finistère

Coordonnées GPS : Lat : 48.66361// Long : -3.94111
Localisation : partie médiane de la rivière de Penzé
Modalités d'accès : plongée et estran
Coefficient d'accès : > 100



Habitat :

Milieu : bords de chenal
Profondeur : 3 mètres
Sédiment : Vase, coquilles
Support : coquilles, pieds de tables ostréicoles
Caractéristiques hydrologiques :
Température max : < 19 °C
Salinité min. : **Fortes dessalures possibles** (10 PSU au niveau du pont)
Turbidité : faible

Indicateurs patrimoniaux :

Historique : En 1908, malgré la surexploitation et la menace de disparition, le cœur du banc faisait encore 2 km de long et occupait tout le chenal de la rivière pour une production de 2 T par an.
Statut actuel : Banc classé par arrêté préfectoral (27/11/1990)
Site Natura 2000 : Baie de Morlaix - ZSC - FR 5300015
Intérêts : Ostréiculture, biodiversité, patrimoine
Remarques : Concessions conchylicoles à proximité

Démographie :

Superficie : Restreinte
État écologique : Stade 0 à 1
Densité : 1 à 5 individus / m²
Taille moyenne : 7,7 cm
Recrutement : Faible
Prédateurs : Non signalés
Parasites : Bonamia - ; Marteilia -

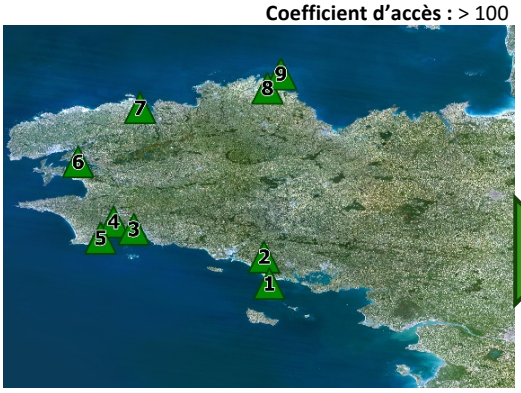
Photos d'illustration :

Recommandations générales :

Développer les mesures de conservation
Surveiller la population (Natura 2000)
Surveiller l'envasement, Suivre la salinité
Sensibiliser acteurs et usagers :
Conchyliculture / Natura 2000 / Pêche à pied
Engager une restauration active
Renforcer les densités par ajout en support préalablement ensemencé
Privilégier l'aval de la rivière (Ile Callot) pour éviter les dessalures - Vérifier Température
Déployer un accompagnement scientifique
Observatoire Long Terme
Hydrologie Haute Fréquence
Recrutement - Biodiversité

8. Banc de Touil An Houillet, Rivière du Trieux, Côtes d'Armor

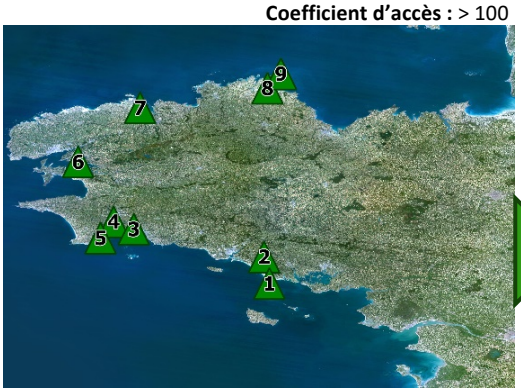
Coordonnées GPS : Lat : 48.75712// Long : -3.12163
Localisation : partie amont de la rivière du Trieux
Modalités d'accès : estran
Coefficient d'accès : > 100



Habitat :	Indicateurs patrimoniaux :
Milieu : bords de chenal **Profondeur :** 0-1 mètre **Sédiment :** Vase, coquilles **Support :** coquilles, pieds de tables ostréicoles **Caractéristiques hydrologiques :** Température max : > 19 °C Salinité min. : **Très fortes dessalures possibles** (< 10 PSU parfois) Turbidité : élevé	**Historique :** Banc très riche au 19ème exploité activement depuis le16ème siècle tout comme celui de la rivière voisine de Tréguier. Au début du 20ème, ce banc est réduit à 500 m de long dans le chenal de la rivière. **Statut actuel :** Aucun **Site Natura 2000 :** Trégor Goëlo – ZSC - FR 5300010 **Intérêts :** Ostréiculture, biodiversité, patrimoine **Remarques :** Concessions conchylicoles non exploitées à proximité
Démographie :	**Photos d'illustration :**
Superficie : Restreinte **État écologique :** 0 **Densité :** < 1 individu / m² **Taille moyenne :** 8,3 cm **Recrutement :** Faible **Prédateurs :** Non signalés **Parasites :** Bonamia - ; Marteilia - **Autres parasites :** Polydora	
Recommandations générales :	
<u>Extinction probable sans forte réhabilitation</u> Population relictuelle Habitat trop dégradé Salinité trop basse en hiver Trop de lessivage du bassin versant **Mesures palliatives :** Veille périodique de la présence de l'espèce Suivre évolution éventuelle des densités Visite et CR annuels par gros coefficient Éviter une éventuelle pêche à pied	

9. Banc de Pomelin, Estuaire du Trieux, Côtes d'Armor

Coordonnées GPS : Lat : 48.75712// Long : -3.12163
Localisation : Nord de l'estuaire du Trieux
Modalités d'accès : plongée et estran
Coefficient d'accès : > 100



Habitat :

Milieu : bords d'estuaire
Profondeur : 0-2 mètres
Sédiment : Sable, vase et débris coquillers
Support : cailloux, coquilles
Caractéristiques hydrologiques :
Température max : Rarement > 19°C
Salinité min. : **> 30 PSU - Site très favorable**
Turbidité : faible

Indicateurs patrimoniaux :

Historique : Peu d'information, si ce n'est qu'il fait partie des petits bancs "annexes" des embouchures du Trieux et du Tréguier mentionnés par Joubin (1908), qui sont recensés jusqu'à Bréhat et Paimpol.
Statut actuel : Aucun
Site Natura 2000 : Trégor Goëlo - ZSC - FR 5300010
Intérêts : Ostréiculture, biodiversité, patrimoine
Remarques : Concessions conchylicoles à proximité

Démographie :

Superficie : Restreinte
État écologique : stade 0 à 1
Densité : 1 à 5 individus / m^2
Taille moyenne : 8,7 cm
Recrutement : Faible
Prédateurs : Non signalés
Parasites : Bonamia - ; Marteilia -

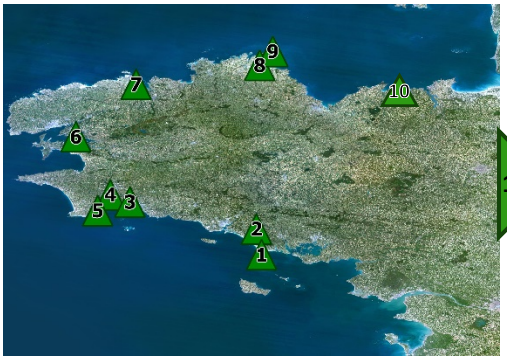
Photos d'illustration :

Recommandations générales :

Développer les mesures de conservation
Sanctuariser la population (Classement ?)
Sensibiliser acteurs et usagers :
Conchyliculture / Pêche à pied
Engager une restauration active
Renforcer les densités par enrichissement en supports (peut être ensemencés)
Configuration propice exceptée lors d'été frais
Déployer un accompagnement scientifique
Observatoire Long Terme
Hydrologie Haute Fréquence
Recrutement
Biodiversité

10. Banc de la Grève, baie de Lancieux, Côtes d'Armor

Coordonnées GPS : Lat : 48,6134 // Long : -2,1521
Localisation : Ouest de la baie de Lancieux
Modalités d'accès : estran
Coefficient d'accès : > 100



Habitat :

Milieu : Pourtour de baie
Profondeur : 0-4 mètres
Sédiment : sable
Support : rochers, cailloux, coquilles
Caractéristiques hydrologiques :
Température max : > 19 °C
Salinité min. : > 30 PSU, **site favorable**
Turbidité : faible à modérée

Indicateurs patrimoniaux :

Historique : Le banc de la grève de Lancieux, proche des bancs de Herpleux et de l'île des Hébiens constituait une seule population (Cf Joubin, 1908).
Statut actuel : Aucun
Site Natura 2000 : Baie de Lancieux, Baie de l'Arguenon, Archipel de Saint Malo et Dinard- FR 5300012
Intérêts : Pêche à pied, biodiversité, patrimoine
Remarques : Correspondant local : Florian Bargat - Littobs

Démographie :

Superficie : Étendue
État écologique : stade 1 à 2
Densité : 1 à 5 individus / m^2
Taille moyenne : 6-7 cm
Recrutement : Faible
Prédateurs : n. d.
Parasites : n. d.

Photos d'illustration :

Recommandations générales :

Développer les mesures de conservation
Vérifier l'étendue de la population par des plongées dans la baie.
Sensibiliser acteurs et usager :
Conchyliculture / Pêche à pied

Engager une restauration active
A envisager en fonction des expertises futures et selon les relais locaux

Déployer un accompagnement scientifique
Initier un suivi du recrutement

2.1.2 Habitat actuel

L'expertise menée sur les différents bancs bretons a permis de mieux définir l'habitat actuel de l'huitre plate (son biotope et sa biocénose) et de décrire quels sont les critères indispensables qu'il faut réunir pour le maintien et la restauration de l'espèce.

2.1.2.1 Profondeur

Nos observations montrent que l'huitre plate se répartie de la zone intertidale des plus basses marées de vives eaux (étage infralittoral qui découvre à des coefficients de marée supérieur à 100/110) à la zone subtidale. La limite profonde n'a été pas déterminée précisément. Si dans la bibliographie, il est noté que l'espèce peut être présente à plus de 30 m de profondeur, notre expertise montre que les populations présentent les densités les plus importantes entre 0 et 5 mètres de profondeur (par rapport au zéro hydrographique des cartes marines).
Par le passé, avant la surexploitation puis l'émergence de *Marteilia*, les informations historiques laissent penser que l'espèce était un peu plus présente dans le domaine intertidale au moins la frange supérieure de chaque population, mais dans tous les cas, vraisemblablement plus bas sur estran que l'huitre creuse actuellement. L'association fréquente de l'huitre plate avec le pétoncle noir (*Mimachlamys varia)* laisse vraiment penser qu'elle devait avoir la même répartition bathymétrique et géographique que cette espèce de pectinidés, en déclin également, mais encore présente.

2.1.2.2 Sédiment

L'huitre plate affectionne différents types de fond dès lors qu'il y a des supports pour se fixer. On l'observe ainsi sur des sédiments meubles composés de sables plus ou moins grossiers, de graviers et de débris coquillers, les plus gros fragments servent de supports de fixations aux naissains. Elle tolère les sédiments un peu vaseux, mais il faut que la sédimentation soit relativement faible pour éviter le recouvrement puis l'envasement des supports de fixation. Les expertises des bancs réalisées au cours du projet FOREVER ont pu montrer que l'envasement accru, notamment à cause du lessivage terrigène des bassins versants, était une cause probable (avec le déplacement des fronts de dessalure) du recul des bancs vers l'aval de l'estuaire.

Les supports de fixation pour le recrutement sont apparus assez divers (e.g. Figure 6): gros graviers, débris coquillers (huitres, moules, coquilles, crépidules...), bivalves déjà installés (et donc formation de récifs composites), installations humaines (pieds de tables ostréicoles, corps morts, piquets, déchets...). Comme on le verra dans la troisième partie du rapport, il faut cependant que ces supports présentent une surface rugueuse "à l'échelle de la post-larve" et permettent une élévation à quelques centimètres du fond, surtout en milieu vaseux.

Figure 6 : Diversité des supports de fixation des naissains d'huitres plates : graviers (photo 1), autres coquillages déjà installés, ici l'huitre creuse (photo 2), pieds de tables ostréicoles basses sur estran (photo 3)

2.1.2.3 Température et salinité

En Bretagne, lors de la période de reproduction (juin à septembre), les adultes requièrent une température minimale de 16°C pour émettre leurs gamètes : les huitres mères qui incubent pendant 10 jours (huitre dites laiteuse puis ardoisée) s'observent une fois ce seuil de température atteint (généralement après la mi-mai en Atlantique). Au bout de 10 jours, les jeunes larves sont relâchées (phase d'essaimage) généralement dans des eaux autour de 17°C, mais elles ont besoin d'une température minimale de 18°C pour assurer rapidement leur évolution larvaire, cette évolution est encore plus rapide et efficace si les températures atteignent les 19/20°C, ce qui se traduit dans ce cas par un recrutement synchrone et important. Ce seuil thermique haut est probablement l'une des explications de l'absence totale de l'espèce (même par le passé) dans la région des Abers en Finistère Nord. Une analyse plus approfondie de l'effet de ce facteur « température » sur le développement larvaire et le recrutement est présentée dans l'action 2.
Si la présence de bancs d'huitres plates dans les rivières côtières indique que cette espèce peut supporter des dessalures modérées, on sait qu'elle est moins tolérante que l'huitre creuse. His (1968) montre que des dessalures prolongées inférieures à 20 PSU sont préjudiciables aux naissains d'huitres plates. Même si des études plus approfondies mériteraient d'être engagées via la mise en place de sondes haute fréquence de salinité, cette limite de dessalure tolérable est probablement un critère important pour déterminer l'habitat potentiel précis de l'espèce. Une analyse préliminaire faite sur chaque site prospecté grâce aux données hydrologiques acquises par l'Ifremer (Base Nationale Quadrige) tend à montrer que l'espèce se niche dans les secteurs où les dessalures restent toujours modérées (anse protégée d'une sortie de rivière, position bathymétrique basse sur estran pour éviter les lentilles d'eau douce en surface lors des crues hivernales). Même si cela reste à confirmer, il semble même que les plus fortes densités observées en Bretagne se situent dans des estuaires ou des baies pour lesquelles les dessalures ont disparu artificiellement suite à des ouvrages maritimes (Estuaire de la Rance, Anse de Penfoulic).

En terme d'évolution historique, on peut faire l'hypothèse qu'une réduction de son habitat en amont des rivières mais aussi le long du gradient bathymétrique de l'estran a pu être causée progressivement par des apports d'eau douce plus importants permis par la déforestation, l'utilisation des terres et le remembrement dans les bassins versants au 19ème puis au 20ème siècle. Le choix d'un site de restauration doit donc prendre en compte ces deux "limites" antagonistes : pas trop de dessalures en hiver (idéalement supérieure à 20 PSU, peut-être même 30 PSU pour éviter *Marteilia*) et assez chaud en été (idéalement égal ou supérieure à 19°C).

2.1.2.4 Entité hydrographique

Une autre observation issue de l'inventaire indique que les bancs d'huitres plates sont localisés dans des secteurs où la circulation hydrodynamique permet une faible dispersion des larves. Les baies un peu enclavées et les anses des rivières sont donc des secteurs privilégiés, dès lors qu'ils respectent les contraintes précédentes. Nous n'avons pas observé d'huitres plates dans des milieux battus et directement ouverts à l'océan, contrairement à l'huitre creuse. La dispersion des larves dans l'eau, composante essentielle pour comprendre la présence et le renouvellement des gisements ainsi qu'initier des opérations de restauration, est développée plus en détail dans l'action 2.

2.1.2.5 Biocénose

Les huitres font partie des espèces appelées « ingénieur d'écosystème » : en s'associant les unes aux autres, elles créent de véritables récifs biogéniques calcaires qui deviennent des habitats propices à l'installation d'autres organismes augmentant ainsi la biodiversité de leur environnement proche et apportant de nombreux services écosystémiques.

Les récifs d'huitres plates sont particulièrement favorables à l'installation d'espèces épibiontes (Figure 7) qui vivent directement fixées sur les coquilles (vivantes ou mortes). Mais la structure tridimensionnelle attire aussi de nombreuses espèces vagiles qui utilisent le récif comme un refuge, une nurserie et/ou une nourricerie. La liste des espèces identifiées au cours des inventaires est présentée ci-dessous. Cette liste est loin d'être exhaustive et devra faire l'objet d'analyses plus détaillées par des spécialistes dans les futurs projets de restauration.

- **ESPECES FIXEES profitant de la coquille comme support**

0. Groupe des macro-algues :
    - *Lithophyllum incrustans* (Algue calcaire encroûtante)
    - *Lithothamnion purpureum* (Algue calcaire encroûtante)
    - *Ceramium spp.* (Céramium)
    - *Solieria chordalis* (Corde de Solier)
    - *Enteromorpha spp.* (Entéromorphe)

1. Groupe des éponges (ou porifères) :
    - *Pachymatisma johnstonia (Eponge fesse d'éléphant mauve)*
    - *Haliclona viscosa (Eponge à cheminée rose)*
    - *Haliclona sp. (Eponge grise à bleue)*
    - *Chelonaplysilla noevus (Eponge encroûtante tapissante violette)*
    - *Myxilla sp. (Myxille)*
    - *Cliona celata (Clione jaune)*
    - *Amphilectus fucorum (Eponge mousse de carotte)*
    - *Tethya aurantium (Orange de mer)*
    - *Sycon ciliatum (Eponge crème petit oeuf)*
    - *Ascandra falcata (Eponge pompon)*
    - *Hymeniacidon perlevis (Eponge commune)*
    - *Halichondria panicea (Eponge mie de pain)*

2. Groupe des ascidies :

- *Aplidium elegans (Fraise de mer)*
- *Aplidium proliferum (Synascidie coussinet)*
- *Aplidium ocellatum (Aplidium ocellé)*
- *Botryllus schlosseri (Botrylle étoilé)*
- *Ascidia mentula (Ascidie rose)*
- *Ascidiella aspersa (Ascidie sale)*
- *Stolonica socialis (Mirabelle de mer)*
- *Pyura microcosmus (Petit microcosme)*
- *Pyura squamulosa (Ascidie écailleuse)*
- *Dendrodoa grossularia (Ascidie groseille)*
- *Clavelina lepadiformis & C. nana (Claveline blanche)*
- *Phallusia mammillata (Ascidie blanche)*
- *Styela clava (Ascidie plissée)*
- *Ciona intestinalis (Cione intestinale)*
- *Cystodytes dellechiajei (Ascidie coloniale pourpre)*

3. Groupe des bryozoaires :

- *Scrupocellaria scruposa (Scrupocellaire rugueux)*
- *Bugula plumosa (Bryozoaire-plume)*
- *Cryptosula pallasiana (Cryptosule cloche)*

4. Groupe des polychètes :

- *Spirorbis spp. (Spirorbe)*
- *Serpula vermicularis (Serpule colorée)*
- *Spirobranchus triqueter/lamarcki (Serpule triangulaire)*
- *Bispira volutacornis (Bispire)*
- *Branchiomma bombyx (Petite sabelle de roche)*
- *Polydora hoplura ou ciliata (vers tubicoles)*
- *Phyllochaetopterus grube (Ver tubicole antenne)*

5. Groupe des cnidaires (Hydraires, Hexacoralliaires, Octocoralliaires):

- *Kirchenpaueria pinnata (Hydraire ailé)*
- *Plumularia setacea (Plumulaire gracile)*
- *Aglaophenia harpago (Plumulaire)*
- *Halopteris liechtensternii (Halopteris)*
- *Actinia fragacea (Anémone fraise)*
- *Alcyonium digitatum (Alcyon jaune)*

- **ESPECES VAGILES profitant de l'effet récif (Camouflage, Nurserie, Nourricerie)**

5. Groupe des échinodermes :

- *Ophiotrix fragilis (Ophiure singe)*
- *Asteria rubens (Etoile de mer)*
- *Marthasterias glacialis (Etoile épineuse)*

6. Groupe des mollusques (Polyplacophores, Opisthobranches, Bivalves, Gastéropodes, Céphalopodes)

- *Lepidochitona cinerea (Chiton cendré)*
- *Littorina littorina (Bigorneau)*
- *Ocinebrellus inornatus (Bigorneau perceur japonais)*
- *Gibbula umbilicalis (Gibbule)*
- *Nassarius reticulatus (Nasse réticulée)*
- *Haliotis tuberculata (Ormeau)*
- *Crepidula fornicata (Crépidule)*
- *Aplysia punctata (Aplysie)*
- *Cadlina laevis (Cadeline)*
- *Doris spp. (Doris)*
- *Chlamys varia (Pétoncle noir)*
- *Mytilus edulis (Moule atlantique)*
- *Sepia officinalis (Seiche commune)*
- *Crassostrea gigas (huitre creuse)*

7. Groupe des crustacés (décapodes, amphipodes, cirripèdes)

- *Palaemon serratus (Crevette rose)*
- *Galathea squamifera (Galathée noire)*
- *Cancer pagurus (Tourteau)*
- *Maja squinado (Araignée de mer)*
- *Macropodia rostrata (Macropode)*
- *Necora puber (Etrille)*
- *Carcinus maenas (Crabe vert)*
- *Pseudoprotella phasma (Phasme de mer)*
- *Caprella spp. (Caprelle)*
- *Phtisica marina (Phtisice marine)*
- *Balanus balanoides (Balane)*

8. Groupe des poissons

Compte tenu des observations faites en plongée bouteille, peu de poissons ont été répertoriés. Celà dit, on peut noter la présence récurrente à proximité des populations d'huitres plates des espèces suivantes :

- *Scyliorhinus canicula (Petite roussette)*
- *Pollachius pollachius (Lieu jaune)*
- *Trisopterus minutus (Petit tacaud)*
- *Hyppocampus guttulatus (Hippocampe moucheté)*
- *Syngnathus rostellatus (Syngnathe mineur)*
- *Dicentrarchus labrax (Bar commun)*
- *Parablennius gattorugine (Blennie)*
- *Gobius niger (Gobie)*
- *Pomatoschistus minutus (Gobie de sable)*
- *Spondyliosoma cantharus (Dorade grise)*
- *Sparus aurata (Dorade royale)*

Figure 7 : Quelques exemples de photos illustrant la biodiversité hébergée dans les récifs d'huitres plates

2.1.3 État démographique des bancs

L'analyse de l'état démographique d'une population, notamment sa densité, la distribution en taille, l'intensité du recrutement renseigne sur la dynamique du banc, ses potentialités de maintien voire de croissance ainsi que sur sa pertinence pour des opérations de restauration. En Bretagne Sud et Occidentale, du banc de Penthièvre au banc du Roz, les densités sont couramment supérieures à 1 individu/m^2 (état 1 à 3) et la longueur moyenne des individus avoisine les 60 mm pour un poids moyen de 50 g (Figure 8). On y observe des gros individus (> à 75 mm) comme des plus petits (en particulier à Penthièvre et au Roz). La présence de jeunes individus, indicateur de recrutement, signale que ces bancs ont la capacité de se renouveler et de se maintenir, mais une estimation plus précise du recrutement a été conduite en parallèle en 2020 sur l'ensemble des bancs expertisés.

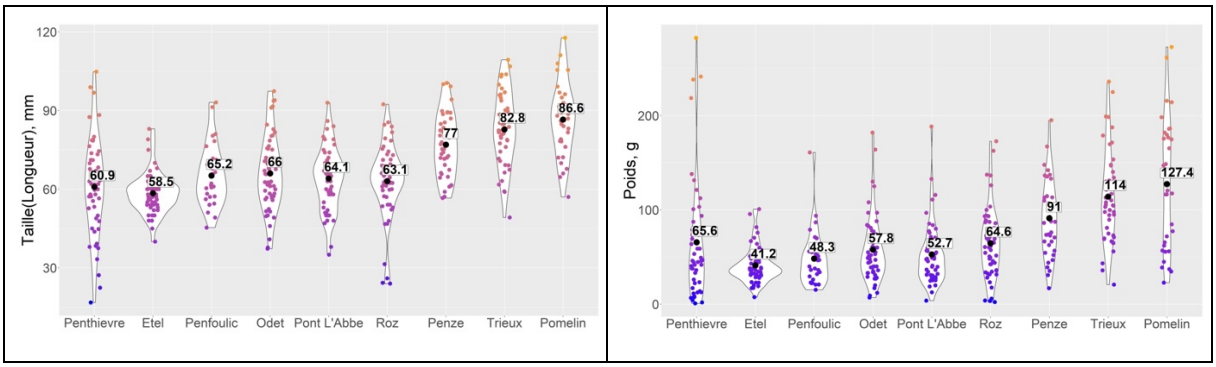


Figure 8 : Distribution en taille (longueur en mm) et en poids (en g) des individus (n = 30) prélevés sur chaque banc présentant une densité suffisante.

En Bretagne Nord, de la Penzé au Trieux où les densités sont toutes inférieures à 1 individus/m^2 (état 0), les individus sont de grosse taille (donc plus âgés) : leur longueur moyenne est supérieure à 75 mm et l'on note l'absence de jeunes individus. Ces populations au recrutement occasionnel apparaissent alors comme plus fragiles, voire en sursis. Leur maintien nécessitera des programmes de restauration plus ambitieux.

En complément, l'estimation du recrutement en naissains est l'une des étapes utiles pour mieux connaître la dynamique d'un banc et *in fine* dimensionner au mieux les méthodes pour sa conservation ou sa restauration. Une méthodologie spécifique a été mise au point au cours du projet FOREVER ; elle est présentée en annexe de ce rapport.

La Figure 9 montre le différentiel de recrutement observé en 2020 sur 7 des 9 populations principales mentionnées dans les fiches précédemment. On constate que les sites majeurs du projet FOREVER (Baie de Quiberon, Rade de Brest) présentent les valeurs de recrutement les plus élevées avec une dynamique de recrutement assez étalée sur la saison. Pour la rade de Brest, le recrutement maximum y est supérieur à 200 individus par collecteur et pour la baie de Quiberon, il y est supérieur à 25 individus par collecteur. Viennent ensuite les sites de l'Odet et de Pont l'Abbé qui présentent une fenêtre de recrutement moins étalée avec des valeurs maximales autour de 20 individus par collecteur. Les sites d'Etel et de Penfoulic présentent des valeurs plus basses avec un maximum à 13 naissains par collecteur au meilleur de la saison. Enfin, le site de Penzé présente des valeurs quasi-nulles tout au long de l'été, à l'exception du recrutement de deux individus en août. Il est probable que des valeurs similaires aient été observées pour les autres sites de Bretagne Nord (Trieux, mais aussi Lancieux). En Rance, il n'a pas été possible de mettre en œuvre ce suivi en 2020, mais il serait intéressant de l'ajouter dans des projets à l'avenir.

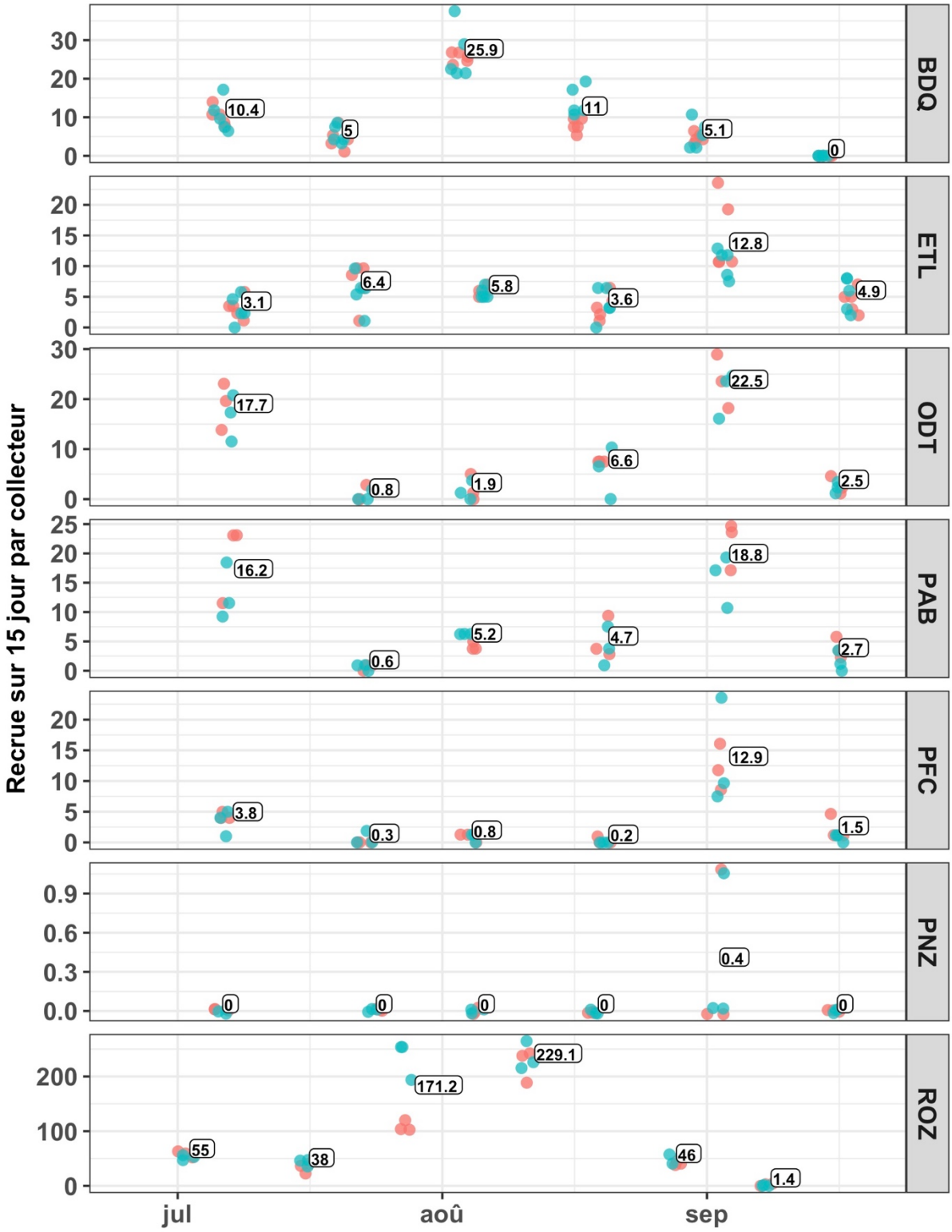


Figure 9 : Fenêtre et intensité du recrutement au sein de 7 populations inventoriées dans le projet FOREVER. De haut en bas : le banc du Milieu (au large de Penthièvre) en Baie de Quiberon (BDQ), le banc de Saint jean en Ria d'Etel (ETL), le banc de Perennou en Rivière de l'Odet (ODT), le banc de l'île Chevalier en Rivière de Pont l'Abbé (PAB), le banc de Penfoulic en Baie de Fouesnant (PFC), le banc de Saint Yves en rivière de Penzé (PNZ) et enfin le banc du Roz en Rade de Brest. Le recrutement s'exprime en nombre d'individus cumulés par collecteur au cours d'une exposition de 15 jours. Chaque collecteur présente une surface de 116 cm^2 et est organisé en grappe de 5 unités, chaque grappe étant répliquée (points rouges et verts).

Basé sur ces observations qui méritent d'être confortées par d'autres suivis sur différents secteurs et plusieurs années, nous proposons une échelle d'indice de recrutement permettant d'évaluer soit la pertinence d'une opération de restauration ou la mise en danger d'une population par surexploitation. Cette échelle est construite sur une estimation du recrutement sur 15 jours, si possible répétée au cours de la saison de reproduction et évaluée en suivant le protocole présenté dans ce rapport.

- Recrutement inférieur à 0.1 ind/cm^2 : Recrutement trop faible, la population est en danger d'extinction si cette valeur est observée plusieurs années de suite.
- Recrutement compris entre 0.1 et 1 ind/cm^2 : Recrutement faible, mesure de conservation urgente et restauration à engager. Récupération très lente et incertaine, sauf dans le cas d'implantation de récifs ensemencés.
- Recrutement compris entre 1 et 10 ind/cm^2 : Recrutement intermédiaire, l'application de mesure de conservation et de restauration devrait permettre une probable récupération de la population.
- Recrutement supérieur à 10 ind/cm^2 : Recrutement important, l'application de mesure de conservation et de restauration devrait permettre une très bonne récupération de la population. On peut distinguer une classe supérieure à 100 ind/cm^2, témoignant de site exceptionnel méritant sanctuarisation car pouvant jouer un rôle important d'essaimage.

2.2 État parasitaire

Chacun des bancs expertisés au cours de l'inventaire a fait l'objet d'un prélèvement pour évaluer leur état parasitaire (uniquement quand la population était suffisamment dense pour le permettre). A réception au laboratoire, les animaux ont été mesurés, pesés et examinés afin de noter les éventuelles anomalies macroscopiques présentes au niveau de la coquille ou des tissus. Les lots provenant de la Ria d'Etel et de la rivière de Pont L'Abbé n'ont pas fait l'objet d'examen macroscopique.

Ensuite, une section de tissus passant par les différents organes a été prélevée et fixée en Davidson pour d'éventuelles analyses en histologie. Un morceau de branchies et de glande digestive a été prélevé pour chaque huitre et conservé congelé jusqu'à la réalisation des extractions d'ADN en utilisant le kit Dneasy 96 (QIAGEN). Après estimation de la quantité d'ADN et ajustement des concentrations autour de 5ng/µl, les échantillons ont été testés en PCR en temps réel multiplex permettant la détection simultanée de l'ADN de *Bonamia* sp. et *Marteilia refringens* (Canier et al. 2020).

Le premier tableau présente les prélèvements ainsi que les résultats de l'examen macroscopique et le second tableau synthétise les résultats de PCR et les données antérieures disponibles pour les sites étudiés dans la base REPAMO de l'Ifremer.

A l'exception des huitres prélevées dans l'estuaire du Trieux, à Pomelin, tous les lots observés macroscopiquement présentent du chambrage sur 2 à 27% des individus. Par ailleurs, des marques de présence d'éponges sur la coquille ont été observées sur 8% des individus prélevés dans l'Odet. A Penfoulic, 7% des individus présentent une décoloration de la glande digestive. Enfin, il est à noter que 16% des huitres prélevées dans l'Odet présentent un dépôt

noir au niveau de l'attache du muscle adducteur (Figure 10). Ce dépôt pourrait être associé à ***Ostracoblabe implexa***, un champignon impliqué dans la Maladie du pied ou Maladie de la charnière. Ces observations nécessiteraient des analyses complémentaires pour vérifier la présence d'*O. implexa*. Celui-ci a été décrit chez *Crassostrea gigas* et *Ostrea edulis*. Il semble se développer lorsque la température excède 22°C pendant au moins deux semaines. Il est recommandé de ne pas déplacer les animaux provenant de gisement affecté par *O. implexa* vers des sites où le champignon n'est pas observé.

Figure 10 : Dépôt noir au niveau de l'attache du muscle adducteur d'une huître plate provenant de l'Odet.

Tableau 2 : Observations macroscopiques sur les échantillons analysés

Lieu	Date du prélèvement	Nombre analysé	Biométrie (Moyenne±Ecart type)				Observations macroscopiques
			Poids total (g)	Longueur (cm)	Largeur (cm)	Epaisseur (cm)	
Ria d'Etel	28/03/2019	50	43,3±18,1	6,0±0,7	5,2±0,7	2,1±0,4	Examen macroscopique non réalisé
Rivière de Pont l'Abbé	26/03/2019	50	54,3±31,8	6,6±1,1	5,8±1,0	2,1±0,6	Examen macroscopique non réalisé
Rivière de l'Odet	05/08/2019	50	58,1±33,4	6,8±1,3	5,9±1,2	2,0±0,5	Chambrage : 16% des individus **Dépôt noir (muscle) : 16% des individus** (Figure 1) Eponges : 8% des individus
Rivière du Trieux Pomelin	05/09/2019	30	121,1±55,8	8,3±1,3	7,9±1,4	2,6±0,7	Huîtres ardoisées : 3% des individus
Le Trieux-Toull an Houillet	02/10/2019	40	111,2±43,5	8,1±1,2	6,7±1,0	3,0±0,6	Chambrage : 25% des individus
Rivière de Penzé	05/11/2019	45	81,5±39,3	7,2±1,4	6,9±1,3	2,1±0,6	Chambrage : 2% des individus
Anse de Penfoulic	17/03/2020	30	41,5±19,0	6,1±1,0	5,4±0,8	1,9±0,4	Chambrage : 27% des individus Décoloration glande digestive : 7% des individus

Les résultats des analyses en PCR indiquent la présence d'ADN de ***Bonamia* sp.** dans 4% des individus prélevés dans l'Odet, 14% des individus prélevés en rivière de Pont-L'Abbé et 26% des individus prélevés en Ria d'Etel. Environ la moitié des individus pour lesquels un signal PCR

est obtenu sont considérés comme positifs (Ct<37 d'après Canier et al. 2020). L'ADN de ***Marteilia refringens*** a été détecté mais en dessous du seuil de positivité dans 4 et 6% des individus prélevés à Pont L'Abbé et Etel respectivement.

On peut noter l'absence de détection d'ADN de *Marteilia refringens* au niveau de l'Odet et l'absence de détection d'ADN de *Bonamia* sp. et *Marteilia refringens* dans les individus analysés provenant du Trieux, de la Baie de Morlaix et de Penfoulic. Cependant, la taille des échantillons et les dates de prélèvement ne permettent pas de confirmer l'absence totale des parasites au sein de ces gisements. Des suivis plus réguliers permettraient de préciser cette observation importante.

Les données antérieures disponibles dans la base REPAMO indiquent que *Marteilia sp.* était présent au niveau de l'Odet en octobre 1998 (3/134 animaux positifs) et au niveau du Trieux (site Le Passage) dans 78% (49/63) puis 26% (18/70) des animaux testés en 1988 et 1997, respectivement.

De plus, les données disponibles dans la base REPAMO suggèrent la présence de *Bonamia* sp. avec une faible fréquence de détection (3%) en Baie de Morlaix et au niveau du Trieux (site Le Passage). Au contraire, *Marteilia* sp. n'a pas été détecté dans les 472 animaux prélevés dans la Ria d'Etel entre 1989 et 2014.

Considérant la détection d'ADN de *Bonamia* sp. et *Marteilia refringens* dans 3 sites étudiés en 2019 et les données antérieures disponibles dans la base REPAMO, il est préférable d'éviter de déplacer des animaux entre ces gisements ou vers des zones où les parasites n'ont pas été détectés. S'agissant de populations sauvages dans un état déjà très critique, ce déplacement serait une aberration sur le plan écologique, mais il est préférable de rappeler ici que ce serait également une erreur sur le plan zoosanitaire.

Tableau 3 : Observations pathologiques sur les échantillons analysés

Lieu	Date de prélèvement	Nombre d'animaux	Détection d'ADN en PCR (Nombre d'individus)*				Données antérieures disponibles (REPAMO) Analyses en histologie et/ou cytologie
			Bonamia sp.		*Marteilia refringens*		
Ria d'Etel	28/03/2019	50	**13**	6 Ct<37	**3**	0 Ct<37	Détection de *Bonamia* sp. (1 à 29%) mais pas de *Marteilia* sp. entre 1989 et 2014-(472 individus analysés)
Rivière de Pont L'Abbé	26/03/2019	50	**7**	3 Ct<37	**2**	0 Ct < 37	Pas de donnée
Rivière de l'Odet	05/08/2019	50	**2**	1 Ct<37	0	0	Détection de *Bonamia* sp. (5 à 20%) et de *Marteilia* sp. (0 à 2%) entre 1988 et 1999 (524 individus analysés)
Le Trieux-Pommelin	05/09/2019	30	0		0		Trieux-Le passage : Détection de *Bonamia* sp. (0 à 3%) et de *Marteilia* sp. (26 à 78%) en 1988 et 1997 (133 individus analysés)
Le Trieux- Toull an houillet	02/10/2019	40	0		0		
Rivière de Penzé	05/11/2019	45	0		0		Détection de *Bonamia* sp. (0 à 3%) mais pas de *Marteilia* sp. en 1988. (205 individus analysés)
Anse de Penfoulic	17/03/2020	30	0		0		Pas de donnée

* D'après Canier et al. 2020, seuls les individus pour lesquels Ct <37 sont considérés comme positifs en PCR

2.3 Structuration génétique

L'objectif de cette tâche était de caractériser la diversité et la structure des populations d'huitres plates échantillonnées en Bretagne dans le cadre du projet FOREVER et de les comparer avec des données antérieures acquises en France mais aussi sur toute l'aire de répartition européenne de l'espèce. Il s'agissait aussi de déterminer à quel degré ces populations (ou sous populations) étaient semblables ou différentes génétiquement, cette analyse pouvant potentiellement mettre en évidence des processus d'adaptation locale des populations à leurs environnements, et donc aider au choix des populations d'intérêt pour la conservation, la restauration ou la sélection (Bromley et al., 2016). Pour cela, les échantillonnages d'huitres plates réalisés au cours du projet ont été ajoutés à des échantillons plus anciens obtenus dans le cadre d'études antérieures (SEAFARE, PERLE). La liste de ces populations échantillonnées est dressée dans le Tableau 4 et présentée sur la Figure 11.

Tableau 4 : Liste et caractéristiques des populations échantillonnées

Abréviation	Localisation	Date de prélèvement	Effectif analysé
GREV	Lac Grevelingen, Pays-Bas	2003	26
GRAN	Granville, France	2012	26
POME	Anse de Pommelin, France	2019	26
TOUL	Toul An Houillet, France	2019	26
LIO	Keraliou, Rade de Brest, France	2012	26
LEF	Le Faou, Rade de Brest, France	2012	28
PLAB	Pont L'Abbé, France	2019	26
ODET	Odet, France	2019	26
ETEL	Ria d'Etel, France	2019	26
BQU	Baie de Quiberon, France	1999	26
BOUR	Bourgneuf, France	2013	26
AIX	Ile d'Aix, France	1997	26
SARD	Golf d'Oristano, Sardaigne, Italie	2019	26

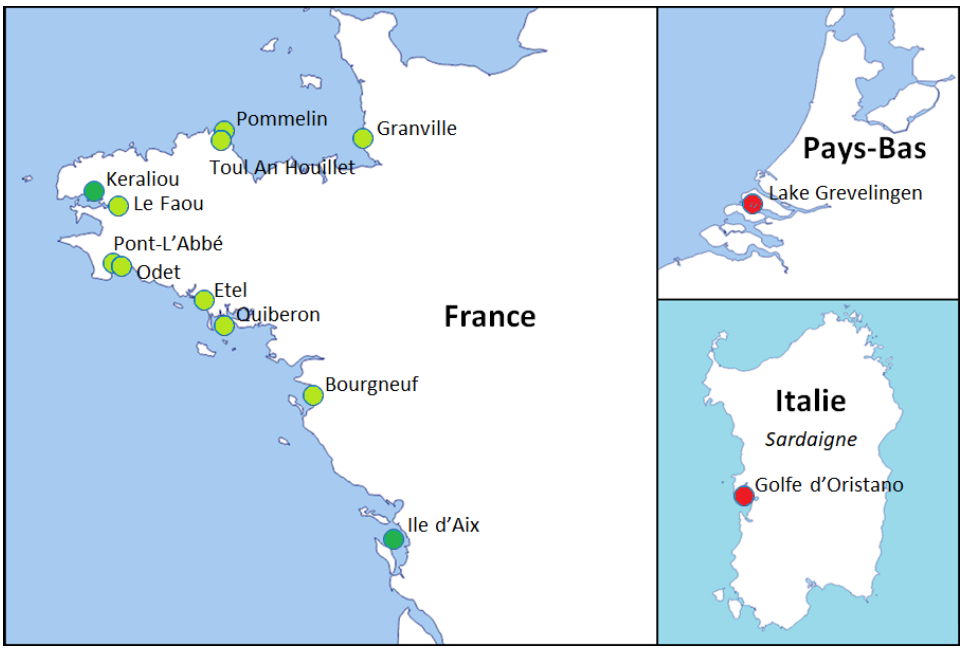


Figure 11 : Localisation des échantillons étudiés. Le code couleur représente l'origine française (vert) ou étrangère des populations (rouge).

Un total de 13 populations ont été analysées, à raison de 26 à 28 échantillons de branchies par population. Ces échantillons ont été positionnés sur des plaques puis envoyées au prestataire de génotypage GENTYANE pour effectuer l'extraction de l'ADN, sa qualification et sa normalisation. Le génotypage des échantillons a ensuite été réalisé avec la puce « Axiom Oyster Genotyping Array » (Référence 550796 du catalogue TermoFisher Scientific), comprenant environ 15 000 SNPs (Single Nucleotide Polymorphism) de l'espèce *Ostrea edulis*. Cette puce contient donc environ 15 000 régions variables du génome de l'huitre plate (Gutierrez et al. 2017).

Le génotypage a été réalisé fin 2019, mais l'analyse des données n'a pu être commencée qu'en septembre 2020, la crise COVID ayant retardé la cession de formation nécessaire à l'utilisation du logiciel permettant le traitement des données brutes. Cette analyse a tout d'abord consisté à supprimer les marqueurs inutilisables et monomorphes. Les échantillons ayant servi à mettre au point la puce étant d'origine très variées (Gutierrez et al. 2017), il est logiquement apparu un nombre important de marqueurs non polymorphes dans notre échantillonnage finalement relativement restreint géographiquement. Puis il a ensuite été choisi de ne conserver que les marqueurs présentant des polymorphismes de « haute résolution » selon les critères suivants : DQC=0.82, QC call rate=77, cr-cutoff=90 et fld-cutoff= 7 (critères obtenus lors de formation et suite à différents essais). Par exemple, un paramètre important a été celui de l'écartement entre les clusters de génotypes (choisi à 7) permettant d'avoir une bonne confiance dans les génotypes obtenus. Ainsi, dans la Figure 12, nous observons ainsi trois groupes de génotypes (bleus, jaunes et rouges) qui correspondent aux trois génotypes attendus chez une espèce diploïde comme l'huitre plate, nommés ici AA, AB et BB. La Figure 12a montre trois groupes de génotypes bien séparés. De plus, nous avions positionné un réplicat technique (deux fois le même échantillon) qui nous a permis d'identifier quelques rares cas de marqueurs pour lesquels le même échantillon obtenait un génotype différent. C'est le cas du marqueur de la Figure 12b pour lequel le réplicat technique (entouré en rose) se retrouve à la limite du groupe jaune mais aussi au milieu du groupe rouge.

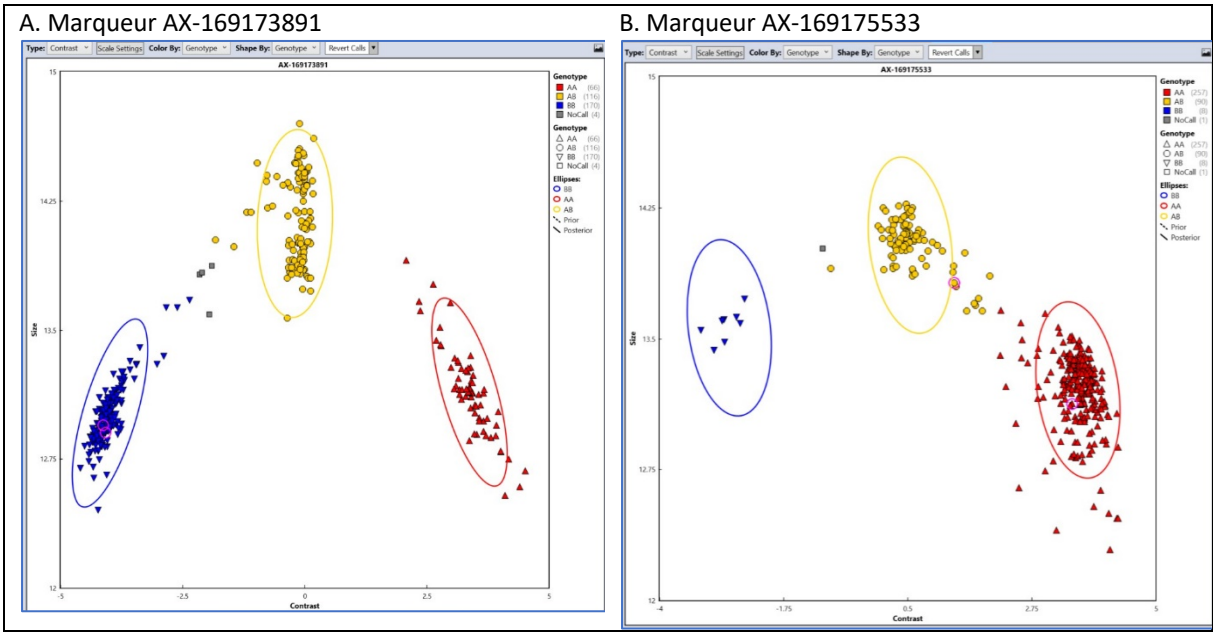


Figure 12 : Exemples de résultats de génotypages pour deux marqueurs de la puce huitre plate. Chaque point ou triangle est un échantillon et chaque couleur représente l'un des trois génotypes possibles (AA, AB ou BB). La Figure (A) présente un cas classique de bonne séparation des trois groupes de génotypes, alors que la figure (B) présente un exemple d'erreur de génotypage pour le réplicat technique (entouré en rose).

Au final, 2050 marqueurs et 311 échantillons ont été conservés pour réaliser les analyses de diversité et de structuration génétique. Pour la majorité des populations, 24 à 28 échantillons ont été génotypés, mais il est à noter que certaines populations ont au final présenté des effectifs génotypés plus faibles (celles de Grevelingen, de Sardaigne et en particulier de l'île d'Aix) comme le montre la Figure 13.

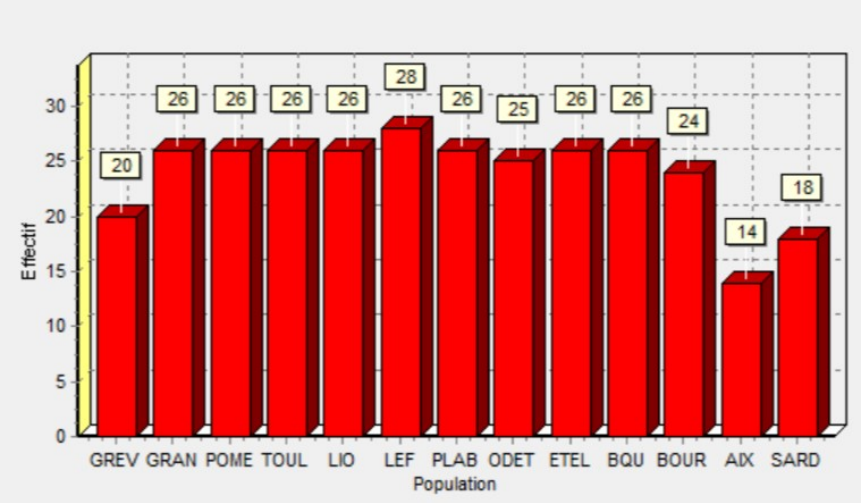


Figure 13 : Effectif des échantillons par population dont les génotypes ont été utilisés dans l'analyse.

La différenciation globale au sein du jeu de données est faible (0.0170) mais significativement différente de 0. Cela signifie que 1.7% des différences entre les individus se localise entre les populations, ce qui est relativement faible mais assez classiquement observé chez les huitres. Cependant, il existe des différences plus importantes lorsque l'on s'intéresse à ce même paramètre de différenciation (F_{ST}) entre les populations deux à deux (Tableau 2). On observe alors des valeurs allant de 0 à 10%. Cette estimation 10% est en particulier observée entre les deux populations les plus extrêmes géographiquement que sont celles de Sardaigne (SARD) et du lac Grevelingen aux Pays Bas (GREV). Au sein des populations françaises, on observe des valeurs allant de 0 à 2% entre celle de l'île d'Aix (AIX) et celle de Pont l'Abbé (PLAB). Cependant, seules les populations de Keraliou, en rade de Brest (LIO), de l'île d'Aix (AIX) et dans une moindre mesure de Baie de Bourgneuf (BOUR) sont significativement différentes de l'ensemble des autres.

Tableau 5 : Semi-matrice des F_{ST} par paires de populations. Les chiffres indiqués en gras sont significativement différents de 0.

	GRAN	POME	TOUL	LIO	LEF	PLAB	ODET	ETEL	BQU	BOUR	AIX	SARD
GREV	**0.03257**	**0.03718**	**0.02794**	**0.01837**	**0.03558**	**0.03867**	**0.03510**	**0.03835**	**0.02983**	**0.04922**	**0.03976**	**0.10289**
GRAN		0.00058	0.00134	**0.00521**	-0.00021	-0.00006	0.00015	0.00082	-0.00076	**0.00520**	**0.01909**	**0.05672**
POME			0.00185	**0.00750**	0.00057	0.00015	0.00003	0.00001	0.00003	0.00287	**0.01887**	**0.05272**
TOUL				**0.00444**	**0.00387**	0.00281	0.00270	**0.00287**	0.00039	**0.00902**	**0.02291**	**0.05963**
LIO					**0.00665**	**0.00850**	**0.00644**	**0.00905**	**0.00539**	**0.01730**	**0.01803**	**0.06657**
LEF						0.00072	0.00042	**0.00191**	0.00073	**0.00406**	**0.01852**	**0.05533**
PLAB							-0.00066	0.00077	0.00087	**0.00334**	**0.02023**	**0.04821**
ODET								0.00054	0.00036	0.00191	**0.01118**	**0.05484**
ETEL									0.00036	0.00208	**0.01723**	**0.05097**
BQU										**0.00497**	**0.02022**	**0.05437**
BOUR											**0.02065**	**0.05146**
AIX												**0.07425**

Ces résultats sont confirmés par les analyses de clusterisation présentées sur la Figure 14 et les analyses en composantes principales (Figure 15).

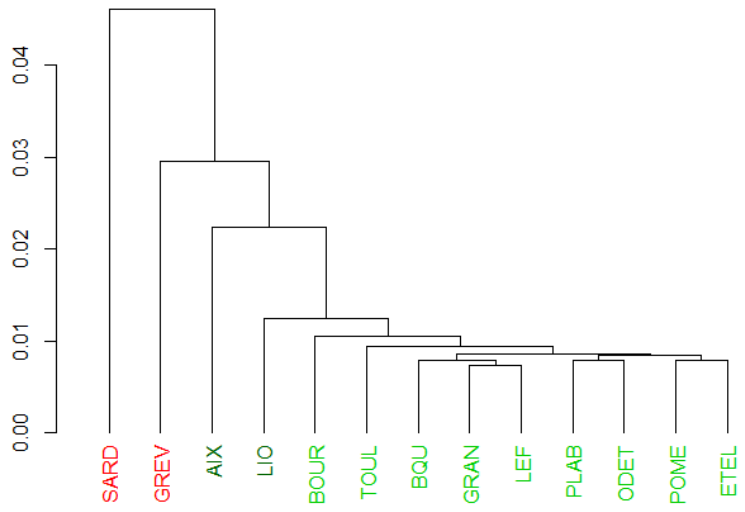


Figure 14 : Résultat de la clusterisation : populations françaises (en vert) vs populations étrangères (en rouge)

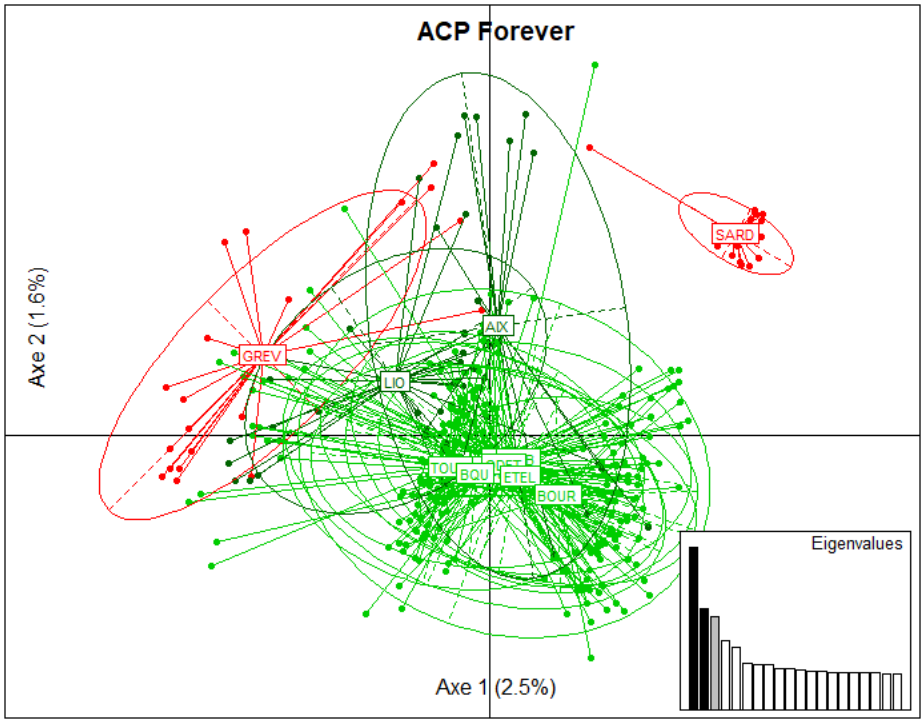


Figure 15 : Représentation des deux premiers axes de l'Analyse en Composantes Principales (ACP)

Les deux premiers axes de l'ACP n'expliquent que 4.1% de la variabilité observée. Mais on retrouve la population italienne éloignée des populations françaises de la côte Atlantique et encore davantage de la population des Pays-Bas. Seules les populations de Keraliou en rade de Brest (LIO) et de l'île d'Aix (AIX), représentés en vert plus foncé, se détachent des autres populations françaises sur l'axe 2, conformément aux résultats de la clusterisation présenté sur la Figure 14.

Cependant, la distinction de l'échantillon de l'île d'AIX peut être due à l'augmentation du nombre de marqueurs (10 fois plus) permettant de mettre en évidence des différences plus fines. De plus, ces résultats sont à prendre avec précaution ici étant donné le nombre plus faible d'individus génotypés dans la population AIX, et le nombre important de données manquantes pour 5 des 14 échantillons.

Concernant le cas particulier de la population de Keraliou en rade de Brest (LIO) et même si l'observation d'une certaine différence génétique est en accord avec les résultats de connectivité hydrodynamique réalisé en 2012 (Hussenot et al., 2014 ; Figure 16), des investigations supplémentaires restent à réaliser pour s'assurer de l'origine de cette population et de ses caractéristiques phénotypiques, avant d'envisager d'éventuelles mesures de conservation spécifique autour cette population.

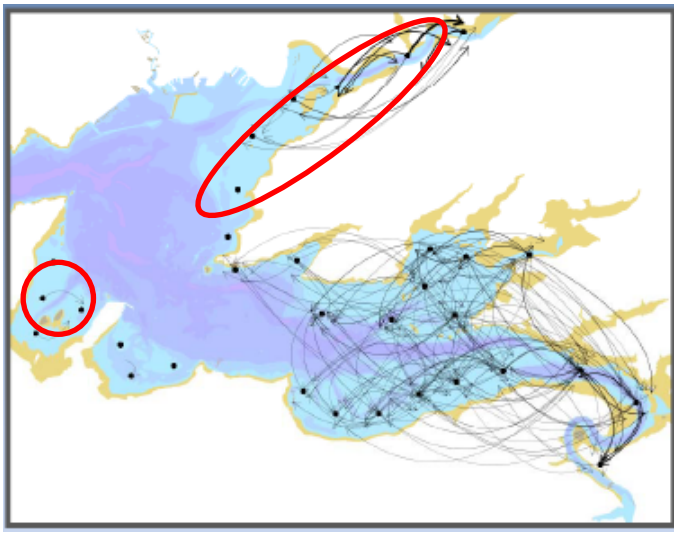


Figure 16 : Connectivité hydrodynamique au sein de la rade de Brest et identification de populations (dans les cercles rouges) génétiquement différenciées : Roscanvel, Elorn et Rade Sud (Hussenot et al., 2014).

Cette analyse, réalisée avec plus de 2000 marqueurs SNPs, permet de confirmer certains résultats obtenus précédemment. Avec environ 200 marqueurs SNPs, des groupes de populations avaient été mis en évidence en Mer du Nord, Atlantique, Méditerranée Ouest, Méditerranée Est et Mer Noire (Harrang, 2012, Figure 17). L'étude complémentaire de FOREVER confirme la relative homogénéité des populations bretonnes et françaises, et ce malgré l'utilisation de 2000 marqueurs SNPs. Cette relative homogénéité constitue une information importante dans le cadre de mesures de conservation/restauration chez cette espèce en Bretagne et en France.

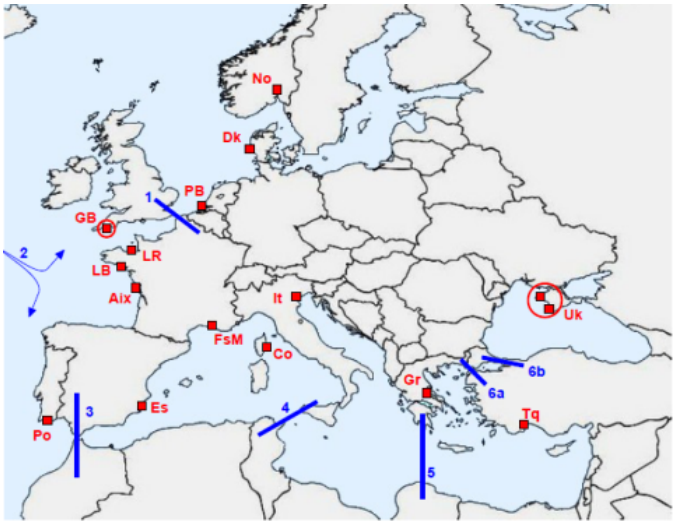


Figure 17 : Différenciation observée à l'échelle européenne (Harrang, 2012)

3 Dynamique d'un banc sauvage d'huitres plates

L'objectif de la deuxième action du projet FOREVER est d'analyser, d'un point de vue écologique, les éléments essentiels impliqués dans la dynamique d'un banc sauvage d'huitres plates et leurs parts respectives dans le rétablissement d'une population. Les éléments déterminants majeurs sont rappelés sur la Figure 18. Il convient de noter que les facteurs anthropiques mis en cause dans cette dynamique sont, en partie, abordés dans l'action 3, notamment les facteurs liés à la dégradation de l'habitat mais aussi ceux liés à la surexploitation, et ce dans le cadre des mesures de conservation.

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

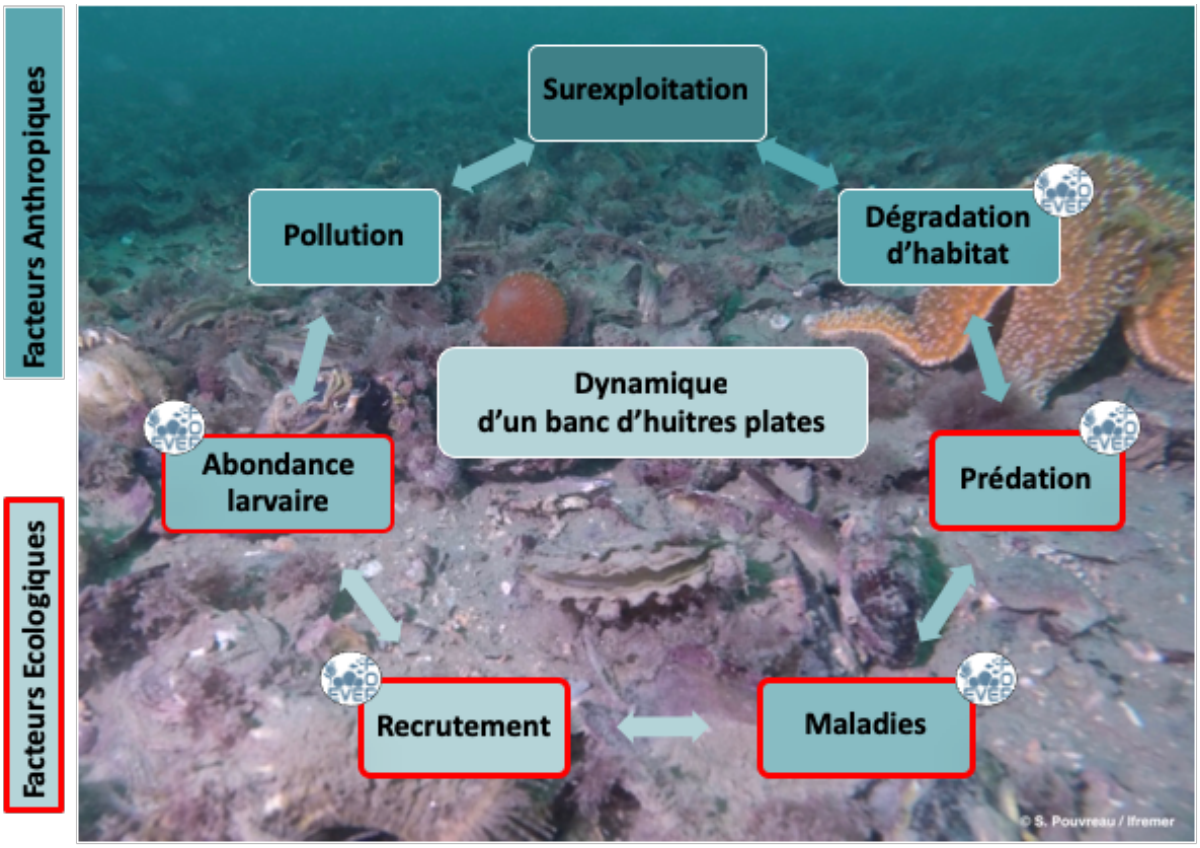


Figure 18 : Principaux facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates

3.1 Installation de deux laboratoires sous-marins dédiés

Afin de suivre les facteurs impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates (action 2) et de développer et tester les méthodes de restauration proposées dans l'action 3, un site expérimental appelé "**laboratoire sous-marin**" a été installé, dès 2018, au sein des bancs dans chacun des deux sites ateliers : la rade de Brest et la baie de Quiberon. Ce laboratoire benthique, de 250 m^2 (50m x 50m), est identifié en surface par 4 bouées d'angle, dont une, à la croix de St-André, indique la présence de sondes Température/Salinité/Pression et Fluorimétrie avec enregistrement en continu (une acquisition toutes les 20 minutes) de type SAMBAT, STPS (© NKE) ou ECOFLNTU.

Au sein de chacun de ces laboratoires sous-marins, différents "paramètres et indicateurs" ont été suivis sur les trois années du projet ou de façon ponctuelle au cours d'expérimentation ciblée. Ils sont mentionnés sur la Figure 19 et développer ultérieurement dans chaque paragraphe de ce chapitre. Ils concernent spécifiquement les points suivants :

- Conditions environnementales prévalant au maintien des populations relictuelles
- Concentrations larvaires et variations temporelle du recrutement
- Rôle de la dispersion larvaire et distribution spatiale du recrutement
- Impact de la prédation dans la survie des jeunes recrues
- Distribution parasitaire dans les populations et leur environnement

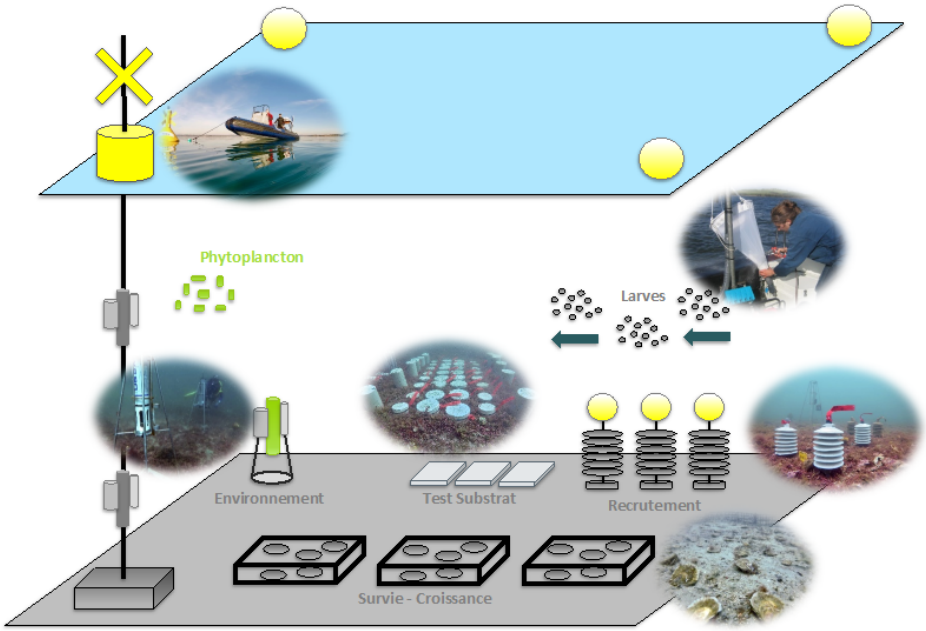


Figure 19 : Schéma du laboratoire sous-marin déployé sur les deux sites ateliers de rade de Brest et baie de Quiberon. Chaque site, au cours des 3 années du projet, a fait l'objet de mesures hydrologiques, de suivis de l'abondance larvaire et du recrutement, et d'expériences permettant d'évaluer la prédation et le rôle des parasites dans la survie des individus. Ces sites ont aussi été utilisés pour réaliser des tests spécifiques sur les préférences de l'espèce en termes de substrat lors du recrutement. En outre, ces deux secteurs font aussi l'objet de données issues de modèles hydrodynamiques permettant d'évaluer les contraintes dans la dispersion larvaire.

3.2 Conditions environnementales générales de 2018 à 2020

3.2.1 Conditions hydrologiques

Les conditions hydrologiques observées sur les deux sites d'étude depuis 2018 sont présentées sur la Figure 20. On retient les points suivants :

- En ce qui concerne la température, les deux sites suivent globalement les mêmes évolutions saisonnières. Cependant la baie de Quiberon présente une inertie thermique plus faible que la baie de Daoulas, par conséquent les variations y sont plus marquées notamment en été. En hiver, il convient aussi de noter que les températures peuvent descendre plus bas sur ce site.
- En ce qui concerne la salinité, on constate que les périodes de dessalures, souvent hivernales, sont généralement synchrones entre les deux secteurs. Les valeurs maximales sont atteintes en fin d'été là aussi de façon synchrone.
- Par contre, les concentrations phytoplanctoniques, suivies au travers de la fluorescence *in vivo*, montrent des différences plus marquées entre les deux secteurs. La dynamique des blooms est aussi assez différente d'une année à l'autre : 2018 et 2019 se caractérisent par des blooms peu nombreux et assez étalés au printemps alors que 2020 présente une succession de petits blooms relativement nombreux.
- Enfin, de grosses différences entre les sites apparaissent pour la turbidité : la baie de Quiberon présente des turbidités beaucoup plus élevées avec des valeurs assez élevées au cours de l'hiver en relation avec les dessalures (débit des fleuves, passage de dépression).

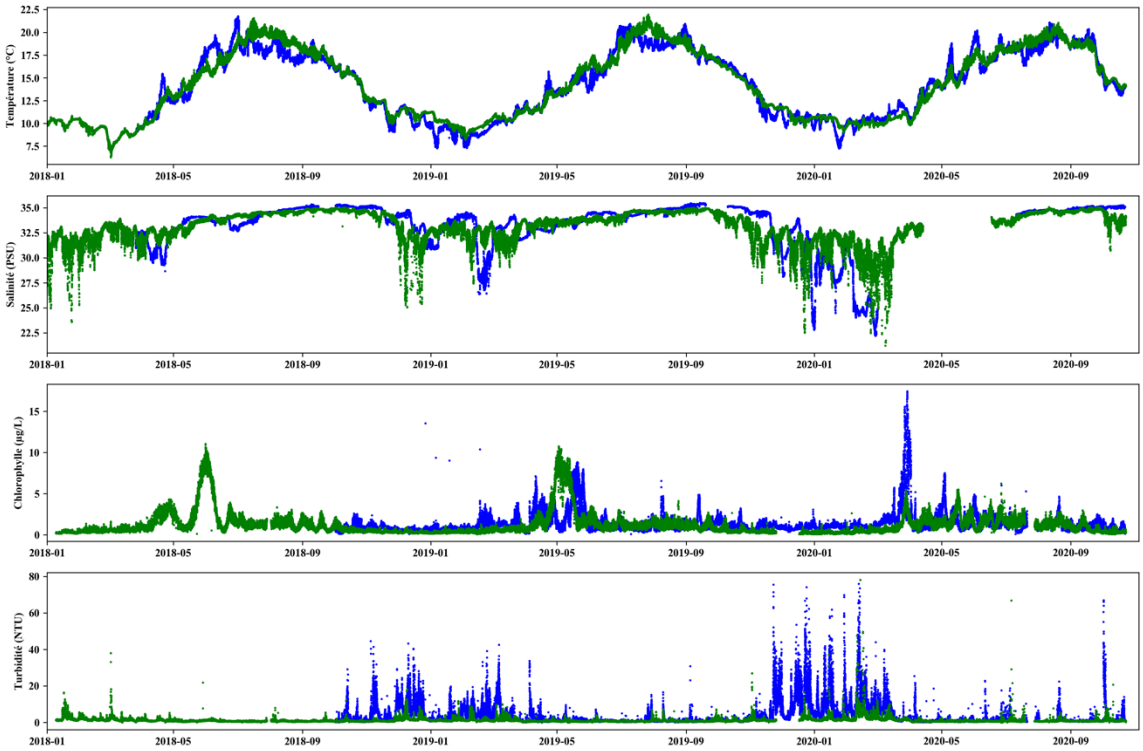


Figure 20 : Conditions hydrologiques (Température, Salinité, Chlorophylle a et Turbidité) enregistrées sur le site du Roz en rade de Brest (en vert) et sur le site de Men Er Roué en baie de Quiberon (en bleu) de 2018 à 2020.

En complément, la Figure 21 fournit une description des hauteurs d'eau et des courants sur ce secteur sur une période d'un mois en Automne. Cette période d'un mois permet de disposer de deux cycles de marées VE-ME, avec des petites vives eaux et des fortes vives eaux correspondant respectivement à un coefficient maximal de 85 pour la première et de 110 pour la seconde. Ce jeux de données permet donc de décrire les hauteurs d'eau et les courants minimum et maximum rencontrés dans ce milieu et de mieux décrire l'habitat de vie des huitres du banc du Roz. Les hauteurs d'eau varient donc de 3 mètres à presque 10 mètres en fonction du cycle des marées. Les courants sont quasiment nuls à l'étal de mortes eaux et atteignent 0,6 m/s lors du flot de vives eaux. Au jusant le courant n'atteint pas ces valeurs maximales. A noter que les données issues du modèle hydrodynamique sont très proches des valeurs observées, que ce soit en hauteur, en direction ou en vitesse.

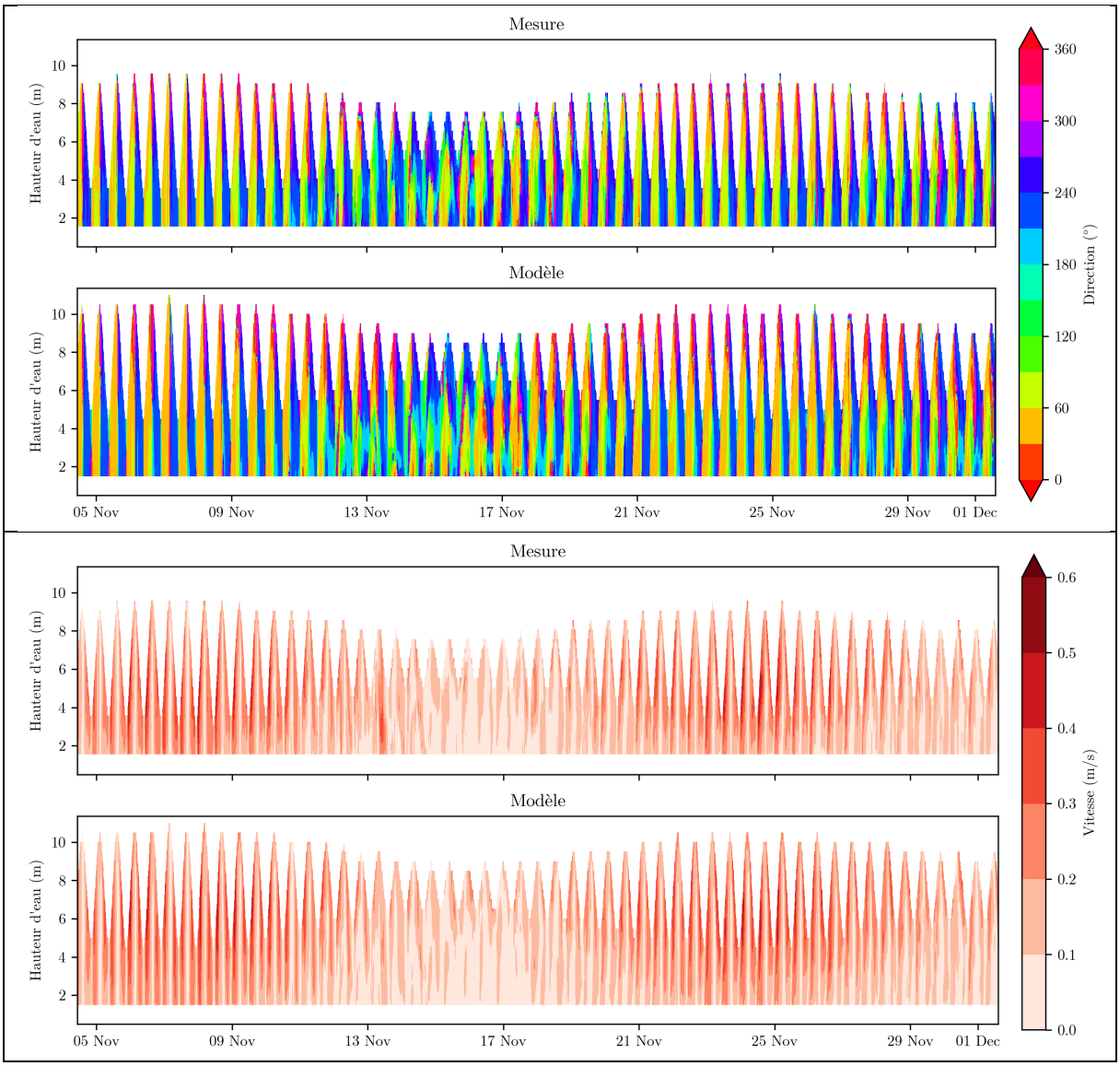


Figure 21 : Hauteur d'eau, direction et vitesse des courants sur le banc du Roz sur une période d'un mois (deux cycles de mortes eaux / vives eaux) et comparaison entre la mesure (par ADCP) et le modèle hydrodynamique de la rade de Brest (Mars 3D - 50 m).

3.2.2 Régimes de vents dominants

Le régime des vents est déterminant sur la circulation des courants dans les baies peu profondes et peut donc avoir des effets significatifs sur la dispersion larvaire. Ces régimes pour la période estivale et pour les deux secteurs sont résumés par les roses des vents présentées en Figure 22. L'analyse de cette figure montre les points suivants :

- Les vents dominants, en force et direction, sont différents selon les secteurs, même si les grandes tendances sont similaires : par exemple l'été 2018 se caractérise par une occurrence assez élevée des vents de NE. Ce type de vent est plus rare en 2019, et très peu observé en 2020.
- Ainsi, l'été 2018 est marquée, de façon presque équivalente par des vents de Nord-Est et d'Ouest, l'été 2019 est plus marqué par des vents d'Ouest en baie de Quiberon et Ouest à Sud-Ouest en rade de Brest et l'été 2020 est assez similaire à celui de 2019, avec une tendance plus Sud-Ouest en rade de Brest.

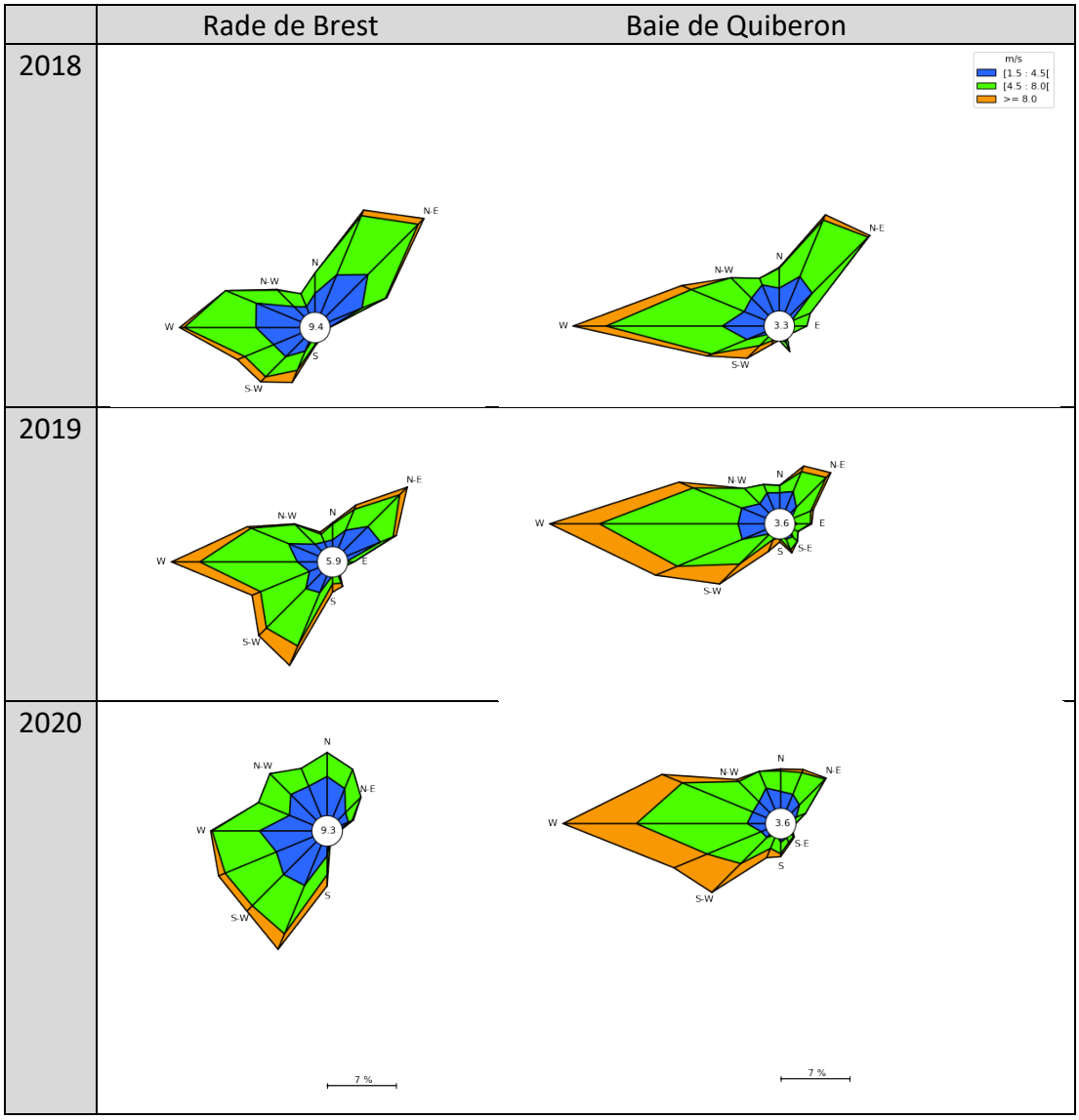


Figure 22 : Rose des vents estivaux (direction et force) observée pour les deux sites tout au long du projet FOREVER (2018-2020). Les données proviennent du modèle Météo-France Arome 2,5 km.

3.3 Abondance larvaire et indice de recrutement

Dans le monde du vivant, le recrutement représente "le nombre d'individus nouvellement arrivés au sein d'une population". Chez les invertébrés marins benthiques et fixés comme les huitres, il représente le nombre d'individus post-larvaires ayant survécu jusqu'à une taille spécifique après leur fixation au cours d'un laps de temps donné (Roegner, 1991). C'est une étape clé dans la dynamique de population d'un banc d'huitres. Il est le résultat d'une chaine de facteurs complexes représentés sur la Figure 23 ci-dessous.

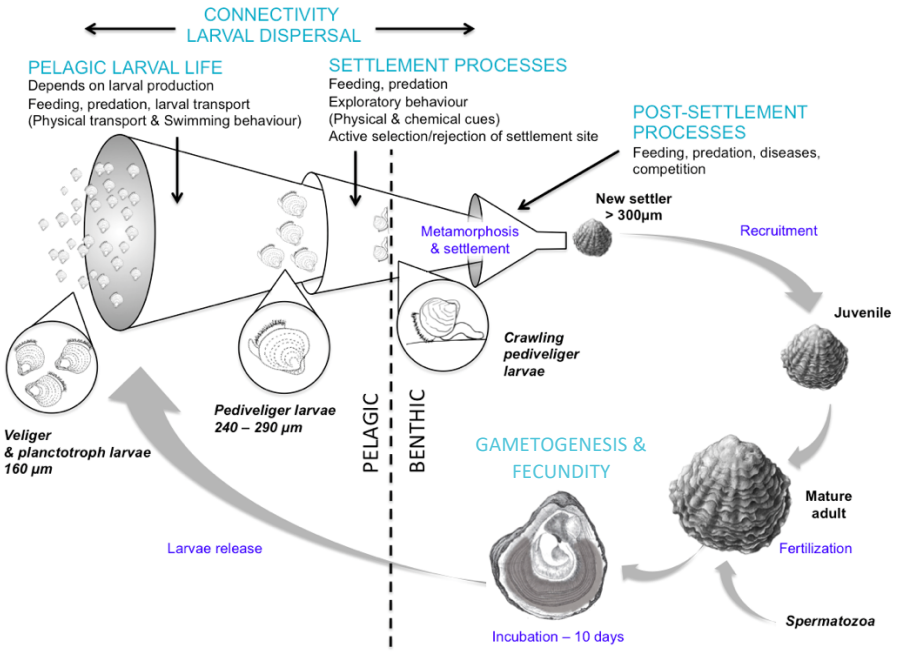


Figure 23 : Cycle biologique d'*Ostrea edulis*. Les facteurs dont dépend le recrutement sont représentés en bleu clair (schéma adapté de Pineda et *al.*, 2009 ; Pawlik, 1992 ; Pineda et *al.*, 2007).

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

Chaque étape est dépendante de la précédente : le nombre de larves survivantes à l'issue de la dispersion larvaire dépend du nombre de larves émises par les géniteurs (huitres mères), de la survie au cours du développement et du transport larvaire. Le recrutement est aussi directement lié aux processus de fixation. Cette étape implique une série d'évènements et de changements morphologiques via la métamorphose (e.g. Waller, 1981) qui permettent à la larve fixée d'acquérir des capacités appropriées à son nouveau mode de vie benthique. Ce processus commence avec le début d'un comportement de recherche d'un site de fixation et se termine avec la métamorphose (Rodriguez et *al.*, 1993). Le nombre de larves qui se fixent et qui vont survivre dépend directement des comportements préalables exploratoires des larves, de la nourriture disponible, mais aussi des processus précoces de sélection intervenant juste après la fixation (Pineda et *al.*, 2009). Toutes étapes sont *in fine* décisives dans la dynamique d'un banc sauvage.

3.3.1 Abondance larvaire et fenêtre environnementale favorable

Cette sous-action a eu pour objectif de maintenir, tout au long du programme FOREVER et sur les sites ateliers, l'acquisition des données de deux séries temporelles uniques concernant l'huitre plate : l'abondance larvaire, leur développement pélagique et la dynamique estivale du recrutement sur collecteurs benthiques. Ces nouveaux suivis acquis de 2018 à 2020 viennent compléter les données acquises antérieurement et permettent ainsi de disposer d'une base de données unique de 8 années consécutives commune sur les deux secteurs clés pour la présence de l'espèce en France : la rade de Brest et la baie de Quiberon. En parallèle, différentes séries temporelles concernant les conditions environnementales sont également disponibles sur ces mêmes secteurs. Il s'agit notamment des paramètres suivants (Tableau 6): température, salinité, pH, courant, fluorescence in vivo, chlorophylle *a*, abondance et composition phytoplanctonique dont picoplanctonique.

Une partie de cette base de données particulièrement riche a été analysée dans le cadre du projet FOREVER et cette analyse permet déjà d'identifier les fenêtres environnementales les plus favorables au recrutement de l'espèce et les grands déterminants responsables de la variabilité interannuelle et intra-saisonnière du recrutement de l'huitre plate. Il ressort notamment le rôle prépondérant de la température de l'eau dans l'abondance larvaire, le développement des larves et in fine le recrutement. Cet effet majeur a fait l'objet d'analyses spécifiques détaillées ci-après.

Tableau 6 : Liste des paramètres météorologiques, hydrologiques et biologiques disponibles sur les deux sites d'étude FOREVER et servant à l'analyse des conditions favorables à la vie larvaire et au recrutement

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

La Figure 24 montre l'évolution saisonnière de l'abondance de larves et la relation avec la température de l'eau. On constate tout d'abord que l'apparition des larves et leur présence tout au long de l'été est à relier avec la température de l'eau.

Schématiquement, les jeunes larves apparaissent dans l'eau dès que le seuil thermique de 17°C est franchi et auront tendance à disparaitre au cours de l'été si les températures repassent en dessous de ce seuil. Ce franchissement du seuil des 17°C explique ainsi les années tardives (*e.g.* 2012, 2013) ou précoces (*e.g.* 2014, 2017). Avec une différence de 15 jours par rapport à une année normale (*e.g.* 2015, 2018), l'apparition des larves peut être ainsi observée dès le début juin lors des années chaudes ou retardées au début juillet lors des années fraîches.

Ensuite, il faut que les masses d'eau dépassent les 18°C pour que le développement des larves évoluées puisse se réaliser, et forcément plus les températures atteindront les 20°C plus forte sera l'abondance des larves évoluées. Par exemple, le maintien des températures en deçà de 18°C une bonne partie de l'été en 2012 empêche l'apparition de larves évoluées en quantité significative malgré la présence de jeunes larves. C'est aussi le cas en 2016 en baie de Quiberon.

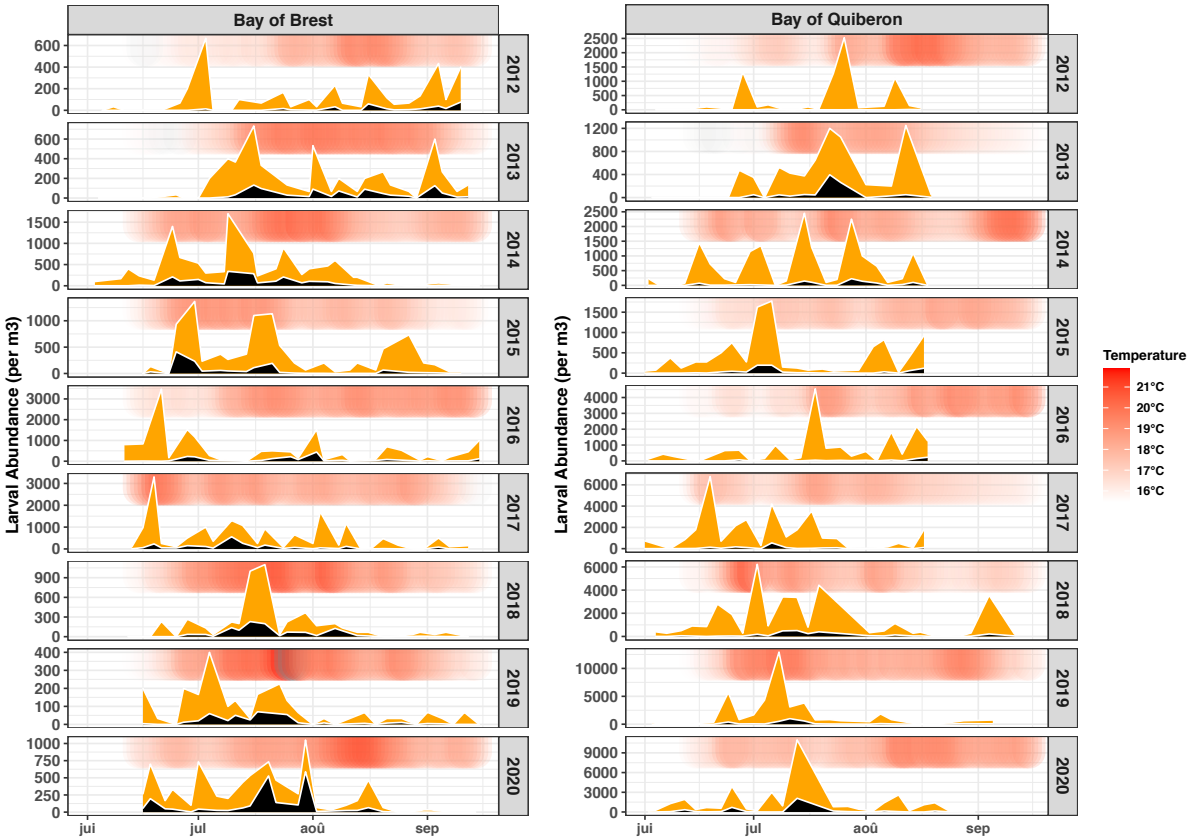


Figure 24 : Relation entre l'abondance larvaire et la température de l'eau : approche comparée entre la rade de Brest (Site du Roz) et la baie de Quiberon (Site de Men Er Roué).

Ensuite, dès lors que les larves évoluées font leur apparition, généralement s'en suit une phase de recrutement, comme le montre la Figure 25. Les fenêtres saisonnières de présence de larves évoluées et celles de recrutement sont donc plutôt bien corrélées sur le plan temporel que ce soit en rade de Brest ou baie de Quiberon, surtout compte tenu de la technique d'échantillonnage assez différente entre les deux descripteurs. On retrouve par exemple des années plus tardives (*e.g.* 2012, 2013) ou plus précoces (*e.g.* 2014, 2017) comme pour la présence des larves. Par contre, si les fenêtres temporelles coïncident plutôt bien, les valeurs absolues restent quant à elle plus difficiles à relier : une même abondance larvaire pouvant donner des valeurs de recrutement assez différentes selon les sites et les années.

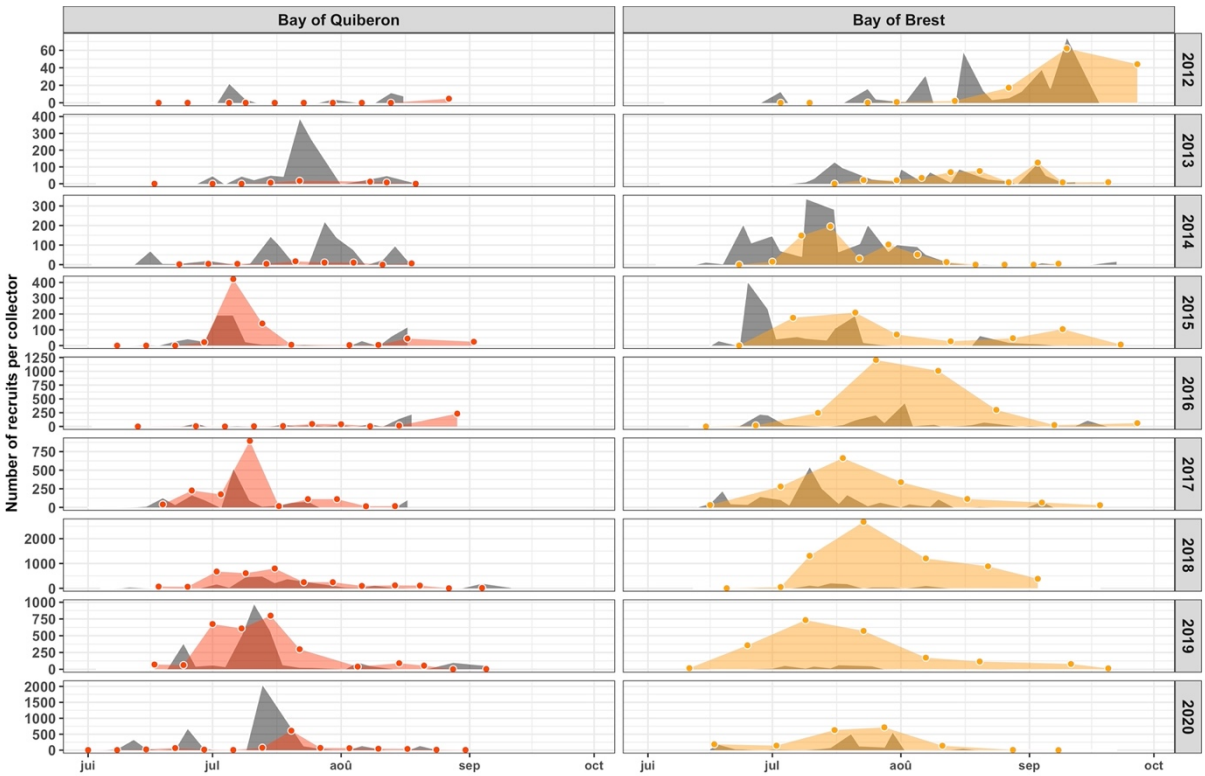


Figure 25 : Relation entre la présence saisonnière des larves évoluées (aire grisée) et le recrutement sur collecteurs benthiques (aires colorées) en baie de Quiberon et rade de Brest.

3.3.2 Tendance temporelle sur le long terme

La longueur des séries temporelles, quasi-décennale, permet de commencer à analyser certaines tendances temporelles dans les données et ce de façon comparée entre la rade de Brest et la baie de Quiberon (Figure 26).

On note ainsi depuis 2012, une tendance à l'augmentation d'un facteur presque 4 de l'abondance larvaire en baie de Quiberon qui est passée de 403 larves/m^3 en moyenne en 2012 à plus de 1400 larves/m^3 en 2020. Cette augmentation des concentrations larvaires se retrouvent aussi pour les larves évoluées : inférieure à 10 larves/m^3 en 2012, les concentrations atteignent désormais plus de 170 larves/m^3. Cette tendance a été favorisée par les étés plus chauds des dernières années. Il convient aussi de signaler que depuis quelques années, en baie de Quiberon, les stocks d'huitres adultes sur concession sont en

augmentation et qu'une politique de semis sur bancs naturels a été entreprise par le syndicat ostréicole SOBAIE depuis 2015. Ces éléments expliquent peut-être la tendance à la hausse observée dans les données. Une attention particulière est à accorder dans les années à venir.

En rade de Brest, aucune tendance à l'augmentation ne peut être observée : les concentrations présentent des variations interannuelles marquées avec des valeurs relativement faibles ces trois dernières années (uniquement 83 larves/m^3 en moyenne sur l'été 2019). Il en est de même pour les concentrations en larves évoluées, avec cependant des rendements un peu plus forts qu'en baie de Quiberon compte tenu des températures un peu plus élevées dans ce secteur de la rade de Brest. Les variations des stocks d'huitres plates présents en rade liées à leur exploitation par la pêcherie est probablement l'une des raisons expliquant ces fluctuations. La pêcherie étant sous moratoire depuis 2018, il convient de surveiller les concentrations larvaires dans les prochaines années.

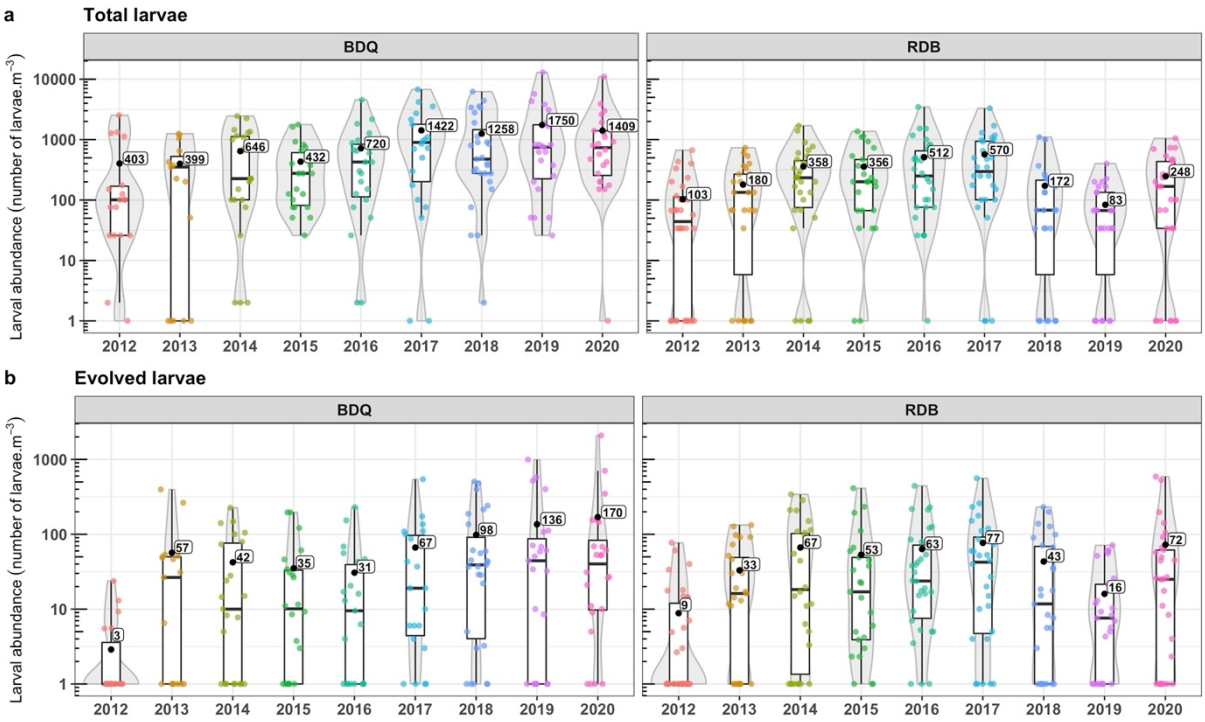


Figure 26 : Évolution interannuelle de l'abondance larvaire (larves totales et larves évoluées) en rade de Brest et en baie de Quiberon. La valeur en étiquette donne la moyenne sur l'été en complément des indications de dispersion fournies par les autres graphiques.

Ces tendances observées dans l'abondance de larves évoluées se retrouvent sur l'indice de recrutement moyen suivi sur la même période et présenté sur la figure 14. En baie de Quiberon, l'indice de recrutement passe de moins de 10 recrues par collecteurs (immergés sur 15 jours) à plus 100 recrues ces dernières années (246 recrues en 2019, 75 recrues en 2020). Une tendance similaire est observée en rade de Brest : de 14 recrues par collecteurs en 2012, les valeurs atteignent 260 recrues par collecteurs en moyenne sur l'été 2020. Cette tendance à l'augmentation, assez synchrone, sur ces deux secteurs s'explique en partie par les facteurs précédents mais aussi par des températures de l'eau plutôt élevées ces dernières années (2017, 2018 et 2019) comme en témoigne le deuxième graphe de la Figure 27.

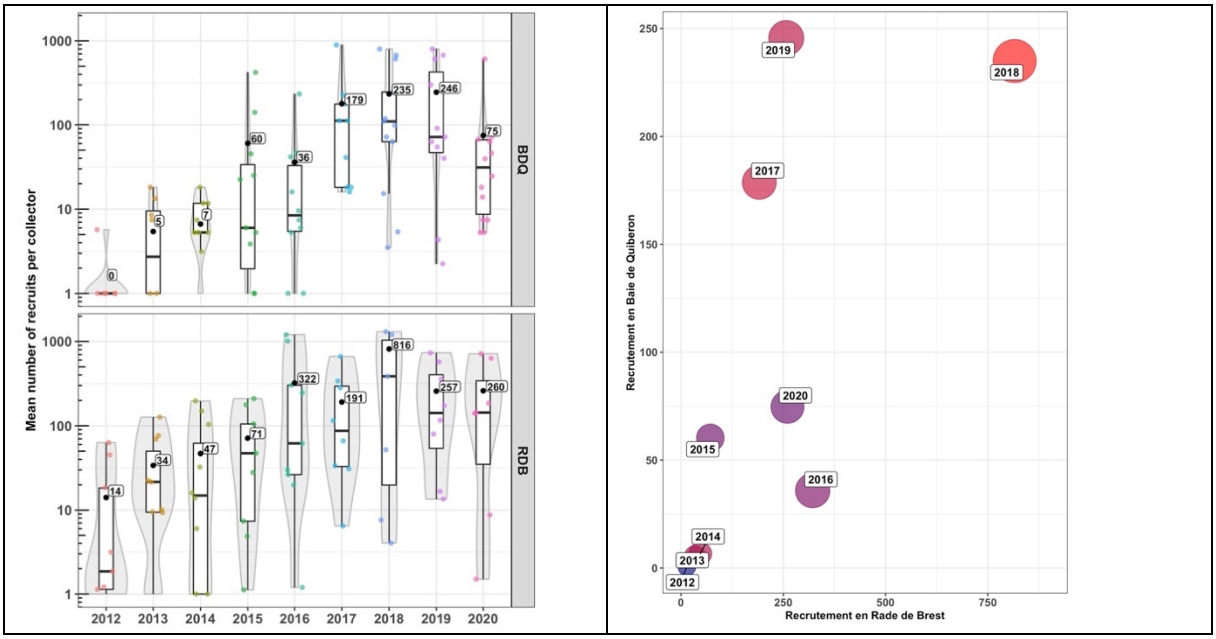


Figure 27 : Variations interannuelles du recrutement en baie de Quiberon et en rade de Brest. A gauche : tendances interannuelles et à droite corrélation du recrutement observé entre les deux secteurs, un code couleur indique la température de l'été (moyenne sur les deux secteurs).

Pour terminer, on peut aussi s'intéresser aux différences de recrutement entre les secteurs étudiés ici. En valeur absolue, il ressort que le site du Roz en Rade de Brest présente toujours des valeurs supérieures aux recrutements observés en Baie de Quiberon, alors que ce n'est pas le cas de l'abondance larvaire qui est généralement plus faible sur ce secteur en rade de Brest. Ce paradoxe peut s'expliquer de deux façons : (1) les températures plus élevées sur le Roz peuvent permettre une meilleure survie lors du recrutement et (2) la présence d'une population naturelle sur le Roz peut jouer le rôle d'un attracteur aux travers de l'émission d'inducteurs chimiques favorisant le recrutement localement. Ces hypothèses sont les plus probables dans l'état des connaissances.

3.3.3 Comportement larvaire et distribution des larves sur la colonne d'eau

Le comportement de la larve d'huitre plate n'est pas connu exhaustivement. On sait qu'en eau calme, la larve alterne entre deux mouvements (Figure 28) : nage verticale en spirale grâce à son velum et chute passive permise par sa flottabilité négative (Cragg, 1980 ; Kennedy et al., 1996 ; Bayne, 2017) associée parfois à une nage active vers le fond (Finelli and Wethey, 2003). C'est le bilan entre la durée de la nage ascensionnelle et celle de la chute qui donne à la larve le contrôle de sa position dans la colonne d'eau (Pineda, 2007 ; Wheeler, 2016). Sa distribution au sein de la colonne d'eau n'est donc pas homogène. Il faut aussi savoir que ces capacités évoluent au cours du développement larvaire : (1) la première coquille (prodissoconque I) gagne en densité et donc la vitesse de sédimentation passive augmente mais en même temps, (2) la larve acquière aussi une dynamique de nage plus importante et la capacité de modifier sa densité moyenne en secrétant un matériel de flottabilité (Roberts, 1981). Enfin, un comportement très actif, appelé « dive bombing » (littéralement « bombardier en piqué »), a été décrit pour la première fois par Finelli and Wethey (2003) puis observé par Fuchs et *al*. (2013) et Wheeler (2016) sur *Crassostrea virginica* : la larve se propulse activement vers le fond, avec des vitesses observées de l'ordre du $cm.s^{-1}$. Selon Finelli and Wethey (2003), les vitesses sont 30 à 400 fois plus élevées que pour les accélérations vers la surface. Ce comportement semble lié à la recherche d'un site de fixation par la larve aux derniers stades de son développement. Il n'a, pour l'instant, pas été démontré chez *O. edulis*.

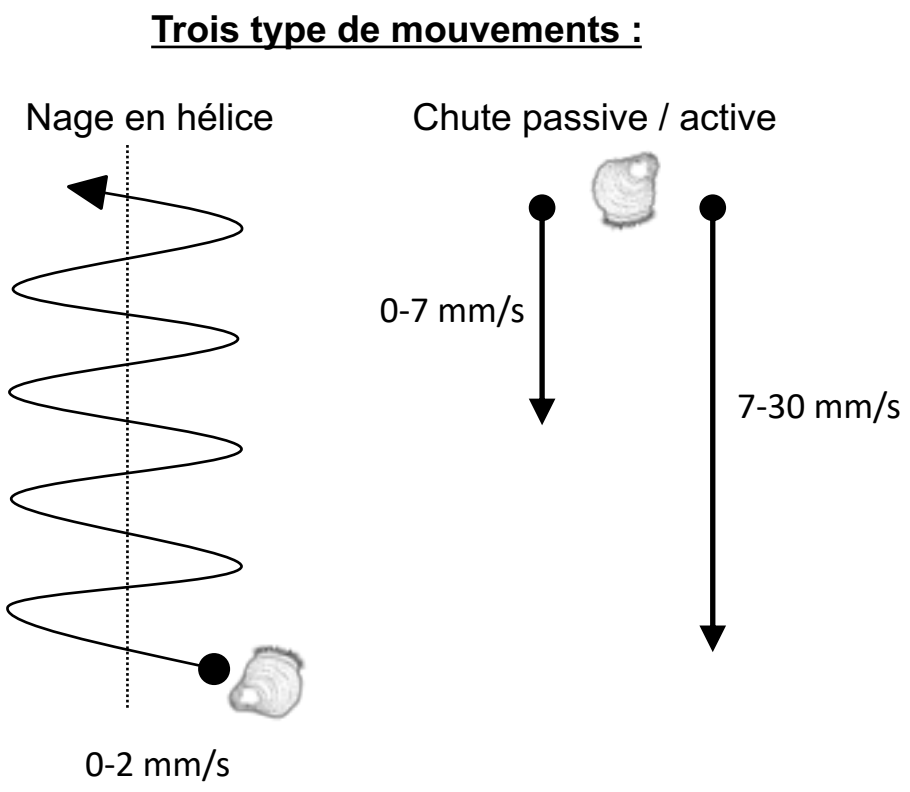


Figure 28 : Capacité de nage et de chute chez les larves de bivalves. Les vitesses indiquent les ordres de grandeur fréquemment rencontrées pour les larves de bivalves (toutes espèces confondues). Les valeurs record de 3 cm/s sont rencontrées lors de la nage active vers le fond (appelée "dive-bombing").

En 2018, l'objectif a d'abord été de vérifier, spécifiquement pour *Ostrea edulis*, les valeurs de vitesses de nage annoncées dans la littérature scientifique. Pour cela, une expérience

spécifique a été réalisée en laboratoire (site expérimental d'Ifremer à Argenton). Le matériel et la méthode utilisés pour l'occasion sont présentés par Brossin (2018). Nous rappelons ici les résultats principaux.

La Figure 29 présente les vitesses de nage et de chute passive des larves d'*Ostrea edulis* en fonction de leur taille. Il ressort tout d'abord que la vitesse de nage est caractérisée par une forte variabilité interindividuelle empêchant d'établir une corrélation avec la taille des larves (régression linéaire lm(), coefficient de détermination $R^2 = 0.06$, n = 143 larves). Cependant, si on regroupe les larves par catégorie de taille, il existe une différence significative (T_test, p_value < 0.05) entre les jeunes larves (<240 µm) qui présentent une vitesse moyenne de 1,98 $mm.s^{-1}$ contre 2,28 $mm.s^{-1}$ pour les larves évoluées (> 240 µm).

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

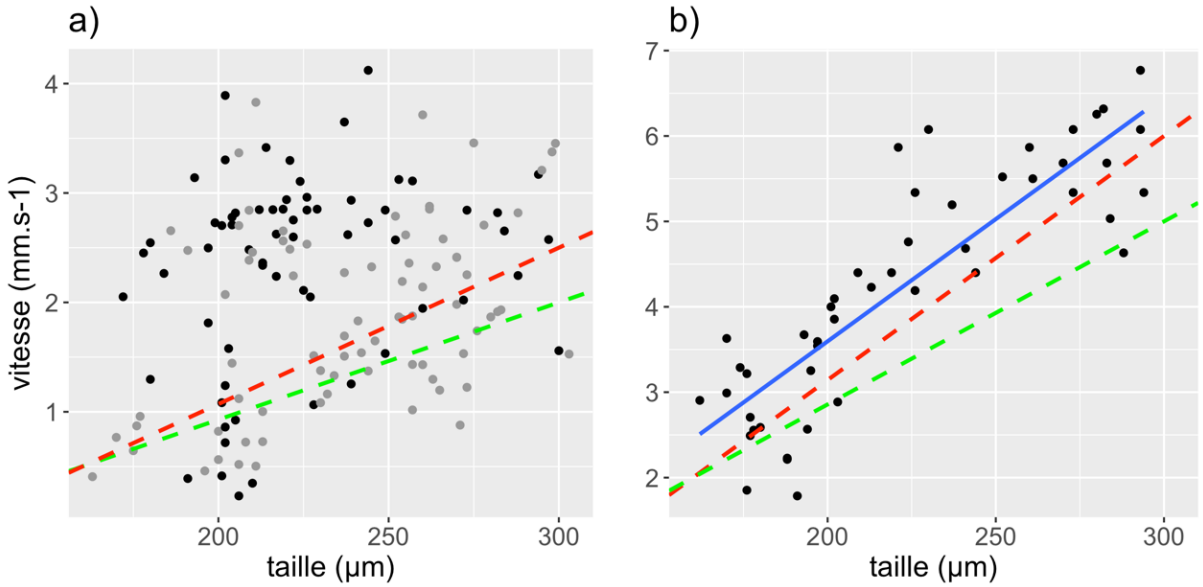


Figure 29 : Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d'Ostrea edulis en fonction de leur taille. Les valeurs moyennes des vitesses utilisées dans les modèles de dispersion (paragraphe suivant) sont représentées par les droites en pointillés rouges et verts. Graphe (a) : les larves représentées par les points noirs ont une nage « droite » (hélice peu prononcée avec un diamètre inférieur à 1 mm) tandis que les larves représentées par les points gris ont une nage avec des hélices plus prononcées (diamètre compris entre 1 et 5 mm). Graphe (b) : équation de la droite de régression linéaire de la vitesse de chute (en bleu, R2 = 0.741) : y = 0.028*x – 2.15

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

Nous rappelons ici les résultats principaux.

La Figure 30 représente la concentration larvaire totale **(a)** et le pourcentage de larves évoluées **(b)** observés dans les prélèvements effectués le 10/07/2018 sur le banc du Roz à 3 instants de marée (basse mer, mi-marée et pleine mer) et trois profondeurs (fond, mi-hauteur et surface). Il ressort de cette première journée, que quel que soit l'instant de marée, la concentration larvaire totale à mi-hauteur de la colonne d'eau est plus importante (2 à 5 fois plus de larves) qu'au fond et en surface.

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

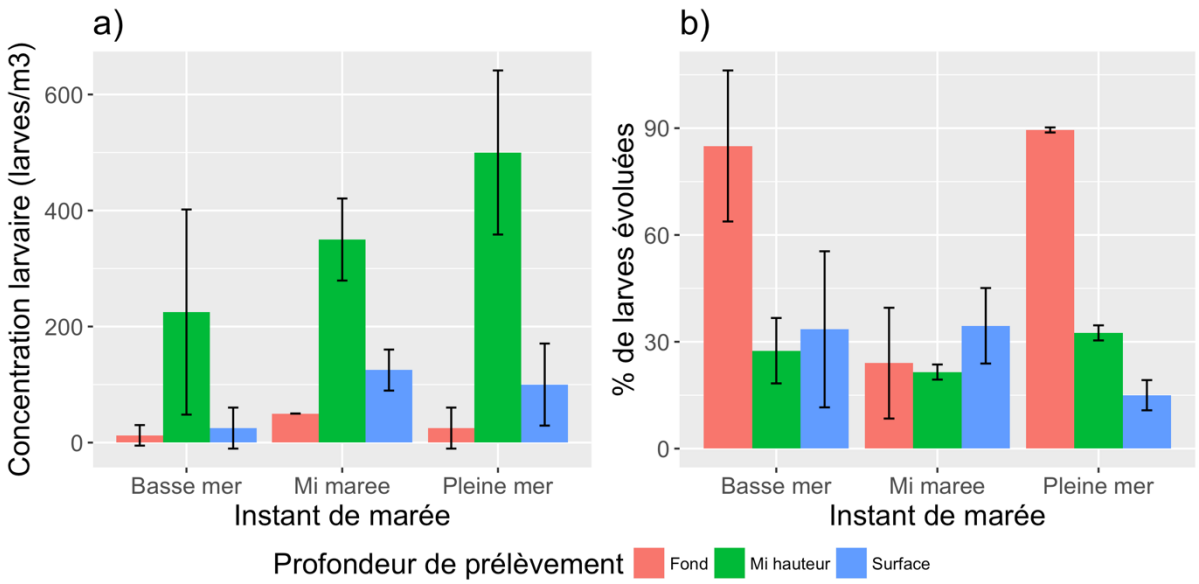


Figure 30 : Concentration larvaire (nombre total de larves/m³) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observés dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 10/07/2018 au fond, à mi-hauteur et à la surface de la colonne d'eau à 3 moments de marée différents : basse mer, mi marée, pleine mer.

En complément, la Figure 31 représente la concentration larvaire totale **(a)** et le pourcentage de larves évoluées **(b)** des prélèvements effectués sur une autre journée, le 25/07/2018, toujours sur le banc du Roz à pleine mer et à six niveaux de profondeurs (à 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m et 8 m au-dessus du fond). Il apparaît à nouveau que les concentrations larvaires sont plus importantes (3 à 4 fois plus élevées) au milieu de la colonne d'eau, plus précisément à 3 m du fond. Quant aux pourcentages de larves évoluées, on retrouve encore une différence entre le fond et le reste de la colonne d'eau, mais moins forte que précédemment : environ 55 % des larves présentes au fond étaient évoluées, contre 20 à 40 % pour le reste de la colonne d'eau.

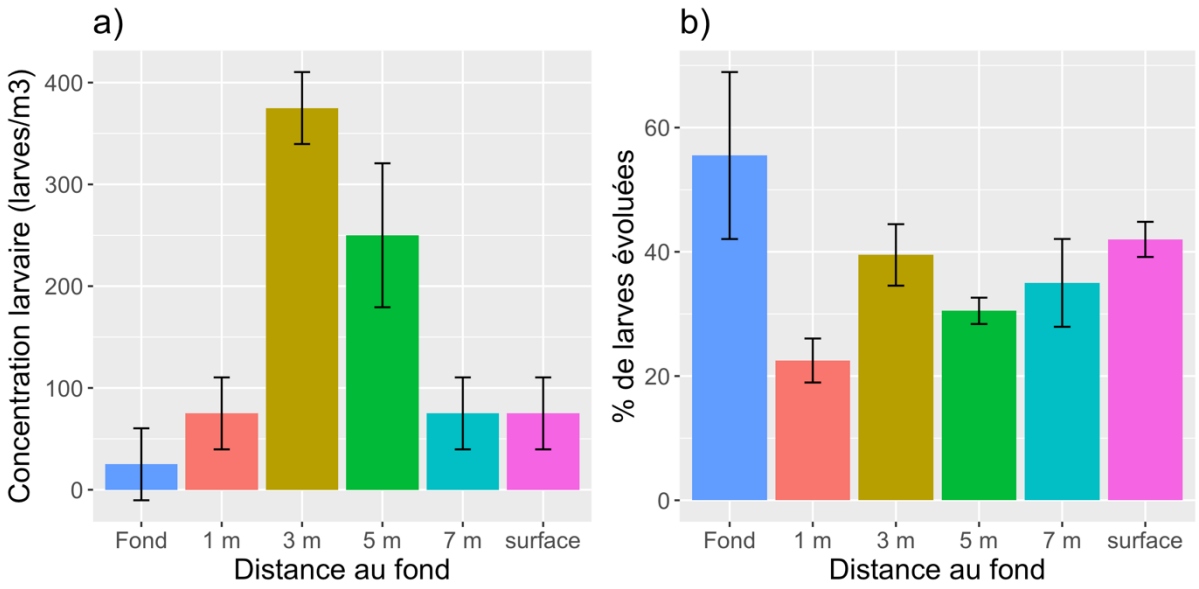


Figure 31 : Concentration larvaire (larves / m^3) et pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) observées dans les prélèvements d'eau sur le banc du Roz le 25/07/2018 à différents niveaux de la colonne d'eau.

3.4 Focus sur la dispersion larvaire

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

Dans le cadre du programme FOREVER, l'objectif était de mieux comprendre les schémas potentiel de dispersion locale des larves dans les deux sites ateliers en utilisant les modèles hydrodynamiques haute résolution disponible à l'Ifremer (MARS 3D, Model for Applications at Regional Scale) et largement validé pour la rade de Brest et pour la baie de Quiberon. Deux approches complémentaires ont été menées :

- Une approche lagrangienne permettant de fournir un indicateur de dispersion le plus universel possible (pour plus d'informations voir Petton et al., 2020), cette approche a été menée de façon similaire en rade de Brest et en baie de Quiberon;
- Une approche eulérienne intégrant le comportement larvaire, ce travail plus complexe n'a été mené qu'en rade de Brest (pour plus d'informations voir Brossin, 2018).

3.4.1 Carte de dispersion globale sur chaque secteur

Les paramètres physiques tels que la température ou la salinité sont mesurables directement à tout moment. C'est en cherchant une grandeur similaire que nous avons mis en place l'indicateur de dispersion locale (en espace et en temps). Tout comme le long du littoral français Atlantique, la rade de Brest et la baie de Quiberon sont des zones fortement soumises à l'influence de la marée semi-diurne (période de 12h30). Le signal tidal y est responsable d'environ plus de 80 % des courants océaniques. L'indicateur recherché se calcule donc sur une période de marée classique (période d'environ 12h30). Sur cette période, il intègre les effets complexes et non-linéaires liés à l'advection des courants et à la turbulence locale ressentie à chaque instant par les particules (en l'occurrence les larves). Les résultats présentés ici prennent en compte la variabilité des courants sur la verticale. La méthode de

calcul a été adaptée afin de pouvoir comparer quantitativement les valeurs obtenues par les deux modèles hydrodynamiques sur les deux zones d'intérêt.

Les situations de référence pour Brest et Quiberon (Figure 32a et Figure 33a) sont estimées avec un coefficient de marée de 70 soit un marnage moyen. L'échelle de dispersion s'étend des zones bleues (inférieure à 0,1 $m^2.s^{-1}$) aux zones rouges (supérieure à 100 $m^2.s^{-1}$). L'effet de l'intensité des courants de marée est ensuite représenté pour une situation moyenne de mortes eaux (coefficient 45) et de vives eaux (coefficient 90). L'intensité de la dispersion est quasi linéaire avec l'importance de la marée du fait de l'excursion tidale (chemin parcouru à chaque marée par une particule). La situation de vives eaux augmente le coefficient d'un facteur 10 pour toutes les zones à faible capacité de dispersion. Toutefois, le schéma spatial de cet indicateur reste globalement le même qu'importe le coefficient de marée.

Pour le modèle de la rade de Brest, le goulet reliant la rade à la mer d'Iroise ainsi que la partie centrale de la rade sont les zones avec des coefficients de dispersions les plus forts. Dans une moindre mesure, la dispersion est aussi importante le long du lit des deux principaux fleuves (Aulne et Elorn). Se dégagent ensuite plusieurs zones avec des capacités de dispersion plus faible : la baie de Daoulas, la partie Est de l'anse de Poulmic contenant Lomergat, les anses de Roscanvel, du Fret et de l'Auberlac'h et au nord le banc de Keraliou. Toutes ces zones sont connus pour héberger les dernières populations d'huitres plates de la rade.

Pour le modèle de la baie de Quiberon, la zone de dispersion majoritaire se situe dans le golfe du Morbihan avec une amplification à son entrée. Une autre amplification se produit entre la pointe Quiberon et l'ile d'Houat à la limite sud du modèle hydrodynamique. Comme celles de la rade de Brest, les rivières de Crac'h et d'Auray sont elles aussi des zones à forte capacité de dispersion. La principale différence avec la rade réside dans le reste de la baie qui est très peu dispersif (valeur inférieure à 1 $m^2.s^{-1}$), même en période de vives eaux. Cela s'explique par la bathymétrie et la géométrie de la baie de Quiberon nettement moins complexes que celles de la rade de Brest. On notera toutefois que la zone côtière de la baie ressort avec un indice légèrement plus fort (zone du « croissant doré » nommé par les professionnels). Même s'il est difficile de l'affirmer avec certitude, cette légère augmentation est probablement la cause d'une recirculation entre des eaux entre le fond et la surface.

L'effet d'un vent constant de 10 $m.s^{-1}$ (36 $km.h^{-1}$), identique de manière spatiale sur l'emprise des modèles a été testé pour facilement comprendre l'impact des conditions météorologiques sur une courte échelle de temps. Ces hypothèses d'homogénéité spatiale et temporelle des forçages atmosphériques peuvent paraître irréalistes mais la période d'intégration et de calcul de l'indicateur n'est que de 12h30. Sur les deux zones d'étude, quel que soit sa direction, le vent a un impact multiplicateur par 10 sur l'indicateur là où la dispersion était faible dans le cas de référence. En rade de Brest, les zones à faible capacité de dispersion correspondent aux bancs historiques d'huitres plates. Pour la baie de Quiberon, toutes les conditions de vent augmentent le niveau de dispersion au milieu de la baie à des valeurs de 10 m^2s^{-1}. Toutefois, de façon intéressante, la zone côtière du « croissant doré » ressort avec un indice 10 fois plus faible, excepté pour la condition de vent de NE où elle se réduit à Penthièvre. Cette zone du croissant dorée est connue pour être favorable au recrutement de l'espèce (cf ultérieurement dans le rapport).

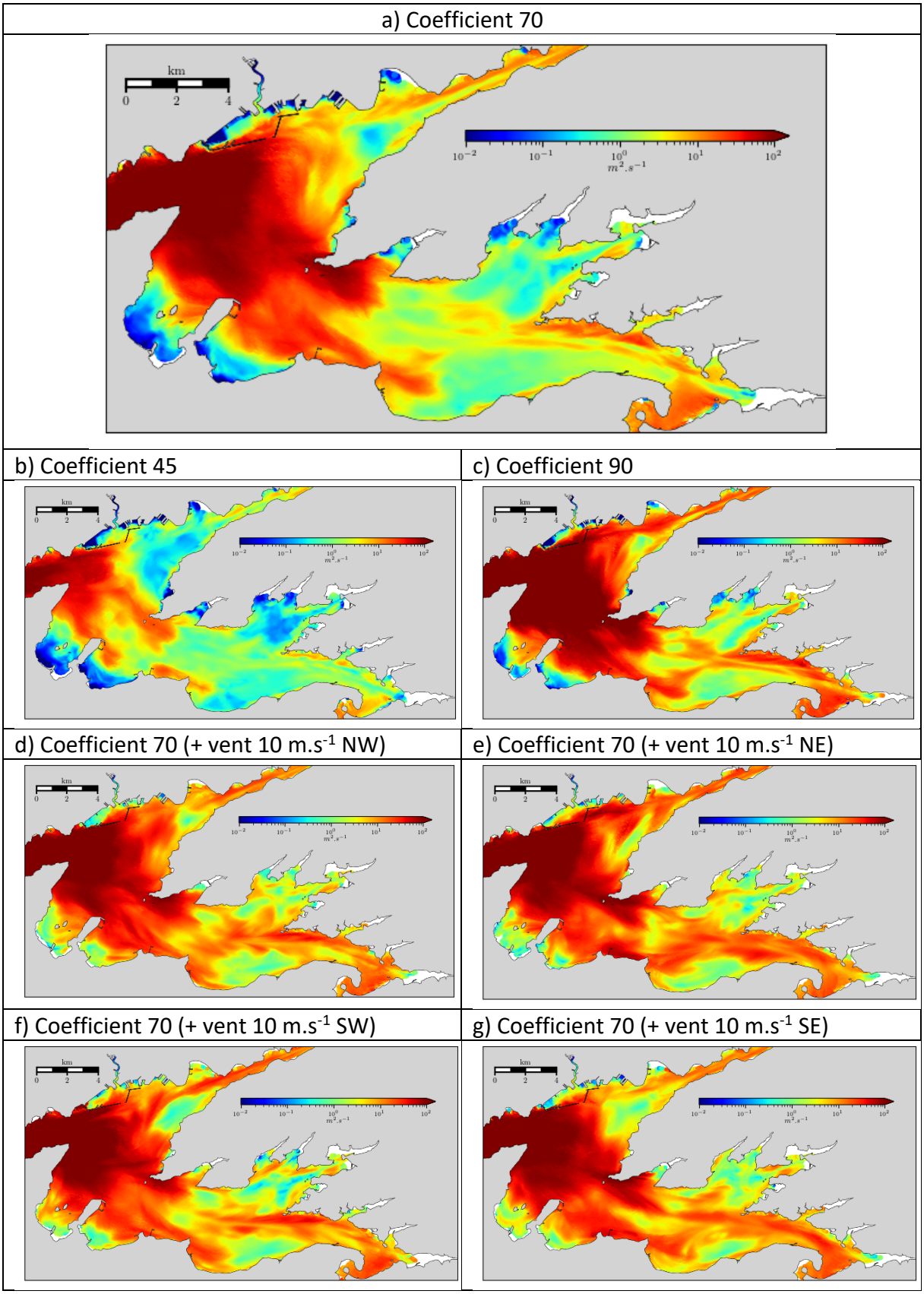


Figure 32 : Cartographie de la dispersion en Rade de Brest (Indicateur de dispersion locale en $m^2.s^{-1}$, Petton et al., 2020) en fonction du coefficient de marée (a,b et c) et des vents dominants (d, e, f et g).

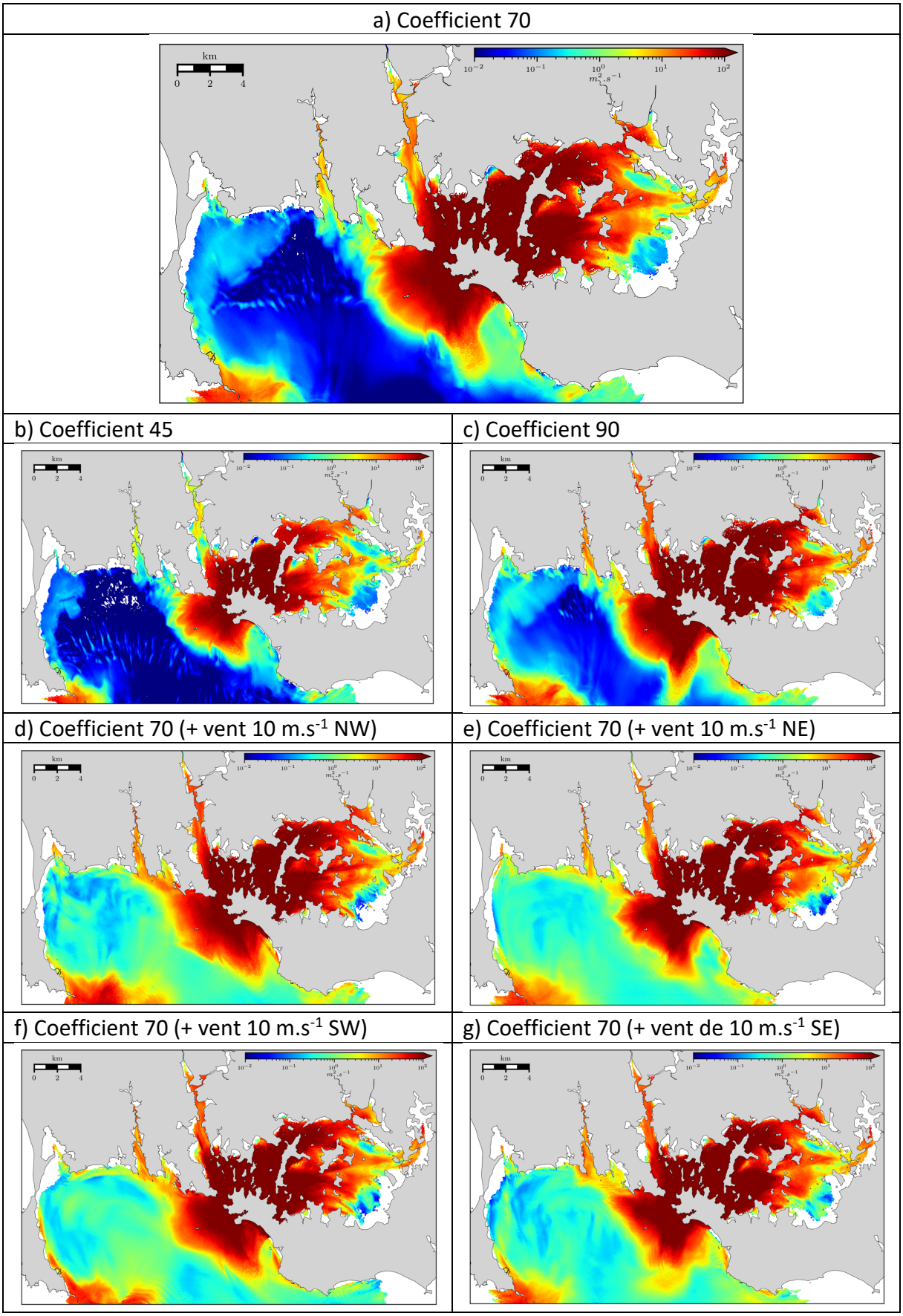


Figure 33 : Cartographie de la dispersion en Baie de Quiberon (Indicateur de dispersion locale en $m^2.s^{-1}$, Petton et al., 2020) en fonction du coefficient de marée (a,b et c) et des vents dominants (d, e, f et g).

3.4.2 Intégration du comportement larvaire dans les modèles hydrodynamiques

L'influence des facteurs physiques et météorologiques sur la dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* en rade de Brest ayant déjà été étudiée (Alimou, 2017), nous nous sommes focalisés sur l'influence du comportement larvaire. Bien que la dispersion larvaire soit principalement influencée à l'échelle régionale par la circulation des masses d'eau en zone côtière ou estuarienne (courants de marée, courants de surface, e.g. Kennedy et al., 1996), le comportement larvaire de certains bivalves peut jouer un rôle important à l'échelle locale dans le transport larvaire et les processus de fixation. En effet, les larves sont capables de contrôler leur position dans la colonne d'eau et ainsi leur transport grâce à des comportements de nage et de chute, répondant à plusieurs facteurs physiques et chimiques (e.g. Koehl and Cooper, 2015).

Actuellement le comportement larvaire d'*O. edulis*, qui est émise après incubation à l'âge de 10 jours, n'est pas suffisamment connu pour être totalement intégré sans hypothèse dans un modèle hydrodynamique. Nous faisons donc encore l'hypothèse de différents comportements larvaires contrastés : depuis un comportement neustonique (larves plutôt en surface) à un comportement suprabenthique (larves proches du fond) en passant par un comportement intermédiaire (Figure 34 ci-dessous). Ces différents comportements consistent systématiquement en une succession de nage vers la surface (SW) puis de chute (SR) comme cela a été présenté dans le paragraphe précédent. Sur une heure, cette alternance entre nage et chute est fixée par un taux d'activité (TS). De légères modifications (<10 %) de ces trois paramètres suffisent pour simuler des comportements très contrastés de neustonique à suprabenthique. Le matériel et la méthode utilisés pour l'occasion sont présentés par Brossin (2018). Nous rappelons ici les résultats principaux.

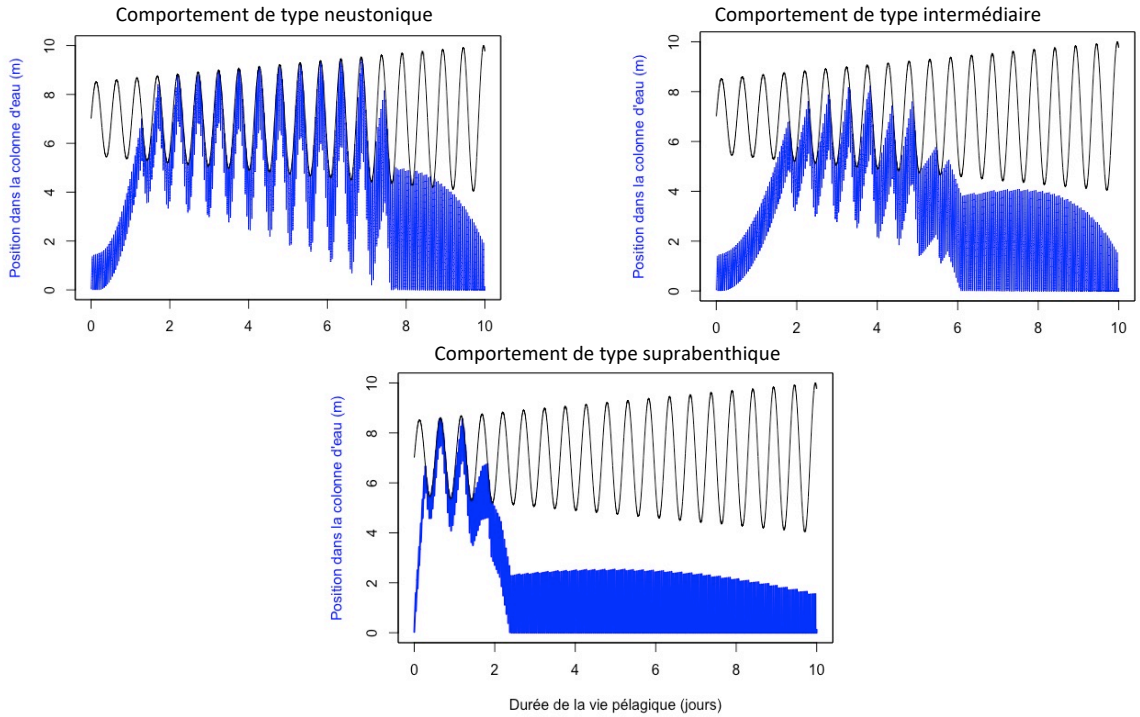


Figure 34 : Présentation des trois grands types de comportement théorique testés dans le modèle hydrodynamique pour la larve d'*Ostrea edulis* au cours de sa vie pélagique (de haut en bas : comportement neustonique - comportement intermédiaire - comportement suprabenthique). La courbe en bleu présente la position de la larve dans la colonne d'eau résultante pour chaque comportement. L'exemple présenté ici

correspond à une émission théorique des larves en début de vives eaux (augmentation progressive du marnage, courbe noire).

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

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

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

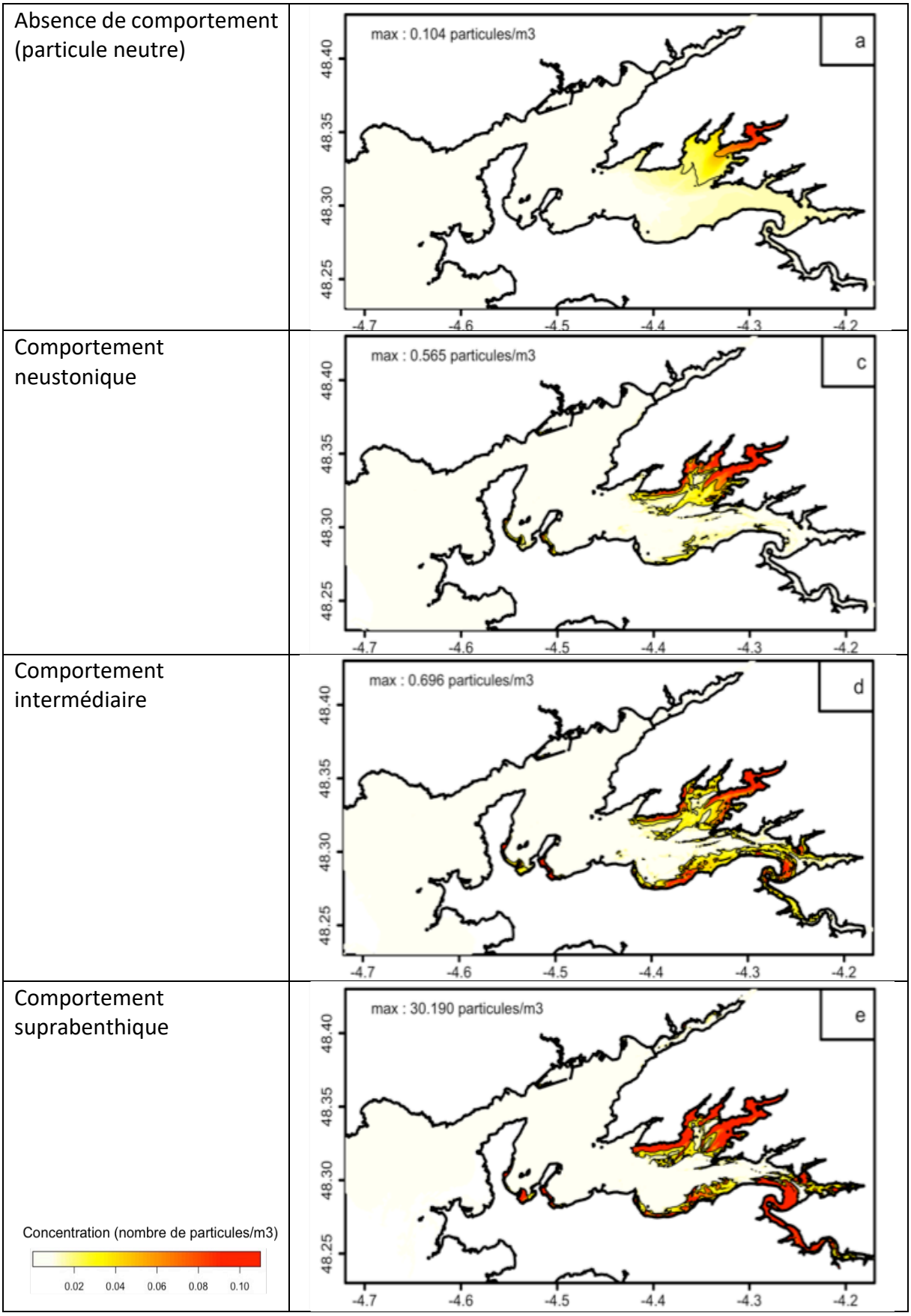


Figure 35 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

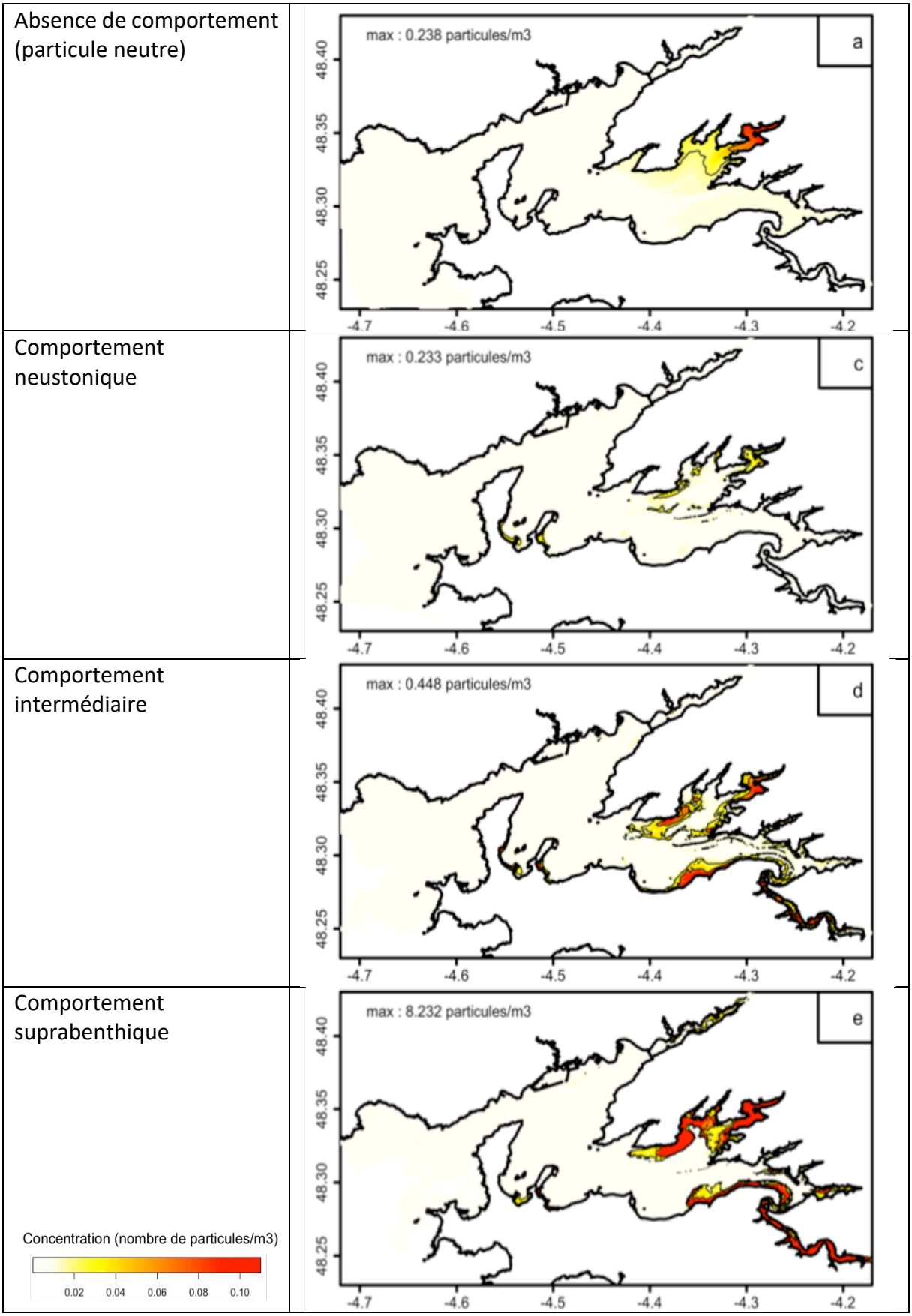


Figure 36 : Dispersion des larves émises (n = 30 millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vive-eau, en fonction des différents comportements. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

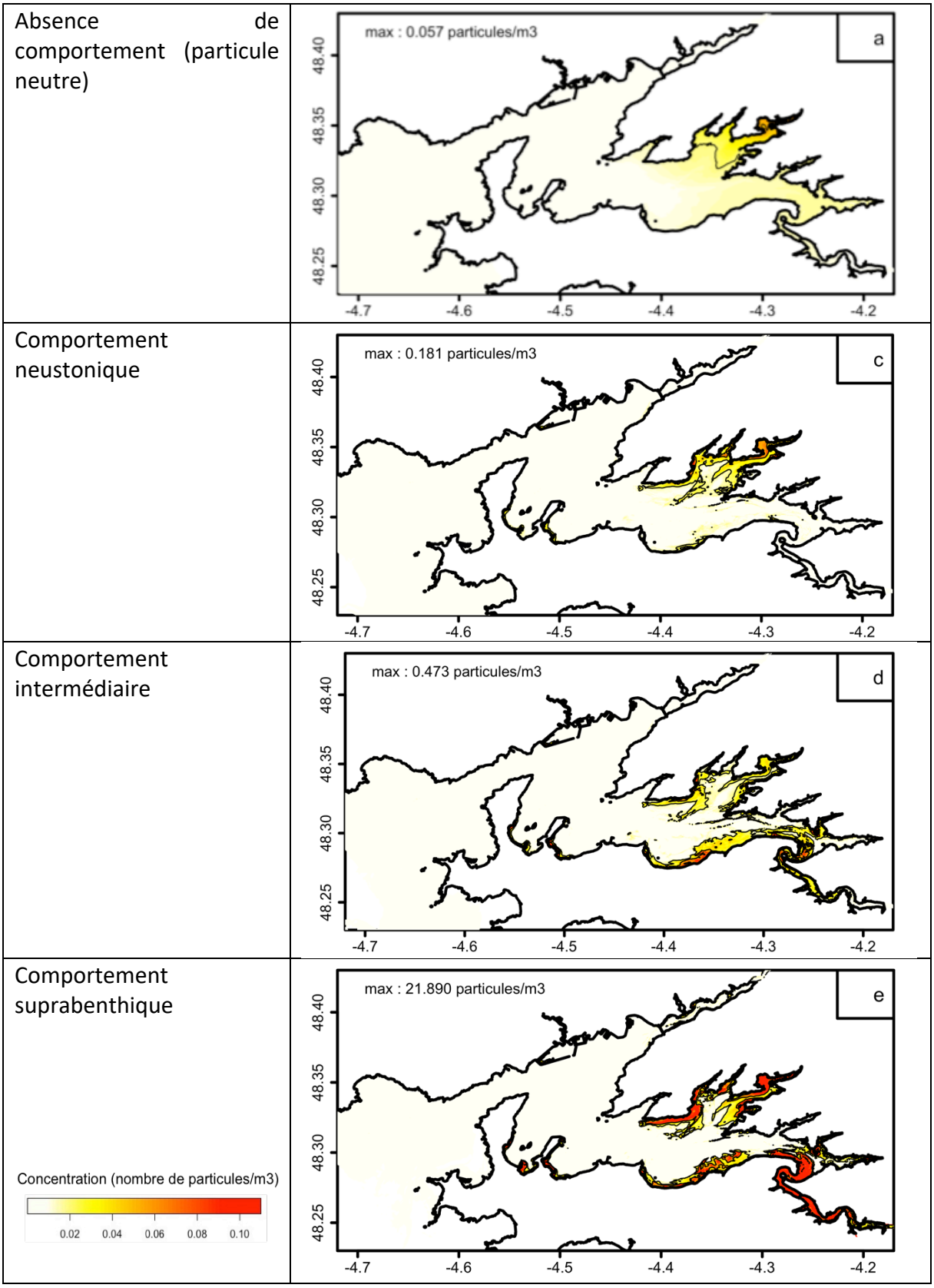


Figure 37 : Dispersion des larves (n = 30 millions) émises depuis les bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de morte-eau, en fonction des différents comportements. Les valeurs sont les moyennes des concentrations obtenues sur un cycle de marée et sur la colonne d'eau.

3.5 Variabilité spatiale du recrutement

Au fur et à mesure du développement larvaire, et surtout dans les derniers jours de la vie larvaire, un peu avant la colonisation du substrat, les larves deviennent sensibles à différents stimuli environnementaux, qui peuvent potentiellement modifier leur comportement (cf. paragraphe précédent) : luminosité, stratification (salinité et température), courants et turbulence, son, pression, mais aussi différents signaux chimiques (associés aux congénères, à la présence de films microbiens sur le substrat...). De plus, les capacités de "dive-bombing" mises en évidence par Finelli and Wethey (2003) et permettant aux larves d'accélérer leurs plongées à une vitesse pouvant dépasser 1cm.s^{-1} suggèrent effectivement que les capacités comportementales au moment de la recherche d'un substrat de fixation sont particulièrement élevées et expliquent probablement *in fine* le caractère grégaire observé chez l'espèce (Figure 38). En outre, en l'absence de signaux de fixation spécifiques (physiques et/ou chimiques), certaines larves de bivalves sont capables de retarder leur métamorphose afin de trouver un site de fixation adéquat et améliorer leurs chances de survie après la fixation. Chez l'huitre creuse, *Crassostrea gigas,* ce retard forcé pourrait être de 30 jours (Coon et *al*, 1990a). Mais il semblerait n'être que de quelques jours pour *O. edulis* (Cole and Knight-Jones, 1939).

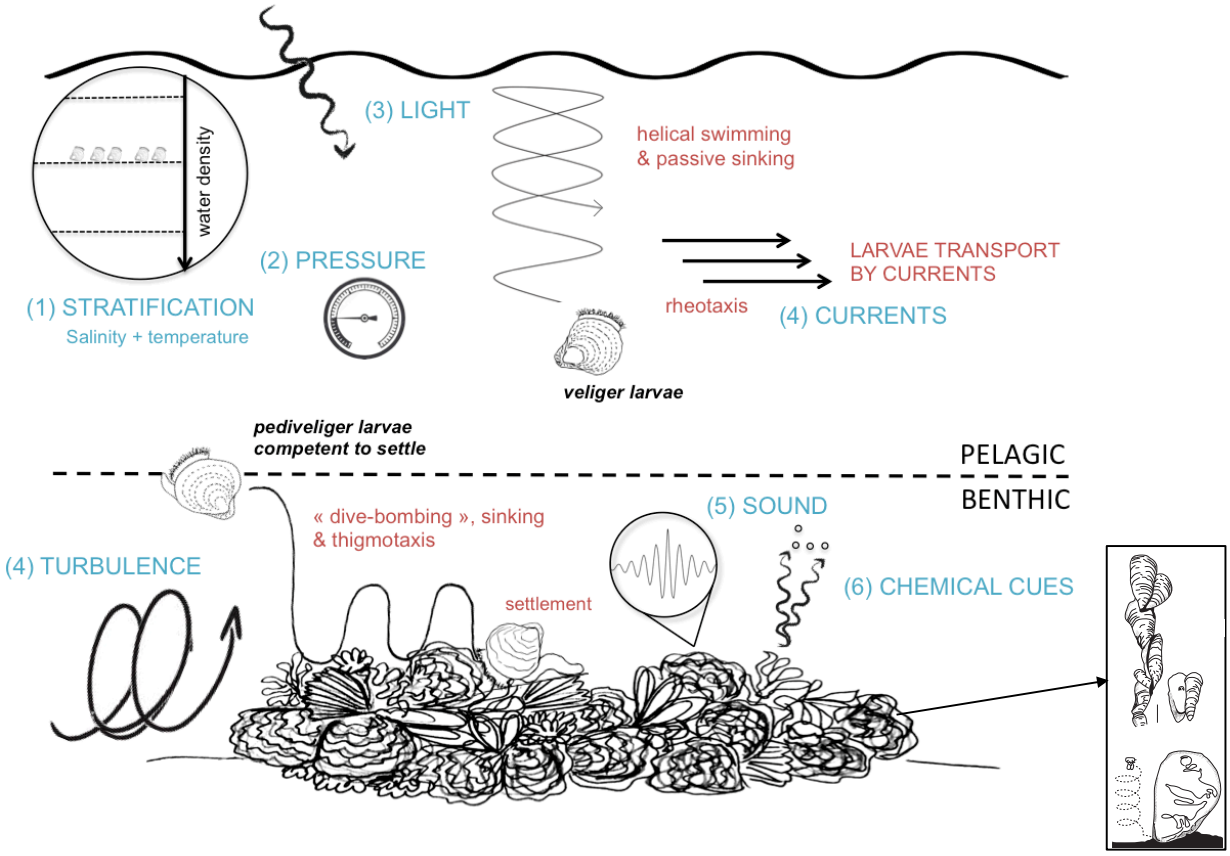


Figure 38 : Du comportement larvaire au recrutement grégaire : résumé des différents comportements larvaires d'*Ostrea edulis* en réponse à différents signaux physiques et chimiques. Les comportements sont représentés en rouge, les signaux en bleu (schéma adapté de Brossin, 2018).

Afin d'étudier *in situ* les capacités dispersives d'une population et d'évaluer les potentialités de restauration d'un milieu, il s'avère utile de disposer d'information sur la variabilité spatiale de l'abondance larvaire et/ou du recrutement. Connaitre la variabilité spatiale des larves dans

un milieu donné devient très vite compliqué dès lors qu'il s'agit de suivre plusieurs points en même temps (temps humain, matériel de pompage, variabilité horaire liée au cycle des marées...). Par contre, il est beaucoup plus aisé de mesurer le recrutement en plusieurs points d'un secteur. Ce genre d'approche consiste à déployer, sur le fond, des collecteurs benthiques permettant de mesurer sur une période donnée un indice de recrutement. A cet effet, les collecteurs benthiques utilisés tout au long du projet FOREVER ont fait l'objet d'une longue expérience de terrain et d'une amélioration constante permettant de minimiser les risques de variabilité méthodologique (se référer à Claeys, 2017). Ce système de collecteurs consiste en une structure métallique cubique lestée (cf encart sur la Figure 39) en forme de cage protégeant un jeu de coupelles ou de plaques chaulées (deux séries de 7 coupelles réduits à deux séries 5 plaques pour chaque cage). Ces collecteurs disposés sur le fond sont immergés de 7 à 14 jours. Après relevage, trois coupelles ou plaques (généralement médiantes) de chaque série posée en duplicat sont examinées sous loupe binoculaire ou microscope 3D afin d'y compter le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur chaque face.

3.5.1 Variabilité spatiale du recrutement en rade de Brest

Afin d'analyser la variabilité spatiale du recrutement de l'huitre plate à l'échelle de la rade (partie Sud) et de conforter les résultats issus de la modélisation hydrodynamique de la dispersion larvaire, des collecteurs benthiques ont été positionnés de façon synchrone dans 13 zones clés de la rade représentées sur la Figure 39: au Fret, à Poulmic, à Lomergat, au Loc'h, au Sillon, à Landevennec, à Tibidy, à Hanvec, au Tinduff, à Rozegat, à l'Auberlac'h, à Roscanvel et au Roz. Ces secteurs ont été choisis judicieusement en fonction des résultats du modèle de dispersion larvaire. Ces 13 cages ont été déposées le 10 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 69), en début de vive-eau, et récupérées le 23 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 48), ce qui équivaut à une durée d'immersion de 14 jours. Il a été fait en sorte qu'elles soient toutes à la même profondeur bathymétrique (environ -2,5 mètres).

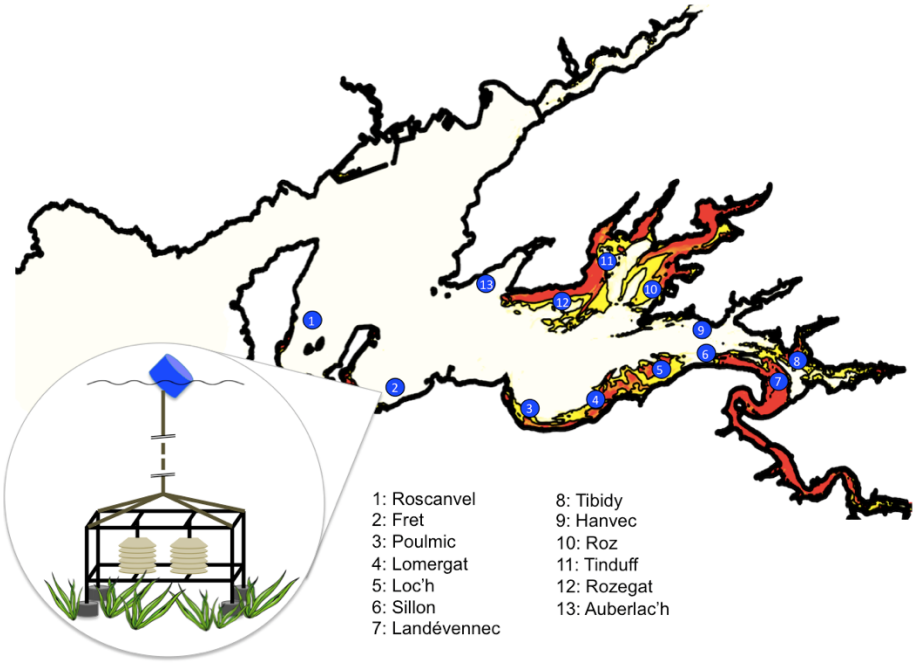


Figure 39 : Disposition des collecteurs benthiques dans la rade de Brest lors de la campagne 2018 de suivi du recrutement d'*Ostrea edulis* (Mise à l'eau le 10 juillet 2018 et récupération le 23 juillet 2018). Le positionnement précis a été fait en relation avec les cartes de dispersion potentielle larvaire.

La Figure 40 présente la cartographie du recrutement de l'huitre plate en rade de Brest pour la campagne 2018. Il ressort de l'analyse de cette cartographie que :

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

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

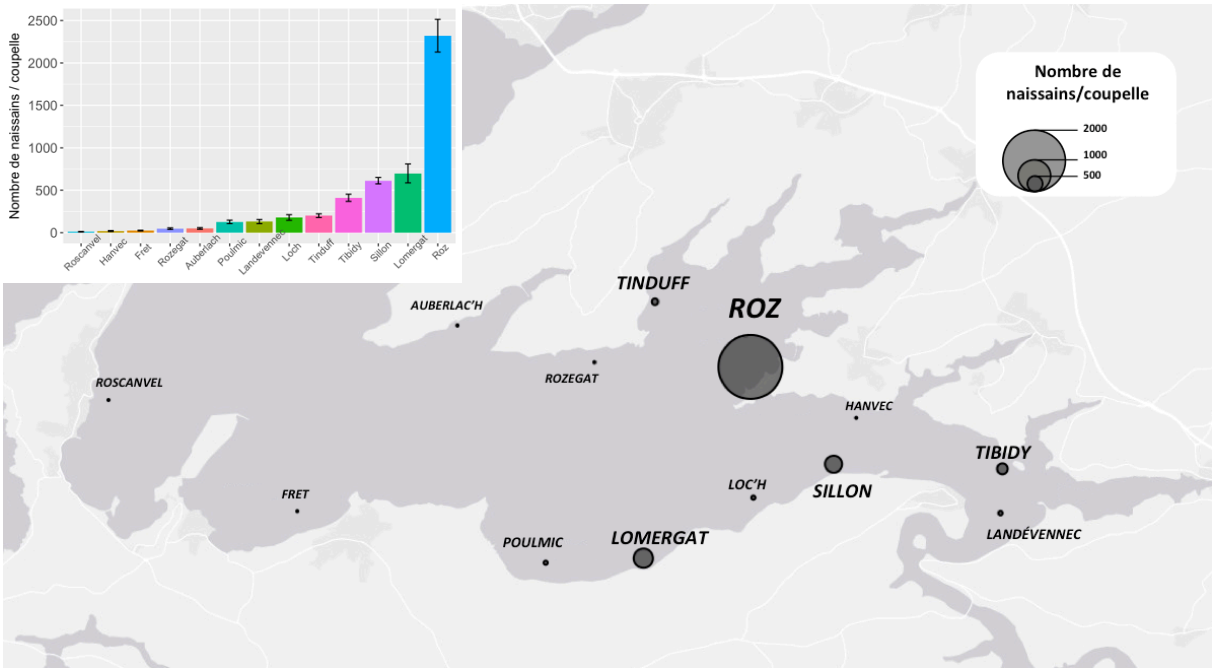


Figure 40 : Cartographie du recrutement et histogramme (en médaillon) représentant le nombre de naissains d'huitres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018. Les barres d'erreurs de l'histogramme correspondent aux écarts-types calculés à partir du nombre de naissains fixés sur les 6 coupelles comptées par site.

En complément, la Figure 41 compare le recrutement d'*O. edulis* observé sur le terrain et la carte de dispersion larvaire au 10ème jour de dispersion et en période de morte-eau pour des larves d'*O. edulis* ayant un comportement intermédiaire. Les résultats sont les suivants :

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

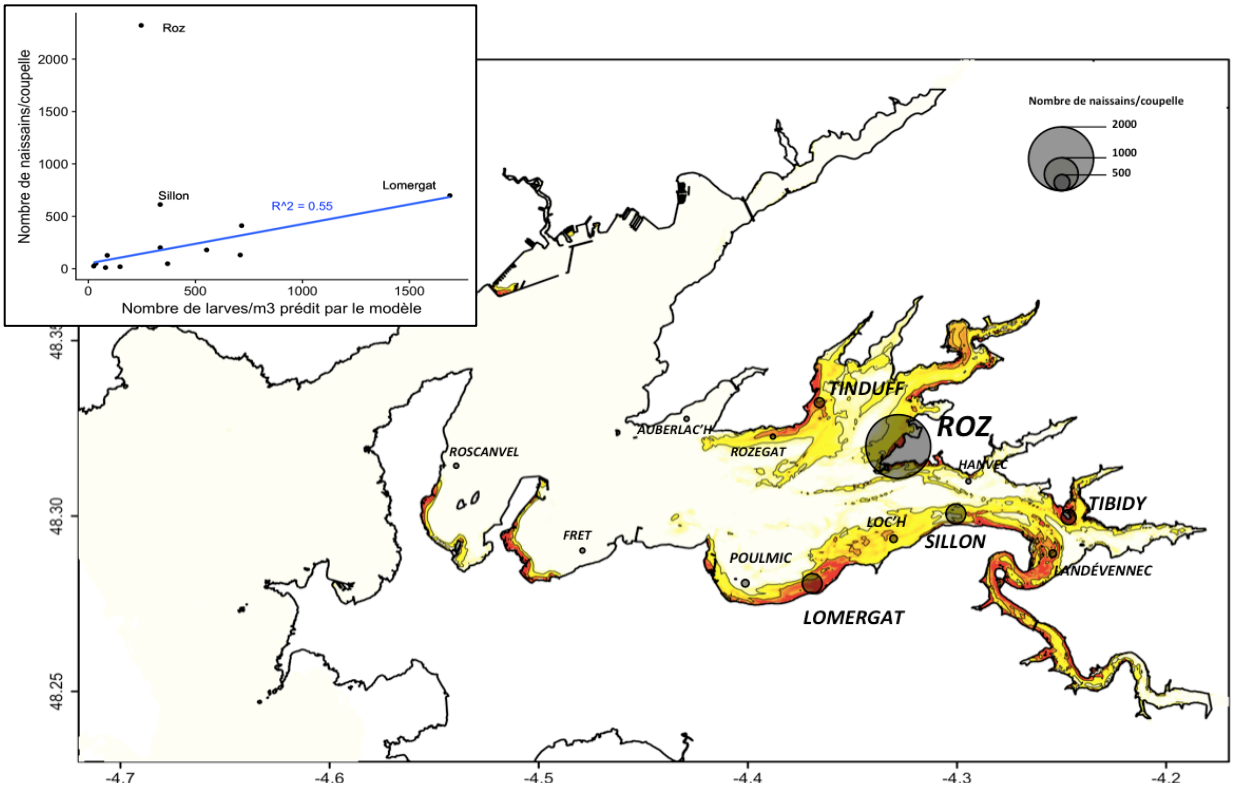


Figure 41 : Recrutement d'*Ostrea edulis* du 10 au 23 juillet 2018 (nombre de naissains/coupelle) et carte de dispersion au 10ème jour des larves d'*Ostrea edulis* en période de morte-eau et ayant un comportement intermédiaire. La Figure en médaillon montre la corrélation entre les deux variables.

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

3.5.2 Variabilité spatiale du recrutement en baie de Quiberon

En baie de Quiberon, compte tenu de la plus grande homogénéité hydrodynamique de la baie (cf carte de dispersion), la distribution spatiale du recrutement n'a été effectuée que sur 6 secteurs de référence, mais ce travail a été répété sur les 3 ans du projet. En outre, ces données viennent également compléter une base de 42 années de suivi réalisée sur 3 de ces 6 sites. Cette base a fait l'objet d'une analyse approfondie dans le cadre du projet EVER en apportant des éléments explicatifs de la variabilité spatiale du recrutement notamment en élaborant les premiers modèles de dispersion larvaire en baie de Quiberon.

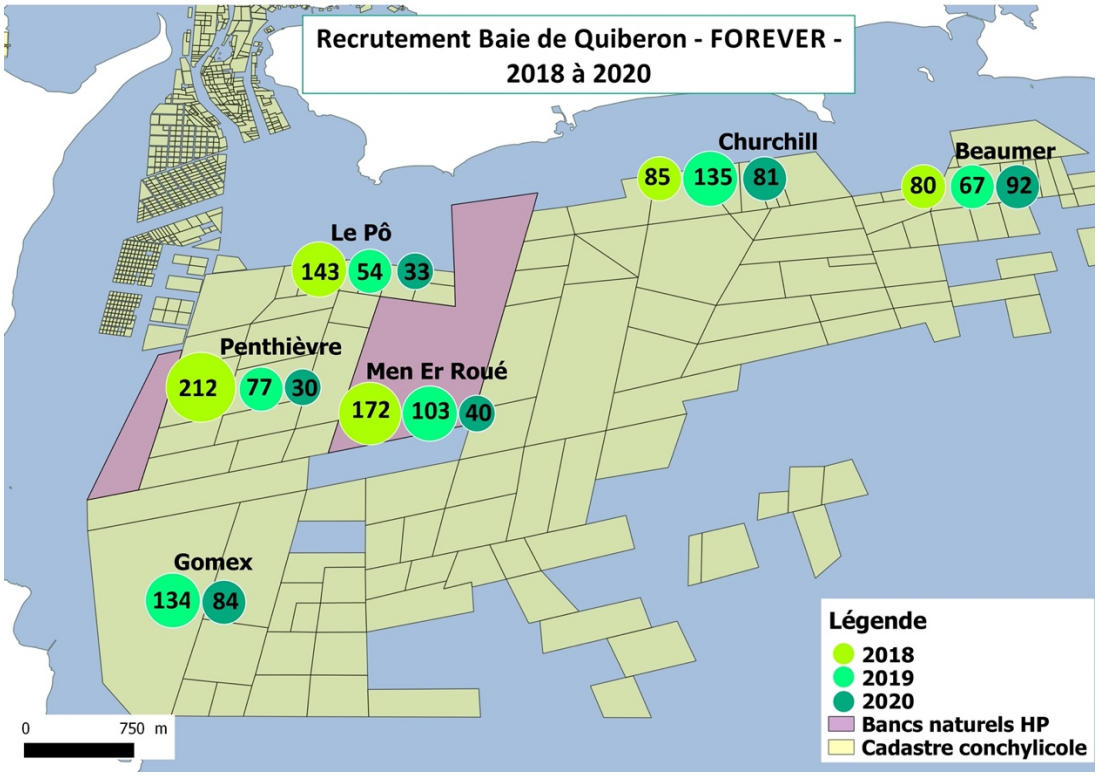


Figure 42 : Recrutement (nombre moyen de naissains par coupelles obtenus sur collecteurs temporaires hebdomadaires) en 6 point de la baie la Quiberon de 2018 à 2020.

La Figure 42 nous permet de visualiser la variabilité spatiale du recrutement moyen en baie de Quiberon et confirme l'existence d'un gradient plus ou moins marqué selon les années entre le sud, l'ouest et l'est de la baie. Le secteur Ouest (Le Pô, Penthièvre et Men Er Roué) affiche généralement un recrutement 2 à 3 fois plus élevé que le secteur Est (Churchill et Beaumer) ou que le secteur Sud (Gomex). Ce gradient dessine un croissant côtier plus favorable au recrutement et mis en évidence sur les cartes de dispersion, il est connu empiriquement sous le nom de "croissant doré" par les professionnels du captage.

En outre, selon l'orientation et la force des vents dominants au cours de l'évolution larvaire, ce gradient peut être atténué ou renforcé. En 2018, les vents orientés majoritairement Est et parfois assez soutenus (15 - 20 nœuds) ont contribué à maintenir les larves dans l'Ouest de la baie, générant un recrutement plus important dans les secteurs de l'Ouest de la baie au détriment des secteurs Est. L'occurrence de vents d'Ouest en 2019 et 2020 a renversé cette tendance en favorisant le recrutement sur les secteurs Est.

On remarque également un recrutement nettement plus important sur le secteur de Penthièvre, à proximité du banc où les densités des populations d'huitres plates sont les plus élevées. Comme pour le banc du Roz en rade de Brest, l'hypothèse du grégarisme, en complément des réponses hydroclimatiques, peut être proposée pour expliquer le recrutement plus fort sur ce secteur.

3.6 Impact de la prédation

Une fois la fixation achevée, les jeunes post-larves d'huitres plates vont faire face dès leur métamorphose à différentes espèces prédatrices. Sur les substrats naturels ou sur collecteurs professionnels, la mortalité lors des premiers mois est importante mais reste peu étudiée. En revanche, quand les jeunes naissains atteignent 1 cm, ils deviennent la proie de différentes espèces prédatrices de la macrofaune, qui peuvent causer des dégâts remarquables, surtout quand les populations sont en faible densité. Il s'agit d'espèces benthiques telles que les bigorneaux perceurs, les étoiles de mer et les crustacées (crabes, crevettes, araignées) mais aussi d'espèces pélagiques notamment les daurades et les raies. De longues dates, les prédateurs ont été mis en cause dans la disparition de certaines huitrières (Marteil, 1959) après, bien sûr, la surexploitation par la drague qui en déstructurant les agrégats facilite la prédation. Il a été démontré, sur d'autres espèces d'huitres, que la surexploitation et notamment la dégradation de l'habitat favorise en effet l'accessibilité de l'huitre à ses prédateurs : les huitres étant moins cohésives (destruction des massifs d'huitres, abaissement de la complexité tridimensionnelle et augmentation d'huitres libres dites roulantes), elles deviennent plus faciles à être ingérées par la gueule des daurades et plus accessibles à l'accroche par les étoiles de mer. De plus, la fragmentation des populations augmente les fronts d'attaques possibles pour les petits prédateurs rampants tel que les bigorneaux perceurs. C'est pourquoi il nous a semblé utile de mettre en œuvre une expérimentation permettant d'évaluer le niveau actuel de la prédation des naissains de l'huitre plate en rade de Brest et baie de Quiberon. Une première expérimentation a eu lieu au printemps et à l'été 2018 et a permis d'optimiser le protocole pour une deuxième expérience réalisée à partir du printemps 2019.

En 2018, la première expérimentation a été mise en œuvre à partir de naissains d'huitres plates récoltés après détroquage de collecteurs et semés à même le fond. A l'issue du suivi, il est apparu évident que cette méthode pouvait favoriser la prédation : les coquilles des jeunes naissains sont fragilisées par le détroquage et le fait qu'elles ne soient pas fixées à un support (contrairement à une huitre fixée naturellement) accroît leur fragilité face aux prédateurs : coquille plus fine à percer pour le bigorneau perceur ou à casser pour par les pinces d'un crustacé, appréhension facilitée pour les daurades.... L'objectif de cette action étant d'évaluer les risques de prédation encourus par un banc sauvage d'huitres plates, le protocole 2019 a donc consisté à déployer des naissains fixés sur un support comme s'ils s'étaient fixés naturellement sur la coquille d'huitres adultes ou sur des cailloux sur le fond.

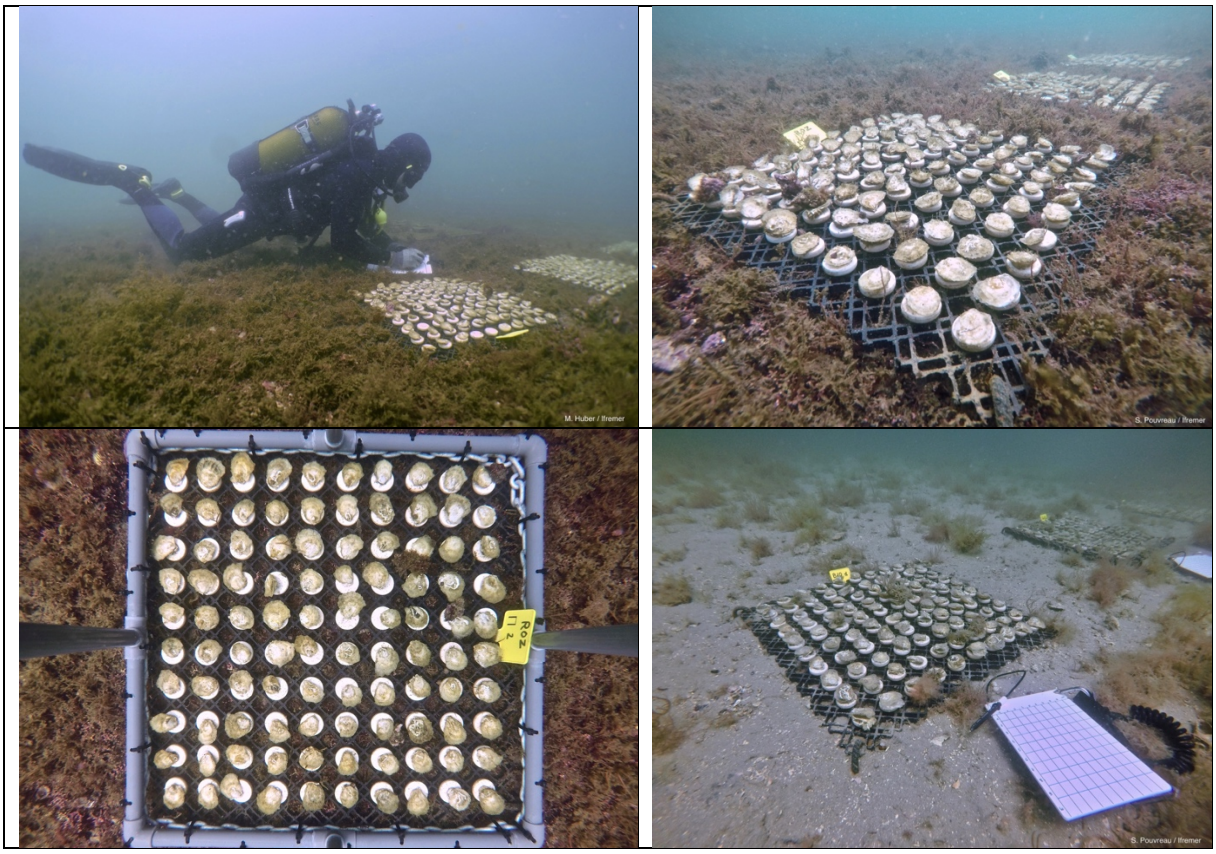


Figure 43 : Protocole de l'expérimentation mise en œuvre en rade de Brest et baie de Quiberon pour évaluer les risques de prédation lors de la première année de vie de l'huitre plate.

Le protocole était le suivant (Figure 43) :

- fabrication de 2 x 3 plaques benthiques permettant de coller 100 huitres sur des supports en céramique utilisés classiquement pour le bouturage des coraux;
- mise en œuvre sur le fond de 3 plaques benthiques par secteur (rade de Brest et baie de Quiberon) début juin 2019;
- suivi tous les 15 jours en plongée consistant à compter le nombre d'huitres mortes et identifier les causes des mortalités;
- les dégâts causés par la prédation peuvent permettre d'identifier l'espèce prédatrice : (1) le bigorneau perceur fore d'un trou dans l'une des valves de l'huitre, (2) les

daurades broient totalement les coquilles en plusieurs morceaux et (3) les crustacées (araignées, tourteaux, étrilles) cassent seulement une partie des valves.

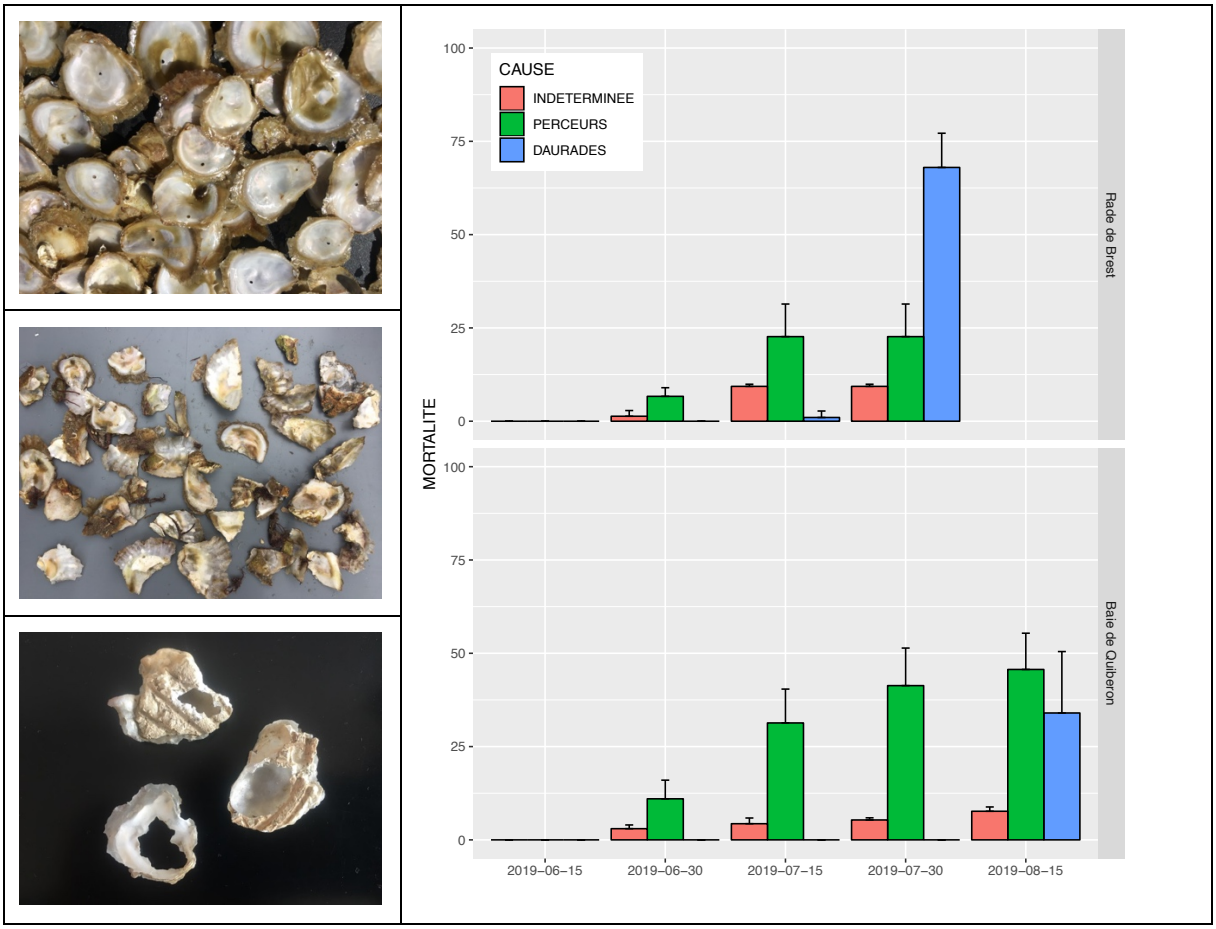


Figure 44 : Résultats de l'expérimentation sur la prédation menée en rade de Brest et baie de Quiberon en 2019. Les photos de gauche présentent, de haut en bas, quelques exemple de dégâts causés par la prédation : (1) du bigorneau perceur (forage d'un trou dans l'une des valves), (2) les daurades (coquilles broyées en plusieurs morceaux) et (3) les crustacées, ici l'araignée de mer observée en 2018 (grignotage de la valve inférieure). Les graphes à droite montrent l'évolution des taux de mortalités causés par la prédation au cours du printemps et de l'été 2019, sur les deux sites atelier.

Les résultats sont présentés sur la Figure 44. Il ressort le niveau de prédation actuel est extrêmement élevé avec une réponse assez similaire entre la rade de Brest et la baie de Quiberon :

- **En rade de Brest**, dès les 15 premiers jours d'exposition, les jeunes huitres plates ont fait l'objet d'une prédation par les bigorneaux perceurs qui s'est poursuivie tout au long du suivi : 7% (+/- 2 SD) dès le 30 juin, puis 23 % (+/- 9 SD) au 15 juillet. Au 30 juillet, on relevait une très forte prédation par des daurades qui avaient soigneusement dévorées l'intégralité des huitres épargnées (68 % +/- 9 SD) jusqu'à lors par les bigorneaux perceurs. On note seulement 9% (+/- 1 SD) de mortalités cumulées dues à une cause non identifiée.
- **En baie de Quiberon**, dès les 15 premiers jours d'exposition, les jeunes huitres plates ont fait l'objet d'une prédation par les bigorneaux perceurs qui s'est poursuivie tout au long du suivi : 11% (+/- 1 SD) dès le 30 juin, 31 % (+/- 9 SD) au 15 juillet, 41 % (+/- 10

SD) au 30 juillet puis 46 % (+/- 10 SD) au 15 août. A cette date, on relevait aussi une forte prédation par des daurades s'élevant à 34 % (+/- 16 SD). On note seulement 8% (+/- 1 SD) de mortalités cumulées dues à une cause non identifiée.

Il ressort de cette expérimentation que le facteur prédation est probablement l'une des contraintes les plus importantes qui pèsent sur le recouvrement des populations sauvages : dans les deux secteurs et de façon quasi synchrone, la mortalité totale en cumulant la prédation par les bigorneaux perceurs et les daurades a atteint plus de 90 % et ce en moins de 3 mois. A noter que pour l'expérience préliminaire, en 2018, un résultat similaire avait été obtenu avec en plus une prédation par les crustacés (Araignées de mer) due à la fragilité des naissains fraichement détroqués.

3.7 Impact des maladies parasitaires

Depuis leur première identification en France en 1968 et 1979 à la suite d'épisodes de mortalité d'huitres plates *Ostrea edulis*, les parasites protozoaires *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae* ont fait l'objet de nombreuses études (cf synthèse par Mérou, 2021). Encore aujourd'hui associés à d'importantes mortalités sur les populations sauvages et élevées d'huitres plates, ces parasites sont présents dans plusieurs pays d'Europe. *B. ostreae* est également rapporté sur le continent nord-américain et en Nouvelle-Zélande. Chez l'huitre plate, ces parasites ont des tropismes et des cycles de développement différents. *M. refringens* cible les épithéliums de la glande digestive et présente un développement combinant des divisions exogènes et endogènes. Son cycle parasitaire est indirect et semble impliquer les copépodes *Paracartia grani* et *Paracartia latisetosa* comme hôtes intermédiaires. *B. ostreae* est un parasite intra-hémocytaire, qui se multiplie par divisions binaires simples selon un mode schizogonique. Son cycle parasitaire est simple avec une transmission directe d'huitre en huitre. Par ailleurs, le spectre d'hôtes de *M. refringens* est relativement large impliquant différentes espèces (huitres, moules, palourdes, couteaux), tandis que *B. ostreae* ne semble infecter que des huitres plates. Aujourd'hui, si le développement de ces parasites dans l'huitre plate est relativement bien décrit, des questions subsistent quant au devenir des parasites émis en dehors de l'hôte dans l'environnement.

Afin de mieux comprendre la partie « environnementale » des cycles de *M. refringens* et *B. ostreae*, une approche spécifique a été développée pour étudier la distribution spatiale et la dynamique temporelle des parasites dans et en dehors de l'huitre plate (Mérou 2021). Dans Le cadre du projet FOREVER, pendant deux ans, huit campagnes saisonnières de prélèvements ont ainsi été effectuées en rade de Brest (Bretagne, France) au niveau du gisement du Roz, un gisement d'huitres plates infecté par les deux parasites. A l'occasion de chaque campagne, des prélèvements d'eau, de plancton, de bivalves et de sédiment ont été réalisés. Les échantillons récoltés ont été traités et analysés en PCR en temps réel (Canier et al. 2020) en suivant une approche de détection d'ADN environnemental récemment développée (Mérou et al. 2020). Pour compléter cette étude sur deux années, les résultats ont été associés à des suivis menés entre mars 2016 et septembre 2017 dans le cadre du projet ANR ENVICOPAS (Impact ENVIronmental changes on COastal PAthogen Systems, ANR-15-CE35-0004). Réalisés sur le même site au niveau du gisement du Roz (rade de Brest, Bretagne, France), les prélèvements d'huitres plates ont été effectués en plongée tous les 4 mois selon la même stratégie d'échantillonnage. La fusion de ces jeux de données permet d'avoir une période d'observation unique de 4 ans (mars 2016 – février 2020).

3.7.1 Variations temporelles

Tout d'abord, la Figure 45 synthétise les résultats majeurs de ce suivi réalisé dans les huitres plates. Les résultats obtenus ont montré que l'ADN de *M. refringens* est détecté tout au long de l'année, parfois avec une fréquence de détection élevée comme en avril 2019. A l'inverse, la fréquence de détection de *B. ostreae* est restée faible sur la période étudiée. Il faut noter que l'ADN des deux parasites a été détecté de façon concomitante dans certaines huitres. Sur l'ensemble de la période d'étude, la détection de *M. refringens* dans les huitres a toujours été supérieure à celle de *B. ostreae*, si bien qu'une forte corrélation négative significative entre la détection de ces deux parasites a été mise en évidence, pouvant être expliquée par des préférentiels abiotiques différents.

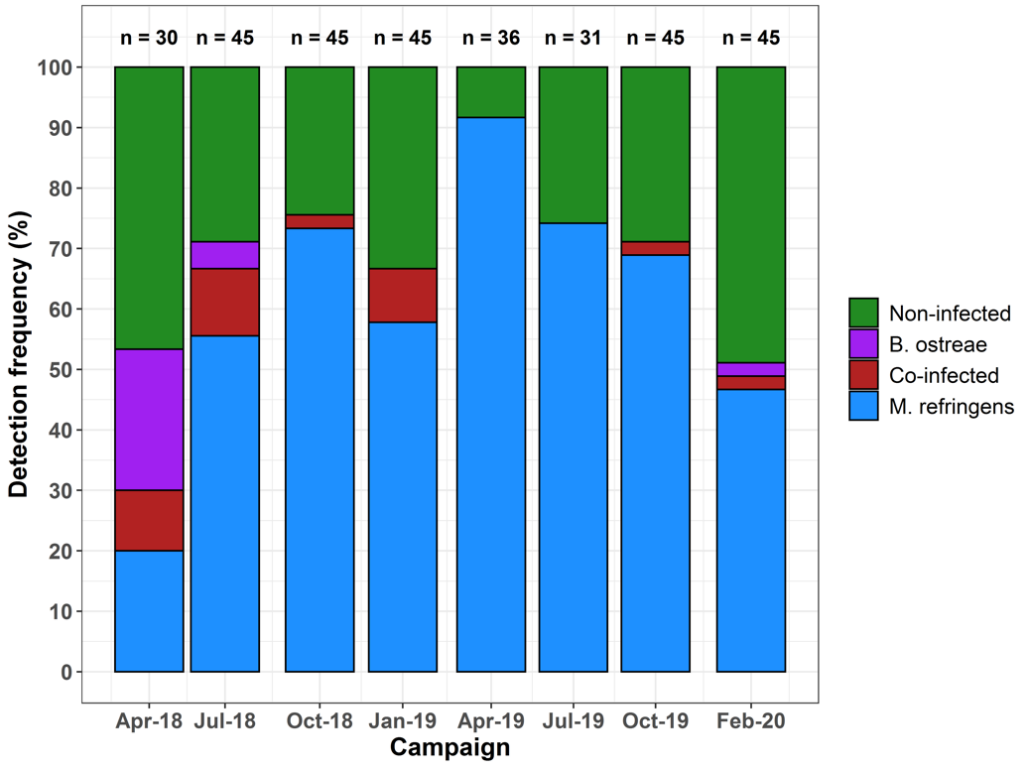


Figure 45 : Fréquences de détection d'ADN de *Marteilia refringens* et de *Bonamia ostreae* dans les huitres plates du banc du Roz en fonction des saisons sur un cycle de deux ans (2018-2019)

L'analyse sur 4 années complète les résultats. Elle confirme que les deux parasites peuvent être détectés tout au long de l'année même si lors de certaines campagnes (juin 2016, septembre 2017, avril 2019 et juillet 2019), *B. ostreae* n'a pas été détecté. Cette analyse confirme aussi qu'à l'exception des prélèvements de mars 2016, février 2017 et avril 2018, la fréquence de détection d'ADN de *M. refringens* est plus élevée que celle de *B. ostreae* et peut atteindre des valeurs extrêmes (91.67 % de prévalence en avril 2019).

En outre, les régressions linéaires construites sur les données de fréquence de détection ont montré une augmentation globale pour *M. refringens* (pente = 3.62) dans les huîtres plates entre mars 2016 et février 2020, contre une diminution de la fréquence de détection d'ADN de B. ostreae (pente = -0.65).

Malgré les tendances inter-annuelles, l'analyse montre que la détection seule d'ADN de *M. refringens* ou *B. ostreae* présente un pattern saisonnier : le parasite *Marteilia* est plus présent en été et à l'automne, alors que *Bonamia* est hivernal ou printanier. La co-détection de ces deux parasites reste relativement stable tout au long de l'année.

Enfin, les grandes tendances saisonnières et interannuelles pourraient en partie s'expliquer par des différences dans les conditions environnementales (Figure 47). Les hivers doux et humides semblent favoriser la présence de *Marteili*a à l'été, alors que *Bonamia* s'exprimerait plus dans des conditions hivernales marquées.

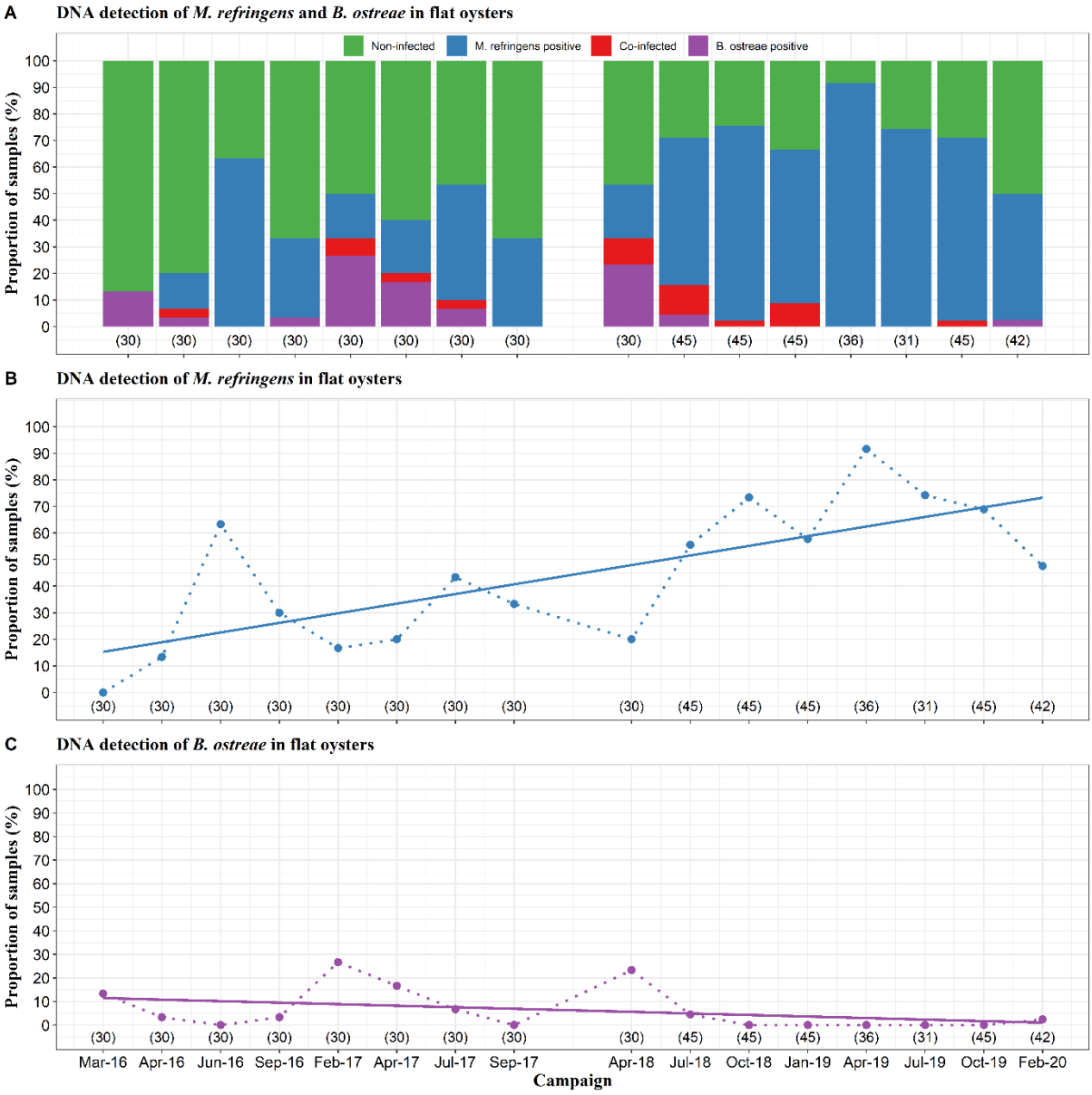


Figure 46 : Détection de *M. refringens* et *B. ostreae* dans les huitres plates de mars 2016 à février 2020. A : Évolution de la proportion d'huitres non infectées, infectées par *M. refringens*, infectées par *B. ostreae* ou co-infectées. B : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de *M. refringens* dans les huitres et régression linéaire associée. C : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de *B. ostreae* dans les huitres et régression linéaire associée.

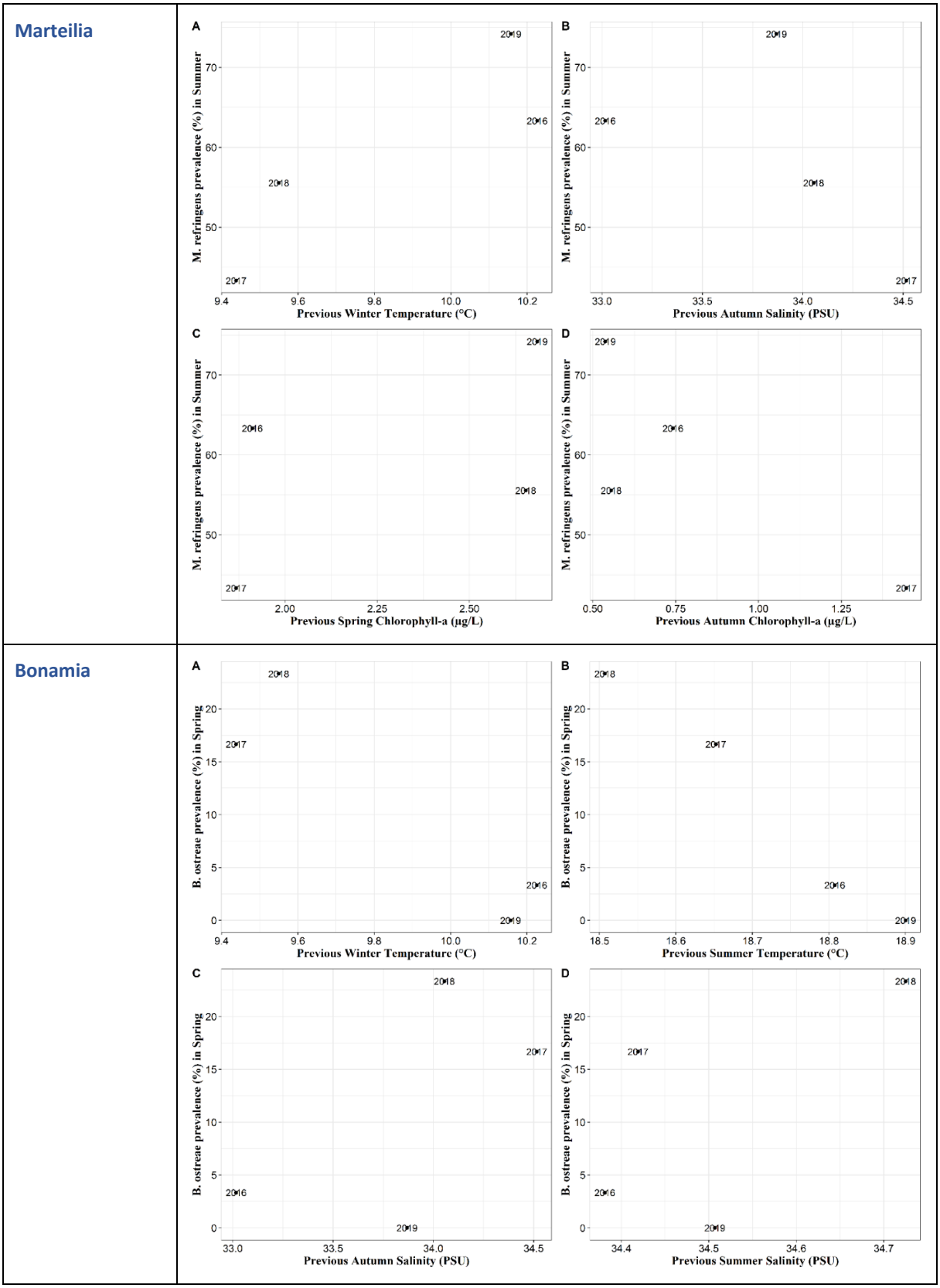


Figure 47 : Représentation graphique des corrélations calculées entre la fréquence de détection de *M. refringens* et *B. ostreae* dans les huîtres plates l'été, et la moyenne des paramètres environnementaux sur le printemps, l'hiver et l'automne précédent. Sur cette figure, seules les corrélations fortes (cor > 0.5) sont représentées.

3.7.2 Distribution spatiale

Pour mieux comprendre la distribution spatiale des parasites, la Figure 48 synthétise l'ensemble des observations faites dans les différents compartiments environnementaux au cours des années 2018-2019. Il faut savoir qu'au cours de ces deux années de suivi, il s'avère que l'ADN de *B. ostreae* n'a été détecté que dans un seul échantillon de plancton en juillet 2018. Au contraire, l'ADN de *Marteilia refringens* a pu être détecté dans les différents compartiments étudiés. Plus particulièrement, il a été détecté dans le nanoplancton (1-20µm) et dans le sédiment de surface (0-5 cm). En hiver, l'ADN de *M. refringens* est plus faiblement détecté en dehors des huitres plates. De façon intéressante, il n'est pas détecté dans le plancton en hiver alors que le compartiment benthique présente des résultats positifs en PCR. Des pétoncles *Chlamys varia* vivant en sympatrie avec les huitres plates ont été prélevés au cours des campagnes de prélèvement. Les analyses en PCR ont révélé la présence d'ADN de *M. refringens* dans 11% des 88 échantillons testés. Des analyses complémentaires en hybridation *in situ* n'ont pas permis d'observer le parasite dans les tissus de pétoncle. Ces résultats suggèrent que le parasite peut être « hébergé » ou de passage mais n'infecte pas *Chlamys varia*.

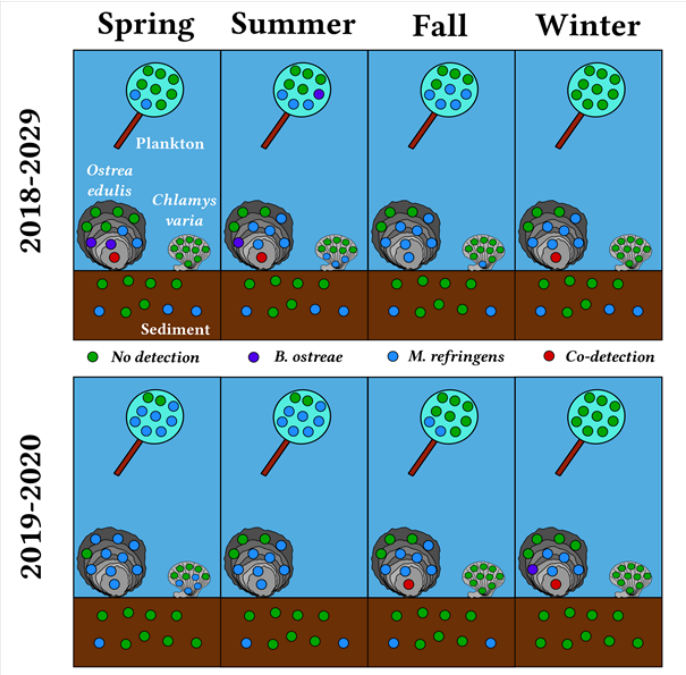


Figure 48 : Synthèse des résultats de détection d'ADN de deux parasites de l'huitre plate *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae* obtenus au cours des campagnes saisonnières de prélèvement au niveau du gisement du Roz en rade de Brest (Mérou, 2021). Contrairement à Bonamia, le parasite Marteilia peut être observé dans de nombreux compartiments de l'environnement en fonction des saisons.

Cette étude a permis de souligner la différence entre l'écologie de *B. ostreae* et *M. refringens.* Ce dernier présente en effet une distribution environnementale relativement large tandis que *B. ostreae* semble exclusivement associé aux huitres plates. Les résultats mettent en évidence le rôle clé des compartiments planctonique et benthique dans le cycle de vie de *M. refringens* et pourraient orienter d'autres recherches. Ces travaux démontrent également l'intérêt des approches basées sur la détection d'ADN environnemental pour étudier les cycles des organismes pathogènes non cultivables. Toutefois, les résultats obtenus posent des questions concernant les formes sous lesquelles le parasite *M. refringens* a été détecté dans le plancton et le sédiment.

4 Conservation et Restauration Écologique

Dans le cadre du projet FOREVER, les démarches de conservation et de restauration des bancs d'huitres plates se sont organisées autour de 4 actions qui ont été menées conjointement au cours du projet (Figure 49).

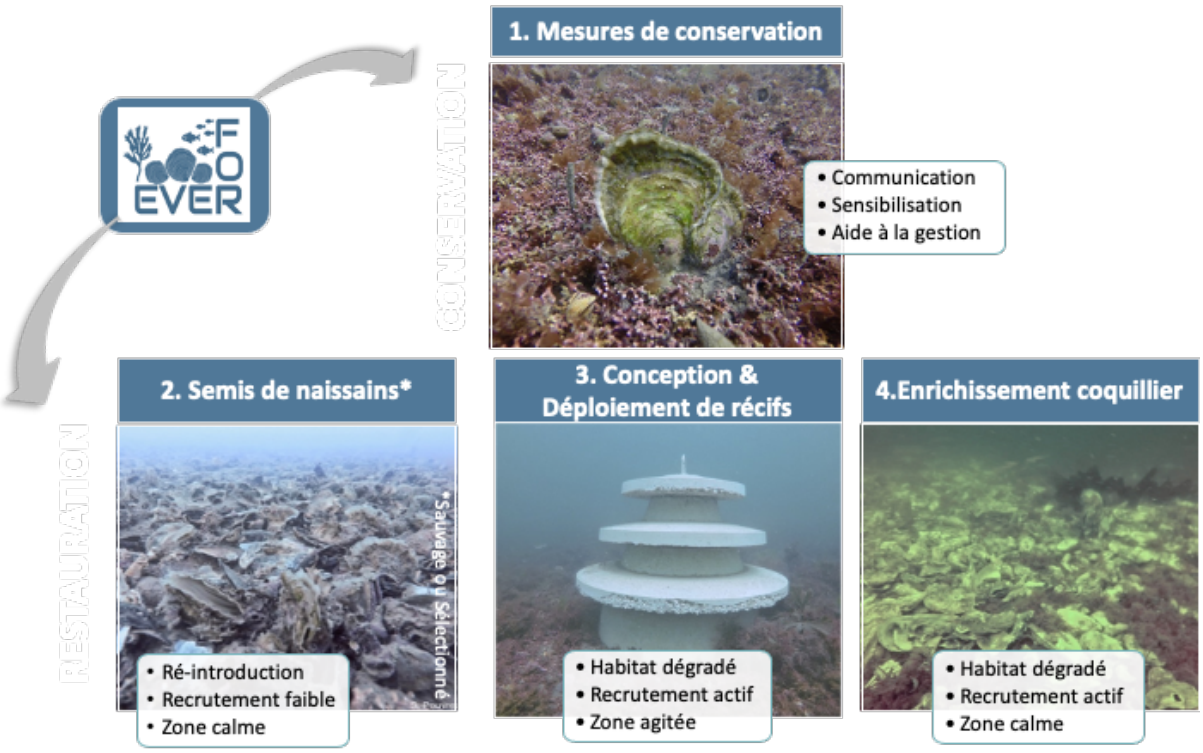


Figure 49 : Méthodes de conservation et restauration écologique proposées et testées au sein du projet FOREVER. Selon les secteurs, certaines méthodes de restauration sont plus appropriées et l'ensemble de ces méthodes permet donc un mode d'action très complet pour sauvegarder les populations naturelles.

4.1 Mesures de conservation

Les bancs d'huitres plates encore présents sur les côtes bretonnes sont, malgré leur état relictuel ("à l'état de reliquat"), toujours soumis à différentes pressions d'origine humaines: pêche à la drague, pêche illégale en plongée, pêche à pied, dégradation de l'habitat...Ces pratiques sont souvent menées par la simple méconnaissance de la fragilité de la ressource et l'ignorance de son statut OSPAR. L'inventaire des populations réalisé dans l'action 1 du projet FOREVER montre qu'il est rare de trouver des bancs faisant l'objet de mesures particulières de gestion. On peut cependant citer les mesures locales suivantes :

- le banc de la Rance en Ille et Vilaine fait l'objet d'une exploitation raisonnée en plongée (4 licences) depuis 2005 et permet une production annuelle de 24 tonnes tout en assurant un maintien du stock.
- le banc de l'Odet dans le Finistère Sud fait l'objet d'une interdiction de pêche à la drague depuis les années 2000, cette mesure permet un maintien de la population à des densités intéressantes (parmi les plus fortes observées dans l'inventaire en Bretagne).
- le banc de Penthièvre en baie de Quiberon dans le Morbihan est en partie situé sur une concession ostréicole concédée au Comité Régional de la Conchyliculture de

Bretagne Sud qui doit en assurer la gestion afin de pérenniser l'activité de captage de naissains dans ce secteur.

- le banc de St Yves en rivière de Penzé est classé par un arrêté préfectoral du 27 novembre 1990.

Ce manque de gestion à l'échelle régionale (et aussi nationale) est probablement l'une des causes ultimes empêchant le retour significatif de l'espèce. Il faut en effet comprendre qu'il faut plusieurs années (probablement quelques dizaines d'années) sans perturbation de son habitat pour permettre à l'espèce de créer ou reconstituer des colonies récifales. La première année du projet FOREVER ayant mis en évidence ces lacunes de gestion en France, il nous a semblé important de développer de façon plus marquée, tout au long du projet, un travail spécifique de sensibilisation autour de la conservation de l'espèce et de son habitat.

D'un point de vue méthodologique, ce travail de sensibilisation s'est traduit par un effort important de communication au travers de différents médias, auprès de différents acteurs, gestionnaires et publics et ce à différentes échelles : européenne, nationale, régionale et locale.

A l'échelle européenne, le projet FOREVER a été intégré à l'alliance pour la restauration écologique de l'huitre native (NORA - "Native Oyster Restoration Alliance"). Ce groupement très actif depuis sa création associe des scientifiques, des gestionnaires, des associations non gouvernementales et des professionnels de la mer des secteurs de la pêche, de la conchyliculture, mais aussi de l'éolien offshore et du portuaire. Les membres du projet FOREVER ont participé activement à cette alliance (rédaction de publications ou d'ouvrage, participation à des groupes de travail, communication à des colloques, échanges postdoctoraux, expérimentations bilatérales...). En tout 4 communications orales et 5 publications écrites ont été réalisées dans le cadre de cette alliance de la part de l'équipe FOREVER.

Oral communications :

- Pouvreau S, Gachelin S, Cochet H, Sebaibi N, Chaudemanche S, Boudry P (2019) Flat Oyster Restoration in France: the FOREVER project.
- Mérou N, Pouvreau S, Arzul I (2019) Investigation of Bonamia ostreae and Marteilia refringens cycle outside their bivalve host, Ostrea edulis.
- Potet M, Fabien A, Chaudemanche S, Sebaibi N, Guillet T, Gromberg T, Gachelin S, Cochet H, Boutouil M, Pouvreau S (2020) Which concrete substrate suits you? Ostrea edulis larval preferences and implications for shellfish restoration in Europe
- Boudry P (2020) Genetics and Genomics of Ostrea edulis

Scientific publications :

- Pogoda B, Brown J, Hancock B, Preston J, Pouvreau S, Kamermans P, Sanderson W, Von Nordheim H (2019). The Native Oyster Restoration Alliance (NORA) and the Berlin Oyster Recommendation: bringing back a key ecosystem engineer by developing and supporting best practice in Europe . Aquatic Living Resources , 32, 13 (9p.) . https://doi.org/10.1051/alr/2019012
- Colsoul B. et al. (2020) Addressing critical limitations of oyster (Ostrea edulis) restoration: identification of nature-based substrates for hatchery production and recruitment in the field. Aquatic conservation, in press.
- Zu Ermgassen P. et al (2020) Forty questions of importance to policy and practice of oyster restoration in Europe. Aquatic conservation, in press.
- Anonyme (2021) Status Assessment for Ostrea edulis beds. Up-date of the 2009 OSPAR statement.
- Zu Ermgassen P. et al (in prep) European Oyster Monitoring Recommendations handbook

A l'échelle nationale, l'objectif en termes de communication et sensibilisation est de faire prendre conscience de l'état extrêmement dégradé des bancs d'huitres natives et favoriser la mise en application au niveau français des mesures européennes préconisées par l'OSPAR et l'alliance européenne NORA. Ceci passe par un travail de communication auprès de différents gestionnaires de l'environnement notamment l'Office Français de la Biodiversité et des chargés de mission Natura 2000, mais aussi au travers d'articles de vulgarisation scientifique et la réalisation d'enseignements.

Ainsi, depuis septembre 2019, les bancs d'huitres plates sont listés comme "habitats côtiers à enjeu fort ou majeur" dans le document stratégique pour la façade Nord Atlantique-Manche Ouest (Figure 50). Ce document comprend un état des lieux de la façade, une vision pour 2030, des objectifs stratégiques à atteindre et une carte des zones dans lesquels ils s'appliqueront. Il sera complété d'un plan d'action d'ici fin 2021. L'ensemble de ces documents, dont la carte des enjeux environnementaux est accessible à cette adresse :

http://www.dirm.nord-atlantique-manche-ouest.developpement-durable.gouv.fr/strategie-de-facade-maritime-nord-atlantique-a1070.html

Différents interviews pour des articles de presse ont été donnés par les porteurs du projet. Ci-joint la liste des journaux et revues dans lequel le projet FOREVER a fait l'objet d'un article.

- 2020_11_01 : Cultures Marines
- 2020_06_04 : Ouest-France
- 2019_10_23 : Sciences & Avenir
- 2019_08_31 : Cultures Marines
- 2019_07_29 : Libération
- 2019_07_01 : Produit de la mer
- 2019_06_01 : Télégramme
- 2019_03_29 : Le Moniteur
- 2018_12_01 : Baie et Rias
- 2017_11_01 : Sub Aqua

Un cours (3h) sur la conservation et la restauration écologique de l'huitre plate en France a aussi été construit et dispensé pour la première fois en janvier 2019 à la licence professionnelle "Métiers de la protection & de la gestion de l'environnement" de l'IUT de Caen, puis également au Master des Sciences de la Mer et du Littoral à l'IUEM à Brest en 2020.

Une conférence grand public "L'huitre plate : un patrimoine naturel à préserver" a aussi été donnée en janvier 2019 dans le cycle des conférences de l'Ifremer. Elle est disponible en ligne à l'adresse suivante :

https://wwz.ifremer.fr/webtv/Conferences/L-huitre-plate

Enfin, l'utilisation du réseau social Twitter a permis aussi de diffuser de l'information sur le programme FOREVER et la démarche française au sein de l'Alliance Européenne. Les informations du projet sont aussi relayées sur le site Internet de la NORA :

https://noraeurope.eu

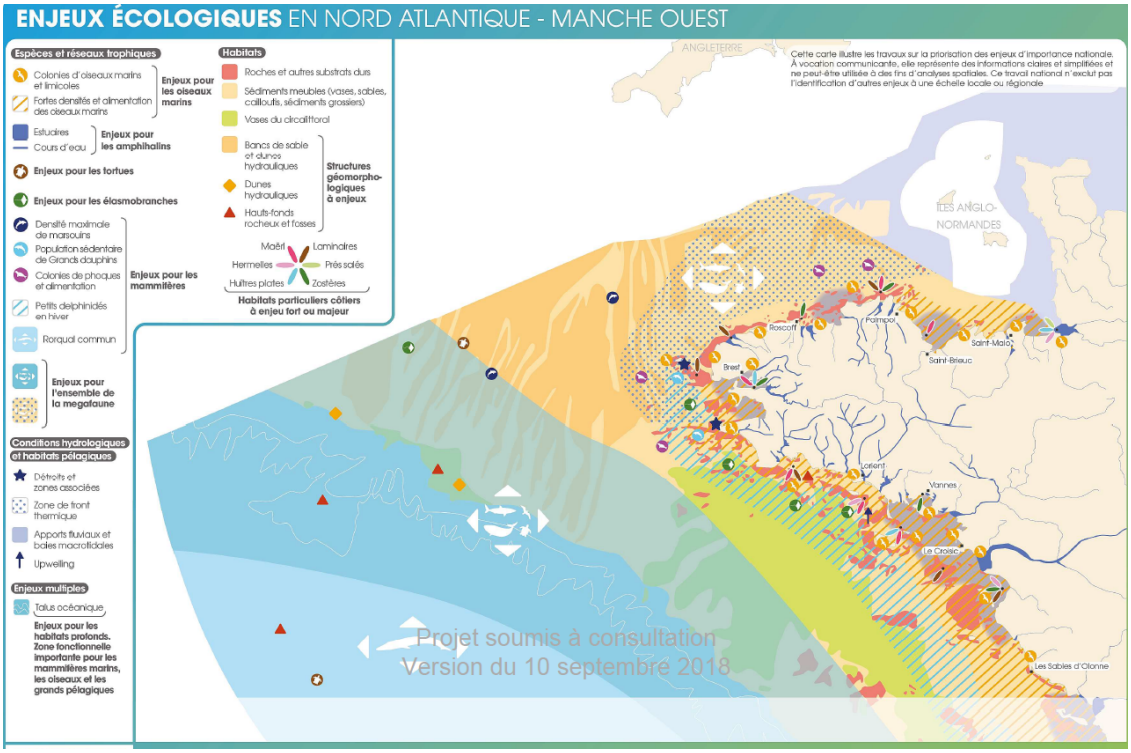


Figure 50 : Carte des enjeux écologiques de la façade Nord Atlantique / Manche Ouest: les récifs d'huitres plates, au même titre que les bancs de maërl, les massifs d'hermelles, les herbiers à zostères, les prés salés et les champs de laminaires sont des habitats particuliers côtiers à enjeu fort ou majeur. Extrait du Document Stratégique de Façade Nord Atlantique - Manche Ouest DIRM-NAMO.

A l'échelle régionale et locale, un travail de sensibilisation, de concertation et d'essaimage est aussi entrepris avec la volonté de mettre en place des relais actifs pour la protection et la restauration de l'espèce. Pour la rade de Brest, mais aussi le banc de Penthièvre, l'huitre plate fait désormais partie des préoccupations des gestionnaires Natura 2000 et apparaît dans leur DOCOB comme espèce d'intérêt. Elle apparaît aussi au titre des espèces emblématiques de la Zone Atelier Brest Iroise (ZABRI). Pour les rivières de l'Odet et de Pont l'Abbé, une première réunion regroupant le SIVALODET, un syndicat ostréicole, Natura 2000 et les gestionnaires de FOREVER a été réalisée en 2019 dans le but d'initier les actions à entreprendre pour la restauration/conservation des bancs encore présents dans ces rivières. Pour la baie de Quiberon, le projet FOREVER travaille, depuis le début, en étroite collaboration avec le syndicat ostréicole de la baie (SOBAIE) afin de poursuivre les opérations de restauration du banc du milieu et du banc de Penthièvre. Pour les bancs des Côtes d'Armor, une présentation du projet FOREVER a été donnée à l'automne 2019, à l'occasion des journées nationales du réseau Littorea (Réseau pour une pêche à pied durable, http://www.pecheapied-loisir.fr).

L'ensemble de cette démarche de concertation, de sensibilisation et de communication est résumé sur la Figure 51.

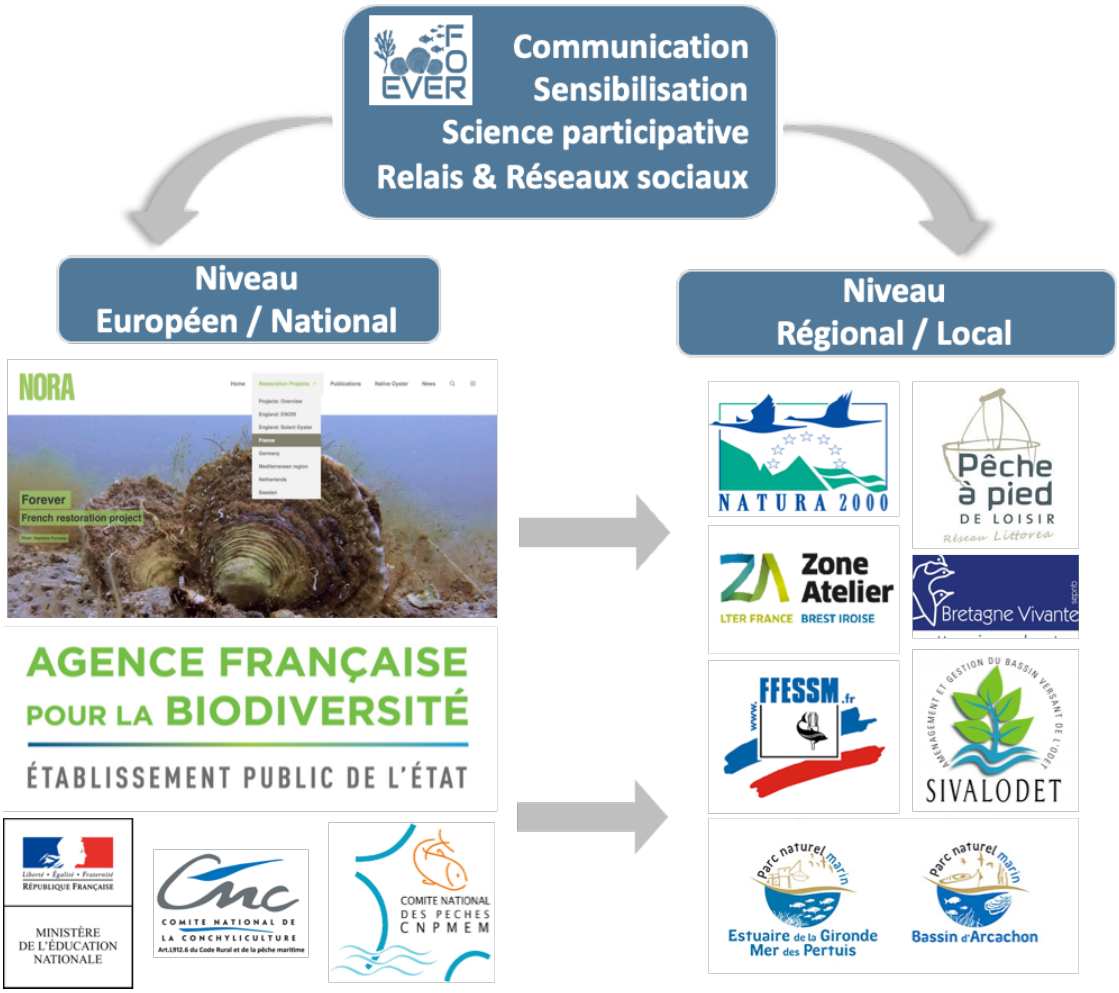


Figure 51 : Illustration de la démarche de communication dans le cadre du projet FOREVER

4.2 Restauration active par enrichissement coquillier

En 2016, dans le cadre du projet DIRAPEN (Pouvreau et *al*., 2016) portant sur la restauration des bancs de pétoncles en rade de Brest, une opération d'enrichissement coquillier a été mise en place au sud du banc du Roz en baie de Daoulas. Déposées en mai 2015, des coquilles d'huitres creuses, dont la vocation première était de servir d'abris pour le pétoncle, ont aussi servi de support de fixation pour l'huitre plate. La colonisation a démarré dans un premier temps au cours du recrutement de l'été 2015 puis s'est poursuivie avec les recrutements successifs (Figure 52). En 2017, on pouvait ainsi trouver plus de 10 huitres plates sur certaines coquilles d'huitres creuses. Les huitres plates fixées en 2015 faisaient 3-4 cm en septembre 2016, mais il y avait aussi de jeunes naissains fixés au cours de l'été 2016 (de moins de 1 cm). Le dépôt de coquilles d'huitres sur le fond est très couramment pratiqué à des fins de restauration des bancs d'huitres (Beck et al., 2011) : on parle d'« oyster cultch restoration ». Si cette opération n'a pas été reconduite dans le cadre de ce présent projet, elle mériterait une attention particulière dans les années à venir.

Figure 52 : Colonisation des huitres creuses au bout d'un an et demi après leur dépôt sur le banc du Roz. Photo de gauche : différentes organismes épibiontes (ascidies, éponges, sabelles, crépidules) dont un ormeau - photo de droite : forte abondance d'huitres plates (recrutement 2015 et jeunes naissains du recrutement 2016).

4.3 Restauration active par semis de naissains

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

Le principe de restauration est le suivant : chaque année, au cours de l'hiver, la zone à ensemencer est définie, nettoyée des prédateurs (bigorneaux perceurs, étoiles de mer) et des compétiteurs (crépidules) pour accueillir le futur semis de naissains au cours du printemps (mai). Une estimation réalisée lors du détroquage (action de décollement du naissain de son support de captage) en fonction du nombre de naissains par coupelles et du nombre total de coupelles posées en baie de Quiberon conduit à plus de 6 millions de naissains semés depuis 2015 (Figure 53) :

- 2015 (recrutement 2014) : 600 000 naissains
- 2016 (recrutement 2015) : 3 millions naissains
- 2017 (recrutement 2016) : 600 000 naissains
- 2018 (recrutement 2017) : 2 millions naissains
- 2019 (recrutement 2018) : 2 millions naissains
- 2020 (recrutement 2019) : 3 millions naissains

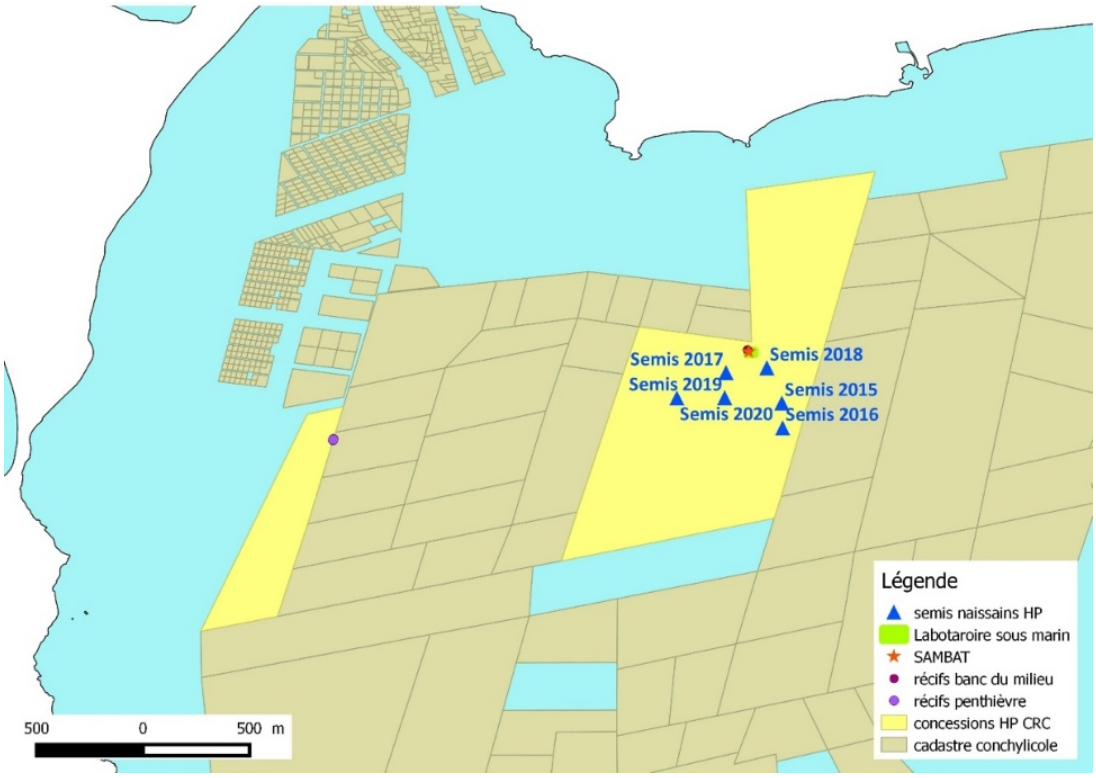


Figure 53 : Localisation des semis 2015 à 2020 sur le banc du milieu en baie de Quiberon

De 2017 à 2019, les semis ont été protégés des daurades royales par un répulsif acoustique mis au point et testé dans le cadre du projet PREDADOR 2 (projet porté par le CRC de Bretagne Sud, financements FEAMP). Les semis 2018 et 2019 ont fait l'objet d'un suivi régulier de la mortalité (cf. actions précédentes) et ont montré l'importance de la mortalité occasionnée par les bigorneaux perceurs dans les premiers mois qui suivent l'installation du semis (60 % de mortalité) puis celle provoquée en fin d'été par les dorades royales (malgré le répulsif acoustique). La planche de photos ci-dessous (Figure 54) illustre l'apparence de ces semis sur le fond. Une visite régulière sur la zone dans les prochaines années permettrait d'évaluer l'efficacité de cette technique sur le long terme.

Figure 54 : Semis de naissains sur le banc du milieu en baie de Quiberon : semis au démarrage (naissain âgé de 6 mois, photo de gauche), semis à 18 mois (huitres âgées de 2 ans, photo de centre) et illustration de la prédation des semis par l'étoile de mer.

4.4 Restauration active par implantation de récifs artificiels adaptés

Le projet PERLE (Hussenot et al., 2014) a réalisé une étude de colonisation de différents matériaux (cailloux, huitres creuses et plates vivantes et coquilles) par l'huitre plate, Colsoul et al. (2020) a complété et confirmé plus récemment cette étude. Pour rappel, les résultats du projet PERLE sont présentés sur la Figure 55. Il ressort de cette étude que les naissains sont surtout présents sur les surfaces ombragées et que les cailloux et coquilles sont plus efficaces que les huitres vivantes.

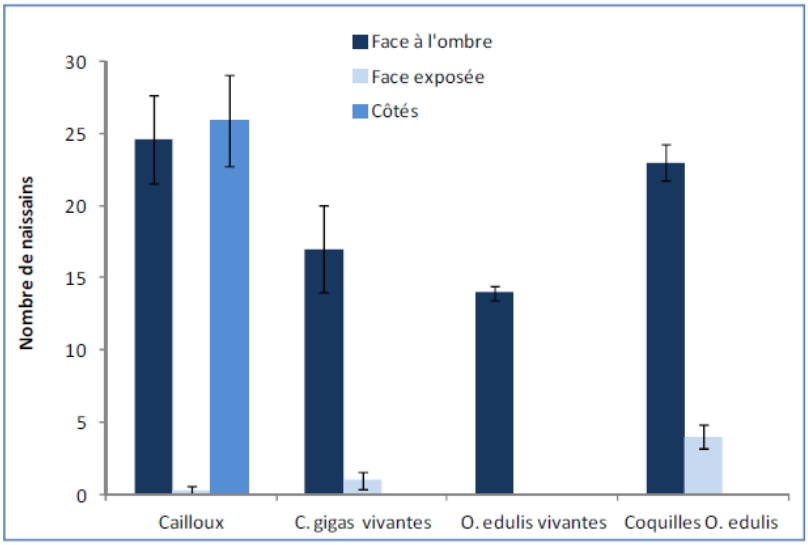


Figure 55 : Nombre de naissains par support (pour 100 cm², extrait de Hussenot et al., 2014).

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

Ce développement a consisté dans un premier temps à tester différentes formulations de bétons coquilliers, afin de définir la meilleure formulation en termes de recrutement et de durabilité. Dans un second temps, cette formulation optimisée a ensuite été utilisée comme matériau dans la construction de récifs artificiels. En parallèle, une concertation menée par l'ESITC a été engagée avec les professionnels ostréicoles pour définir un premier "design" du récif.

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

4.4.1 Formulations des bétons pour la construction des récifs

Afin de sélectionner la formulation de béton la mieux adaptée pour la réalisation des modules, plusieurs essais de caractérisation ont été effectués sur les différents constituants du béton ainsi que sur les diverses formulations réalisées (granulométrie, absorption, calcination...).

Ce sont principalement des granulats calcaires et des coquilles qui ont été utilisés (Figure 56), mais quelques essais ont également été réalisés avec des matériaux siliceux. Metzler *et al.* (2016) ont en effet montré un taux de silice (6%) très élevé dans l'adhésif de l'huitre *Crassostrea virginica* par comparaison à la composition de sa propre coquille.

Les paramètres qui ont été testés/modifiés sont :

- Le pourcentage de coquilles d'huitres (CH = 0%, 20%, 35% et 50%)
- La taille des morceaux de coquilles d'huitres (p, m, g)
- L'effet d'une fraction de Silice (15%)
- Le rôle d'un plastifiant pour béton (1,5%)
- L'état de surface (par saupoudrage de coquilles, désactivation du béton, ou aérogommage)

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

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

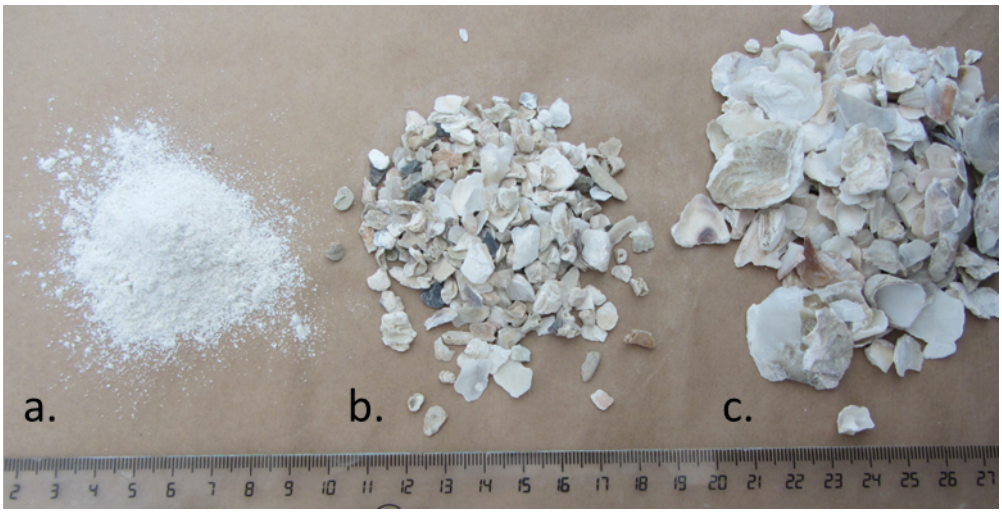


Figure 56 : Taille des morceaux de coquille d'huitres utilisés dans le béton : a. poudre, b. moyenne, c. grande.

Pour la réalisation du béton de référence (i.e. sans coquille d'huitres), il a été décidé de partir d'une formulation standard avec une quantité de ciment dosée à 350 kg/m^3 et un rapport Eau/Ciment de 0,5.
Il a été démontré que les états de surface peuvent jouer un rôle important sur le recrutement des larves (Coombes *et al.,* 2015 ; Hanlon *et al.*, 2018). Il a donc été décidé de tester, de façon préliminaire, différents états de surface afin de voir si ceux-ci influenceraient de façon positive le recrutement. Pour cela, une réflexion a été menée sur différents moyens de modifier l'état de surface. Trois méthodes ont été retenues : le saupoudrage, la désactivation du béton et l'aérogommage.

Le Tableau 7 regroupe l'ensemble des formulations étudiées pour le recrutement des larves d'huitres. Il regroupe un total de 16 formulations classées selon différentes catégories.

Tableau 7 : Synthèse des formulations testées.

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

Un grand nombre de formulations possède des compositions en masse identiques, dans ce cas, seuls leurs états de surface diffèrent, il s'agit des 6 formulations grisées. Enfin, il est à noter que les trois formulations dites « 50g » (formulations orangées dans le tableau) ont été

réalisées avec un taux de CHg de 59 %, une partie des granulats ayant été omise lors de la fabrication. Cette variation de volume a entrainé une augmentation de la quantité de pâte cimentaire ainsi que du taux de coquilles.

4.4.2 Tests préliminaires de recrutement

Pour tester les formulations présentées dans le tableau précédent vis-à-vis du recrutement de l'huitre plate, des dalles de 10 cm de côté (Figure 57) ont été confectionnées et positionnées en rade de Brest et baie de Quiberon. Quatre dalles par formulation ont été confectionnées afin d'obtenir 2 réplicas par site lors du test de recrutement. Chaque dalle présente une surface de 81 cm².

Figure 57 : Photos de dalles de recrutement (à gauche 0CH à droite 50CHg).

L'intégralité des dalles a été répartie dans deux cages pour tester la répétabilité de l'essai et fixée selon des damiers aléatoires sur les grilles (Figure 58).

Figure 58 : Le laboratoire de test sous-marin du Roz : illustration des structures benthiques permettant d'évaluer le recrutement sur différents types de matériaux, distribués en damier aléatoire.

La durée d'immersion a été de 15 jours à partir de l'émission du pic larvaire en juillet 2018. A la suite de cette immersion, un comptage des jeunes larves a été réalisé sous loupe binoculaire.

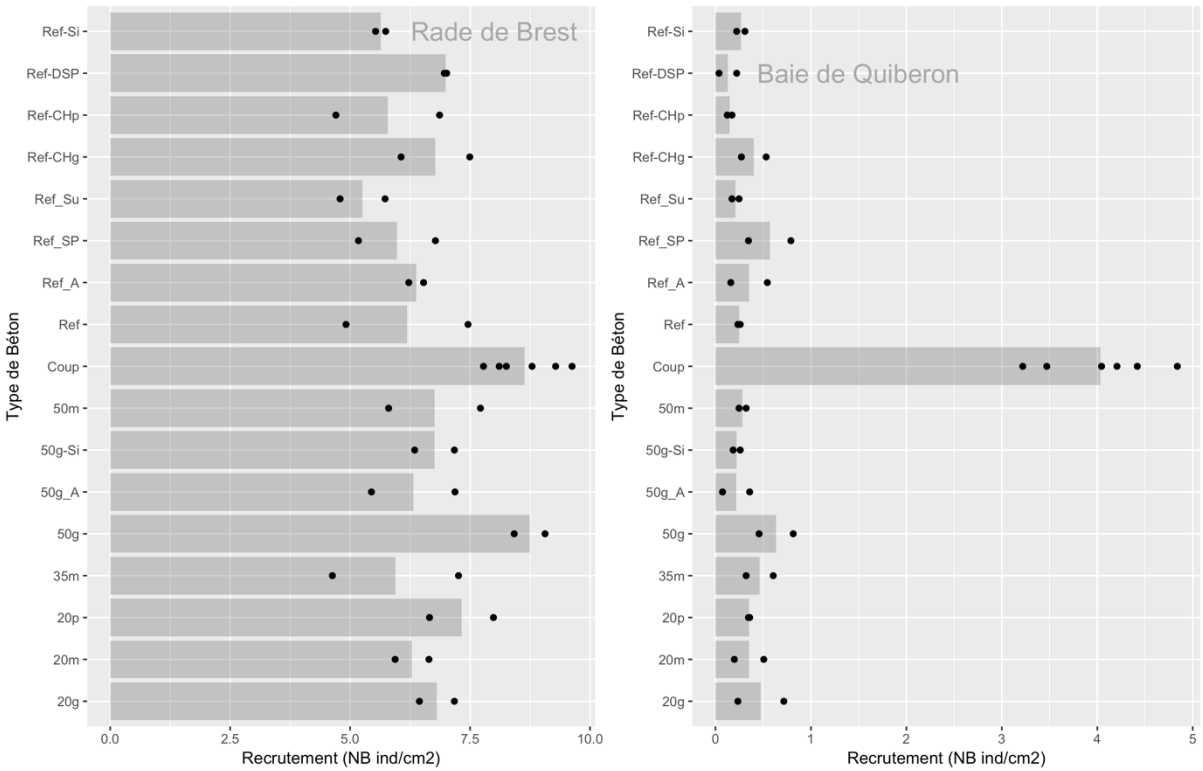


Figure 59 : Résultat du recrutement après 15 jours d'immersion pour chaque formulation sur les deux sites.

Le recrutement a été plus abondant en rade de Brest qu'en baie de Quiberon, comme illustré sur la Figure 59. En effet, on compte entre 400 et 600 larves par dalle en rade de Brest contre 10 à 70 en baie de Quiberon. Cependant, malgré ces écarts absolus, les résultats par site en termes de classement des formulations convergent. Une variance importante est à noter sur la majorité des réplicas demandant donc de relativiser les conclusions entre formulations. Plusieurs informations peuvent cependant être tirées de ces résultats.

- Effet de la désactivation : Il n'est pas noté d'effet significatif de la désactivation des bétons. Sur les deux sites d'étude, les valeurs de Ref, Ref-DSP et Ref-A sont proches. En revanche l'aérogommage (diminution de la rugosité) a eu un effet négatif sur le recrutement si l'on compare les résultats des échantillons 50g-A (50 % de coquille-Aérogommé) et 50g.
- Effet du super-plastifiant : L'emploi du super-plastifiant ne semble pas influer de façon négative le taux de recrutement des larves. En rade de Brest, le SP n'a pas modifié les résultats de recrutement et en baie de Quiberon les échantillons avec SP ont des résultats plutôt favorables, mais pour un recrutement plus faible.
- Effet du saupoudrage : Les échantillons Ref-CHp et Ref-CHg correspondent au béton de référence sur lequel ont été saupoudré des coquilles. On remarque que les résultats de recrutement de ces 2 échantillons sont proches de celui de la référence. Cependant, la poudre semble avoir eu un effet négatif tandis que les grosses coquilles semblent présenter à l'inverse un effet légèrement positif. Il serait intéressant d'observer si la fixation des larves se situe davantage sur les coquilles ou sur la partie béton.

Sur la Figure 60 on analyse plus précisément l'effet du taux de coquilles, de leur taille et de la présence de silice.

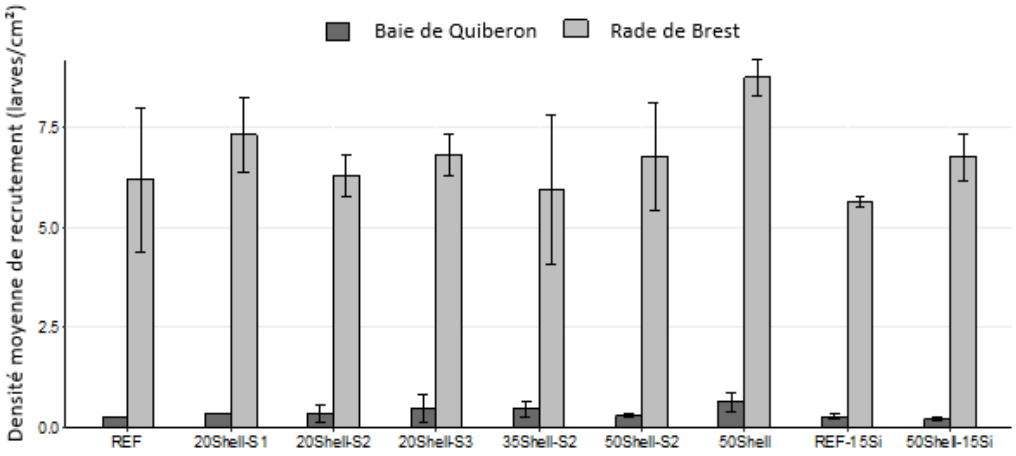


Figure 60 : Recrutement après 15 jours d'immersion sur chacun des sites. Légende : 20Shell, 35Shell et 50Shell = taux de coquilles dans la formulation, S1, S2 et S3 = Taille des morceaux coquilles (poudre, moyenne, grosse)

- Effet de la silice : Sur les deux lieux d'essai, les échantillons REF-15Si (15 % de granulats substitués) et REF ont eu un recrutement similaire, on ne peut donc pas constater d'influence significative de la présence de granulats siliceux.
- Effet de la granulométrie des coquilles : Des coquilles d'huitres en poudre (S1), de taille moyenne (S2) et de grande taille (S3) ont été testées. On ne peut conclure à un effet de la granulométrie au regard des recrutements des échantillons.
- Effet de la proportion de coquilles : Des proportions de 20, 35 et 50 % de coquilles ont été étudiées. On n'observe pas de relation significative entre le pourcentage de coquilles et recrutement, mais le béton avec un taux à 50% de coquille présente les meilleures valeurs.

Globalement, on retient que les différences entre formulation sont peu significatives, mais une formulation enregistre les plus fortes valeurs de recrutement sur les deux sites : il s'agit de la formulation présentant 50% de grosses coquilles. Cependant, il s'agit de la formulation pour laquelle un oubli de granulat avait entrainé une variation significative des proportions de ciment dans le béton, soit 392 kg/m^3 de ciment contre 350kg/m^3 pour les autres formulations. Le taux de coquilles relatif a également été augmenté passant de 50 à 59 %. L'apport de coquilles entre 20 et 50 % n'ayant pas démontré d'augmentation significative, l'hypothèse retenue est que le taux de ciment dans le béton doit vraisemblablement jouer un rôle sur le recrutement. Un taux de ciment supérieur doit augmenter l'alcalinité à la surface du béton. Ces résultats confirmeraient les travaux d'Anderson (1995).

Concernant l'effet de rugosité de surface, les premiers essais réalisés lors de cette expérience en 2018 apportent de premiers éléments. Lors des comptages, il a été observé une certaine hétérogénéité de recrutement au sein même des échantillons entre les zones lisses et rugueuses. En effet, comme présenté à la Figure 61, le recrutement semble plus important dans les zones rugueuses que dans les zones lisses (encadré rouge). Cela confirme les études de Coombes *et al*. (2015) et Hanlon *et al*. (2018).

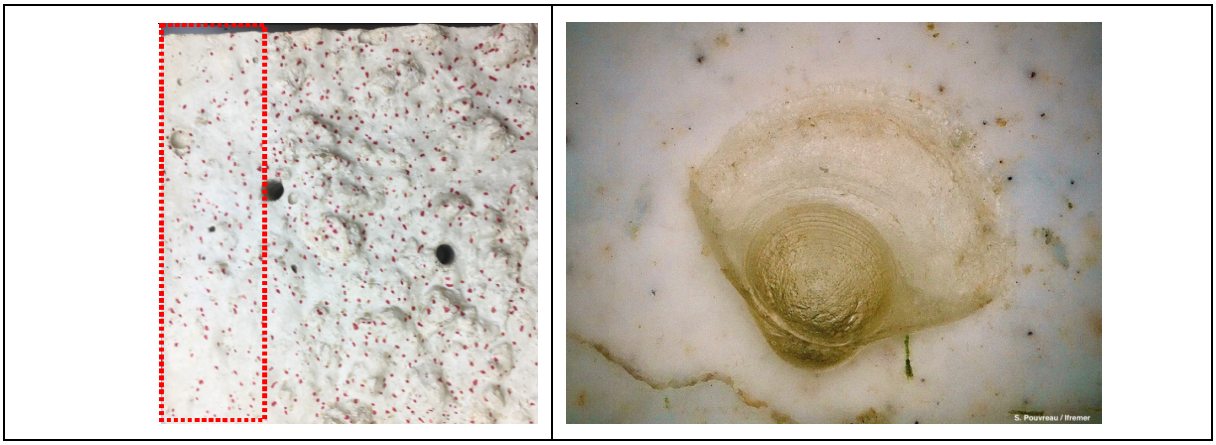


Figure 61 : Vue détaillée de la dalle 20Shell et de l'hétérogénéité du recrutement en fonction de la rugosité : à gauche, chaque point rouge indique la présence d'une larve, à droite vue à fort grossissement d'une larve d'huitre plate (taille = 700 µm).

Compte tenu de ces premiers résultats, il a été décidé de travailler sur la formulation composée de 50% de grosses coquilles. Cette formulation doit être retravaillée afin de réaliser des optimisations mécaniques et d'ouvrabilité dans le but de faciliter la réalisation et le déploiement des modules en 2019. En outre, au vu des résultats concernant l'effet localisé de la rugosité de surface des échantillons, une seconde étude plus détaillée a également été menée afin d'en comprendre l'influence et d'en tirer parti pour optimiser les futurs récifs.

4.4.3 Design tridimensionnel du module récifal

Le design des récifs (Figure 62) a été pensé en prenant en compte les aspects techniques, mécaniques, biologiques et également de comportement en immersion (houle, marnage…). À la suite de consultations auprès de professionnels conchylicoles et des biologistes, un design général tronconique a été retenu. Pour des raisons techniques propres au moulage, le module est composé d'une base cylindrique concave (de manière à créer un effet ventouse évitant le renversement) et de 3 anneaux s'imbriquant dans le module, qui rappellent les coupelles, supports de captage utilisés par les conchyliculteurs. La fabrication des modules a débuté en mars 2019 afin d'être prête pour l'immersion début juin 2019.

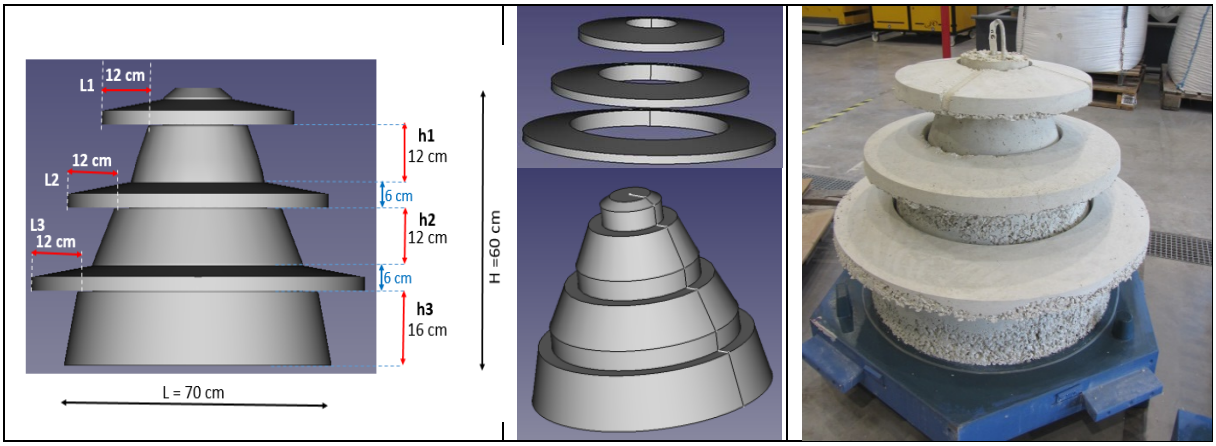


Figure 62: Design tridimensionnel des récifs artificiels du projet FOREVER

Il a été décidé de réaliser deux formulations différentes en partant de la formulation sélectionnée précédemment (50% grosses coquilles) : une pour le corps du récif qui doit être massif et résistant et une pour les ailettes qui elles servent au captage des larves d'huitres.

Afin de valider le choix des formulations des essais de résistances mécaniques ont été entrepris (Figure 63). Les résultats montrent une diminution de la résistance à la compression du matériau avec l'augmentation du taux de coquilles (plus de 60% de diminution à 50% de substitution). On peut voir également les variations des valeurs de résistances en fonction de la taille des coquilles. La taille permettant d'avoir la plus haute résistance mécanique est celle des grosses coquilles.

Donc pour répondre aux enjeux des récifs, à savoir résistance, stabilité d'un côté et favorisation de la colonisation de l'autre, deux formulations différentes contenant la même taille de coquilles (grosses) mais avec deux taux différents sont utilisées :

- La formulation pour les ailettes possède un taux de 40% de coquilles pour favoriser au mieux le recrutement.
- La formulation pour la base cylindro-conique possède un taux de 20% afin de constituer un matériau le plus résistant et le plus lourd possible pour la stabilité.

Au total 9 récifs, avec chacun trois ailettes, ont été confectionnés à l'ESITC.

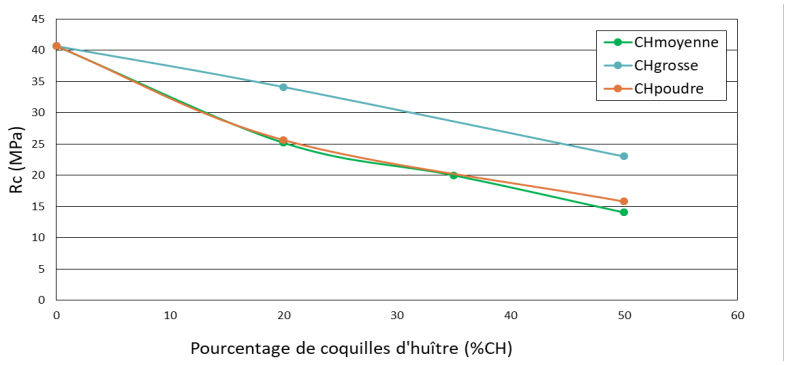


Figure 63 : Évolution de la résistance mécanique du béton en fonction de la quantité et de la nature des coquilles d'huitres utilisées dans sa confection.

4.4.4 Immersion et suivi des récifs

Les neuf récifs ont été immergés (en juin 2019) par lot de trois dans un souci de reproductibilité des résultats, dans trois zones d'essais différentes : 3 dans l'anse du Roz en rade de Brest, et 6 dans la baie de Quiberon, dont 3 sur le banc du milieu et 3 sur le banc de Penthièvre (Figure 64).

Une première évaluation du recrutement a été réalisée en septembre 2019 à titre indicatif. Cette première évaluation qualitative a permis de s'assurer que le recrutement d'huitres plates avait bien eu lieu sur chaque récif dans chaque secteur.

Ensuite, une évaluation régulière (tous les 6 mois à compter de 2020) a permis d'évaluer le développement des jeunes naissains, l'impact des prédations, la colonisation du récif par d'autres espèces mais aussi la durabilité du récif sur le long terme (Figure 65 et Figure 66). Cette évaluation sera poursuivie, si possible, au-delà du projet.

Figure 64 : Phase d'immersion des récifs FOREVER en Rade de Brest et Baie de Quiberon et vue des récifs posés sur le fond (juin 2019)

Juin 2019	Octobre 2019	Septembre 2020	Janvier 2021

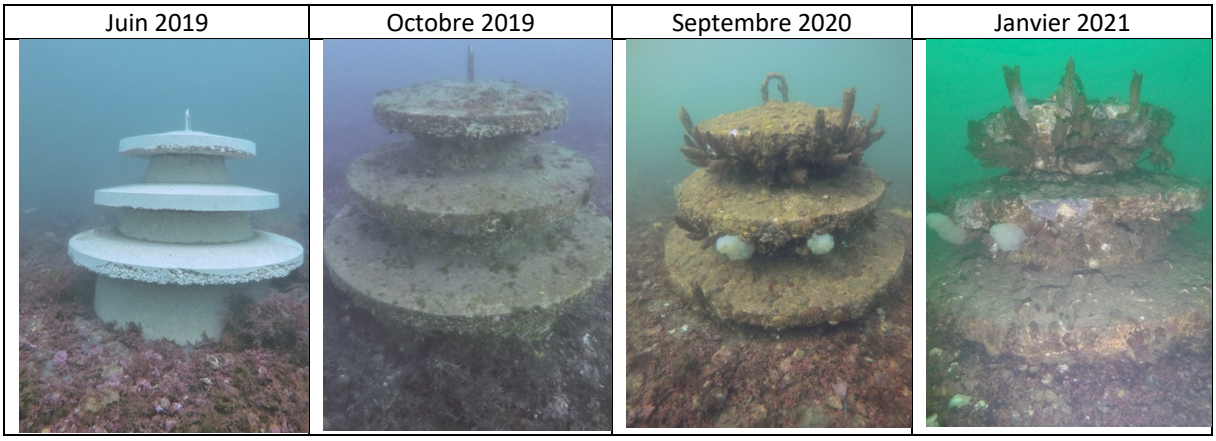


Figure 65 : Illustration de l'évolution de la colonisation sur l'un des récifs (Rade de Brest).

Figure 66 : Illustration de la disparité de colonisation entre les secteurs, du problème de la sédimentation et l'arrivée des différents prédateurs les récifs : bigorneaux perceurs, crustacés, étoiles de mer.

En septembre 2020, des opérations spécifiques de plongée ont permis de comparer, à un an, la colonisation des récifs sur les trois sites d'immersion. Les figures ci-contre montrent des vues comparatives de dessus et de profil. Même si il existe des disparités entre les triplicats, on constate que la colonisation en huitres plates est forte à Penthièvre en baie de Quiberon et sur le Roz en Rade de Brest et très faible sur le banc du Milieu en baie de Quiberon. Les huitres observées sont âgées alors d'un peu plus d'un an et mesure approximativement une taille de 5 cm. Les récifs font aussi l'objet d'une colonisation par de nombreux invertébrés benthiques, notamment des éponges et des ascidies.

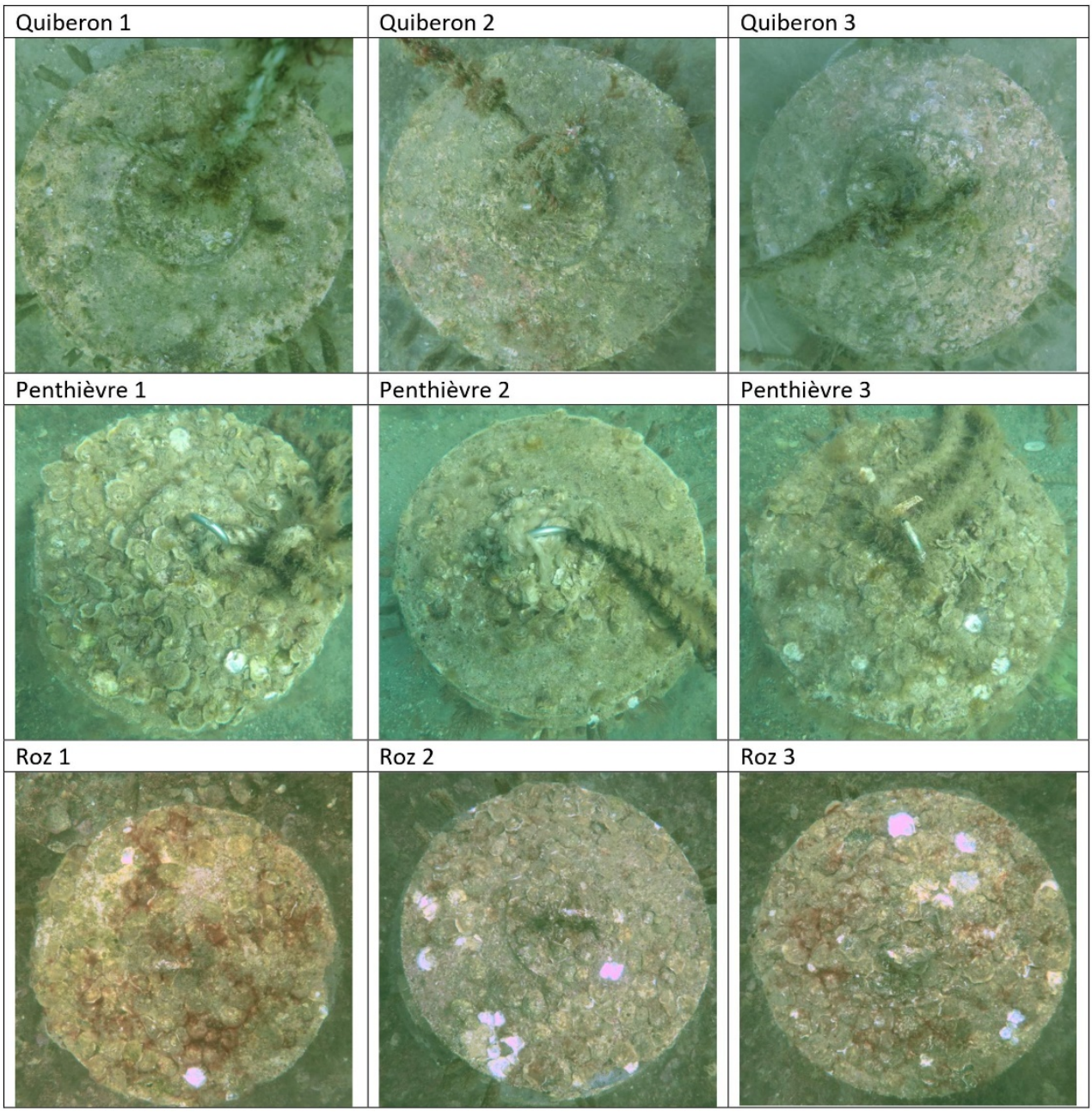


Figure 67 : Comparaison de la colonisation des récifs sur les trois sites (vue du dessus).

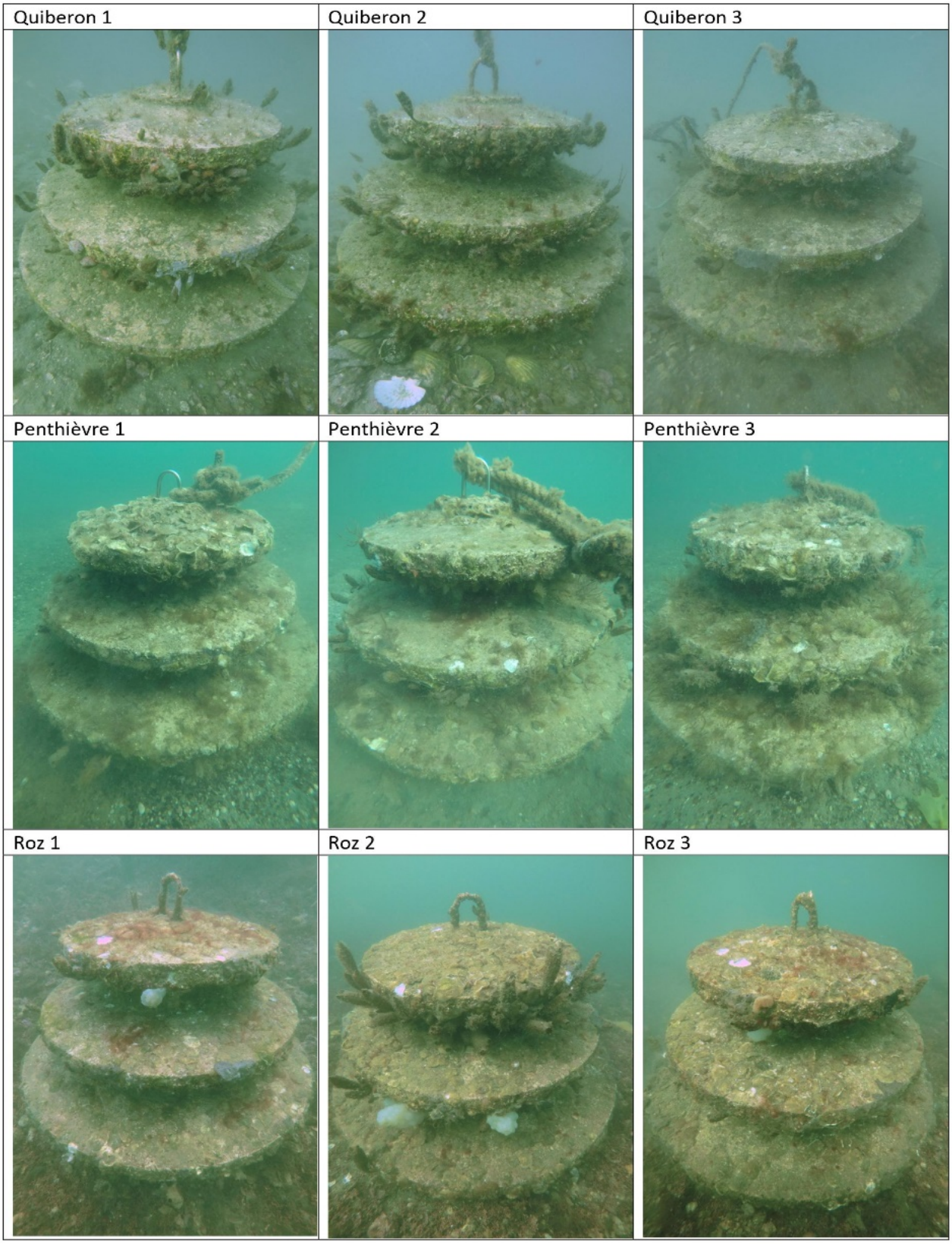


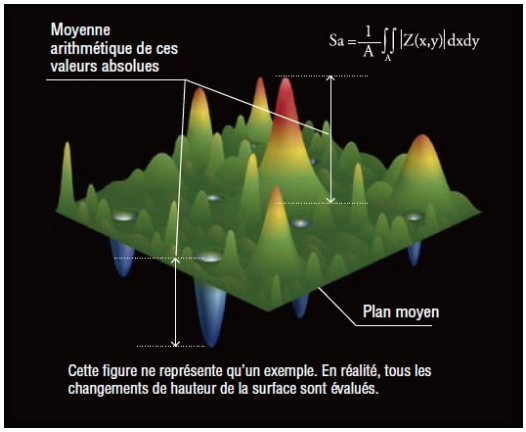
Figure 68 : Comparaison de la colonisation des récifs sur les trois sites (vue de côté).

4.4.5 Influence de la rugosité de surface

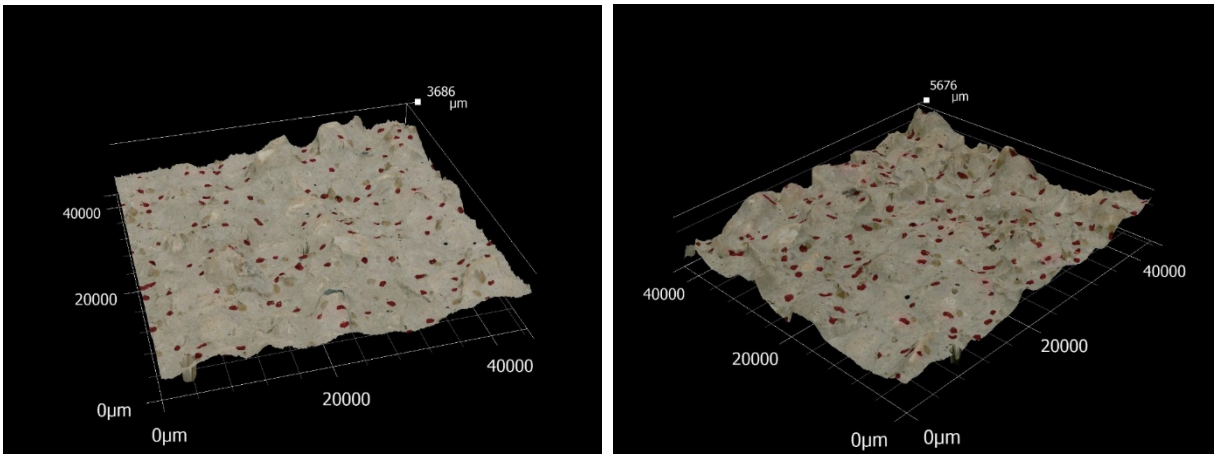
Cette partie présente une synthèse du travail présenté par Potet et al. (2021).

4.4.5.1 Étude préliminaire 2018

Comme il a été montré précédemment, on constate un effet de la rugosité sur le recrutement des larves d'huitres. Afin de mieux comprendre ce phénomène, une analyse plus poussée des échantillons ayant servis à la sélection de la formulation de référence a été effectuée. Pour caractériser la rugosité de chaque surface échantillonnée, on a utilisé le paramètre Sa, qui donne la moyenne arithmétique, en valeur absolue, de la différence de hauteur de chaque point par rapport au plan moyen de la surface. La méthode de calcul est présenté sur la figure ci-contre, avec Sa : rugosité de la surface totale analysée, x, y : longueur et largeur de la surface étudiée, A : aire de la surface ayant pour dimensions x, y et Z : hauteur moyenne de la surface de dimensions x, y. L'analyse de la rugosité s'est effectuée en utilisant un Microscope 3D / Keyence VHX 6000.



Si l'on regarde la Figure 69, on peut voir deux faciès de rugosité présent sur le même échantillon. On peut constater que la zone plus rugueuse (à droite) présente une rugosité de 593 µm pour une densité de captage de 6.25 larves/cm² ce qui est plus grand que pour la zone ayant une rugosité de 364 µm avec une densité de colonisation de 4.85 larves/cm² (à gauche).



Zone peu rugueuse Sa=364µm
Densité d'huitres = 4,85/cm²

Zone plus rugueuse Sa=593µm
Densité d'huitres = 6,25/cm²

Figure 69 : Comparaison par analyse microscopique de la colonisation en fonction de la rugosité de surface.

Au vu de ces premiers résultats, la majorité des échantillons qui ont été confectionnés pour la phase d'optimisation de la formulation des récifs ont été analysé par microscope. On constate une corrélation entre le recrutement et la valeur de rugosité de surface (Figure 70).

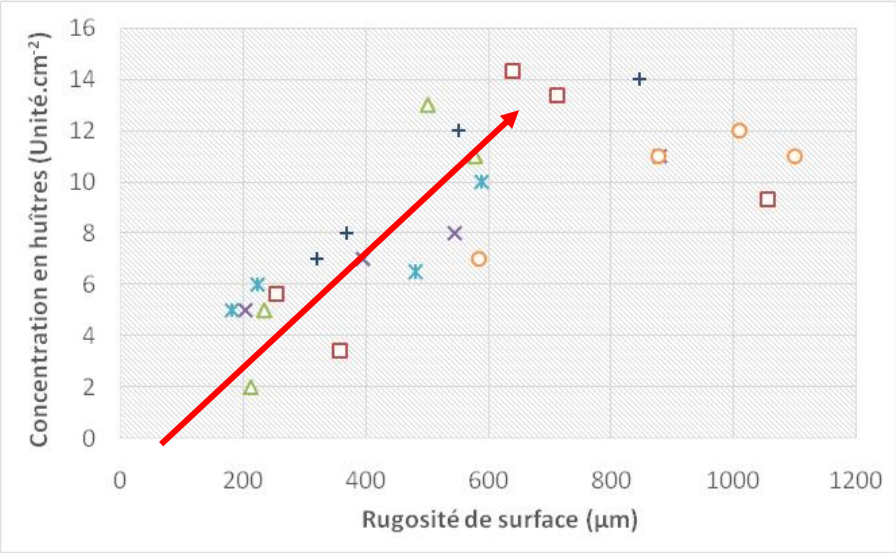


Figure 70 : Évolution de la densité en recrues en fonction de la rugosité de surface des échantillons

Ces résultats préliminaires nous ont confortés dans l'idée que la rugosité pouvait fortement impacter le recrutement des larves d'huitres. Il a été donc décidé d'entreprendre une étude plus complète sur l'influence de la rugosité de surface en 2019.

4.4.5.2 Étude approfondie en 2019

Pour réaliser cette étude, une dizaine de matrices différentes (RECKLI®) ont été utilisées afin de réaliser des échantillons allant d'une surface sans rugosité apparente (surface lisse) à une surface à très forte rugosité et présentant des macro-reliefs (Figure 71). Pour réaliser les échantillons, il a été décidé de faire un mortier et non pas un béton. Le mortier ayant un squelette granulaire plus fin, il est plus facile de reproduire correctement la rugosité voulue des matrices. Le matériau est composé du même ciment et sable calcaire que le béton des récifs, mais les coquilles d'huitres, elles ont été broyées et tamisées à 1 mm. Le tableau ci-après reprend la composition des mortiers de l'étude.

Tableau 8 : Composition du mortier pour l'étude de rugosité.

Constituants	Kg pour 1M^3
Ciment	586,96
Sable calcaire	1056,52
Coquilles huitres broyées tamisées	761,74
Eau	481,30
Rapport E/C	0,82

Figure 71 : Gamme des différents échantillons (10 textures différentes obtenues an utilisant 10 matrices différentes) servant à l'étude de la rugosité de surface.

Ces dix rugosités ont été testées in situ sur le site du Roz en Rade de Brest. Les échantillons ont été immergés en juillet au pic de la saison de reproduction et laissés en place deux semaines. Les échantillons ont été disposés au sein de trois structures, sur lesquelles ils ont été répartis aléatoirement en damier. Chacune des 3 grilles aléatoires contient donc un total de 30 échantillons avec à chaque fois 3 échantillons d'une même rugosité. Ce plan permet de tester de façon robuste la reproductibilité des résultats. L'expérimentation et la répartition des échantillons sont présentées sur la Figure 72.

Au bout de deux semaines d'immersion, les échantillons colonisés ont été récupérés en plongée et ont été analysés (identification et comptage) en laboratoire en utilisant un microscope numérique 3D / Keyence VHX 6000.

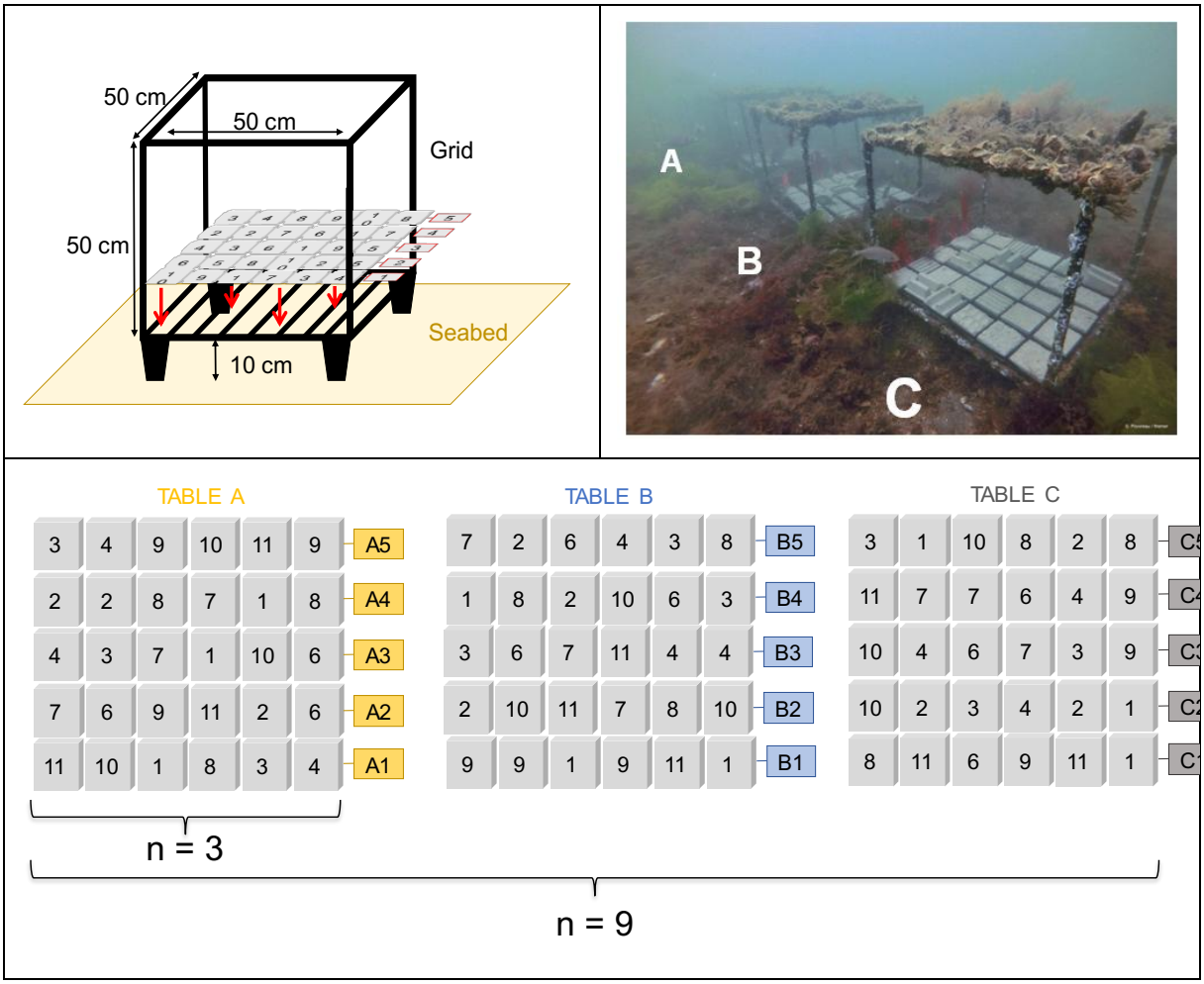


Figure 72 : Schéma, photo des structures permettant de tester les échantillons et répartition aléatoire des échantillons au sein de chaque grille de test.

Les figures ci-contre présentent les résultats de cette expérimentation. Les boîtes à moustaches représentent la densité de recrutement pour chaque texture (n = 10). La moyenne pour chaque substrat est représentée par une étoile noire. Les valeurs aberrantes sont indiquées par des cercles. Les substrats qui ne partagent pas une lettre commune ont un recrutement significativement différent ($p < 0,05$; PERMANOVA suivi d'un test t de Student par paires pour des comparaisons multiples).

On constate que le taux de recrutement varie beaucoup en fonction de la rugosité de surface. Les meilleurs recrutements sont obtenus pour les textures n°5 et n°3 avec une moyenne de 2.1 larves/cm² et le plus faible pour la texture n°2 avec une valeur moyenne de 0.45 larve/cm². Il y a un facteur 5 entre les recrutements les plus extrêmes ce qui démontre un véritable choix des larves car les dalles ont été réparties de façon aléatoire sur les grilles.
Quelques textures (n°9, 7, 1 et 6) montrent une plus grande variation dans les valeurs de recrutement et ce résultat est à relier avec leur nature moins homogène en termes de macro-relief, notamment en comparaison avec les textures n° 5, 3, 10, 4, 8 et 2.

On peut regrouper les textures avec les reliefs les plus marqués (n° 9, 7 et 10) car elles possèdent les mêmes taux de recrutement, respectivement 2, 1.8 et 1.5 larves/cm².
On peut regrouper également les textures les plus plates (n° 1, 6 et 2) qui possèdent les taux de recrutement les plus faibles, respectivement 1.2, 0.7 et 0.45 larves/cm².

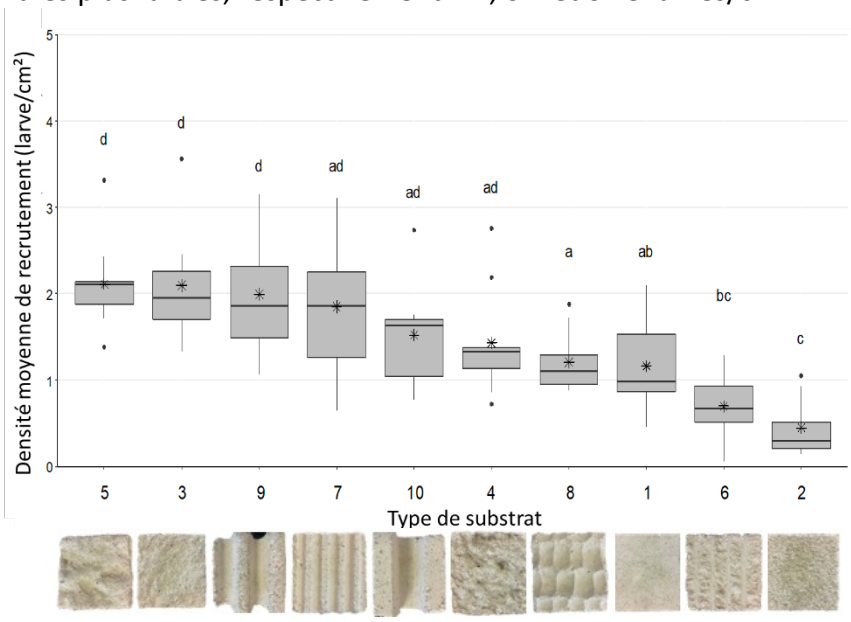


Figure 73 : Boîte à moustaches représentant la densité de recrutement pour chaque texture.

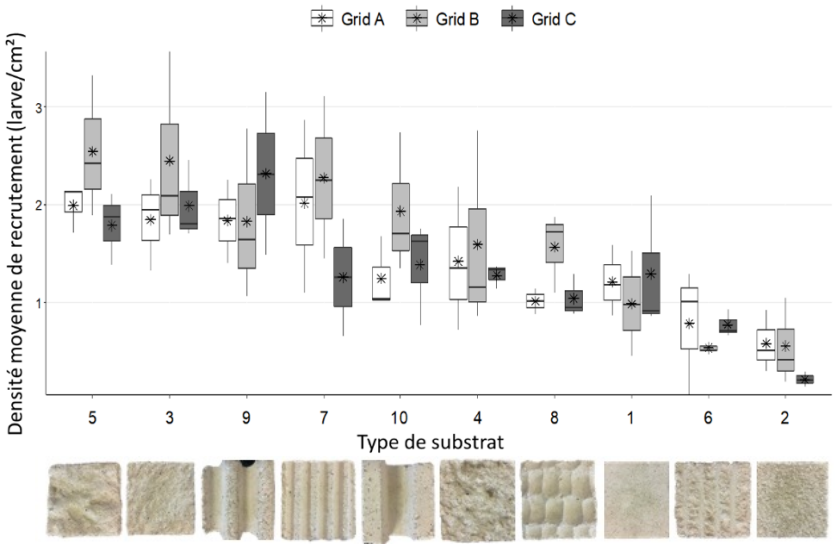


Figure 74 : Boîte à moustaches représentant la densité de recrutement pour chaque texture sur chaque grille (A en blanc, B en gris clair ou C en gris foncé). La valeur moyenne de chaque substrat est indiquée par une étoile noire.

La Figure 74 montre les résultats obtenus par grille. Il n'y a pas de différence significative dans les taux de recrutement d'une grille à l'autre, même si la grille B montre des valeurs légèrement supérieures mais cela n'est pas significatif.

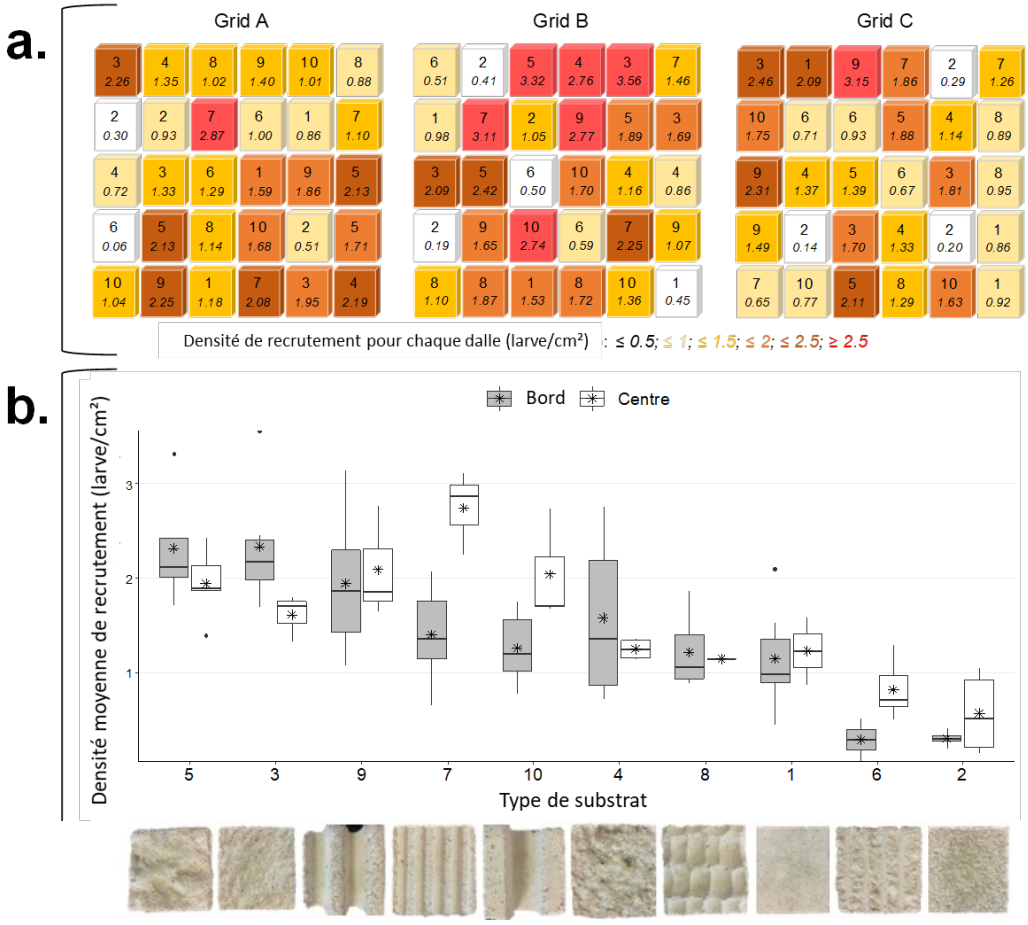


Figure 75 : a) Distribution aléatoire des pavés sur les grilles expérimentales. Le nombre du haut est le numéro de référence de la texture (de 1 à 10) et le nombre du bas indique la densité de recrutement. b) Boîtes à moustaches représentant, pour chaque texture, le recrutement moyen pour les dalles qui étaient positionnés en bordure (le périmètre) ou au centre des grilles.

En complément, la Figure 75a montre, de façon plus détaillée, la forte variabilité inter-dalle que l'on a observé au cours de l'expérience : deux dalles voisines peuvent avoir une très forte différence de densité de recrutement, en fonction de la texture présente. Les très faibles valeurs enregistrées sur les dalles de texture 2, 6 ou 1 (en blanc et jaune clair) apparaissent très clairement et contrastent avec les valeurs enregistrées sur les dalles de texture 3, 5 ou 9 (en marron ou rouge).

En considérant la position des dalles sur les grilles (Figure 75b), aucune différence n'a été observée entre les dalles positionnées sur le périmètre et celles positionnées au centre des grilles. Si les facteurs de position de texture et de dalles étaient intégrés simultanément, l'essai PERMANOVA n'a indiqué aucune influence de la position mais un effet significatif de la texture et de l'interaction des deux facteurs. En regardant ces combinaisons en détail, il n'y avait qu'une interaction significative entre la position et la texture n°7, avec une densité de recrutement plus élevée lorsque cette texture était positionnée au centre de la grille. Cette interaction n'apparaît pas avec les autres textures.

4.4.6 Influence du macro relief

Les résultats ont également révélé une variabilité intra-texture, avec des valeurs de recrutement à la fois élevées et faibles pour certaines textures, ce qui explique la variance plus élevée observée pour certaines d'entre elles, en particulier pour les dalles à texture très "ondulée" (n ° 7, 9 et 10). Pour ces textures, une analyse spécifique a été menée sur la répartition des larves entre trois types de zones prédéfinies: dessus, fosse et flanc. La Figure 76 montre cette répartition: il y a un effet significatif du type de zone sur la densité de recrutement, avec une forte préférence larvaire pour l'installation sur les flancs (3,6 larves / cm²) et dans les fosses en fond de vallée (1,7 larve / cm²), alors que le peuplement sur les surfaces plates exposées sur les sommets est très faible (0,3 larve / cm²). Ces résultats démontrent à nouveau l'effet de la texture à petite échelle.

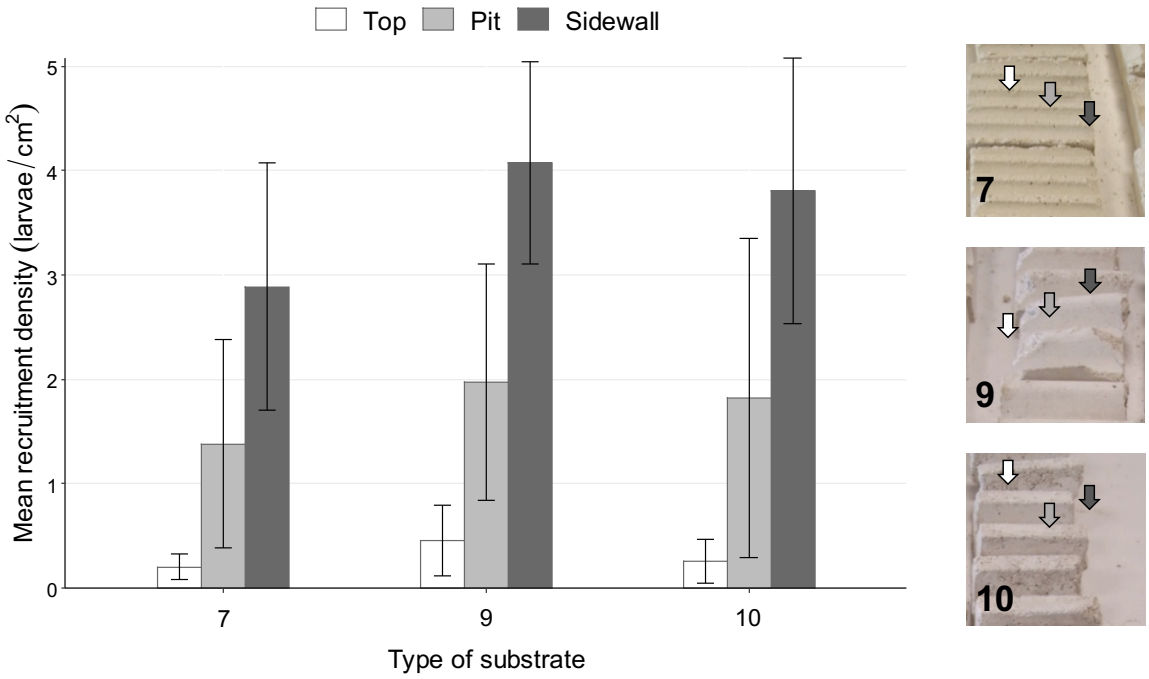


Figure 76 : Représentation de la densité de recrutement sur chaque type de zone défini (haut, fosse ou flanc) pour les dalles à textures très ondulées (n°7, 9 et 10).

Il s'avère donc que la texture du substrat (rugosité, micro et macro-relief) peut avoir un effet important sur la colonisation larvaire. Il ressort de notre étude que le meilleur support pour la fixation des larves d'huitre est obtenu en utilisant la matrice FICHTELBERG (RECKLI®). Cette matrice permet en fait de créer une rugosité qui ressemble à celle d'une roche calcaire naturelle. Les creux et les bosses créés par cette texture sont à des tailles compatibles avec l'éthologie de fixation des larves d'huitres plates. On rappelle que l'espèce mesure autour de 300 µm à la fixation et recherche des endroits lui permettant de s'abriter, de se camoufler et d'éviter la prédation par la microfaune présente. La microtopographie est donc réellement un facteur important à prendre en compte pour la confection des récifs pour cette espèce.

4.4.7 Influence de la couleur

Enfin, une pré-étude sur l'influence de la coloration du support de fixation pour les larves d'huitres a également été menée en 2019. Le matériau utilisé est le même mortier que celui de l'étude de la rugosité auquel on a ajouté 0,5% de poids du ciment en colorant (Figure 77). Les premiers résultats montre une possible influence de la coloration sur le choix du support. La fixation semble plus importante sur les substrats sombres que sur les substrats de couleur « naturelle », mais ce résultat est non significatif. Il est nécessaire de réaliser d'autres essais pour confirmer cette tendance.

Il est possible que ce soit l'influence de la composition chimique du colorant et non pas la couleur qui ait joué sur le phénomène d'attraction ou de répulsion du support, des précautions doivent être prises en ce sens dans les prochaines expérimentations.

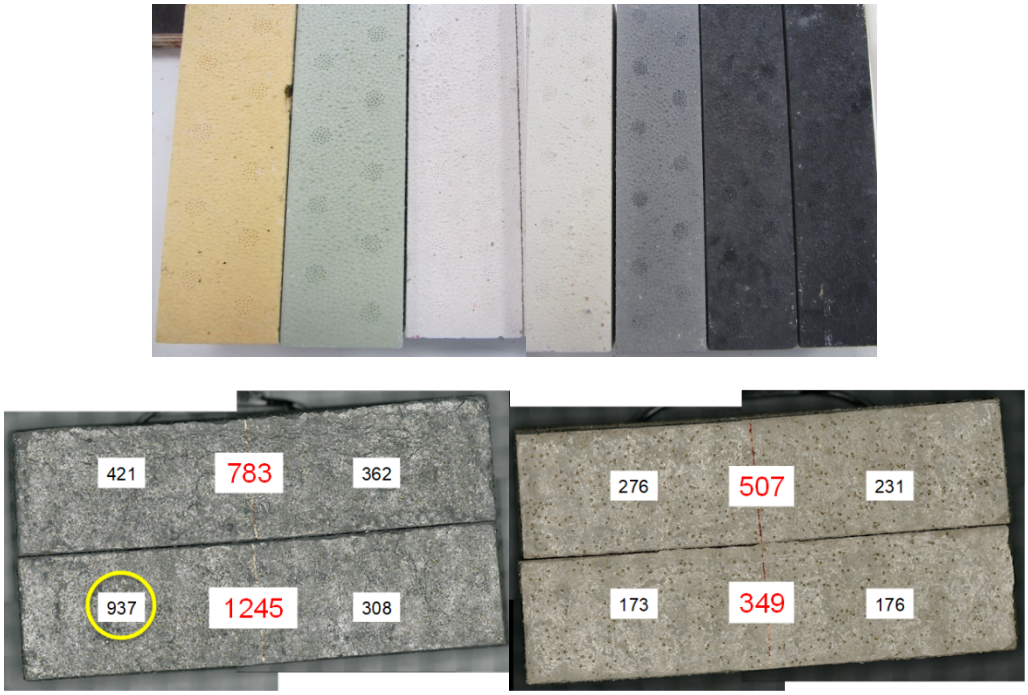


Figure 77 : Effet de la couleur sur le recrutement. En haut : couleur testée ; en bas : comparaison entre le matériau de référence (à droite) et un matériau avec pigments noirs (à gauche).

A terme, en plus de l'optimisation de la rugosité de surface et de la couleur, il serait aussi intéressant d'évaluer l'effet du biofilm sur la colonisation par les huitres plates ainsi que les modalités de stockage et de préparation des récifs avant l'immersion.

4.4.8 Autres types de structures récifales

Tout au long du projet, différentes observations sur l'estran ou en plongée nous ont permis de réfléchir au mieux à l'optimisation de la structure récifale qui pourrait permettre une colonisation optimale des huitres, une croissance rapide des recrues tout en minimisant les risques de prédation.

Cette réflexion a aussi été nourrie par le constat que la croissance des huitres plates "à même" le fond est généralement très faible en comparaison avec la croissance sur des supports un peu élevés, et ce même à quelques dizaines de centimètre du fond. Deux hypothèses expliquent ce phénomène : la notion de couche limite sur le fond qui réduit les échanges hydrodynamiques et l'effet négatif direct du sédiment observé chez l'huitre plate.

De plus, des discussions régulières menées avec l'Office Français de la Biodiversité (OFB) ainsi qu'avec les opérateurs des sites NATURA 2000 indiquent aussi que les structures récifales à déployer doivent tendre progressivement vers un impact nul sur l'environnement tant sur la composition des matériaux utilisés que sur l'effet potentiel des structures sur le fond en termes d'emprise au sol et d'ombre porté.

L'ensemble de ces considérations nous a amené à réfléchir et à proposer des structures "très légères" jouant le rôle de squelette servant de nucleus de départ, la croissance des recrues conférant par la suite une nature arborescente à la structure récifale initiale. Par ailleurs, une fois les conglomérats d'huitres plates construits, la structure initiale peut être amenée à se dégrader d'elle-même.

Une structure métallique a ainsi été laissée soumise à la colonisation par l'huitre plate sur les 3 ans du projet sur le site du Roz. Entreposée en juillet 2018, au maximum de la saison de reproduction, les montants métalliques de cette structure (montants très rugueux de type fer à béton) ont rapidement été colonisée par de nombreuses recrues. Seuls les montants verticaux de la structure ont été régulièrement nettoyés pour éviter un encrassage trop important de la structure. La Figure 78 montre sur 3 ans l'impressionnante colonisation par l'huitre plate, formant fin 2020 un véritable récif "suspendu" à 50 cm du sol (une canopée).

Les huitres font alors plus de 7 cm de longueur et forment une structure agglomérée très cohésive abritant de nombreux autres organismes épibitioques et jouant le rôle attracteur pour de nombreuses espèces vagiles, très proche de ce que devait être une huitrière avant l'exploitation des fonds côtiers.

Les observations menées jusqu’à lors sur cette huitrière montre en outre quatre informations probablement capitales pour la suite de la restauration de cette espèce :

1. La faible emprise au sol de cette structure récifale réduit considérablement l'accessibilité par le bigorneau perceur : cette espèce rampante sur le fond semble passer à côté de la structure.
2. La nature très fortement cohésive de l'huitrière semble empêcher la prédation par les daurades, contrairement à ce qu'il se passe pour des huitres "isolées" sur le fond.
3. L'éloignement de la couche limite du fond semble permettre des croissances beaucoup plus rapides pour les huitres plates de l'huitrière.

4. Jusque à présent (au bout de deux ans et demi), les mortalités liées aux deux parasites, *Marteilia* et *Bonamia*, pourtant tous deux présents sur site, apparaissent particulièrement faibles.

Figure 78 : Développement progressif d'une huitrière "suspendue" sur le site du Roz en rade de Brest.

En complément, la Figure 79 illustre ces capacités de colonisation de "piquets" métalliques par les huitres (ici creuses et plates) en montrant à nouveau cette "plus forte" croissance des huitres à mesure que l'on s'éloigne du fond.

Figure 79 : Illustration de la capacité des huitres (plates à gauche, creuses à droite) à coloniser naturellement des structures verticales plantées dans le sédiment. Les capacités de croissance accélérées à quelques dizaines de centimètres du sédiment et un probable effet réduit de la prédation benthique entrainent la formation de ces structures agrégatives en "bouquets".

La réalisation des futurs ouvrages récifaux adaptés à l'huitre plate pourraient donc s'inspirer de ces observations, certes préliminaires, mais probablement riches d'enseignements. De telles structures en hauteur permettraient de diminuer l'emprise au sol, de diminuer l'ombrage, de limiter l'envasement et la sédimentation néfaste à l'espèce, de limiter l'impact des prédateurs, d'avoir peut-être un effet positif sur la prévalence et/ou la mortalité liées aux parasites. On peut déjà avancer, de façon non-exhaustive, les propositions de technique de restauration écologique suivantes (Figure 80) :

- Piquets/pieux rugueux en matériaux à faible impact et/ou dégradable
- Grilles benthiques polymorphes reliées au sol en quelques points d'ancrages
- Armatures arborescentes verticales ascendantes
- Armatures arborescentes verticales descendantes (aménagement sous des pontons flottants)
- Alignement de structures verticales en délimitation basse de zones et parcs ostréicoles

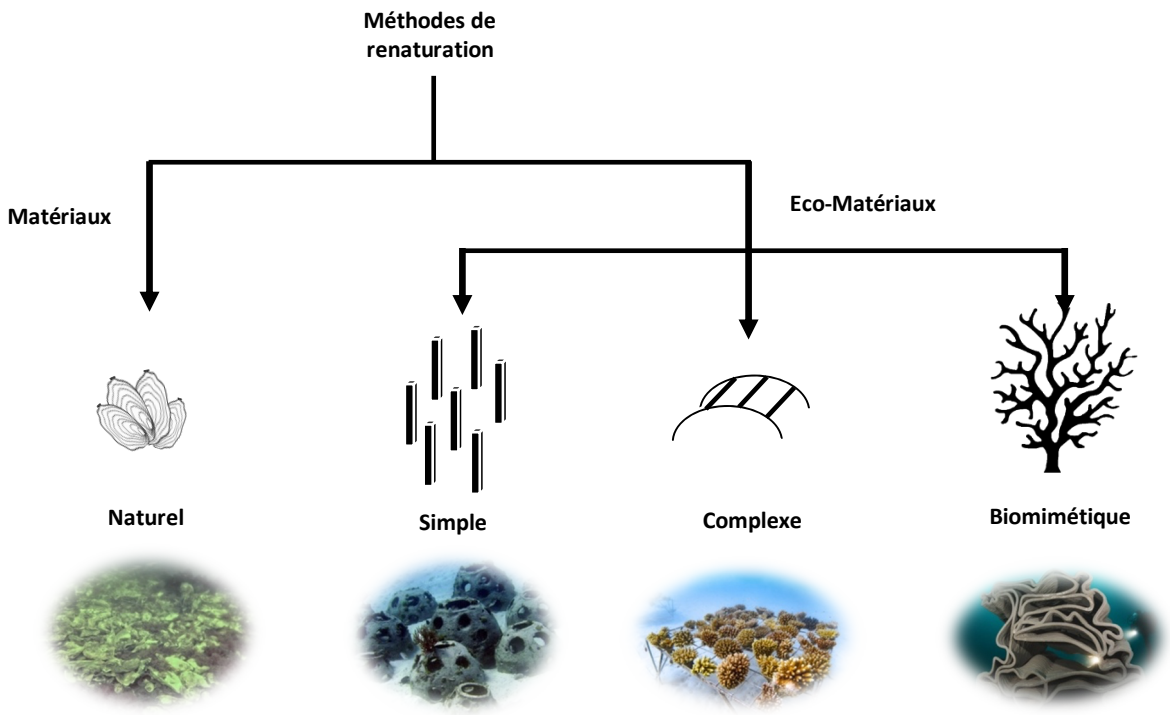


Figure 80 : Exemple de différents matériaux et design à envisager dans les méthodes de renaturation des bancs d'huitres plates (photos empruntées à : Reef-Ball et Seaboost).

5 Conclusion et recommandations

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

En trois années, le programme FOREVER a permis :
- d'établir **un premier inventaire des dernières populations résiduelles d'huitres plates** encore présentes en Bretagne. En plus de celles connues antérieurement en rade de Brest et baie de Quiberon, d'autres petites populations ont été recensées à l'échelle de la Bretagne.
- de déployer deux laboratoires sous-marins (l'un en rade de Brest et l'autre en baie de Quiberon) permettant d'étudier plus précisément **les mécanismes écologiques impliqués dans la dynamique d'un banc d'huitres plates** : abondance et dispersion larvaire, intensité du recrutement, facteurs environnementaux, effet de la prédation, impact des maladies parasitaires.

- d'initier une première démarche relativement complète permettant **la promotion de la conservation et de la restauration écologique des derniers bancs**. Cette démarche a consisté à réaliser des opérations de communication et de sensibilisation associées à des actions pilotes de restauration écologique facilement transférables: enrichissement coquillier, semis de naissain et développement de récifs artificiels adaptés à l'espèce.

Il ressort, de ces 3 actions fondatrices du projet, toute une série de résultats qui permettent d'établir un ensemble de recommandations utiles à la conservation et la restauration de l'espèce (cf Figure 81). Voici la liste hiérarchisée de ces résultats et recommandations :

1. Il existe encore, en Bretagne, plus **d'une dizaine de petites populations**, génétiquement peu différentes, mais démographiquement séparées. Elles sont présentes dans les milieux suivants (du sud au nord) : Baie de Quiberon, Ria d'Etel, Baie de la Forêt, Rivière de l'Odet, Rivière de Pont l'Abbé, Rade de Brest, Rivière de Penzé, Estuaire du Trieux, Baie de Lancieux et Estuaire de la Rance. Elles se situent depuis le plus bas niveau d'estran jusqu'à 5 mètres de profondeur (par rapport au zéro hydrographique). L'étendue de chaque banc est très restreinte (rarement au-delà de 500 m) et les densités y sont généralement faibles, mais il peut arriver d'observer de premiers signes **d'agrégations récifales** regroupant parfois plus d'une dizaine d'individus entre eux. A part dans ces cas exceptionnels, les services écosystémiques rendus par ces mini-populations sont quasi inexistants. Les observations de terrain faites au cours de cette inventaire permettent d'identifier différentes contraintes qui limitent le développement de ces populations : **l'absence de support**, **la présence de prédateurs**, **la persistance des parasites** *Marteilia* et *Bonamia*, **la sédimentation accrue** depuis les bassins versants associée à la dégradation de l'habitat et **la pression par pêche** (professionnelle et récréative). Malgré cela, une majeure partie de ces populations identifiées montrent **des capacités d'autorecrutement significatives voire élevées, si bien que la moindre levée d'une ou plusieurs contraintes peut rapidement aider la population à se rétablir, au moins partiellement.** A titre d'exemple, la population de l'Odet, interdite à la pêche et subissant peu de pressions par les prédateurs (absence de bigorneaux perceur) présente des densités parmi les plus élevées observées, c'est aussi un site qui offre de nombreux supports (cailloux) au moins dans son chenal. En outre, il ressort aussi de cette action que, même si ces populations présentent globalement peu de différence génétique compte tenu des brassages qu'elles ont subis depuis plus d'un siècle, des différences sur d'autres zones du génome que celles étudiées ici ainsi que des phénomènes d'adaptation locale ne sont pas à exclure. En complément, la persistance des parasites, la diversité locale des épibioses et plus généralement la faiblesse des densités observées, invitent désormais à éviter toutes transplantations, fréquemment pratiquées par le passé.

2. Les facteurs environnementaux clés à l'origine de la création, de la croissance et du maintien d'un banc, voire d'un récif huitrier sont les suivants :
    a. Pour assurer des concentrations larvaires élevées, il faut que **les températures des masses d'eau dépassent 18°C** pendant quelques semaines en été et que les caractéristiques hydrodynamiques du milieu de vie garantissent **une dispersion larvaire réduite**.
    b. Pour que le recrutement puisse de faire de façon importante, **le milieu doit offrir des supports en quantité importante et en qualité adaptée**. Plus un support est rugueux

en surface (rugosité élémentaire de l'ordre 500 µm), plus il sera colonisé. Si les matériaux calcaires sont particulièrement attractifs pour l'espèce (idéalement coquilles d'adultes), d'autres alternatives existent.

c. **La croissance des recrues est plus élevée dès qu'on s'éloigne du sédiment même de quelques centimètres (effet récif)**. La présence d'une sédimentation sur les supports et **la proximité du fond semblent en effet défavorable à l'espèce**.

d. La prédation naturelle est l'un des phénomènes majeurs qui bloque le développement d'une population. Les espèces suivantes sont particulièrement néfastes à l'huitre plate surtout au stade juvénile : bigorneaux perceurs, crustacés, étoiles de mer et dorades. **L'agrégation et le regroupement sur des structures ou des cailloux permettent de limiter en partie la prédation.**

e. Les parasites, toujours présents, impactent aussi les populations actuelles, mais de façon différente selon le parasites, les sites et les conditions environnementales (en terme de salinité et de température). Si le parasite *Bonamia* est principalement présent dans les huitres infectées, le parasite *Marteilia* peut, quant à lui, s'accumuler dans les sédiments. **L'éloignement du sédiment pourrait donc constituer un avantage (effet récif)**.

f. Bien sûr, il convient d'ajouter à ces facteurs environnementaux, le fait **qu'une exploitation non raisonnée des stocks**, un dragage trop important du fond, une pêche à pied non régulée, une dégradation accrue de l'habitat ajoutent une nouvelle contrainte, bien souvent décisive dans le non rétablissement voire dans l'extinction d'un banc.

Tableau 9 : Liste des populations résiduelles inventoriées et proposition de mesures de conservation et restauration à mettre en en œuvre en fonction des contraintes et des atouts recensés sur chaque banc.

SITE INVENTORIE	HUITRIERE HISTORIQUE	ETAT ACTUEL	CONTRAINTES MAJEURES LIMITANT SA REPRISE	ATOUTS ECOLOGIQUES & BIOLOGIQUES	CONTEXTE LOCAL	NATURA 2000 & ZPF / DSF	CONSERVATION	RESTAURATION & AUTRES ACTIONS DE SAUVEGARDE
Penthièvre (Quiberon)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports Prédation - Pêche à pied	Forte abondance larvaire et fort recrutement	Forts intérêts patrimonial, écologique, économique, acquis scientifiques	FR5300027 ZPF	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Implantation d' éco-nucleus (Type I) Suivis scientifiques
St Jean (Ria Etel)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports Envasement	Recrutement régulier	Intérêt patrimonial, Syndicat local	FR5300028	Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
Perennou (Riv. Odet)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports Envasement partiel (estran)	Recrutement régulier	Forts intérêts patrimonial & écologique	-	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
île Chevalier (Pont l'Abbé)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports	Recrutement régulier	Intérêt professionnel Syndicat local (captage)	-	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
Penfoulic (Fouesnant)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports Pêche à pied	Recrutement régulier	Intérêts patrimonial, écologique, économique	-	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
Roz (Rade de Brest)	Oui	Résiduel à Fragile	Raréfaction des supports Prédation - Dragage	Forte abondance larvaire et fort recrutement	Forts intérêts patrimonial, écologique, économique, acquis scientifiques	FR5300046 ZPF	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Implantation d' éco-nucleus (Type I) Suivis scientifiques
St Yves (Riv. Penzé)	Oui	Critique	Raréfaction des supports Envasement - Dessalure - Recrutement - Pêche à pied	-	Intérêt patrimonial (CRC - Banc classé)	FR5300015	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Implantation d'éco-nucleus ensemencés (Type II) Suivis scientifiques
Toull an Houillet (Riv. Trieux)	Oui	Critique	Raréfaction des supports Envasement - Dessalure - Recrutement	-	-	FR5300010	Extinction probable	Veille scientifique
Pommelin (Riv. Trieux)	Oui	Résiduel	Raréfaction des supports Recrutement - Pêche à pied	Faible prévalence parasitaire ?	Intérêt patrimonial, Syndicat local	FR5300010	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
Grève (Baie Lancieux)	Oui	Résiduel	Raréfaction des supports Recrutement - Pêche à pied	Faible prévalence parasitaire?	Intérêt écologique	FR5300012	Repos biologique recommandé Gestion concertée	Suivis scientifiques préalables & concertation
Rance (Estuaire Rance)	Oui	Favorable	-	Nombreux Atouts	Forts intérêts patrimonial, écologique économique	FR5300012 ZPF	Poursuite de la gestion actuelle et de l'exploitation en plongée	Suivis scientifiques éventuels

3. Parce que cette espèce, sous sa forme récifale, est capable d'offrir de nombreux services écosystémiques, sa conservation et sa restauration écologique constituent des enjeux écologiques forts dans les milieux côtiers de Bretagne, mais aussi dans d'autres milieux en France. Afin d'entamer cette conservation et d'initier des démarches de restauration productive, il résulte du projet FOREVER les enseignements suivants (cf Tableau 9):
    a. **La plupart des populations identifiées devrait faire l'objet de mesures conservatoires à minima** : prise en compte dans les documents d'objectifs du Réseau Natura 2000, classement des bancs par arrêté préfectoral ou proposition de repos biologique, gestion communautaire par des syndicats ostréicoles et/ou par des comités des pêches. Ces mesures conservatoires doivent être toujours impérativement accompagnées par des suivis scientifiques en appui.
    b. **Certaines de ces populations sont apparues ou apparaissent particulièrement bien adaptées à des opérations de restauration écologique**, l'argumentaire est rappelé dans le tableau.
    c. Ces opérations de restaurations (Type I ou Type II) peuvent être de différentes natures en fonction des contraintes subies par la population et les caractéristiques de l'habitat.
    d. Une évaluation préalable de l'hydrologie (température, salinité) et du recrutement sur le secteur par des suivis scientifiques adaptés est recommandée pour évaluer la pertinence, la faisabilité et le dimensionnement d'une opération de restauration. **Différentes aides à la restauration sont aussi proposées dans ce rapport : échelle de recrutement, valeurs hydrologiques seuils, localisations préférentielles...**
    e. Dans les cas où le recrutement naturel est fort mais le site offre trop peu de supports favorables à l'espèce pour lui permettre de se réinstaller, **nous préconisons un enrichissement en substrats adaptés au milieu (Brest-Quiberon, dans un premier temps).**
    f. Dans les cas où le recrutement naturel est faible mais le site favorable à l'espèce (présence de preuves historiques), **un enrichissement en supports ensemencés (Type II) est préférable à un simple semis** souvent soumis à la prédation ou à la chasse par les courants.
    g. Les substrats qu'ils soient nus (type I) ou préalablement ensemencés en nurserie (type II) doivent répondre aux critères suivants : ils doivent être de préférence naturels (coquilles calcaires) ou artificiels mais dans ce cas **à très faible impact écologique** (béton calcaire, accrétion électromagnétique, débris coquilliers agglomérés) et ils doivent impérativement offrir une structure tridimensionnelle permettant aux recrues de s'élever dans la colonne d'eau, comme le réclame leur biologie, tout en minimisant l'empreinte et l'ombrage sur le fond.
    h. Après différents essais pilotes, le projet FOREVER propose, du plus simple au plus sophistiqué, les substrats suivants : coquilles d'huitres creuses agrégées, piquets-pieux à surface rugueuse, grilles benthiques partiellement couvrantes, structures arborescentes et récifs calcaires à dimension variable. Nous préconisons l'utilisation d'un matériau neutre, voire biodégradable dont le rôle

écologique est de jouer le rôle de noyau d'agrégation permettant le redémarrage d'une colonie à croissance verticale : **ce support original et intelligent pourrait s'appeler éco-nucleus** dans les projets à venir.

i. Le respect de l'ensemble de ces préconisations et la mise en œuvre d'un transfert d'échelle depuis une opération pilote de démonstration systématique doivent permettre, à terme, le rétablissement des populations d'huitres plates sous forme récifale (huitrière) et des nombreux services écosystémiques associés, aujourd'hui perdus. **Ce travail doit se faire en concertation locale (OFB, Natura 2000, Professionnels, Associations, Usagers..) mais aussi avec le réseau européen créé par l'Alliance Européenne pour la Restauration de l'Huitre Plate (NORA).**

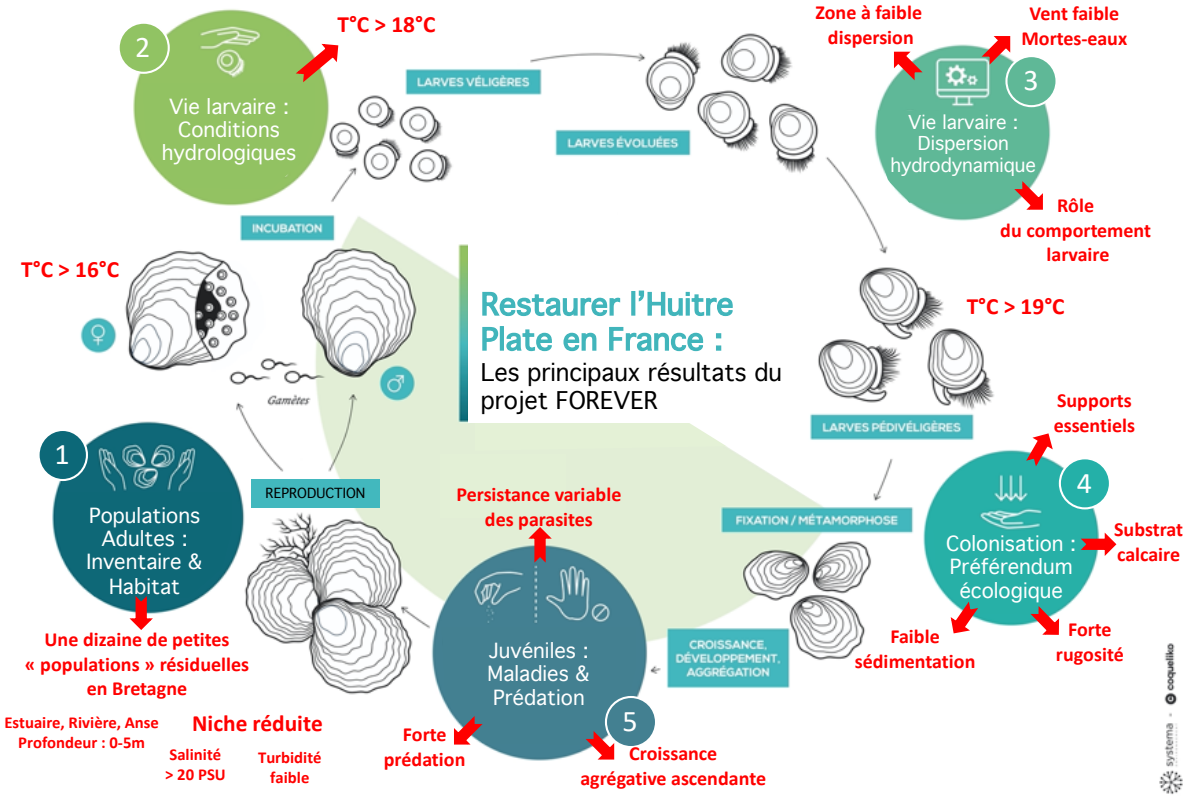


Figure 81 : Principaux résultats du projet FOREVER : Identification des différents leviers permettant la conservation et la restauration de l'huitre plate à différentes étapes de son cycle de reproduction

6 Références bibliographiques

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

Alleway H. & Connell S.D. (2015) Loss of an ecological baseline through the eradication of oyster reefs from coastal ecosystems and human memory. Conservation Biology, 29, 795–804.

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

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

Beck M.W., Brumbaugh D.R., Airoldi L., Carranza A., Coen L. D., Crawford C., Zhang G. (2011) Shellfish reefs at risk: a global analysis of problems and solutions. The Nature Conservancy, Arlington VA.

Brossin A. (2018) Étude de la dispersion, du comportement larvaire et du recrutement de l'huître plate en rade de Brest. Rapport master II Agrocampus.

Canier L., Dubreuil C., Noyer M., Serpin D., Chollet B., Garcia C., Arzul I. (2020) A new multiplex Real-Time PCR assay to improve the diagnosis of shellfish regulated parasites of the genus Marteilia and Bonamia. *Preventive Veterinary Medicine 105126.* https://doi.org/10.1016/j.prevetmed.2020.105126

Chaumillon L. (2019) Detection and mapping of native flat oyster (*Ostrea edulis*): the Bay of Brest, France. Rapport master II ENSTA.

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

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

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

Colsoul B., Pouvreau S., Di Poi C., Pouil S., Merk V., Peter C., Boersma M., Pogoda B. (2020) Addressing critical limitations of oyster (Ostrea edulis) restoration: Identification of nature-based substrates for hatchery production and recruitment in the field . Aquatic Conservation-marine And Freshwater Ecosystems , 30(11), 2101-2115 . https://doi.org/10.1002/aqc.3454

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

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

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

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

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

Finelli C. M. & Wethey D.S. (2003) Behavior of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae in flume boundary layer flows. *Marine Biology*, *143*, 703-711.

Fuchs H.L., Hunter E.J., Schmitt E.L., Guazzo, R.A. (2013) Active downward propulsion by oyster larvae in turbulence. *Journal of Experimental Biology*, *216*, 1458-1469.

Graham P.M., Palmer T.A., Pollack J.B. (2016) Oyster reef restoration: substrate suitability may depend on specific restoration goals. Restor. Ecol. 25, 459–470

Gutierrez A. P., Turner F., Gharbi K., Talbot R., Lowe N. R., et al. (2017). Development of a medium density combined-species SNP array for Pacific and European oysters (Crassostrea gigas and Ostrea edulis). G3 7(7): 2209–2218. Doi : 10.1534/g3.117.04178

Hanlon N., Firth L.B., Knights A.M. (2018) Time-dependent effects of orientation, heterogeneity and composition determines benthic biological community recruitment patterns on subtidal artificial structures. Ecological Engineering 122, 219–228

Harrang E. (2012). Apport des informations moléculaires et cellulaires pour la caractérisation de la résistance de l'huître plate européenne vis-à-vis de la bonamiose, et pour la détection de signatures de la sélection naturelle. PhD Thesis, Université de La Rochelle. https://archimer.ifremer.fr/doc/00127/23785/

Hidu H., Valleau W.G., Veitch F.P. (1978) Gregarious setting in European and American oysters: response to surface chemistry vs. waterborne pheromones. National Fisheries Association.

His E. (1968) Survie du naissain de *Crassostrea angulata* et *Ostrea edulis* à différentes salinités. Rev. Trav. Inst. Pêches marit., 32, 409-412.
Hussenot M., Pouvreau S., Duchene J., Freulon H., Arzul I., Lapegue S. (2014) Synthèse PERLE. Programme d'Expérimentation et de recherche sur L'huitre plate *Ostrea edulis*.
Kennedy V.S., Newell R.I.E., Eble A.F. (1996) The eastern oyster: *Crassostrea virginica*. University of Maryland Sea Grant College.
Koehl M.A.R., Cooper T. (2015) Swimming in an unsteady world. *Int. comp. biol.*, *55*, 683-697.
Lazure P., Dumas F. (2008) An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in water resources*, *31*, 233-250.
Lukens R., Selberg C. (2004) Guidelines for Marine Artificial Reef Materials. A Joint Publication of the Gulf and Atlantic States Marine Fisheries Commission.
Marteil L. (1959) Les bancs naturels et la reproduction de l'huitre plate en Morbihan. Rev. Trav. Inst. Pêches Marit., 23, 287–295.
Mérou N. (2021) Étude des cycles de *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae*, parasites protozoaires de l'huître plate *Ostrea edulis*. Thèse Univ. La Rochelle. Soutenance 23 Février 2021.
Mérou N., Lecadet C., Pouvreau S., Arzul I. (2020) An eDNA/eRNA-based approach to investigate the life cycle of non-cultivable shellfish micro-parasites: the case of Bonamia ostreae , a parasite of the European flat oyster Ostrea edulis. Microbial Biotechnology, 13(6), 1807-1818 .https://doi.org/10.1111/1751-7915.13617
Metzler R.A., Rist R., Alberts E., Kenny P., Wilker J. (2016) Composition and Structure of Oyster Adhesive Reveals Heterogeneous Materials Properties in a Biological Composite. Adv. Funct. Mater. 26, 6814–6821. https://doi.org/10.1002/adfm.201602348
North E.W., Schlag Z., Hood R.R., Li M., Zhong L., Gross T., Kennedy V. S. (2008) Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, *359*, 99-115.
OSPAR commission (2008) Case Reports for the OSPAR List of threatened and/or declining species and habitats
Pawlik, J. R. (1992) Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, *30*, 273-335.
Petton S., Pouvreau S., Dumas F. (2020) Intensive use of Lagrangian trajectories to quantify coastal area dispersion . Ocean Dynamics , 70, 541-559 . https://doi.org/10.1007/s10236-019-01343-6
Pineda J., Hare J., Sponaugle S. (2007) Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. Oceanography, 20, 22–39.
Pogoda B., Brown J., Hancock B., Preston J., Pouvreau S., Kamermans P., Sanderson W., Von Nordheim H. (2019) The Native Oyster Restoration Alliance (NORA) and the Berlin Oyster Recommendation: bringing back a key ecosystem engineer by developing and supporting best practice in Europe. Aquatic Living Resources , 32, 13 (9p.) https://doi.org/10.1051/alr/2019012
Potet M., Fabien A., Chaudemanche S., Sebaibi N., Guillet T., Gachelin S., Cochet H., Boutouil M., Pouvreau S. (2021) Which concrete substrate suits you? Ostrea edulis larval preferences and implications for shellfish restoration in Europe. Ecological Engineering, *162.* https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106159
Roberts A.M. (1981) Hydrodynamics of protozoan swimming. *Biochemistry and physiology of protozoa*, *4*, 5-66.
Rodriguez S.R., Ojeda F.P., Inestrosa N. C. (1993) Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine ecology progress series*, 193-207.
Smyth D., Kregting L., Elsäßer B., Kennedy R., Roberts D. (2016) Using particle dispersal models to assist in the conservation and recovery of the overexploited native oyster (*Ostrea edulis*) in an enclosed sea lough. *Journal of Sea Research*, *108*, 50-59.
Tamburri M.N., Finelli C.M., Wethey D.S., Zimmer-Faust R.K. (1996) Chemical induction of larval settlement behavior in flow. *The Biological Bulletin*, *191*, 367-373.
Tamburri M.N., Zimmer-Faust R.K., Tamplin M.L. (1992) Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: a re-examination. *The Biological Bulletin*, *183*, 327-338.
Waller T.R. (1981) Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné.
Wheeler, J.D. (2016) Behavioral Responses of Invertebrate Larvae to Water Column Cues. Ph D Woods Hole Oceanographic Institution, 150 p.
Zu Ermgassen P. S. E., Bonačić K., Boudry P., Bromley C. A., Cameron T. C., Colsoul B., Coolen J. W. P., Frankić A., Hancock B., Have T. M., Holbrook Z., Kamermans P., Laugen A. T., Nevejan Na., Pogoda Be., Pouvreau S., Preston Jo., Ranger C. J., Sanderson W. G., Sas He., Strand Å., Sutherland W. J. (2020) Forty questions of importance to the policy and practice of native oyster reef restoration in Europe . Aquatic Conservation-marine And Freshwater Ecosystems , 30(11), 2038-2049 . https://doi.org/10.1002/aqc.3462

ANNEXE : Méthodologie pour le suivi du recrutement de l'huître plate.

Introduction

The European flat oyster has a two-stage life history: a planktonic stage where larvae are dispersed by currents and a sessile post-settlement stage, during which juveniles recruit into the adult population. Successful settlement and recruitment (i.e. post-settlement survival) are critical for the long-term persistence of restored populations. Evaluating recruitment at each reproductive season is therefore an important metric to assess the health and future prospective of an oyster bed. It is a quantitative, easy and inexpensive criterion to evaluate the potential of a given population to renew itself and analyse tendencies over time. For instance, this metric can show whether there is enough larval recruitment for the population to persist in the long-term and expand naturally. It can therefore be regarded as a "performance monitoring" (e.g. Schulte and Burke, 2014), reflecting whether conservation and restoration methods are being effective. If the population is being exploited, this metric can also be used as an "emergency criterion" to stop exploitation before it is too late, if recruitment decreases to a critical threshold.

Definition

Settlement occurs when larvae metamorphose to their final benthic form. It is therefore a discrete and rapid event, which is difficult to quantify under natural conditions. Recruitment, on the other hand, includes a period of post settlement survival (lasting at least until the moment of observation). Recruits can therefore be defined as the number of competent larvae that settle from the plankton, complete metamorphosis on substrata and survive over a prespecified time after settlement (e.g. Keough and Downes, 1982). In operational terms, recruits may be defined as all individuals of the targeted species that have settled on benthic collectors, which are deployed near the seabed before settlement. Counting is performed in the laboratory (with a binocular microscope) after collecting the benthic collectors from the sea and it can give detailed information on the development stages of the recruits adapted from Baker & Mann (1994):

- settlers : no dissoconch is visible, length < 300 µm - 1 day after settlement
- young dissoconch post-larvae : dissoconch is easily visible, but still narrow, 300 µm < length < 500 µm - 1 week after settlement
- old dissoconch post-larvae : dissoconch becomes large, 500 µm < length < 1000 µm - between 1 and 2 weeks after settlement
- juveniles : very large dissoconch, length > 1000 µm, 2 weeks and more after settlement

Methodology

Since recruitment is highly variable over space and time, protocols need to be standardized as much as possible to allow for comparisons and identification of trends. Moreover, independently of the method used, it is strongly suggested to monitor recruitment at multiple locations inside a bed or a restoration area to account for spatial variability.

The method consists of deploying passive benthic collectors for a specified time during the reproductive season. Mortality of new settlers is very high within the first week after metamorphosis (e.g. Bayne, 2017) and benthic collectors are less "efficient" after 3 weeks of exposure (Arakawa, 1990), therefore a deployment time of 15 days constitutes a satisfying compromise for benthic collectors. Moreover, benthic collectors must meet several physical criteria to be attractive for oysters larvae (Korringa, 1941 ; Arakawa, 1990) such as: (1) being physically and chemically similar to adult shells; (2) offering a coarse surface with fine relief; and (3) having a white colour. It has also been shown that multi-plates 3D-structure with a narrow space between plates (< 2 cm) and without inclination constitute a satisfying frame, allowing the availability of replicates. Lastly, the benthic collectors should not be deployed directly onto the sediment (to avoid problems of hypoxia and sedimentation), but some centimeters above it.

To meet all those criteria, the standardized benthic collectors method revised and proposed here for monitoring recruitment of O. edulis consist of a series of rugged plates of a known surface area made of plastic (collectors cups used in shellfish farming) or cement (aragonites tiles used for aquarium). The plates are fully covered by a fine limed coating (2 mm thick), which is obtained through a standard procedure (1kg of lime, 800 ml of sea water and 15 days of drying time at temperature fixed between 20°C and 25°C in a high air renewal place). This step of coating is very important because it standardises the surface of the substrate (in terms of composition, texture, roughness and colour). The benthic collectors have to be deployed in replicates at the bottom of the sea floor near the oyster bed for a continuous period of 15 days and at regular time intervals from June to September. Ideally, repeated measurements across the summer should be conducted to provide a satisfying sampling frequency. Inter-annual spat collection is also required to detect variability and trends across years.
After 15 days of immersion, collectors are removed by scuba diving (or from a mooring), gently rinsed and dried at laboratory. Newly settled recruits are identified and counted by visually inspecting the top and bottom sides of each cup under standard binocular microscopes or more advanced 3D microscopes (e.g. KEYENCE VHX 6000). Crassostrea gigas post-larvae can be distinguished from O. edulis larvae by a « twisted » asymmetry of the umbo. Anomia ephippium can be distinguished by looking carefully at the inferior valve of the prodissoconch shell which is totally glued to the substrate (see pictures below).
For each date, a minimum of 3 cups from each of the two collectors (i.e. 6 cups in total) should be analysed. For data analysis, recruitment is standardised to number of individuals settled per cm^2 within 15 days of exposure (biweekly recruitment).

Range of values

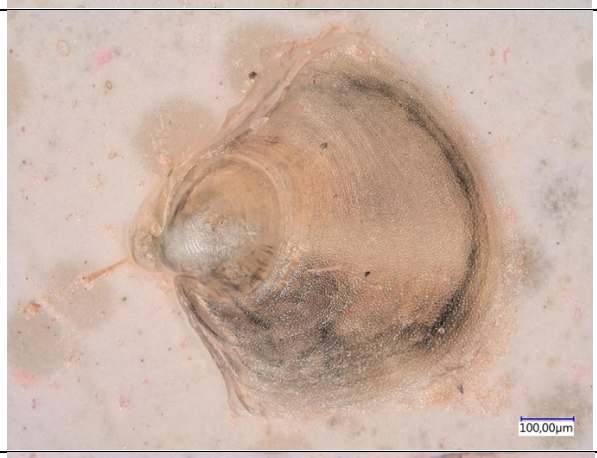
Recruitment on benthic collectors is expressed as the number of individuals per substrate surface area and per unit of exposure time (e.g. ind/cm^2 for a given period of time ± SE). We suggest the following scale for this metric (for an exposure time of 15 days):

- Recruitment < 0.1 ind/cm^2: Recruitment too low, the population is in danger of extinction if this value is observed several years consecutively. Urgent conservation measure and restoration to be undertaken
- Recruitment between 0.1 and 1 ind/cm^2: Low recruitment, urgent conservation measure and restoration to be undertaken. Very slow and uncertain recovery, except in the case of seeded reefs.
- Recruitment between 1 and 10 ind/cm^2: Intermediate recruitment, the application of conservation and restoration measures should allow a probable recovery of the population.
- Recruitment > 10 ind/cm^2: High recruitment, the application of conservation and restoration measures should allow a very good recovery of the population.
- Recruitment > 100 ind/cm^2 indicates an exceptional site deserving strong protection because it can play an important swarming role (spill-over effects).

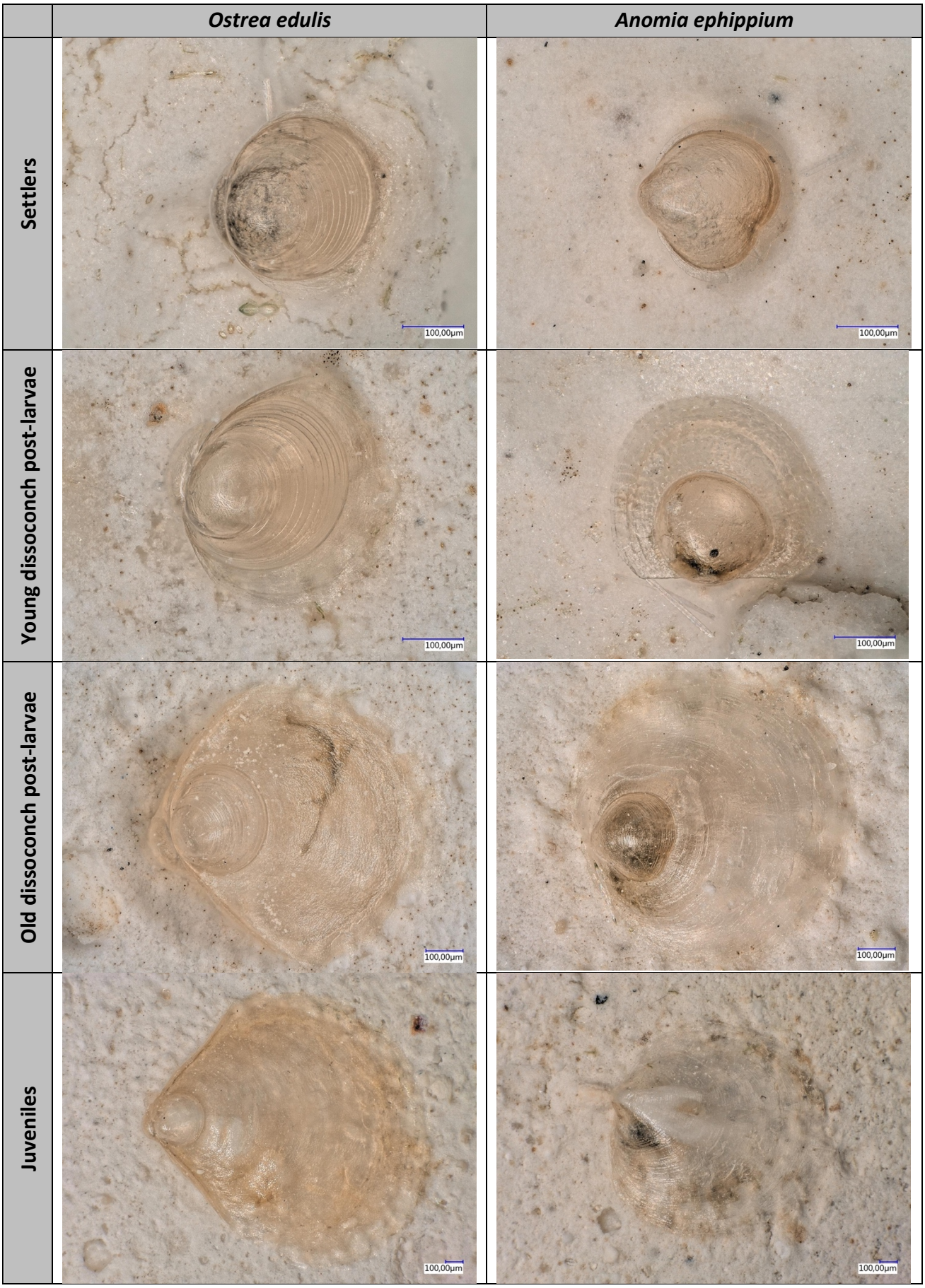
References cited here

Arakawa, K. Y. (1990). Natural Spat Collecting in the Pacific Oyster Crassostrea gigas (Thunberg). Mar. Behav. Physiol., 17, 95–128.
Baker, S., Mann, R. (1994). Description of metamorphic phases in the oyster Crassostrea virginica and effects of hypoxia on metamorphosis. Mar. Ecol. Progr. Ser. 104, 91-99.
Korringa, P. (1941). Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. Arch. Neerl. Zool. 5, 1–241.
Bayne B. (2017) Biology of oysters. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Volume 41.
Pineda J., Hare J., Sponaugle S. (2007) Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. Oceanography, 20, 22–39.
Schulte, D. M., & Burke, R. P. (2014). Recruitment enhancement as an indicator of oyster restoration success in Chesapeake Bay. Ecological Restoration, 32(4), 434–440. https://doi.org/10.3368/er.32.4.434
Keough, M. J., & Downes, B. J. (1982). Recruitment of marine invertebrates: The role of active larval choice and early mortality. Oecologia, 54(3), 348–352.

Deployment of benthic collectors in the vicinity of oyster beds (copyright : S. Pouvreau / Ifremer).

	Ostrea edulis	*Crassostrea gigas*
Settlers		
Young dissoconch post-larvae		
Old dissoconch post-larvae		
Juveniles		

Development stages of the recruits for the flat oyster (*O. edulis*) compared to those observed for the pacific oyster (*C. gigas*) : 1. settlers (no dissoconch is visible, length < 300 µm) ; 2. young dissoconch post-larvae (dissoconch is easily visible, but still narrow, 300 µm < length < 500 µm) ; 3. Old dissoconch post-larvae (dissoconch becomes large, 500 µm < length < 1000 µm) and 4. juveniles (very large dissoconch, length > 1000 µm).



Development stages of the recruits for the flat oyster (*O. edulis*) compared to those observed for *Anomia ephippium:* 1. settlers (no dissoconch is visible, length < 300 µm) ; 2. young dissoconch post-larvae (dissoconch is easily visible, but still narrow, 300 µm < length < 500 µm) ; 3. Old dissoconch post-larvae (dissoconch becomes large, 500 µm < length < 1000 µm) and 4. juveniles (very large dissoconch, length > 1000 µm).