

AGROCAMPUS  
OUEST

CFR Angers

CFR Rennes



Année universitaire : **2017 - 2018**

Spécialité :

**Ingénieur agronome**

Spécialisation (et option éventuelle) :

**Sciences halieutiques et aquacoles  
(aquaculture)**

### Mémoire de fin d'études

- d'Ingénieur de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
- de Master de l'Institut Supérieur des Sciences agronomiques, agroalimentaires, horticoles et du paysage
- d'un autre établissement (étudiant arrivé en M2)

## Étude de la dispersion, du comportement larvaire et du recrutement de l'huître plate en rade de Brest

Par : **Aline Brossin**

Responsable scientifique : **Stéphane Pouvreau**

Co-encadrement : **Sébastien Petton et Carole Di Poi**



© S. Pouvreau / Ifremer

**Soutenu à Rennes, le 13/09/2018**

**Devant le jury composé de :**

Président (enseignant référent) : **Olivier Le Pape**

Maître de stage : **Stéphane Pouvreau – chercheur Ifremer**

Autres membres du jury :

**Hervé Le Bris – enseignant-chercheur Agrocampus Ouest**

**Martin Marzloff – chercheur Ifremer**

*Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle d'AGROCAMPUS OUEST*

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation  
« Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France »  
disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>





## Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

### Confidentialité

Non  Oui si oui :  1 an  5 ans  10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible <sup>(1)</sup>.

Date et signature du maître de stage <sup>(2)</sup> : le 30/07/2018  
(ou de l'étudiant-entrepreneur)



**A la fin de la période de confidentialité**, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner).

### Droits d'auteur

L'auteur <sup>(3)</sup> **Aline BROSSIN**

autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui  Non

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement<sup>(4)</sup>

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

(Facultatif)  accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-By-Nc-Nd (voir Guide du mémoire Chap 1.4 page 6)

Date et signature de l'auteur : le 30/07/2018



### Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

Oui  Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Si oui, il autorise

la diffusion papier du mémoire uniquement<sup>(4)</sup>

la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

la diffusion papier et électronique du mémoire

Date et signature de l'enseignant :

(1) L'administration, les enseignants et les différents services de documentation d'AGROCAMPUS OUEST s'engagent à respecter cette confidentialité.

(2) Signature et cachet de l'organisme

(3) Auteur = étudiant qui réalise son mémoire de fin d'études

(4) La référence bibliographique (= Nom de l'auteur, titre du mémoire, année de soutenance, diplôme, spécialité et spécialisation/Option)) sera signalée dans les bases de données documentaires sans le résumé



## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout particulièrement mon maître de stage Stéphane Pouvreau qui a été très présent pour me guider durant ces 6 mois de stage qui sont passés bien vite. Merci pour ta gentillesse, tes conseils, enfin tout !

Un grand merci à Sébastien Petton et Carole Di Poï qui se sont beaucoup investis pour m'aider et m'encadrer dans mon stage - Seb pour ta patience envers mes diverses questions de programmation et ta grande aide pour la modélisation, Carole pour tes conseils sur le comportement larvaire.

Merci à Théo Guillet qui m'a beaucoup aidée pour ma manip recrutement à chauler les coupelles et construire les cages puis compter les naissains.

Merci également à Ricardo Gonzalez-Araya et l'écloserie de Porscave qui m'ont fourni les larves d'huîtres plates, à Hélène Cochet et Julien Coïc pour le prélèvement et le comptage de larves en rade.

Enfin, merci à toute l'équipe d'Argenton pour sa bonne humeur de tous les jours.

**Cette étude et les moyens mis en œuvre pour la réaliser ont été financé par le projet FEAMP "FOREVER" dont la première phase s'échelonne de 2018 à 2020. Ce projet français s'intègre dans un dispositif européen de plus grande ampleur dont l'objectif est de favoriser le retour de l'huître plate, espèce native des côtes européennes en voie de disparition. Des informations détaillées sont disponibles sur le site Internet de l'Alliance Européenne pour la Restauration des bancs d'huîtres plates (NORA).**

<https://noraurope.eu/restoration-projects/restoration-project-france/>





## GLOSSAIRE DES ABRÉVIATIONS

**ANOVA** : Analyse de la variance.

**AROME** : Applications de la Recherche à l'Opérationnel à Mésos-Echelle. Modèle régional à mailles très fines de Météo-France.

**CRC** : Comité Régional de Conchyliculture.

**EARL** : Entreprise Agricole à Responsabilité Limitée.

**ESITC Caen** : École Supérieure des Ingénieurs des Travaux de la Construction de Caen.

**EVER** : Estimation, Préservation, Reconstitution des bancs sauvages d'huîtres plates en Baie de Quiberon (Projet de recherche 2013-2014).

**FOREVER** : Flat Oyster REcoVERy (Projet de recherche 2018-2020).

**IFREMER** : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la MER.

**LEMAR** : Laboratoire des sciences de l'Environnement MARin.

**MARS 3D** : Model for Applications at Regional Scale.

**OSPAR** : Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est (OSPAR pour « Oslo-Paris »).

**PERLE / PERLE II** : Programmes d'Expérimentation et de Recherche sur l'huître plate *Ostrea edulis*.

**Re** : Nombre de Reynolds.

**RESTORE** : projet de restauration (lancé en 2016) de l'huître plate *Ostrea edulis* en mer du Nord germanique.

**SHOM** : Service Hydrographique et Océanographique de la Marine.

**SR** : vitesse de chute des larves.

**SW** : vitesse de nage des larves.

**TS** : taux d'activité des larves.

**Wb** : vitesse verticale nette des larves.



## LISTE DES FIGURES

<b>Figure 1.</b> Cycle biologique d' <i>Ostrea edulis</i> .....	5
<b>Figure 2.</b> (A) <i>Crassostrea virginica</i> . Orientation de la larve. (B) <i>Mytilus edulis</i> . Représentations schématiques des mouvements de nage .....	6
<b>Figure 3.</b> Carte de la rade de Brest et ses lieux-dits .....	8
<b>Figure 4.</b> Différents comportements potentiels de larves testés dans le modèle hydrodynamique.....	10
<b>Figure 5.</b> Les différents scénarios de modélisation testés en fonction des paramètres suivants : importance des coefficients, moments d'émission des larves, bancs d'émission et comportements larvaires.....	12
<b>Figure 6.</b> Positions moyennes dans la colonne d'eau des larves émises à pleine mer en période de mortes-eaux. ....	12
<b>Figure 7.</b> Étapes et dispositifs de mesure des vitesses de nage et de chute des larves d' <i>Ostrea edulis</i> . ....	14
<b>Figure 8.</b> Disposition des collecteurs benthiques dans la rade de Brest lors de la campagne 2018 de suivi du recrutement d' <i>Ostrea edulis</i> .....	16
<b>Figure 9.</b> Dispersion des larves émises au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements. ....	18
<b>Figure 10.</b> Dispersion des larves émises au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vives-eaux, en fonction des différents comportements .....	19
<b>Figure 11.</b> Évolution de la quantité de larves (en pourcentage) au cours de la vie pélagique des larves dans les différentes zones de la rade en fonction des différents comportements et des coefficients de marée lors de l'émission.....	20
<b>Figure 12.</b> Localisation des zones de concentration larvaire en rade Sud : Tinduff-Rozegat, rivière de Daoulas, Roz, Poulmic-Lomergat et Landévennec.....	21
<b>Figure 13.</b> Pourcentages des larves émises au banc du Roz se retrouvant dans les différentes zones où les larves ont tendance à se concentrer après 10 jours de vie pélagique, en fonction des comportements et coefficients de marée lors de l'émission. 21	21
<b>Figure 14.</b> Dispersion des larves émises au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique et sous l'hypothèse d'un comportement neustonique modéré en fonction du coefficient de marée et du moment d'émission au cours du cycle de marée.....	23
<b>Figure 15.</b> Dispersion des larves émises au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique et sous l'hypothèse d'un comportement suprabenthique modéré en fonction du coefficient de marée et du moment d'émission au cours du cycle de marée.....	24
<b>Figure 16.</b> Bancs d'origine (Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy) des larves se retrouvant dans différentes zones (rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic-Lomergat, Roz, Rozegat-Tinduff) après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements. ....	25
<b>Figure 17.</b> Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d' <i>Ostrea edulis</i> en fonction de leur taille.....	26
<b>Figure 18.</b> Concentration larvaire (a) et pourcentage de larves évoluées supérieures à 240 $\mu\text{m}$ (b) des volumes d'eau prélevés au 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. ....	27
<b>Figure 19.</b> Concentration larvaire (a) et pourcentage de larves évoluées supérieures à 240 $\mu\text{m}$ (b) des volumes d'eau prélevés sur le banc du Roz le 25/07/2018 à 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m et 8 m (sub-surface) au-dessus du fond à la pleine mer.....	27
<b>Figure 20.</b> Histogramme (a) et représentation cartographique (b) du nombre de naissains d'huîtres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018.....	29
<b>Figure 21.</b> Recrutement d' <i>Ostrea edulis</i> du 10 au 23 juillet 2018 et carte de dispersion au 10 <sup>ème</sup> jour des larves d' <i>Ostrea edulis</i> en période de mortes-eaux et ayant un comportement intermédiaire. ....	30



## LISTE DES TABLEAUX

<b>Tableau 1.</b> Valeurs des vitesses de nage (SW), de chute (SR) et du taux d'activité des larves au cours de leur croissance (croissance linéaire en fonction de l'âge de la larve : de 160µm à son émission à 300µm à sa fixation).....	10
---	----

## LISTE DES ANNEXES

<b>Annexe I.</b> a) Vitesses des différents comportements de nage de certaines larves de bivalves : swimming, sinking et « dive-bombing » b) Vitesses des différents comportements de nage d' <i>Ostrea edulis</i> d'après les valeurs trouvées dans la littérature. ....	39
<b>Annexe II.</b> Réponse des larves aux signaux physiques et chimiques.....	40
<b>Annexe III.</b> Coefficients de marée en rade de Brest lors A) des 2 différentes périodes de simulation (du 19/07/2016 au 29/07/2017 et du 25/07/2016 au 04/08/2016) de la dispersion larvaire d' <i>Ostrea edulis</i> et B) durant la période de mise à l'eau des collecteurs du 10 au 23 juillet 2018.....	44
<b>Annexe IV.</b> Emplacement des différents bancs résiduels d'huître plate en rade de Brest, d'où les larves ont été émises dans les simulations de dispersion larvaire d' <i>Ostrea edulis</i> avec émissions larvaires multi-bancs.....	45
<b>Annexe V.</b> Coordonnées GPS et profondeur des cages disposées dans la rade.....	46
<b>Annexe VI.</b> Comparaison deux à deux du nombre final de larves conservé dans chaque zone en fonction des comportements.....	47
<b>Annexe VII.</b> Dispersion des 30 600 000 larves émises aux bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements.....	48
<b>Annexe VIII.</b> Dispersion des 30 600 000 larves émises aux bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de vives-eaux, en fonction des différents comportements.....	49
<b>Annexe IX.</b> Bancs d'origine (Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy) des larves se retrouvant dans différentes zones (rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic – Lomergat, Roz, Rozegat – Tinduff) après 10 jours de vie pélagique, en fonction des comportements.....	50
<b>Annexe X.</b> Concentration larvaire moyenne au sein de la colonne d'eau au cours des 10 jours de dispersion larvaire en fonction des différents comportements modélisés.....	51
<b>Annexe XI.</b> Évolution de la taille des larves d' <i>Ostrea edulis</i> élevées à l'écloserie de Porscave en fonction de leur âge.....	52
<b>Annexe XII.</b> Abondance de larves totales à la pointe du Château et au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018.....	53
<b>Annexe XIII.</b> Abondance de larves évoluées à la pointe du Château et au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018.....	54
<b>Annexe XIV.</b> Recrutement au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018.....	55



# TABLE DES MATIÈRES

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Matériel &amp; Méthodes</b>	<b>3</b>
<b>2.1</b>	<b>Rappel sur la biologie des bivalves et d'<i>Ostrea edulis</i></b>	<b>3</b>
2.1.1	Éléments de biologie générale	3
2.1.2	Généralités sur le recrutement chez les invertébrés marins	4
2.1.3	Spécificité du cycle larvaire d' <i>Ostrea edulis</i>	4
2.1.4	Mouvements et capacités de nage	5
2.1.5	Réponse des larves aux signaux physiques et chimiques	7
<b>2.2</b>	<b>Site d'étude : la rade de Brest</b>	<b>7</b>
<b>2.3</b>	<b>Modélisation de la dispersion larvaire</b>	<b>8</b>
2.3.1	Présentation succincte du modèle hydrodynamique MARS 3D	8
2.3.2	Simulation de la dispersion larvaire sous différentes hypothèses de comportements	9
2.3.3	Scénarios de modélisation	11
<b>2.4</b>	<b>Étude du comportement larvaire</b>	<b>13</b>
2.4.1	Vitesses de nage et de chute (approche en laboratoire)	13
2.4.2	Répartition des larves dans la colonne d'eau (Approche <i>In situ</i> )	14
<b>2.5</b>	<b>Confrontation des résultats du modèle avec le recrutement d'<i>Ostrea edulis</i> observé sur le terrain</b>	<b>15</b>
<b>2.6</b>	<b>Méthodes statistiques</b>	<b>16</b>
<b>3</b>	<b>Résultats</b>	<b>17</b>
<b>3.1</b>	<b>Modélisation de la dispersion larvaire en rade de Brest</b>	<b>17</b>
3.1.1	Dispersion larvaire depuis le banc du Roz	17
3.1.1.1	Effet du comportement larvaire et des coefficients de marée	17
3.1.1.2	Modulation de la dispersion par le moment d'émission des larves	22
3.1.2	Dispersion larvaire depuis tous les bancs potentiels d'huîtres plates	22
<b>3.2</b>	<b>Étude du comportement larvaire</b>	<b>25</b>
3.2.1	Évaluation des vitesses de nage et de chute en condition contrôlée	26
3.2.2	Répartition <i>in situ</i> des larves dans la colonne d'eau	26
<b>3.3</b>	<b>Cartographie du recrutement et confrontation avec le modèle</b>	<b>28</b>
3.3.1	Cartographie du recrutement	28
3.3.2	Comparaison de la cartographie du recrutement avec le modèle de dispersion larvaire	30
<b>4</b>	<b>Discussion</b>	<b>31</b>
<b>4.1</b>	<b>Interprétation approfondie des résultats de l'étude</b>	<b>31</b>
<b>4.2</b>	<b>Limites de l'étude et voies d'amélioration</b>	<b>33</b>
4.2.1	Limites du modèle de dispersion larvaire	33
4.2.1.1	Le comportement larvaire	33
4.2.1.2	Autres limites du modèle	33
4.2.2	Améliorer la cartographie du recrutement	34
<b>5</b>	<b>Conclusions et perspectives</b>	<b>35</b>
<b>6</b>	<b>Bibliographie</b>	<b>36</b>
<b>7</b>	<b>Annexes</b>	<b>39</b>



# 1 Introduction

---

Espèce native des côtes européennes, l'huître plate *Ostrea edulis* (Linné, 1758) est désormais une espèce en déclin tout le long de son aire de répartition, de la Norvège au Maroc en passant par la mer Méditerranée (Hussenot et al., 2014). Elle figure depuis 2003 dans la liste des espèces et habitats menacés de la convention OSPAR sur la protection et la conservation des écosystèmes et de la diversité biologique de l'Atlantique Nord-Est (OSPAR, 2008). En France, seuls certains bancs subsistent encore, principalement en Bretagne et en Normandie mais sont fortement menacés de disparition si aucune action concrète de conservation et de restauration n'est menée dans les prochaines années (e.g. Pouvreau et al., 2018).

L'huître plate est une espèce dite ingénieur de l'écosystème : les structures biogéniques qu'elle fabrique constituent des lieux de fixation, de refuge et/ou d'alimentation pour de nombreuses larves, juvéniles et adultes de poissons et d'invertébrés (lieux, bars, daurades, seiches, moules, pétoncles, crabes, galathées, ascidies, éponges, vers, etc ; Duchêne et al., 2015). A ce titre, les bancs d'huîtres dont l'huître plate sont considérés comme l'équivalent des récifs coralliens en milieu tempéré. Or 85% des récifs d'huîtres seraient fortement endommagés ou même détruits dans le monde (Beck et al., 2009). De plus, par sa nature feuilletée, la coquille de l'huître plate peut elle-même abriter des centaines d'espèces épibiontes supplémentaires, certaines microscopiques, ce qui est environ quatre fois plus que ce que peuvent abriter les substrats durs environnants (Duchêne et al., 2015). D'autres types de services écosystémiques sont aussi rendus par ce groupe d'espèce : des services de régulation tels que le maintien d'une bonne qualité de l'eau par leur forte capacité de filtration et une lutte contre l'érosion côtière en formant une « barrière » contre les vagues, mais aussi des services culturels en offrant des activités récréatives ainsi que de l'attractivité touristique (Beck et al., 2009).

Par le passé, l'huître plate constituait avant tout une espèce d'intérêt économique, qui fut à l'origine même de la filière ostréicole française et européenne. Des traces de consommation de cette espèce ont été trouvées dès la préhistoire et elle était très appréciée au cours de l'Antiquité, période où l'on retrouve les premiers récits de son exploitation. Activement pêchée au 18<sup>ème</sup> siècle, surexploitée au 19<sup>ème</sup>, puis élevée à partir du 20<sup>ème</sup> siècle, *O. edulis* a connu une forte production en France avant que cette dernière ne s'écroule à la fin du 20<sup>ème</sup> siècle (Hussenot et al., 2014). Au 18<sup>ème</sup> siècle, entre 10 000 et 20 000 tonnes d'huîtres plates étaient pêchées dans la région de Cancale. Les bancs, considérés alors comme inépuisables, ont cependant vite montré leurs limites avec une interdiction de pêche sur toute la France en 1759 (Hussenot et al., 2014). Le développement de l'ostréiculture à la fin du 19<sup>ème</sup> siècle offre un nouvel essor pour l'espèce, et permet d'atteindre une production supérieure à 50 000 tonnes au milieu du 20<sup>ème</sup> siècle. Mais plusieurs épizooties surviennent dans les élevages au cours de ce siècle. L'origine de la première épizootie, de 1920 à 1927, reste encore incertaine. Il s'agirait probablement d'une infection par un parasite intracellulaire affectant le muscle adducteur de l'huître plate, l'empêchant de se refermer et la laissant ainsi sans défense face aux prédateurs. La deuxième épizootie en 1968 est due à *Marteilia refringens*, un parasite protozoaire affectant la glande digestive. Enfin, c'est à un autre parasite protozoaire, *Bonamia ostrea*, qu'est due la 3<sup>ème</sup> épizootie en 1979. Ce parasite intracellulaire affecte les cellules sanguines (Duchêne et al., 2015) et sera responsable d'une chute brutale de la production à quelques milliers de tonnes. A la suite de ces maladies, les techniques d'élevage ont été modifiées, avec une culture en eau profonde permettant de limiter l'impact de la marteiliose car les huîtres restent constamment immergées. Cependant, la bonamiose touche les huîtres quelle que soit la technique d'élevage. Aujourd'hui, la production d'huîtres plates se fait essentiellement en baie de Quiberon pour le captage et en baie du Mont Saint-Michel pour le grossissement avec une production de 1500 tonnes les

bonnes années (Hussenot et al., 2014). Cette production est tombée à moins de 500 tonnes récemment, suite à des années consécutives de mauvais recrutement en 2011, 2012 et 2013 (Cochet et al., 2016). Selon les années, le captage peut aussi être réalisé en rade de Brest, mais la qualité des naissains produits est inférieure à ceux de la baie de Quiberon.

Si cette situation est critique pour l'espèce en France, elle est alarmante dans d'autres pays européens où l'espèce a totalement disparu de certaines régions, notamment en mer du Nord. Dans ce contexte, plusieurs projets de restauration de l'huître plate, voire des programmes de ré-introduction, ont été initiés récemment dans d'autres pays européens (cf <https://noraeeurope.eu>) tels que le Royaume-Uni (UK Native Oyster Action Plan et Solent Oyster), l'Allemagne (projet RESTORE) ou le Danemark. En France, le projet régional FOREVER (Flat Oyster REcoVERY) vient juste de démarrer en Bretagne pour une première phase de trois ans (2018 – 2020) piloté par le CRC Bretagne Sud, avec pour partenaires l'IFREMER, le CRC Bretagne Nord et l'ESITC Caen. L'objectif principal de ce projet est l'initiation d'une démarche de restauration des bancs d'huîtres plates en Bretagne basée sur 3 actions complémentaires : (1) inventorier et évaluer les dernières populations sauvages d'huîtres plates en Bretagne, (2) effectuer un diagnostic écologique détaillé de deux grands bancs résiduels dans la rade de Brest (banc du Roz) et la baie de Quiberon (banc de Penthièvre) afin de mieux comprendre l'écologie et la variabilité du recrutement de l'huître plate et ainsi suggérer des voies possibles d'amélioration du recrutement et des populations, et (3) proposer des mesures de protection, restauration et de gestion des bancs naturels en partenariat avec les acteurs locaux et au travers le développement de récifs immergés adaptés à l'espèce (Baie et Rias, 2018). Ce nouveau projet s'appuie sur les connaissances acquises sur l'huître plate par d'autres projets menés précédemment tels que le projet PERLE (Programme d'expérimentation et de recherche sur l'huître plate *Ostrea edulis*, Hussenot et al., 2014) de 2011 à 2014 ayant pour objectif la relance d'une production viable d'huîtres plates en Bretagne et le projet EVER (Estimation, Préservation, Reconstitution des bancs sauvages d'huîtres plates en Baie de Quiberon) en 2015 (Cochet et al., 2015).

Notre étude, présentée dans ce rapport, prend place dans le second volet du projet FOREVER, l'objectif étant de contribuer à la compréhension de la dynamique de population d'huîtres plates en rade de Brest et plus particulièrement du banc du Roz. La population d'huîtres plates présente sur ce banc est en effet considéré comme un important contributeur du recrutement en rade de Brest et joue un rôle probablement clé pour les parcs de captage en rade de Brest (Hussenot et al., 2014 ; Alimou, 2017). Le recrutement étant un processus charnière dans le repeuplement (Pineda et al., 2007), la sélection d'un site stratégique pour des opérations de restauration peut de manière significative accélérer le processus de recolonisation d'un milieu (Smith et al., 2015). Le premier site de restauration de l'huître plate en rade de Brest pourrait donc être le banc du Roz, dont la bonne connaissance constitue un nécessaire préalable. Ce banc présente d'autant plus d'intérêt qu'il est situé sur une zone Natura 2000, facilitant d'éventuelles opérations de restauration ou de conservation.

Dans ce contexte, notre objectif est de mieux comprendre comment les larves d'huîtres plates se dispersent au sein de la rade de Brest, et de quelle manière le comportement larvaire joue sur cette dispersion. Notre travail s'est basé sur une triple approche : (1) un travail de modélisation utilisant un modèle hydrodynamique de dispersion larvaire (approche *in silico*) complété par (2) des mesures en laboratoire du comportement de nage de la larve d'huître plate (approche *in vitro*) associée sur le terrain à (3) une évaluation de la distribution verticale des larves et une première vérification des résultats de dispersion larvaire obtenus par modélisation, au travers d'un suivi spatial du recrutement en rade de Brest (approche *in situ*).

Concernant le modèle hydrodynamique de dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* au sein de la rade de Brest, notre travail s'inspire d'une méthode de modélisation couramment utilisée dans de nombreuses publications (e.g. *Crassostrea virginica* et *C. ariakensis* ; North et al., 2008 ; *Pecten maximus* ; Nicolle et al., 2013 ; *Ostrea edulis* ; Smith et al., 2015 ). Techniquement, nous avons utilisé le modèle hydrodynamique MARS 3D (Model for

Applications at Regional Scale) appliqué à la rade de Brest, en privilégiant une approche eulérienne, vérifiée et complétée par une approche lagrangienne. L'influence des facteurs physiques 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. En effet, bien que la dispersion larvaire soit principalement influencée à l'échelle macroscopique par la circulation des masses d'eau des zones côtières et estuariennes (courants de marée, courants de surface, etc ; Kennedy, 1996), le comportement larvaire de certains bivalves peut jouer un rôle important à l'échelle microscopique 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). Eckman écrivait déjà en 1996 que le comportement larvaire devrait être considéré quand on construit et analyse des modèles sur la dynamique des populations de larves. D'une façon générale, il est reconnu que les jeunes larves véligères de bivalves ont tendance à nager relativement proche de la surface puis à se disperser au sein de la colonne d'eau au cours de leur développement avant de se rapprocher du fond une fois devenues pédiveligères (e.g., *Pecten maximus*, Cragg, 1980 ; *C. gigas*, Wang and Xu, 1989). Mais le comportement larvaire d'*O. edulis*, qui est émise après incubation à l'âge de 10 jours, reste mal connu, c'est pourquoi nous avons testé dans le modèle différents comportements théoriques de nage, depuis un comportement neustonique (larves plutôt en surface) à un comportement suprabenthique (larves proches du fond). Ces comportements ont été déduits des recherches bibliographiques effectuées.

Dans un deuxième temps, et pour une question de disponibilité de larves, nous avons mesuré de manière précise les vitesses de nage et de chute des larves en laboratoire afin de vérifier, et modifier dans le modèle de dispersion si nécessaire, l'ordre de grandeur de ces vitesses.

Enfin, nous sommes allés étudier sur le terrain le recrutement d'*Ostrea edulis* en rade de Brest, durant la période d'émission larvaire en juillet 2018, afin de comparer ces données avec les résultats des modélisations de dispersion larvaire. Pour cela, nous avons disposé des collecteurs (coupelles chaulées) dans 13 endroits différents de la rade et comparé les différences de fixation larvaire avec les distributions larvaires proposées par les modèles. A deux occasions, et là aussi dans un objectif de vérification, nous avons aussi mesuré la distribution verticale des larves sur la colonne d'eau, pour mieux évaluer l'effet du comportement larvaire dans la dispersion des larves.

## 2 Matériel & Méthodes

---

### 2.1 Rappel sur la biologie des bivalves et d'*Ostrea edulis*

#### 2.1.1 Éléments de biologie générale

*Ostrea edulis* est un bivalve de la famille des ostréidés. Espèce côtière, elle est généralement présente entre 0 et 5 mètres de fond, mais elle peut aussi être observée plus profondément, notamment en Manche et en Europe du Nord. Elle affectionne les baies abritées et les estuaires ayant des eaux claires. Ces conditions permettent aux larves de se fixer sur des substrats durs et propres. Elle peut vivre dans des zones vaseuses, à condition qu'il y ait présence de substrats solides, de natures diverses : graviers, cailloux, sable, maërl, coquilles (d'huîtres plates, de pétoncles, de modioles, de moules, de palourdes (Kennedy et al., 1999), de crépidules, etc). On la retrouve dans des eaux tempérées ayant une salinité comprise en 30 et 35‰. Étant un organisme ectotherme, ses fonctions physiologiques augmentent avec la température, elle peut donc s'acclimater à des eaux plus

chaudes, mais au-delà de 30°C, les températures lui sont défavorables (Duchêne et al., 2015).

Sur le plan de la nutrition, *O. edulis* est suspensivore planctonophage, c'est-à-dire qu'elle se nourrit par filtration de la matière en suspension (phytoplancton et petit zooplancton) présente dans la colonne d'eau. Capable de filtrer entre 5 et 10 litres d'eau par heure, elle retient toutes les particules comprises entre 4-5 µm et environ 100 µm. Comme elle se situe souvent très proche du sédiment, le microphytobenthos, majoritairement constitué de diatomées épibenthiques, joue probablement un rôle clé dans son bol alimentaire (Duchêne et al., 2015).

Sur le plan de la reproduction, c'est une espèce hermaphrodite asynchrone et protandre avec une sexualité consécutive rythmique : tout d'abord mâle, *O. edulis* est sexuellement fonctionnelle au cours de son 2<sup>ème</sup> été, avec un changement de sexe à la fin de ce même été. Elle alterne ensuite de sexe chaque année au sein d'une même saison de reproduction (Duchêne et al., 2015), avec des gamétogénèses mâles et femelles légèrement différées dans la même gonade.

### 2.1.2 Généralités sur le recrutement chez les invertébrés marins

Dans le monde du vivant, le **recrutement** représente le nombre d'individus nouvellement recrutés au sein d'une population. Chez les invertébrés marins benthiques et sessiles comme les huîtres, il représente le nombre d'individus post-larvaires ayant survécu jusqu'à une taille spécifique après leur fixation durant un laps de temps donné (Roegner, 1991). C'est une étape clé dans la dynamique de population d'un banc d'huîtres. Il est influencé par plusieurs facteurs, représentés sur la **figure 1**.

Tout d'abord, le recrutement dépend en amont de la vie larvaire pélagique. Le nombre de larves survivantes à l'issue de la **dispersion larvaire** dépend, quant à lui, du nombre de larves émises par les géniteurs, de la nourriture disponible, de la prédation, et du **transport larvaire**. Le transport larvaire est défini comme la translocation d'une larve entre des points  $x_1, y_1$  et  $x_2, y_2$  où  $x$  et  $y$  sont des axes horizontaux perpendiculaires et parallèles à la ligne de côte (Pineda et al., 2007). Le transport et la dispersion larvaire déterminent, une fois le recrutement effectué, ce que l'on appelle la **connectivité**. La connectivité représente l'ensemble du réseau d'échange d'individus entre les différents bancs ; c'est donc le lien entre les bancs sources et leurs différents bancs puits.

Le recrutement est aussi directement lié aux **processus de fixation**. Ceci implique une série d'événements et de changements morphologiques via la métamorphose qui permettent à la larve fixée d'acquérir des capacités appropriées à son nouveau mode de vie benthique. Ce processus commence donc avec le début d'un comportement de recherche d'un bon site de fixation et se termine avec une métamorphose (Rodriguez et al., 1993). Le nombre de larves qui se fixent dépend des comportements exploratoires et de fixation des larves, de la nourriture disponible, de la prédation (Pineda et al., 2007).

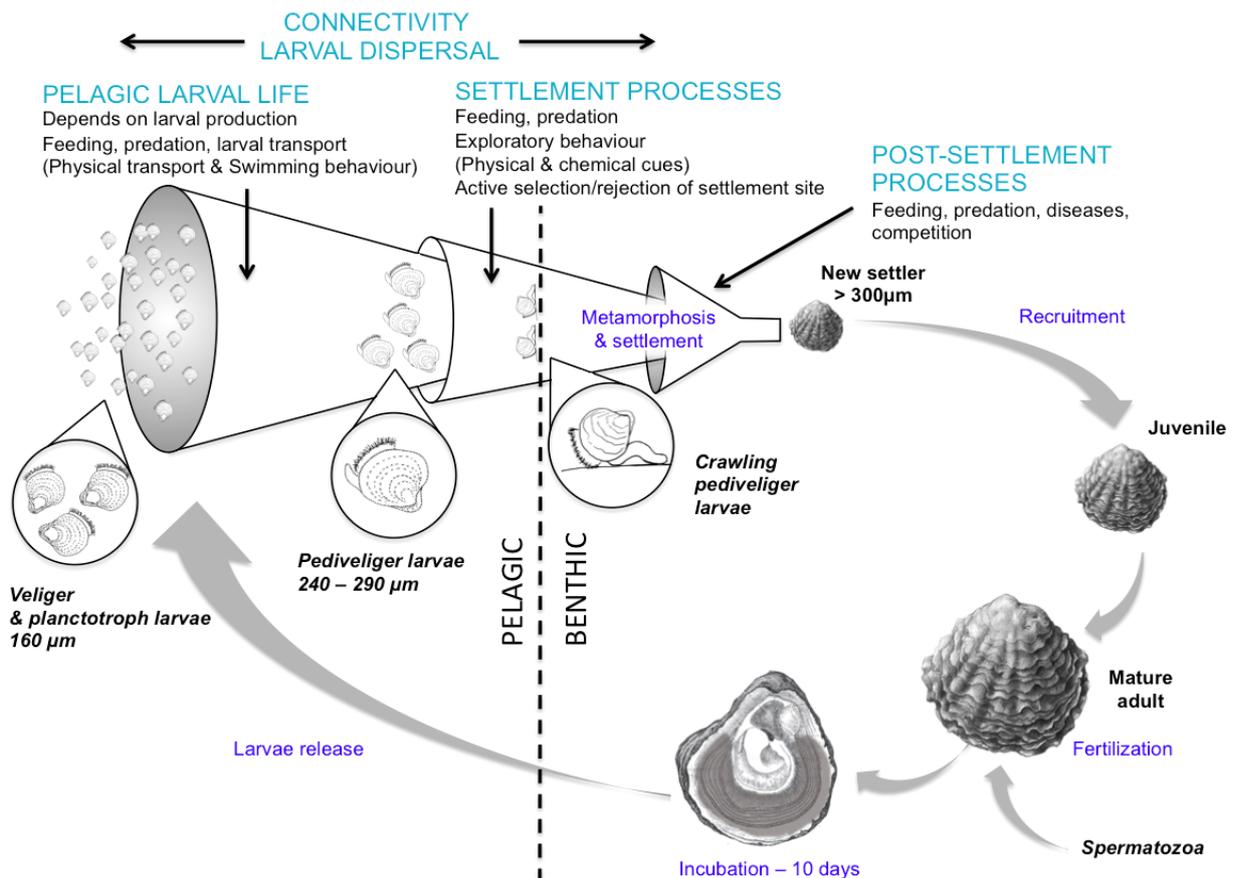
Enfin, le recrutement est aussi dépendant des **processus précoces de post-fixation**. Une fois fixées, les jeunes recrues vont effectivement expérimenter une forte mortalité liée entre autres à la nourriture disponible mais surtout à la prédation et à la compétition sur le substrat (Pineda et al., 2009).

### 2.1.3 Spécificité du cycle larvaire d'*Ostrea edulis*

Le cycle d'*O. edulis* est représenté sur la **figure 1**. C'est une espèce larvipare/incubatrice : après une fécondation dans la cavité palléale de la femelle, les larves s'y développent durant 6 à 18 jours (en fonction de la température ; Waller, 1981) avant d'être relâchées dans la

colonne d'eau. Sur nos côtes tempérées, ce temps d'incubation dure généralement 8-10 jours. Au moment de l'expulsion, les larves particulièrement calibrées mesurent alors environ 160-180  $\mu\text{m}$ . L'émission des larves débute généralement en juin sur la côte Atlantique, lorsque les masses d'eau atteignent une température autour de 17°C. Les larves ont alors une phase pélagique variant de 7 à 17 jours (là aussi fonction de la température ; Waller, 1981), au cours de laquelle elles nagent dans la colonne d'eau à l'aide de leur velum ; elles sont alors dites **véligères**. Sur les côtes atlantiques et compte tenu des températures estivales de l'eau proche de 20°C, la durée de la vie larvaire pélagique dure généralement 8-10 jours.

Un peu avant leur fixation, les larves (mesurant environ 240-290  $\mu\text{m}$ ) développent un pied, organe sensoriel qui leur permet de trouver le meilleur support de fixation possible, les larves sont dites **pédivéligères**. Elles fréquentent alors la proximité du fond à la recherche d'un substrat sur lequel elles vont ramper, puis se fixer en produisant un byssus puis un ciment pendant que le pied se résorbe. La larve se métamorphose en une post-larve et devient un **naissain** qui développe rapidement des branchies et acquiert la capacité de filtrer l'eau (e.g. Duchêne et al., 2015) comme les adultes.



**Figure 1.** Cycle biologique d'*Ostrea edulis*. Les facteurs dont dépend le recrutement sont représentés en bleu clair (©A. Brossin ; schéma adapté de Pineda et al., 2009 ; Pawlik, 1992 ; Pineda et al., 2007).

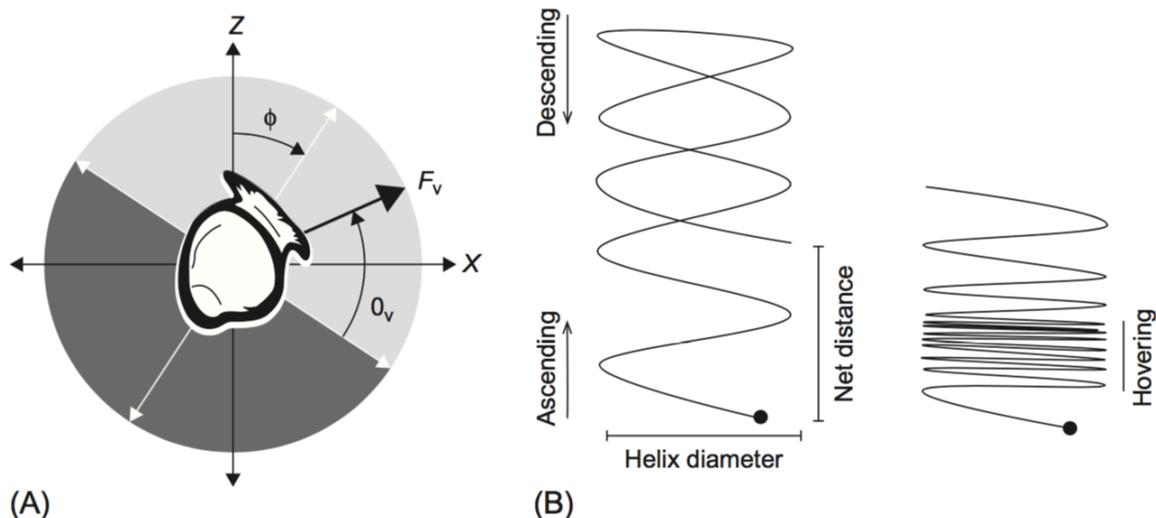
#### 2.1.4 Mouvements et capacités de nage

Le comportement larvaire d'*O. edulis* n'est pas connu exhaustivement. Nous décrivons donc ici le comportement de nage des larves de bivalves d'une manière générale, dont de nombreuses composantes sont potentiellement applicables à *O. edulis*.

En eau calme, la larve alterne deux mouvements. Elle peut tout d'abord nager verticalement vers la surface le long d'une spirale (mouvement décrit dans la **figure 2**), la force de propulsion étant donnée par le velum. Ayant une flottabilité négative, la larve peut également

« couler », soit lentement et passivement par une réduction ou une cessation du battement des cils du velum ou plus rapidement suite à la rétraction du velum et la fermeture de la coquille (Cragg, 1980 ; Kennedy, 1996 ; Bayne, 2017). 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). Au cours de la croissance larvaire, la première coquille (prodissoconque I) gagne en densité et la vitesse de sédimentation passive augmente donc progressivement au fur et à mesure. La larve peut cependant contrebalancer ce phénomène par une dynamique de nage plus importante ou la sécrétion d'un matériel de flottabilité, lui conférant une flottabilité positive et diminuant sa densité moyenne (Roberts, 1981).

Un autre comportement, 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 quelques  $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ . 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.



**Figure 2.** (A) *Crassostrea virginica* ; Fuchs et al., 2015. Orientation de la larve. La larve est en rotation continue autour de son axe vertical (penchée en raison de la force générée par son centre de gravité, le velum au-dessus car moins dense que la coquille) ; l'angle de rotation axiale  $\phi$  est mesuré par rapport à l'axe cartésien (lignes noires). L'angle de propulsion  $\theta_v$  est mesuré par rapport à l'axe de la larve (lignes blanches). On considère que les larves nagent si la force de propulsion  $F_v$  (générée par les battements des cils du velum ; *Pecten maximus* ; Cragg, 1980) est dirigée vers le bas par rapport à l'axe de la larve et que les larves plongent si  $F_v$  est dirigée vers le haut. (B) *Mytilus edulis* ; Hansen et al., 1997a ; Hansen et al., 1997b. Représentations schématiques des mouvements de nage. La trajectoire de la larve suit une hélice cylindrique verticale. Les larves d'*O. edulis* nagent le long de cette hélice dans le sens des aiguilles d'une montre vu d'en haut (Cragg and Gruffydd, 1975). Le diamètre de l'hélice et sa « compacité » peuvent être modifiés, ce qui résulte à du sur-place (hovering) dans les cas extrêmes ou à une nage sans changement de position dans la colonne d'eau (Cragg, 1980).

D'un point de vue physique, compte tenu de leur petite taille, les larves sont sous le contrôle de forces visqueuses plutôt que de forces d'inertie. En effet, la relation entre forces d'inertie et de viscosité est exprimée par le nombre de Reynolds ( $Re$ ), qui peut être approximé pour les larves par l'équation suivante (Roberts, 1981) :

$$Re = \frac{(\text{densité de l'eau de mer}) \times (\text{taille de la larve}) \times (\text{vitesse de nage de la larve})}{(\text{viscosité dynamique de l'eau de mer})}$$

Ainsi, plus la taille et/ou la vitesse de nage de la larve diminue, plus l'effet de viscosité augmente. Pour un nombre de Reynolds inférieur à l'unité (e.g., pour des larves de moins de 1 mm), la viscosité est la force prédominante sur la larve. Ainsi, quand la larve arrête de nager, son mouvement est quasiment instantanément stoppé (Chia et al., 1984 ; Kennedy, 1996).

Des vitesses de nage ont pu être associées aux différents comportements présentés précédemment (**annexe I**). D'une façon générale, il ressort que les larves de bivalves ont des vitesses de nage qui évoluent de 0-0.5 à 2-3 mm.s<sup>-1</sup> en fonction de leur développement ; des vitesses de chute passive de 2 à 6-7 mm.s<sup>-1</sup> ; des vitesses de chute active au-delà de 7 mm.s<sup>-1</sup> et jusqu'à 30 mm.s<sup>-1</sup> selon certains résultats.

### 2.1.5 Réponse des larves aux signaux physiques et chimiques

Les larves de bivalves peuvent potentiellement modifier leur comportement et leur vitesse de nage présentés précédemment en réponse aux signaux physiques suivant : luminosité, stratification (salinité et température), courants et turbulence, son, pression, ainsi qu'à différents signaux chimiques (associés aux congénères, films microbiens). Les différents signaux et les réponses larvaires sont détaillés dans l'**annexe II**.

## 2.2 Site d'étude : la rade de Brest

Le site d'étude est la rade de Brest (**figure 3**), système semi-ouvert de 180 km<sup>2</sup> et peu profond. Ses profondeurs moyenne et maximale sont respectivement 10 et 40 m (au niveau du goulet). Seulement 15% de la rade est plus profonde que 20 m et 50% moins profonde que 5 m (Monbet and Bassoulet, 1989).

Les échanges de masses d'eau avec la mer d'Iroise se font via le goulet, large de 2 km. De plus, 4 bassins hydrologiques contribuent à l'apport d'eau douce dans la rade, dont les deux principaux sont ceux de l'Aulne (1842 km<sup>2</sup>) et de l'Elorn (402 km<sup>2</sup>) qui représentent 80% des apports. La circulation des eaux se fait dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, et trois zones peuvent être distinguées : l'embouchure de l'Elorn (Nord), le bassin Sud (recevant 85% du flux total annuel d'eau douce) et la zone centrale ("la grande Rade") connectant les deux zones précédentes avec la mer d'Iroise (Salomon and Breton, 1991).

Le signal de marée est principalement semi-diurne avec une période de 12h24. Le marnage varie de 1.22 m en situation de morte-eau exceptionnelle (coefficient 20) jusqu'à 7.32 m en situation de vive-eau exceptionnelle (coefficient 120). Le vent dans la rade de Brest a une intensité moyenne annuelle de 18 km/h et dépasse 23 km/h (force 4) plus d'un tiers de l'année. Il est globalement de secteur Sud-ouest, sauf de mars à mai où le vent de secteur Nord-Est peut devenir dominant (Beudin, 2014).

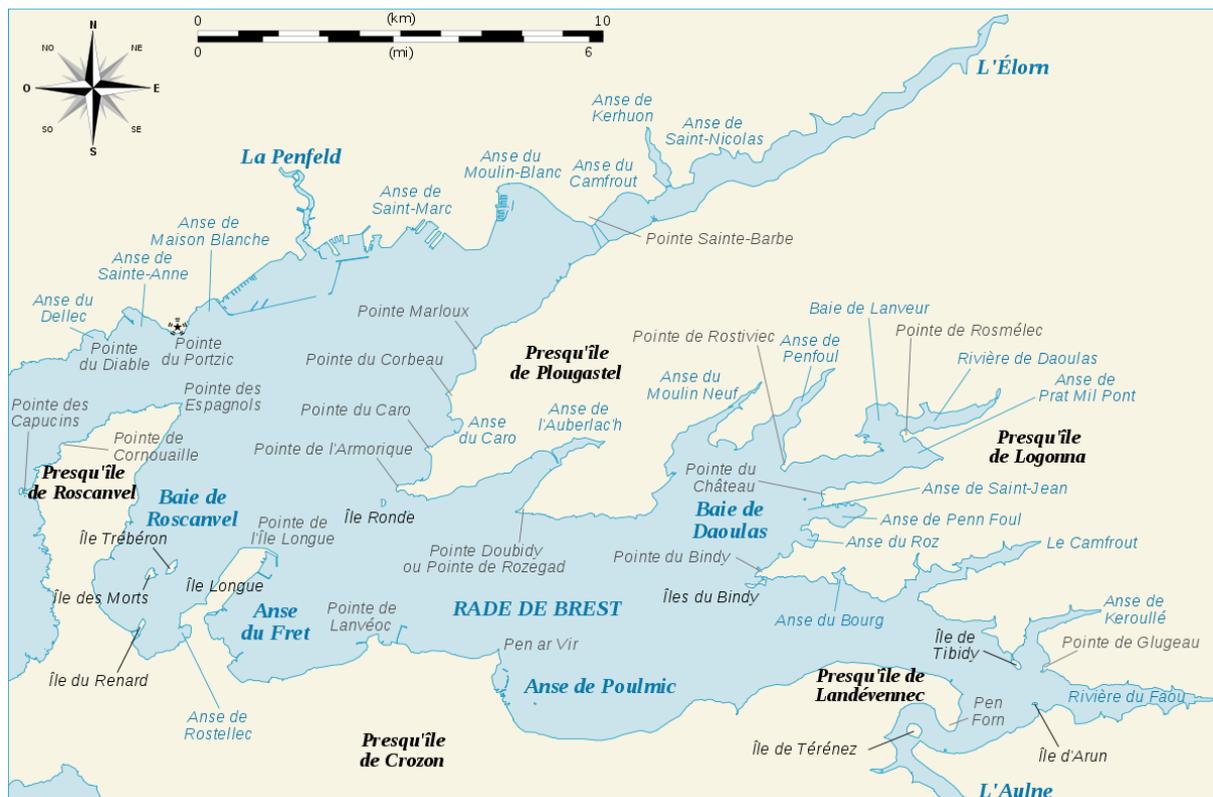


Figure 3. Carte de la rade de Brest et ses lieux-dits (L. Claudel, image du domaine public).

## 2.3 Modélisation de la dispersion larvaire

### 2.3.1 Présentation succincte du modèle hydrodynamique MARS 3D

Le transport et la dispersion larvaire au sein de la rade de Brest ont été simulés à l'aide du modèle hydrodynamique MARS 3D (*Model for Applications at Regional Scale*) qui résout les équations de Navier-Stokes sous diverses hypothèses (e.g., Lazure and Dumas, 2008) et permet une prise en compte fine des forçages et des caractéristiques hydrologiques des zones côtières. La discrétisation des équations est faite sur une grille horizontale couplée à un système de coordonnées  $\sigma$  sur la verticale (couches équidistantes suivant la bathymétrie et évoluant avec le niveau de la surface).

Le modèle 3D de la rade de Brest s'étend de  $48.20^\circ$  à  $48.44^\circ$  N de latitude et de  $4.09^\circ$  à  $4.72^\circ$  W de longitude. Sa résolution horizontale est de 50 m et sa résolution verticale  $\sigma$  est de 20 niveaux. Cela représente une grille de 946 par 543 mailles. Il a été validé sur différents jeux de données datant de 2010 à maintenant (Petton et al., non publié).

Une des spécificités de MARS 3D est de permettre l'emboîtement de modèles pour la transmission du signal de marée. Ainsi les constantes harmoniques en élévation du SHOM (produit CST France, 2004) sont utilisées aux limites d'un plus large modèle 2D qui recouvre la mer d'Iroise et le Finistère. Celui-ci transmet ensuite l'élévation et les vitesses barotropes au modèle 3D de la rade.

Les paramètres de conditions atmosphériques tels que le vent à 10 m, la pression, la température à 2 m, la nébulosité et l'humidité relative viennent du modèle AROME de Météo-France (2.5 km de résolution horizontale).

Les débits des trois principales rivières sont pris en compte dans le modèle (l'Aulne, l'Elorn, La Mignonne) et ont été récupérés via la banque Hydro (<http://www.hydro.eaufrance.fr/>). Ils ont été corrigés du rapport de bassin versant qui tient compte de la position en amont du

point de mesure par rapport à l'embouchure dans le modèle.

Enfin, les conditions océaniques 3D de température et de salinité sont issues à une fréquence horaire d'un autre modèle MARS 3D qui a une échelle de 500 m centré sur le Finistère. Il en est de même lors de l'initialisation du modèle pour le *spin-up* (durée d'initialisation du modèle).

Pour chacune des simulations de dispersion réalisées et présentées ci-après, un *spin-up* hydrodynamique de 30 jours a été pris en compte et les conditions aux limites ouvertes du modèle sont fixées avec un gradient nul. Pour simuler le transport larvaire d'*Ostrea edulis* dans la rade de Brest, une approche eulérienne a principalement été utilisée. Pour cela, les larves sont considérées comme une « substance » de particules relâchée dans la rade. Une approche lagrangienne, où les larves sont cette fois individualisées et permet de suivre leur trajectoire, a également été testée mais non retenue pour la présentation des résultats.

### 2.3.2 Simulation de la dispersion larvaire sous différentes hypothèses de comportements

Afin de simuler la dispersion larvaire en rade de Brest, et compte tenu du manque d'informations sur le comportement larvaire d'*Ostrea edulis*, différents comportements de nage assez distincts ont été testés (5 cas représentés dans la **figure 4**) : larves ayant un comportement neustonique (nage en surface, **figures 4.a et 4.b**), suprabenthique (nage proche du substrat, **figures 4.d et 4.e**) ou intermédiaire (**figure 4.c**). Enfin, un sixième cas (de référence) a aussi été testé : larves sans comportement, considérées comme des particules inertes avec une flottabilité neutre.

Les comportements b, c, d et e (**figure 4**) consistent en une succession de nage vers la surface et de chute, comportement décrit classiquement dans la littérature. La période d'alternance a été fixée à 1 heure (suite à des observations et discussions entre les chercheurs d'Argenton). Au sein d'une période, les durées de nage et de chute varient avec le taux d'activité (*TS*) de la larve (i.e. le temps de nage lors d'une période).

Le comportement a (**figure 4**), contrairement aux comportements précédents, est régi par une vitesse verticale nette (*Wb*) calculée à chaque pas de temps du modèle (i.e. toutes les 6 secondes) en fonction du taux d'activité de la larve (*TS*) et de ses vitesses de nage (*SW*) et de chute (*SR*) :

$$Wb = TS * SW - (1 - TS) * SR$$

Ce type de modélisation du comportement larvaire a notamment été utilisé par [Deksheniaks et al. \(1996\)](#) et [Nicolle et al. \(2013\)](#).

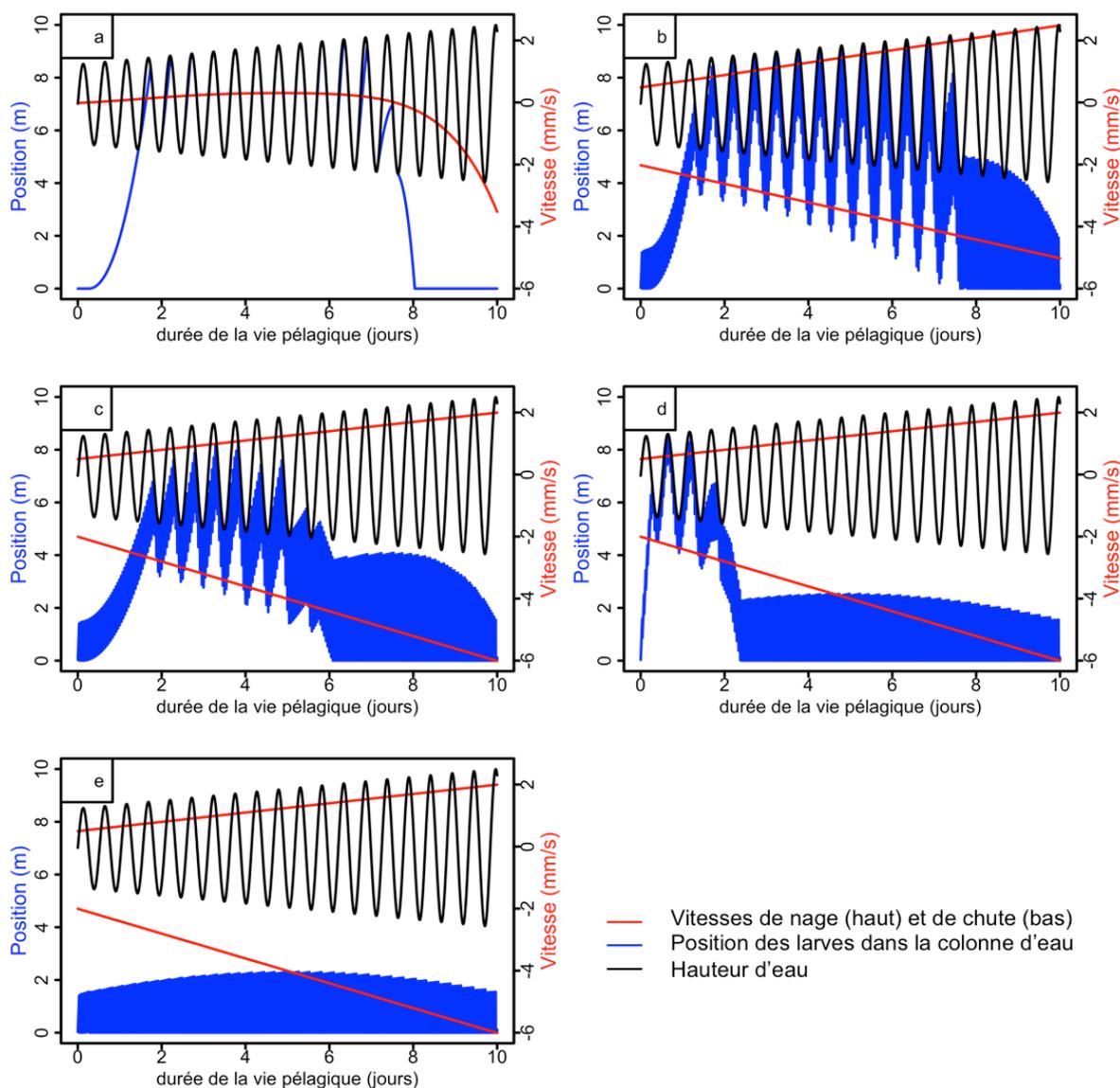
Afin d'établir numériquement ces différents comportements, trois paramètres ont été ajustés : les valeurs des vitesses de nage et de chute basées sur les valeurs trouvées dans la littérature, le taux d'activité et sa variation le long de la vie larvaire (linéaire ou non). Nous avons ainsi retenu les valeurs suivantes (**tableau 1**) :

comportement	SW*	SR*	TS
<b>Neustonique fort et modéré (figures 4.a et 4.b)</b>	De 0.5 (160µm) à 2.5 (300µm) mm.s-1	De -2 (160µm) à -5 (300µm) mm.s-1	De 80 à 20% Variation non linéaire**
<b>Intermédiaire (figure 4.c)</b>	De 0.5 (160µm) à 2 (300µm) mm.s-1	De -2 (160µm) à -6 (300µm) mm.s-1	De 80 à 20% Variation non linéaire**
<b>Suprabenthique modéré (figure 4.d)</b>	De 0.5 (160µm) à 2 (300µm) mm.s-1	De -2 (160µm) à -6 (300µm) mm.s-1	De 90 à 20% Variation linéaire
<b>Suprabenthique fort (figure 4.e)</b>	De 0.5 (160µm) à 2 (300µm) mm.s-1	De -2 (160µm) à -6 (300µm) mm.s-1	De 80 à 20% Variation linéaire

**Tableau 1.** Valeurs des vitesses de nage (SW), de chute (SR) et du taux d'activité des larves au cours de leur croissance (croissance linéaire en fonction de l'âge de la larve : de 160 µm à son émission à 300 µm à sa fixation).

\* les variations de vitesses sont toutes linéaires.

\*\* les variations non linéaires de taux d'activité suivent une parabole du 6<sup>ème</sup> degré ce qui donne une diminution du taux d'activité plus faible les premiers jours et plus forte les derniers jours de la vie larvaire.



**Figure 4.** Différents comportements potentiels de larves testés dans le modèle hydrodynamique : a) comportement neustonique fort ; b) comportement neustonique modéré ; c) comportement intermédiaire (neustonique puis suprabenthique) ; d) comportement suprabenthique modéré ; e) comportement suprabenthique fort

### 2.3.3 Scénarios de modélisation

Pour chaque comportement, divers scénarios résumés dans la **figure 5** ont été testés. Les paramètres sont les suivants :

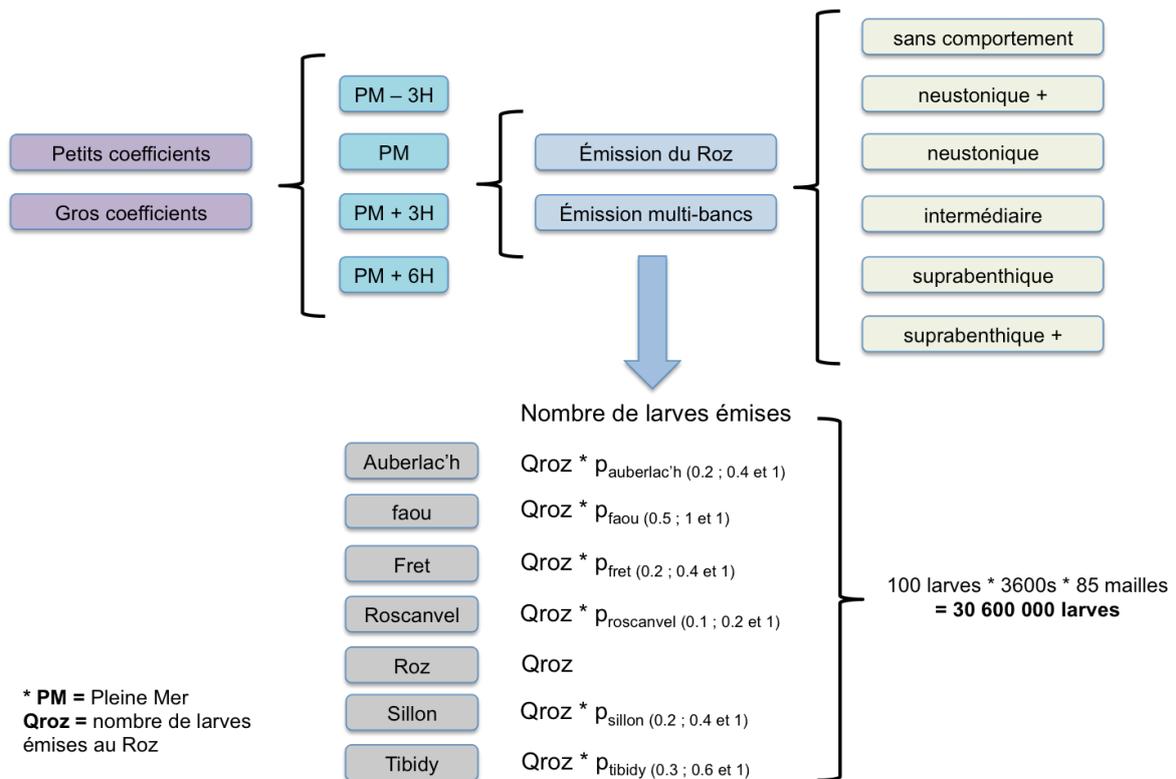
1) Tout d'abord, la dispersion des larves a été modélisée sur deux périodes différentes : une au début d'une période de vives-eaux (du 19/07/2016 au 29/07/2016) avec des forts coefficients durant les premiers jours et une autre au début d'une période de mortes-eaux (du 25/07/2016 au 04/08/2016) avec des petits coefficients durant les premiers jours (**annexe III.a**). Durant ces périodes, le vent est un vent faible d'Ouest. L'impact du vent étant faible sur la dispersion larvaire en rade de Brest (Alimou, 2017), nous n'avons pas testé différentes conditions de vent.

2) Différents moments d'émission des larves au cours d'une marée ont été testés : à la pleine mer moins 3 heures, à la pleine mer, à la pleine mer plus 3 heures et à la pleine mer plus 6 heures. Pour la création des cartes de dispersion larvaire, les concentrations larvaires obtenues à partir de ces quatre instants d'émission ont été moyennées.

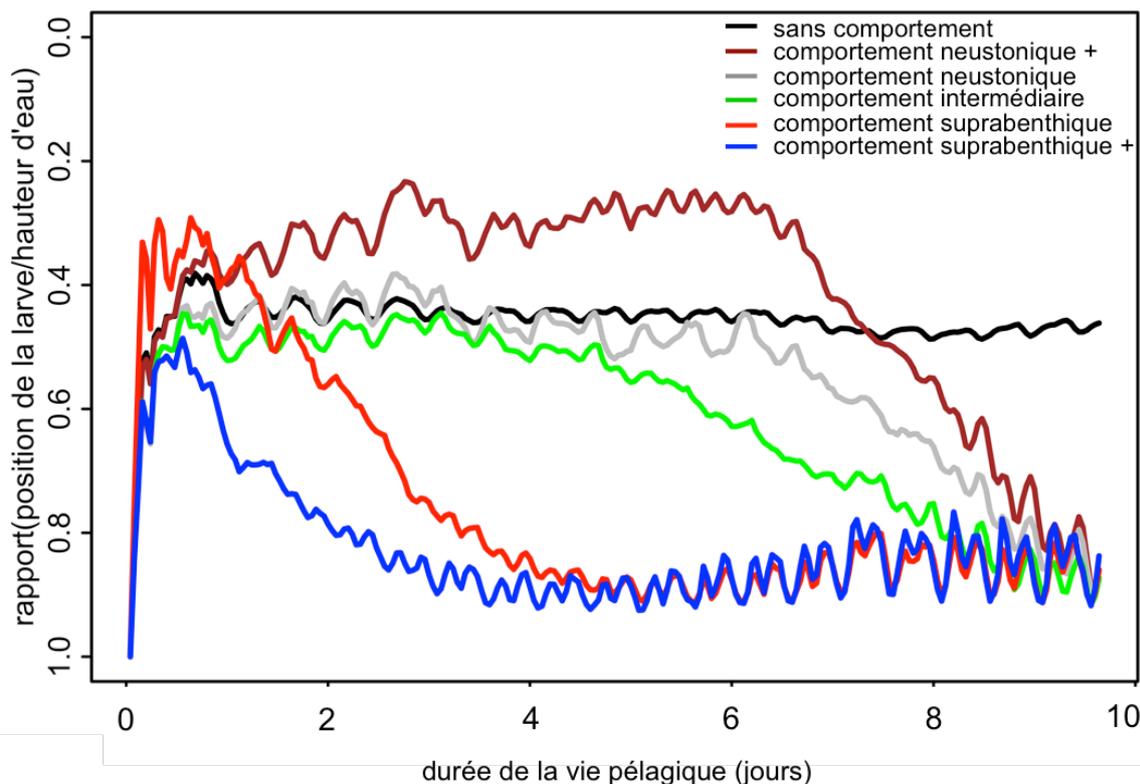
3) Les zones Nord et Sud de la rade étant séparées hydrographiquement, peu de connectivité existe entre les bancs de ces zones (Alimou, 2017). En rade nord, il n'existe plus qu'un seul banc de taille très réduite et pêché régulièrement. Notre approche s'est donc focalisée sur la rade Sud. L'émission des larves a tout d'abord été initiée sur le banc du Roz compte tenu (1) de la population d'huîtres plates encore présente en forte densité sur ce secteur (banc non pêché) ; (2) de son intérêt en terme de restauration écologique et (3) de sa forte connectivité avec le reste de la rade. Puis une approche « multi-bancs » a également été mise en place dans un second temps bien que les populations abritées sur les autres bancs de rade Sud sont de moindre importance. Il s'agit des bancs potentiels suivants : Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy (**annexe IV**). Pour chaque simulation avec une émission au banc du Roz, 100 larves ont été émises pendant une heure sur chacune des 85 mailles représentant le banc du Roz, c'est-à-dire un total de 30 600 000 larves. Pour les simulations avec émission des larves aux différents bancs, le même nombre de larve total a été émis, réparti sur les différents bancs en fonction d'un coefficient  $p$ . Ce coefficient  $p$  nous permet de faire des hypothèses de répartition des densités d'huîtres entre les bancs.

Afin de limiter les effets des marées sur la position des larves au cours d'une journée, les concentrations larvaires calculées pour chaque journée ont été moyennées sur 13 heures (compte tenu de la durée d'un cycle de marée d'environ 12h25) sur l'ensemble des mailles du modèle.

Différentes vérifications du bon fonctionnement du modèle ont été mises en œuvre. Ici, la **figure 6** montre la position moyenne des larves au cours de leur vie pélagique (émises ici à pleine mer en période de mortes-eaux) une fois que le modèle a tourné. Nous avons bien des larves ayant un comportement neustonique qui sont plus en surface et des larves ayant un comportement suprabenthique plus proches du substrat.



**Figure 5.** Les différents scénarios de modélisation testés en fonction des paramètres suivants : importance des coefficients, moments d'émission des larves, bancs d'émission et comportements larvaires.



**Figure 6.** Positions moyennes dans la colonne d'eau (rapport de la position de la larve en hauteur par la hauteur de la colonne d'eau dans laquelle elle se trouve) des larves émises à pleine mer en période de mortes-eaux. Plus le rapport est proche de 1, plus la larve se trouve proche du substrat. Inversement, plus le rapport est proche de 0, plus la larve se trouve proche de la surface. Seules les positions moyennes sont représentées, les larves étant réparties dans l'ensemble de la colonne quel que soit le comportement et le jour. Les écarts-types ne sont pas représentés pour une question de lisibilité.

## 2.4 Étude du comportement larvaire

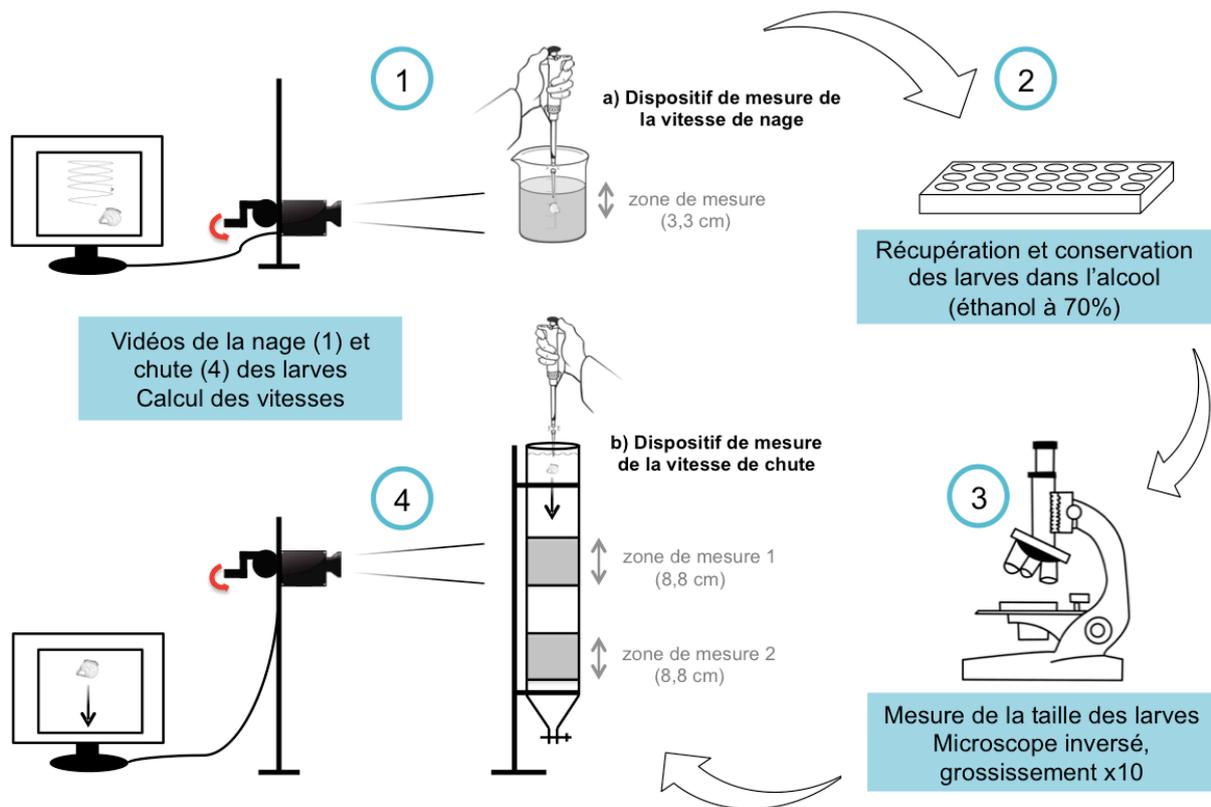
### 2.4.1 Vitesses de nage et de chute (approche en laboratoire)

Afin de confirmer les vitesses de nage et de chute des larves d'*Ostrea edulis* utilisées dans le modèle et extraites de la littérature, nous avons mesuré ces vitesses en laboratoire. Cette étude comportementale a été effectuée après la modélisation de dispersion larvaire car la période de reproduction d'*Ostrea edulis* débute en juin/juillet et ne coïncidait donc pas avec le début de cette étude (mars). Les larves étudiées ont été élevées et fournies par l'écloserie expérimentale de Porscave (CRC Bretagne Nord) tout au long de l'expérience. Les larves observées étaient issues d'un pool de plusieurs géniteurs, et ont été élevées en flûte (1 m de hauteur et 9 cm de diamètre) à 21°C avec un système de bullage. Les mesures comportementales ont été réalisées sur le site expérimental d'Argenton (Ifremer, LEMAR).

Les observations ont été réalisées tout au long du développement larvaire : dès le jour de l'expulsion de la cavité palléale par les femelles (160-170  $\mu\text{m}$ ) jusqu'au stade pédivéligère (290-300  $\mu\text{m}$ , environ 18 jours après l'expulsion). Deux types de mesures ont été réalisées : la vitesse de nage et la vitesse de chute. Avant chaque observation, les larves ont été récupérées en début de matinée à l'écloserie de Porscave puis transportées à la station Ifremer.

Pour la vitesse de nage, les larves ont été placées dans un bécher (9.5 cm de hauteur, 7 cm de diamètre, 250 ml) et filmées après 15 minutes d'acclimatation. Des séquences vidéos d'environ 1 min ( $T^{\circ}_{\text{observation}} = 21^{\circ}\text{C}$  ; éclairage par LEDs d'intensité équivalente à une lumière naturelle de 6.500°K ; caméra BASLER à 20 cm du bécher ; objectif macro Computar Telecentric 55 mm f/2.8 ; 60 images/seconde ; résolution 1280 \* 1024) des larves ont été réalisées avec Media Recorder (Version 4.0) à partir du système expérimental schématisé dans la **figure 7**. Les larves ont ensuite été récupérées une à une (prélèvement aléatoire parmi celles en mouvement) à l'aide d'une micropipette puis fixées dans de l'éthanol à 70% à température ambiante. Afin d'établir une relation entre la vitesse de nage et la taille des larves, leur taille maximale a été mesurée avec un microscope inversé Leica DMIL (mesure parallèle à la future charnière au grossissement x10 avec le logiciel Leica Application Suite (Version 4.9.0)). Pour chaque larve filmée et mesurée, la distance verticale parcourue a été déterminée à l'aide du logiciel ImageJ. La vitesse calculée est la vitesse verticale nette (vitesse mesurée sur une trajectoire rectiligne entre deux points A et B, i.e. celle qui est utilisée dans le modèle MARS 3D) et non la vitesse réelle de la larve sur sa trajectoire hélicoïdale (qui est plus rapide). Afin de garder des mesures représentatives des vitesses de nage, seules les vitesses calculées sur une distance supérieure à 1 cm ont été conservées. Nous avons également supprimé les vitesses calculées à partir de larves ayant une nage hélicoïdale trop prononcée (diamètre de l'hélice supérieur à 0.5 cm). Nous avons obtenu au final des vitesses de nage sur 143 larves.

Les vitesses de chute de ces mêmes larves conservées dans l'alcool ont ensuite été mesurées. Il a été nécessaire d'utiliser ces larves car l'organisation du travail n'a pas permis de faire les vidéos de nage et de chute le même jour. Les larves ont été introduites une à une dans une colonne d'eau (35 cm de hauteur et 7 cm de diamètre ; distance entre la larve et les bords supérieure à 100 fois la taille de la larve ce qui nous permet d'éliminer les effets de bord ; **figure 7**). Leur chute a été filmée avec le même système de caméra utilisé pour les vidéos de nage ( $T^{\circ}_{\text{observation}} = 21^{\circ}\text{C}$  ; caméra à 75 cm de la colonne d'eau). La vitesse de chute a été mesurée deux fois pour chaque larve ( $n = 48$  larves) dans deux zones mesurant chacune 8.8 cm de haut.



**Figure 7.** Étapes et dispositifs de mesure des vitesses de nage et de chute des larves d'*Ostrea edulis*. (1) Vidéos de la nage des larves (2) Récupération et conservation des larves dans une plaquette 96 puits avec de l'éthanol à 70% (3) Mesure de la taille des larves (4) Vidéos de la chute des larves (5) Calcul des vitesses de nage et de chute pour chaque larve filmée et mesurée à partir du temps et de la distance de nage/chute. (©A. Brossin)

#### 2.4.2 Répartition des larves dans la colonne d'eau (Approche *In situ*)

En complément des vitesses de chute et de nage des larves d'*Ostrea edulis* obtenues en conditions de laboratoire, il nous a semblé important, au cours de cette étude, d'approcher *in situ* leur comportement au sein de la colonne d'eau. Certaines publications (e.g. *Mytilus spp.*, Knights et al., 2006) montrent l'existence d'une stratification des larves dans la colonne d'eau en fonction des marées, impliquant le rôle important du comportement. Selon leurs observations, les larves seraient concentrées sur le fond durant le jusant et dispersées dans la colonne d'eau lors du flot.

Afin d'étudier la répartition des larves d'*Ostrea edulis* dans la colonne d'eau en fonction des marées et de leur taille, des prélèvements de plancton à différentes hauteurs d'eau et à proximité du banc d'huîtres du Roz ont été effectués au cœur de la période de reproduction (en juillet), lors des mortes-eaux (coefficient < 70) et sur des journées peu ventées, précisément les 10 et 25 juillet 2018. Ces prélèvements en mer, réalisés en partenariat avec un ostréiculteur expérimenté (EARL Coïc Huîtres et Coquillages) sont effectués de la manière suivante : un volume d'eau (approx. 1 m<sup>3</sup>) est prélevé rapidement (10 min) à l'aide d'une motopompe et filtré sur un filet à plancton de maille 40 µm permettant de retenir les jeunes larves. Le filtrat est ensuite récupéré et les larves sont identifiées et comptées par le bureau d'étude Cochet environnement.

Lors des 2 journées de prélèvements, la colonne d'eau a été échantillonnée de manière différente :

- **Le 10 juillet 2018** : les prélèvements réalisés en duplicata ont été faits à pleine mer, à mi-marée et à basse mer et à chaque fois à différents niveaux de la colonne d'eau :

au-dessus du substrat (50 cm), au milieu de la colonne d'eau et en-dessous de la surface (50 cm).

- **Le 25 juillet 2018** : les prélèvements toujours réalisés en duplicata ont été faits uniquement à pleine mer afin de mieux échelonner la colonne d'eau : 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m, 8 m (sub-surface) au-dessus du fond.

De retour au laboratoire, le protocole pour le comptage des larves et le calcul du taux de larves évoluées (> 240 µm) dans chaque prélèvement est le suivant (Cochet, 2016) :

- 1) Chaque échantillon prélevé est passé dans des tamis de différentes mailles : un tamis de 500 µm permettant de supprimer les algues et autres espèces supérieures à 500 µm et un tamis de 125 µm permettant de retenir les larves d'huîtres plates.
- 2) Le retenu du tamis de 125 µm est recueilli dans une éprouvette de 100 ml et l'éprouvette est complétée jusqu'à 50 ml ( $v$ ).
- 3) Le contenu de l'éprouvette est homogénéisé et 0.5 ml sont prélevés à l'aide d'une micropipette.
- 4) Ces 0.5 ml sont déposés sur une lame de comptage (cellule de Sedgewick). Le dénombrement des larves se fait au microscope (10x10).
- 5) Les étapes 3 et 4 sont effectuées 2 fois par prélèvement, on obtient donc deux dénombrements de larves par échantillon, notés  $N1$  et  $N2$ .
- 6) Le calcul de la concentration larvaire  $N$  au  $m^3$  est le suivant :  $N = \frac{(N1+N2)*v}{V}$  avec  $V$  le volume d'eau prélevé (ici  $1 m^3$ ).
- 7) Enfin, le pourcentage de larves évoluées (> 240 µm) est évalué sur un aliquote de 100 larves prélevées au sein de l'échantillon et déposées sur une lame de comptage.

## **2.5 Confrontation des résultats du modèle avec le recrutement d'*Ostrea edulis* observé sur le terrain**

Comme nous le verrons dans la partie résultat, l'étude *in silico* de la dispersion larvaire montre différents schémas de distributions spatiales, avec des zones de concentration plus ou moins marquées en fonction du comportement larvaire utilisé dans le modèle. Afin de valider ou non ces patrons spatiaux, une expérience *in situ* a été mise en œuvre, là aussi au cours du mois de juillet en plein de cœur de la reproduction de l'huître plate en rade de Brest.

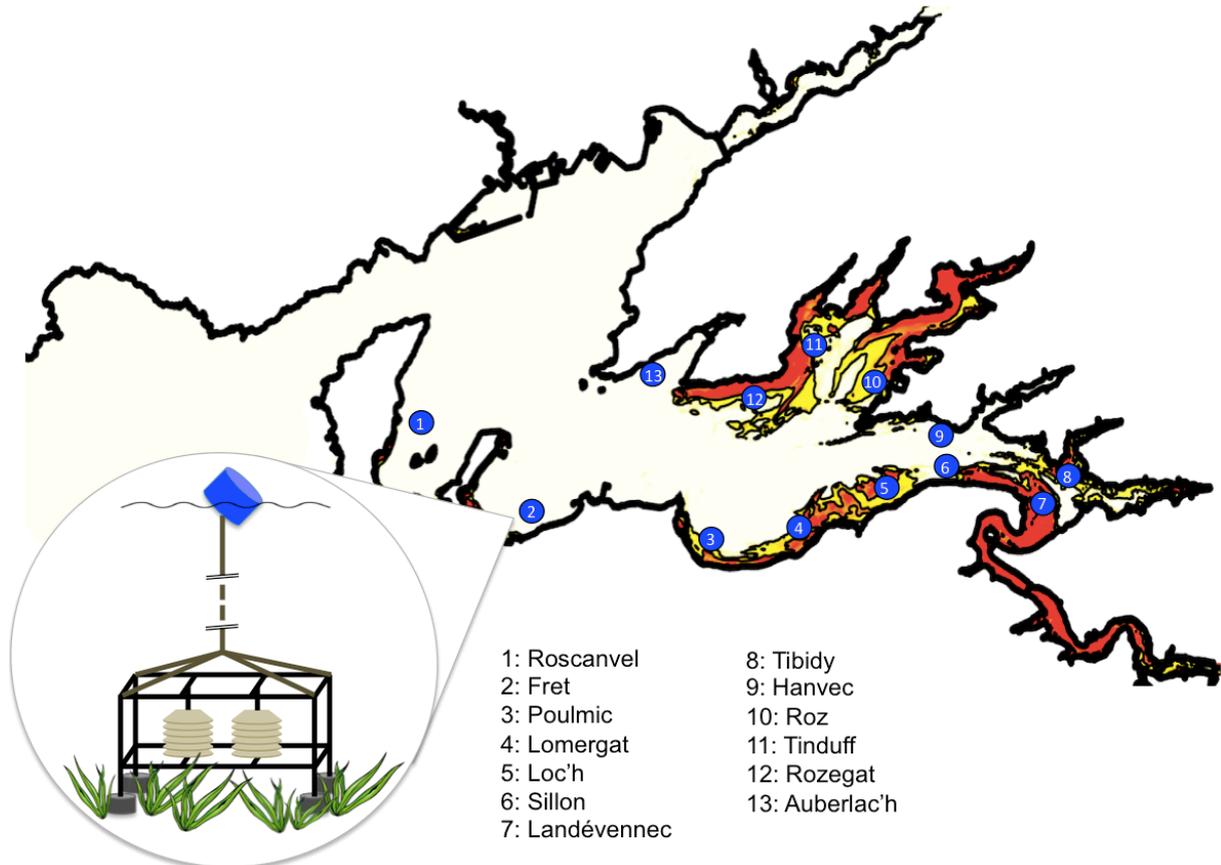
Il est impossible de suivre la concentration larvaire sur plusieurs points en même temps (temps humain, matériel de pompage, variabilité horaire liée au cycle des marées...), par contre il est plus aisé de suivre la variabilité spatiale du recrutement sur une période donnée, en faisant l'hypothèse que ce recrutement en un point est corrélé à l'abondance larvaire moyenne rencontrée sur ce site. Nous avons donc disposé des collecteurs benthiques dans 13 zones différentes de la rade représentées sur la **figure 8** : 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. Les coordonnées géographiques des points sont résumées dans l'**annexe V**.

Les collecteurs benthiques utilisés ont été mis au point au laboratoire et font l'objet d'une longue expérience minimisant les risques de variabilité méthodologique (e.g. [Claeys, 2017](#)). Ils consistent en des structures métalliques cubiques lestées en forme de cage (**figure 8**) protégeant un jeu de coupelles chaulées (2 séries (duplicats) de 7 coupelles pour chaque cage). La coupelle chaulée est le meilleur substrat de recrutement pour *Ostrea edulis* ([Claeys, 2017](#)).

Ces 13 cages ont été déposées le 10 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 69, **annexe III.b**), en début de vives-eaux, et récupérées le 23 juillet 2018 (coefficient de marée égal à 48, **annexe III.b**), 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 ; **annexe V**).

Pour chaque cage et chaque duplicat, 3 coupelles (les mieux conservées) ont été examinées sous loupe binoculaire Leica MZ6 afin d'y compter le nombre de naissains d'huîtres plates fixés sur chaque face.



**Figure 8.** 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). Les coordonnées précises, ainsi que les profondeurs sont notées dans l'annexe V. (©A. Brossin)

## 2.6 Méthodes statistiques

Les différentes méthodes statistiques appliquées à chaque résultat d'expérience sont listées ci-dessous :

**Comparaison des dispersions larvaires en fonction des différents comportements et coefficients de marée.** Les échantillons ne respectant pas l'hypothèse de normalité requise pour des tests paramétriques (faible taille des échantillons, égale à 4 simulations effectuées à partir de différents moments d'émission larvaire pour chaque comportement et coefficient de marée), des tests non paramétriques ont été utilisés (test de Kruskal-Wallis\* et test de Wilcoxon-Mann-Whitney\*\*).

**Évolution des vitesses de nage et de chute en fonction de la taille des larves.** Des régressions linéaires ont été réalisées (fonction lm(), n = 143 larves pour les vitesses de nage et n = 48 larves pour les vitesses de chute). Des tests de Student\*\*\* ont été utilisés pour comparer les moyennes des vitesses de nage entre les larves évoluées (>240 µm, n = 57 larves) et les jeunes larves (n = 86 larves).

**Répartition des larves dans la colonne d'eau.** Afin de comparer l'abondance des larves à différentes profondeurs de la colonne d'eau et à différents moments de la marée, un test de

Kruskal-Wallis\* a été réalisé (en raison d'une faible taille d'échantillons, égale à 2 prélèvements à chaque profondeur).

**Recrutement de l'huître plate en rade de Brest.** Le nombre de naissains fixés sur les coupelles des différents sites a été comparé avec un test de Kruskal-Wallis\* puis de Wilcoxon-Mann-Whitney\*\* en raison de la faible taille des échantillons (6 coupelles comptées pour chaque site).

**\*Test de Kruskal-Wallis.** C'est une alternative non paramétrique de l'ANOVA d'ordre 1 lorsque la distribution des échantillons ne respecte pas la normalité et les variances l'homogénéité.

Basé sur les rangs au lieu des moyennes, il est utilisé en présence de  $k > 2$  échantillons indépendants, et teste l'hypothèse nulle selon laquelle les différents échantillons à comparer sont issus de la même distribution ou de distributions de même médiane.

**\*\*Test de Wilcoxon-Mann-Whitney.** Ce test a été utilisé lorsque le test de Kruskal-Wallis donne une  $p\_value < 0.05$ , c'est-à-dire qu'il existe au moins un des différents groupes d'une population qui se distingue des autres. Il fonctionne de la même manière et sous les mêmes conditions que le test de Kruskal-Wallis, mais avec  $k = 2$ . Il est donc possible de comparer deux à deux les groupes de la population échantillonnée et ainsi connaître les groupes qui diffèrent.

**\*\*\*Test de Student.** Test statistique permettant de comparer les moyennes de deux échantillons indépendants et/ou appariés. La distribution des échantillons doit respecter la normalité et les variances l'homogénéité.

## 3 Résultats

---

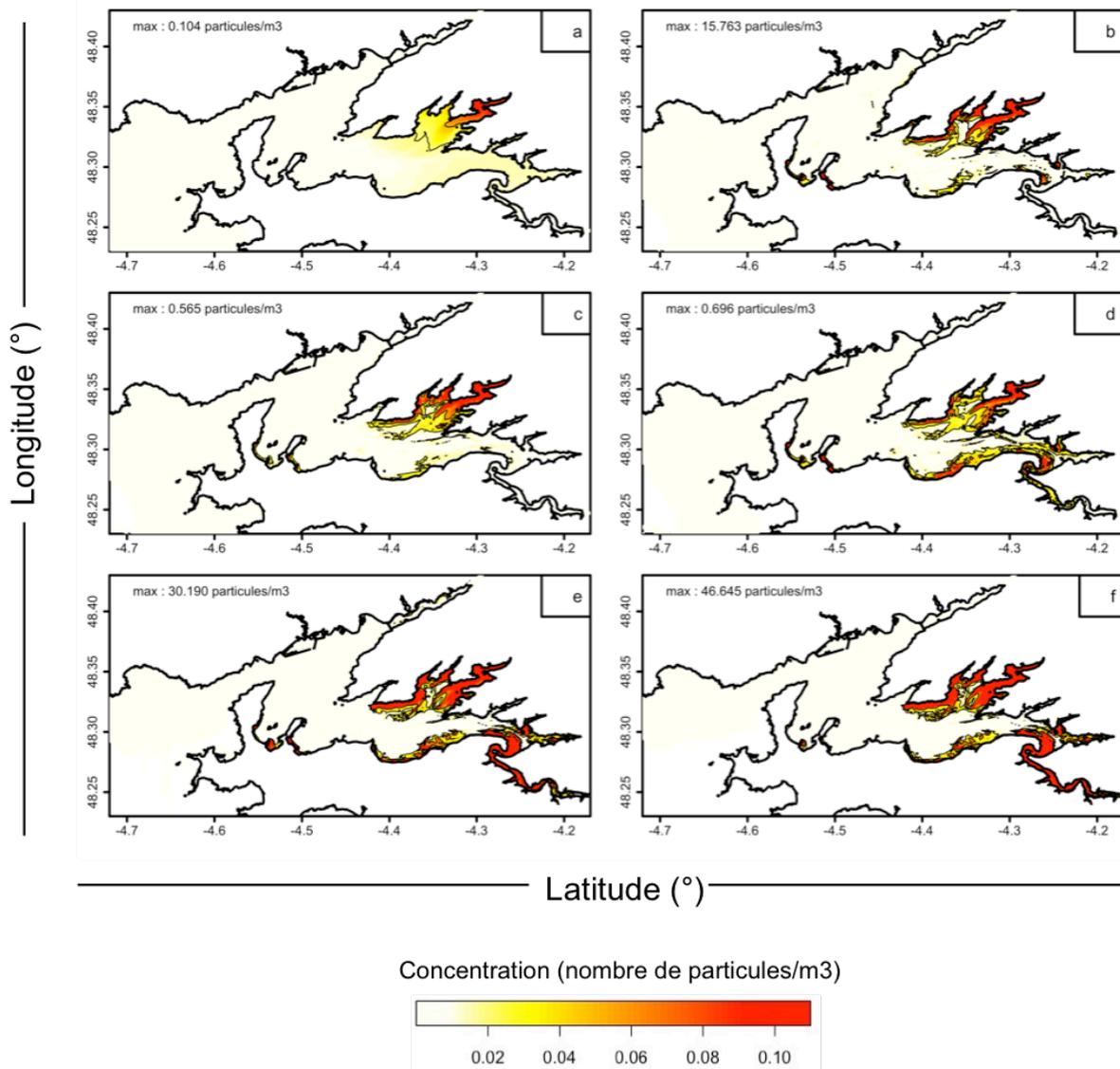
### 3.1 Modélisation de la dispersion larvaire en rade de Brest

Dans un premier temps, nous présentons ici les résultats des modélisations de dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* en rade de Brest : effet du comportement larvaire, de la marée, du moment et du lieu d'émission des larves (du banc du Roz ou de tous les bancs potentiels d'huître plate connus en rade).

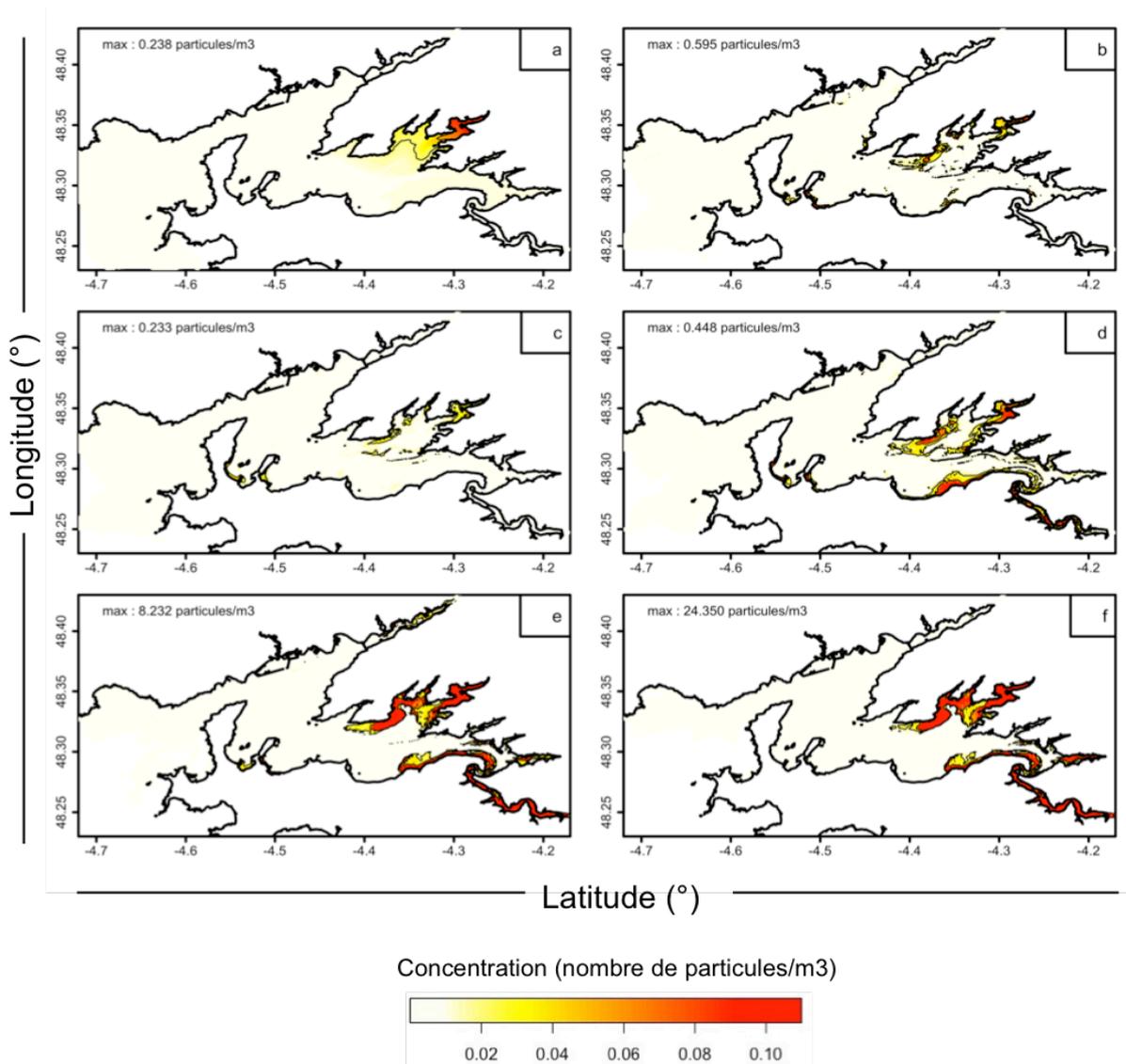
#### 3.1.1 Dispersion larvaire depuis le banc du Roz

##### 3.1.1.1 *Effet du comportement larvaire et des coefficients de marée*

Les **figures 9 et 10** 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 mortes-eaux et en vives-eaux. D'une façon générale, il ressort clairement que les comportements neustoniques sont plus dispersifs que les comportements suprabenthiques, que les émissions soient en mortes-eaux ou vives-eaux. Quel que soit le comportement et principalement en mortes-eaux, les abondances larvaires après 10 jours de dispersion sont plus importantes dans certaines zones de la rade que nous présenterons par la suite. La comparaison de ces deux figures montre également que la marée a un fort impact sur la dispersion des larves ayant un comportement autre que suprabenthique. En effet, les larves sont beaucoup plus dispersées en dehors de la rade en période de vives-eaux que de mortes-eaux.



**Figure 9.** Dispersion des larves émises ( $n= 30$  millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements : a) sans comportement ; b) *comportement neustonique fort* ; c) *comportement neustonique modéré* ; d) *comportement intermédiaire* ; e) *comportement suprabenthique modéré* ; f) *comportement suprabenthique fort*. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations à partir des 4 instants de marée.



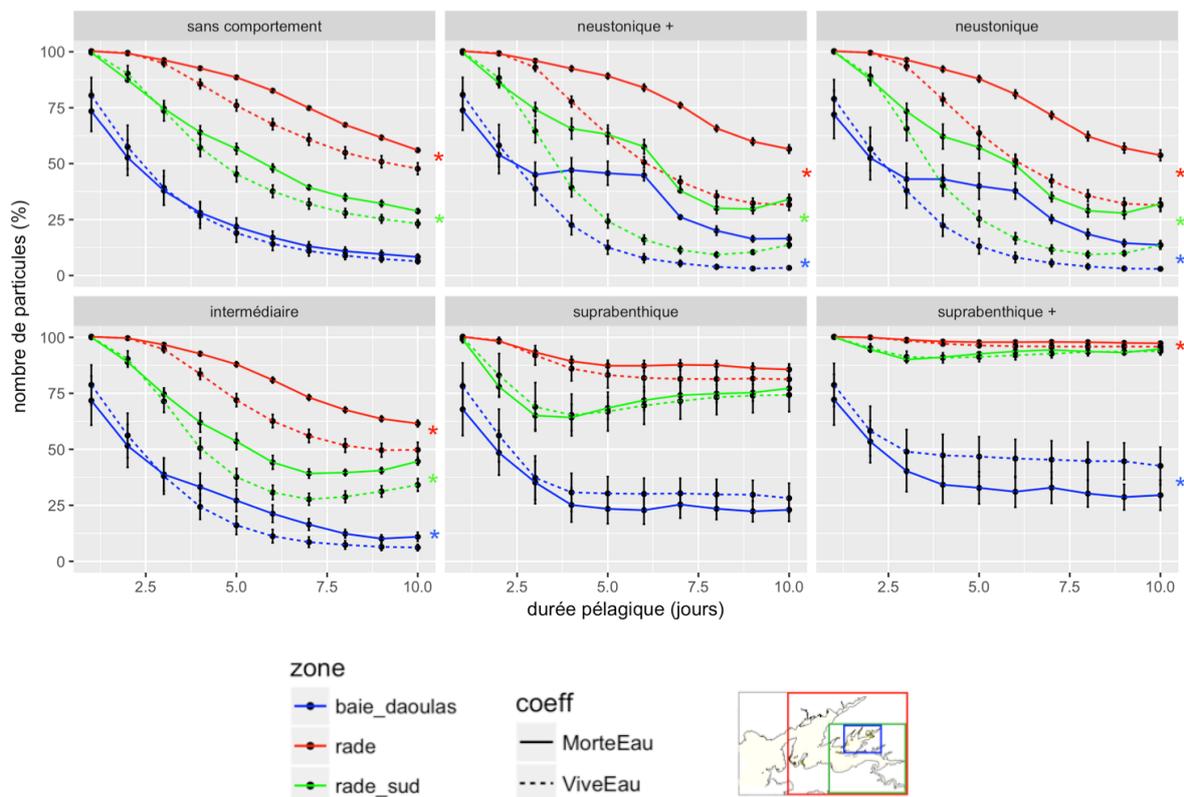
**Figure 10.** Dispersion des larves émises ( $n= 30$  millions) au banc du Roz après 10 jours de vie pélagique en période de vives-eaux, en fonction des différents comportements : a) *sans comportement* ; b) *comportement neustonique fort* ; c) *comportement neustonique modéré* ; d) *comportement intermédiaire* ; e) *comportement suprabenthique modéré* ; f) *comportement suprabenthique fort*. Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations à partir des 4 instants de marée.

En complément, la **figure 11** présente l'évolution de la quantité de larves dans différentes zones (rade, rade Sud, baie de Daoulas) en fonction des comportements et des coefficients de marée au cours des 10 jours de vie pélagique des larves. Tout comme les figures précédentes, elle montre que les larves ayant un comportement suprabenthique fort ou modéré sont très peu dispersées en dehors de la rade et de la rade Sud, plus de 75% des larves émises étant conservées au sein de la rade Sud. Au contraire, les larves n'ayant pas de comportement ou un comportement autre que suprabenthique sont beaucoup plus dispersées en dehors de la rade et de la rade Sud : moins de 50% des larves sont conservées au sein de la rade Sud.

Un test de Kruskal-Wallis effectué sur les abondances larvaires au 10<sup>ème</sup> jour au sein de la rade entière, de la rade Sud et de la baie de Daoulas de chaque comportement nous confirme qu'il existe bien une différence significative dans l'abondance larvaire de ces zones entre chaque comportement ( $p\_values < 0.001$ ). Les tests de Wilcoxon-Mann-Witney

permettent ainsi de séparer en deux groupes les comportements : les larves sans comportement ou avec un comportement neustonique fort, modéré ou intermédiaire d'un côté et les larves ayant un comportement suprabenthique modéré ou fort d'un autre, quels que soient les coefficients de marée (les résultats des tests sont présentés en **annexe VI**).

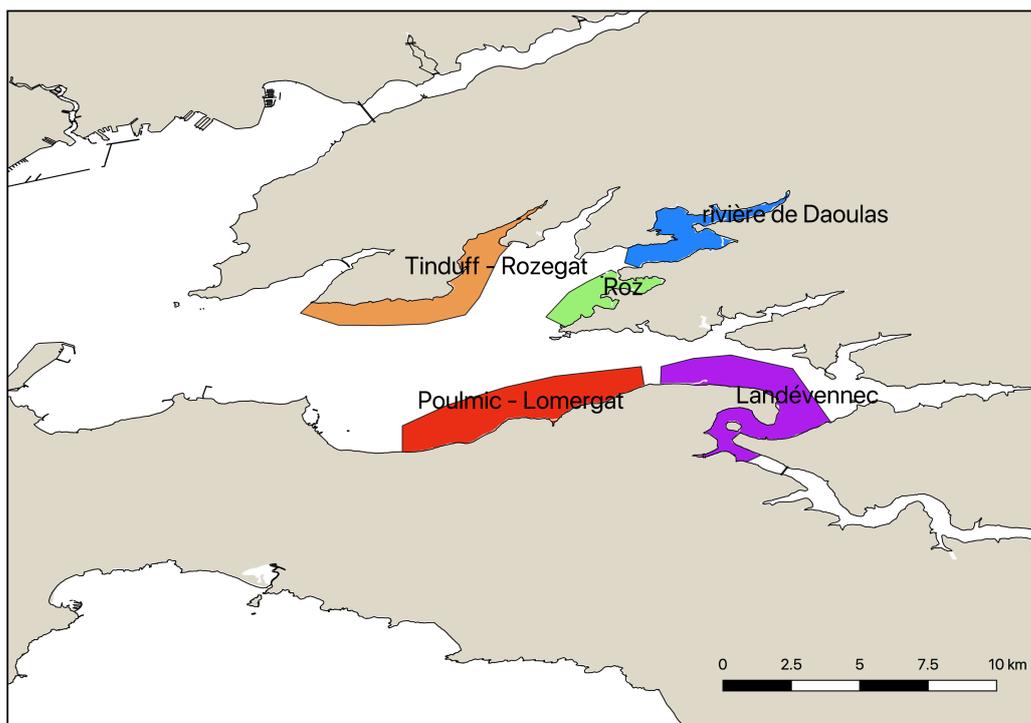
Comme observé sur les **figures 9 et 10**, la **figure 11** montre également que les larves sans comportement ou ayant un comportement autre que suprabenthique sont plus dispersées en dehors de la rade en période de vives-eaux que de mortes-eaux.



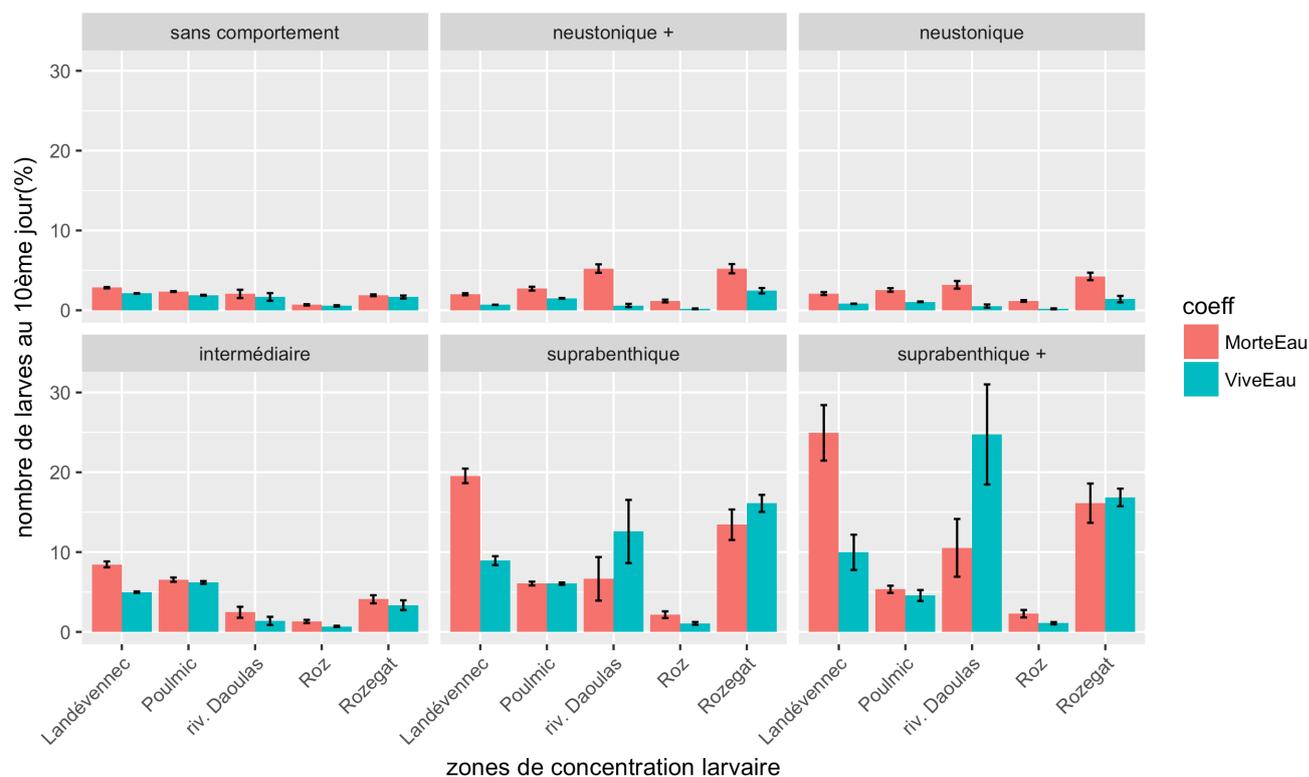
**Figure 11.** Évolution de la quantité de larves (en pourcentage) au cours de la vie pélagique des larves dans les différentes zones de la rade en fonction des différents comportements et des coefficients de marée lors de l'émission. Une étoile est affichée lorsque la quantité de larves présentes au 10<sup>ème</sup> jour dans une certaine zone est significativement différente entre les mortes-eaux et les vives-eaux ( $p\_value < 0.05$  ; test de Kruskal-Wallis).

La **figure 12** présente les différentes zones où les abondances larvaires sont importantes après 10 jours de dispersion et qui apparaissent en rouge sur les **figures 9 et 10** : rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic-Lomergat, Roz, Rozegat-Tinduff.

Ainsi, la **figure 13** montre les différences d'abondances dans ces différentes zones en fonction des comportements et des coefficients de marée et permet ainsi de comparer plus précisément les dispersions larvaires. Toutes zones confondues, excepté au Roz, les concentrations larvaires sont plus élevées lorsque les larves ont un comportement suprabenthique fort ou modéré. Cela est particulièrement vrai aux zones de Landévennec, rivière de Daoulas et Rozegat-Tinduff qui concentrent chacune plus de 10% des larves émises alors que ces concentrations dépassent rarement 5% pour les autres comportements.



**Figure 12.** Localisation des zones de concentration larvaire en rade Sud : Tinduff-Rozegat, rivière de Daoulas, Roz, Poulmic-Lomergat et Landévennec.



**Figure 13.** Pourcentages des larves émises au banc du Roz se retrouvant dans les différentes zones où les larves ont tendance à se concentrer (rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic-Lomergat, Roz, Rozegat-Tinduff) après 10 jours de vie pélagique, en fonction des comportements et coefficients de marée lors de l'émission.

### 3.1.1.2 Modulation de la dispersion par le moment d'émission des larves

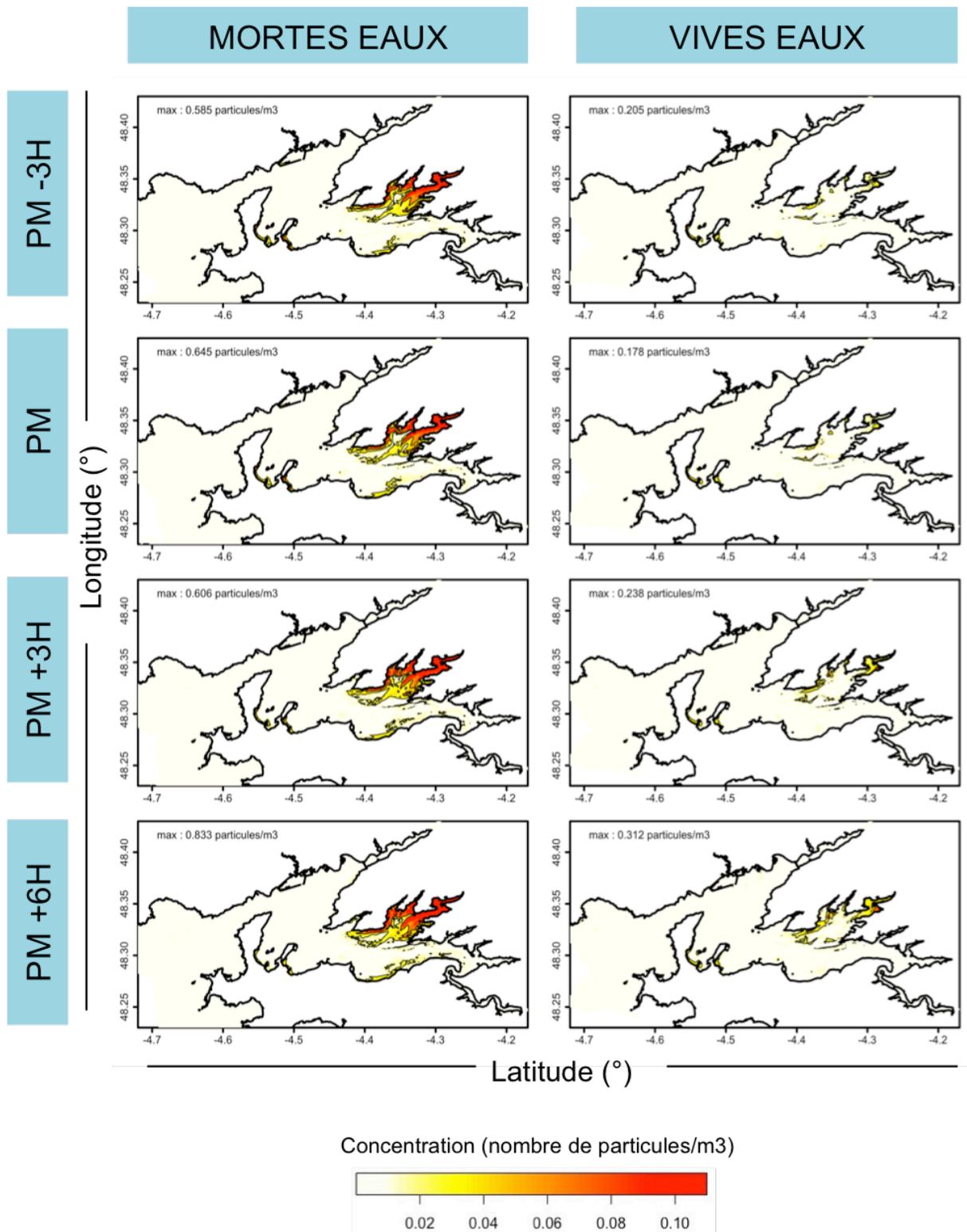
Les **figures 14 et 15** présentent respectivement les cartes finales de dispersion des larves ayant un comportement neustonique modéré et suprabenthique modéré en fonction des moments d'émission larvaire et des coefficients de marée. Ces cartes montrent que l'instant d'émission au cours d'une marée (à pleine mer moins 3 heures, à pleine mer, à pleine mer plus 3 heures et à pleine mer plus 6 heures) influe peu sur la dispersion des larves, et cela quels que soient les coefficients de marée rencontrés.

### 3.1.2 Dispersion larvaire depuis tous les bancs potentiels d'huîtres plates

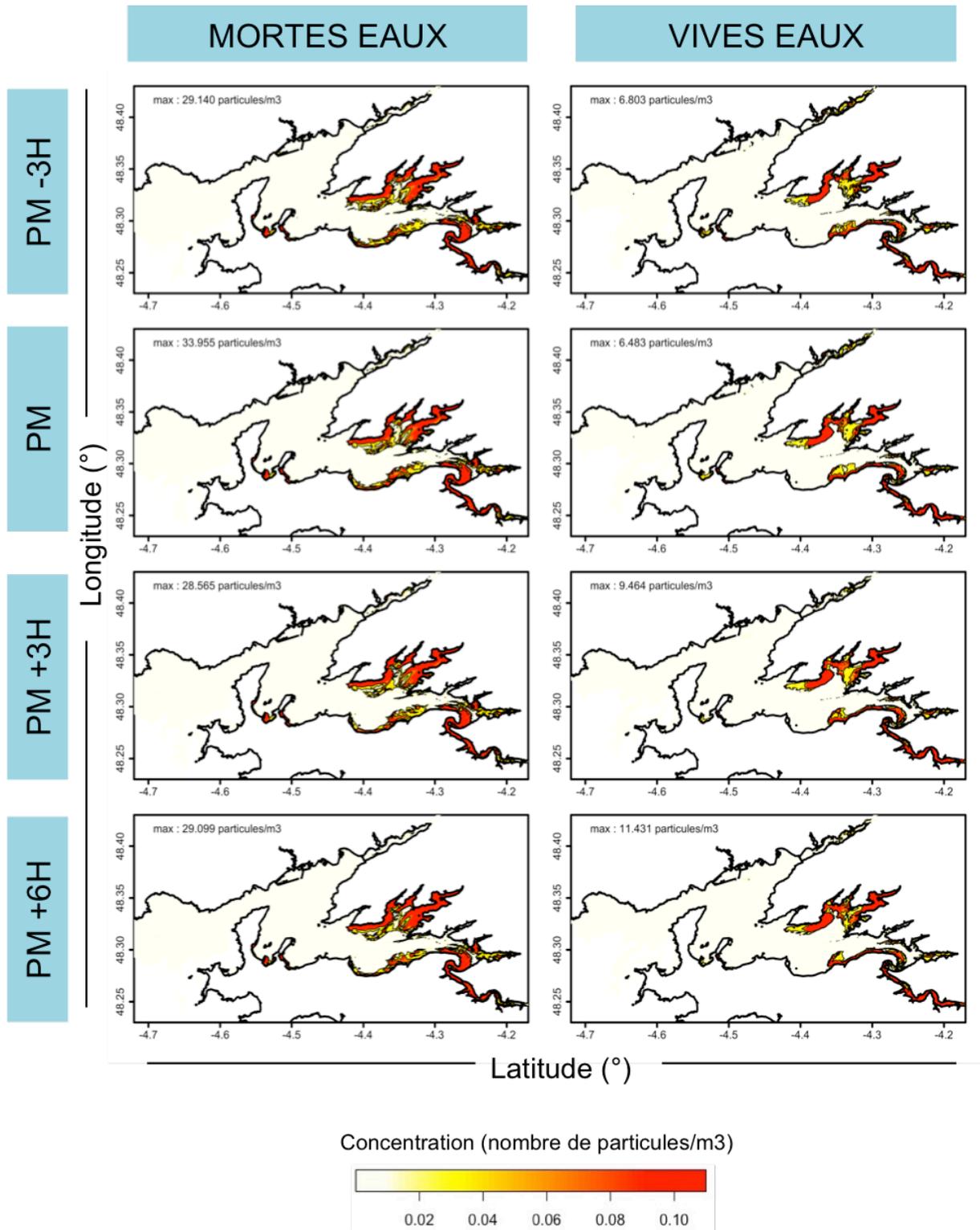
Les cartes finales de dispersion des larves émises depuis tous les bancs d'huîtres plates de la rade Sud (Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy) avec une émission à chaque banc proportionnelle à la densité de ces derniers ( $P_{\text{Auberlac'h}} = 0.2$  ;  $p_{\text{Faou}} = 0.5$  ;  $p_{\text{Fret}} = 0.2$  ;  $p_{\text{Roscanvel}} = 0.1$  ;  $p_{\text{Roz}} = 1$  ;  $p_{\text{Sillon}} = 0.2$  ;  $P_{\text{Tibidy}} = 0.3$ ) sont présentées en **annexes VII et VIII** (respectivement en périodes de mortes-eaux et vives-eaux). Ces cartes sont similaires aux cartes finales de dispersion des larves émises du banc du Roz uniquement (**figures 9 et 10**)

La **figure 16** présente l'origine des larves émises à tous les bancs d'huîtres plates qui sont dans les différentes zones de fortes concentrations larvaires (Landévennec, Poulmic-Lomergat, rivière de Daoulas, Roz et Rozegat-Tinduff) après 10 jours de dispersion, en période de mortes-eaux. La majorité de ces larves provient du banc du Roz, quelle que soit la zone de réception et le comportement des larves. Ceci est particulièrement le cas pour la rivière de Daoulas pour tous les comportements, et pour le Roz et Rozegat-Tinduff pour les comportements suprabenthiques. Autrement, ce sont les bancs du Faou et de Tibidy qui participent également à l'alimentation de ces zones en larves.

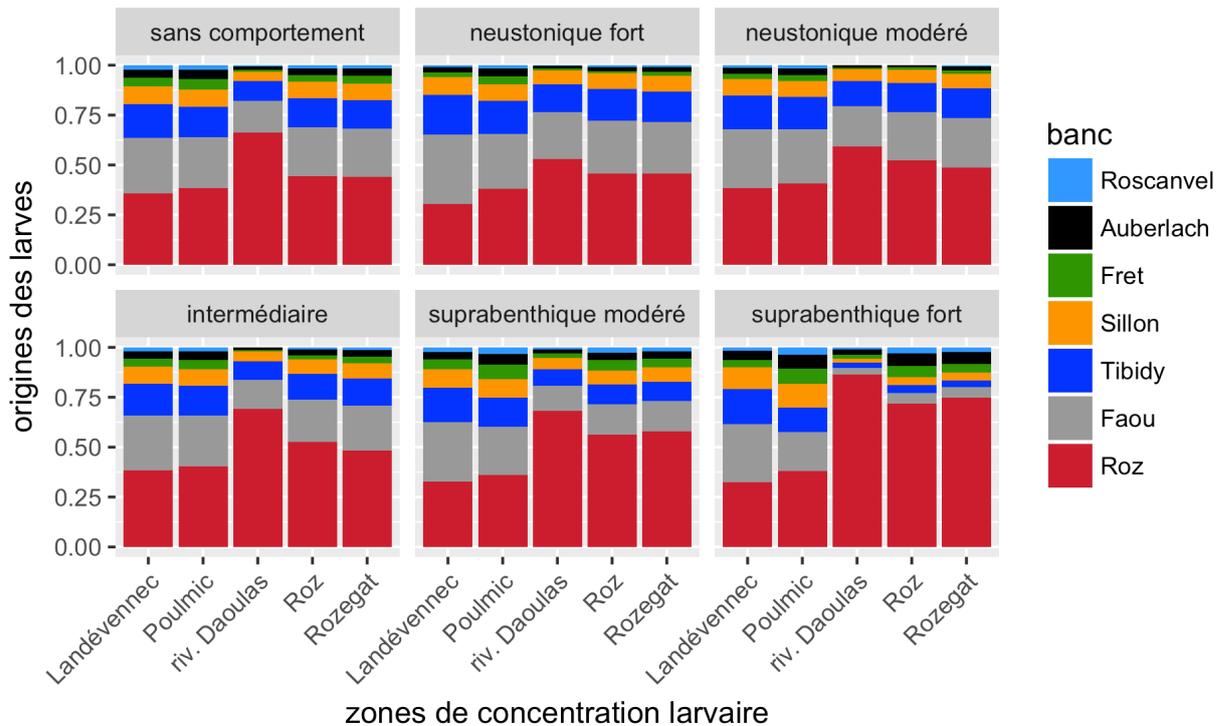
Lorsque le même nombre de larves est émis de chaque banc, les mêmes différences sont observées, avec une importance du banc du Roz un peu moins prononcée mais toujours présente. Pour les zones de Landévennec et Poulmic-Lomergat, les larves proviennent parfois autant voire plus du banc du Faou que du Roz (résultats présentés en **annexe IX**). C'est donc également par sa localisation et non pas seulement par sa taille que le banc du Roz contribue fortement au recrutement en rade Sud.



**Figure 14.** Dispersion des larves émises au banc du Roz (n=30 millions) après 10 jours de vie pélagique et sous l'hypothèse d'un comportement neustonique modéré en fonction du coefficient de marée et du moment d'émission au cours du cycle de marée.



**Figure 15.** Dispersion des larves émises au banc du Roz ( $n=30$  millions) après 10 jours de vie pélagique et sous l'hypothèse d'un comportement suprabenthique modéré en fonction du coefficient de marée et du moment d'émission au cours du cycle de marée.



**Figure 16.** Bancs d'origine (Auberlach, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy) des larves se retrouvant dans différentes zones (rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic–Lomergat, Roz, Rozegat–Tinduff) après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements.

( $P_{\text{Auberlach}} = 0.2$  ;  $p_{\text{Faou}} = 0.5$  ;  $p_{\text{Fret}} = 0.2$  ;  $p_{\text{Roscanvel}} = 0.1$  ;  $p_{\text{Roz}} = 1$  ;  $p_{\text{Sillon}} = 0.2$  ;  $P_{\text{Tibidy}} = 0.3$ )

De notre modélisation de la dispersion larvaire, nous retiendrons les résultats suivants :

- 1) La dispersion des larves est différente selon les comportements larvaires utilisés, le comportement larvaire joue donc un rôle essentiel dans la dispersion larvaire de l'huître plate en rade de Brest.
- 2) Lorsque les larves sont émises en période de vives-eaux, elles sont plus dispersées qu'en période de mortes-eaux. Cette différence est cependant atténuée pour les larves ayant un comportement suprabenthique.
- 3) Le moment d'émission des larves au cours du cycle journalier de marée joue peu sur leur dispersion ultérieure.
- 4) Toutes conditions confondues, les larves ayant un comportement suprabenthique sont toujours moins dispersées que les larves ayant un comportement neustonique ou n'ayant pas de comportement.
- 5) Les larves ayant un comportement intermédiaire ou suprabenthique se concentrent dans certaines zones de la rade Sud : Landévennec, Poulmic-Lomergat, rivière de Daoulas, Rozegat-Tinduff et Roz. Cependant les concentrations larvaires au niveau du Roz restent faibles.
- 6) Avec une émission des larves des différents bancs d'huîtres plates de la rade Sud (Auberlach, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy), les larves qui se retrouvent dans les différentes zones de concentration proviennent majoritairement du banc du Roz, du Faou et de Tibidy. De plus, les cartes de dispersion restent très similaires à celles issues d'une émission larvaire unique au banc du Roz.

### 3.2 Étude du comportement larvaire

Suite à la modélisation de la dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* en rade de Brest, nous avons étudié les vitesses de nage et de chute des larves en laboratoire ainsi que la répartition des larves dans la colonne d'eau *in situ*, afin d'améliorer nos connaissances sur le comportement larvaire de cette espèce.

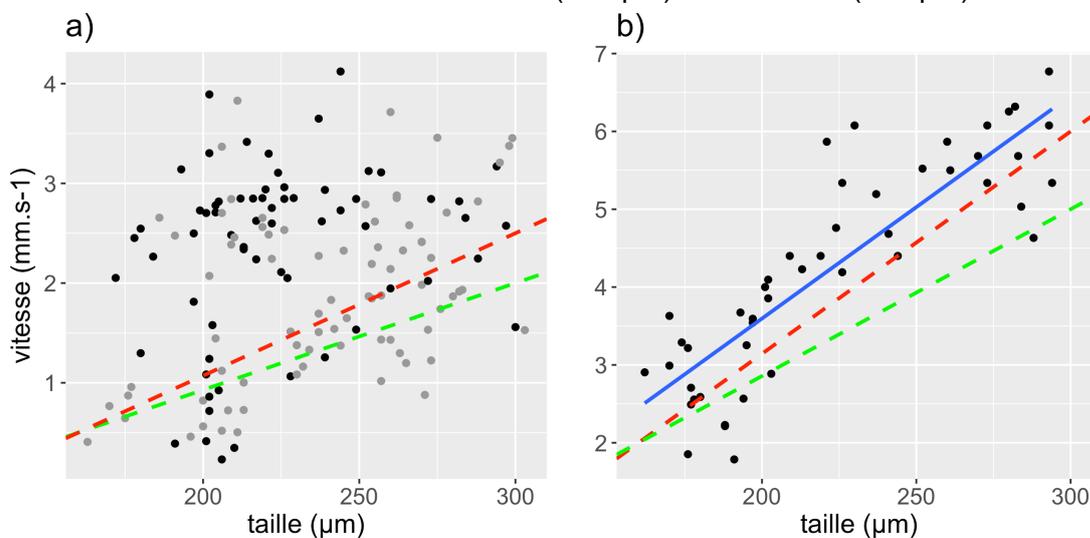
### 3.2.1 Évaluation des vitesses de nage et de chute en condition contrôlée

La **figure 17** présente les vitesses de nage (**figure 17.a**) et de chute (**figure 17.b**) des larves d'*Ostrea edulis* en fonction de leur taille.

Au vu des résultats, il ressort tout d'abord que la vitesse de nage est caractérisée par une forte variabilité inter-individuelle et qu'elle n'est pas corrélée à 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, les jeunes larves présentent une vitesse moyenne de  $1.98 \text{ mm.s}^{-1}$  contre  $2.28 \text{ mm.s}^{-1}$  pour les larves évoluées (supérieures à  $240 \mu\text{m}$ ). La différence est significative,  $p\_value(t\_test) < 0.05$ .

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, passant d'environ  $2.5 \text{ mm.s}^{-1}$  pour une larve de  $160 \mu\text{m}$  à  $6.5 \text{ mm.s}^{-1}$  pour une larve de  $300 \mu\text{m}$ .

Ces valeurs sont proches des vitesses de nage et de chute des larves de nos modèles de dispersion (de  $0.5 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $160 \mu\text{m}$ ) à  $2\text{-}2.5 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $300 \mu\text{m}$ ) pour la nage dans les modèles contre des vitesses mesurées de  $1.98 \text{ mm.s}^{-1}$  (jeunes larves) et  $2.28 \text{ mm.s}^{-1}$  (larves évoluées) ; de  $2 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $160 \mu\text{m}$ ) à  $5\text{-}6 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $300 \mu\text{m}$ ) pour la chute dans les modèles contre des vitesses mesurées de  $2.5 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $160 \mu\text{m}$ ) à  $6.5 \text{ mm.s}^{-1}$  ( $300 \mu\text{m}$ ).



**Figure 17.** Vitesses (a) de nage et (b) de chute des larves d'*Ostrea edulis* en fonction de leur taille. Les valeurs des vitesses utilisées dans les modèles de dispersion (partie 1) sont représentées par les droites en pointillés rouges et verts.

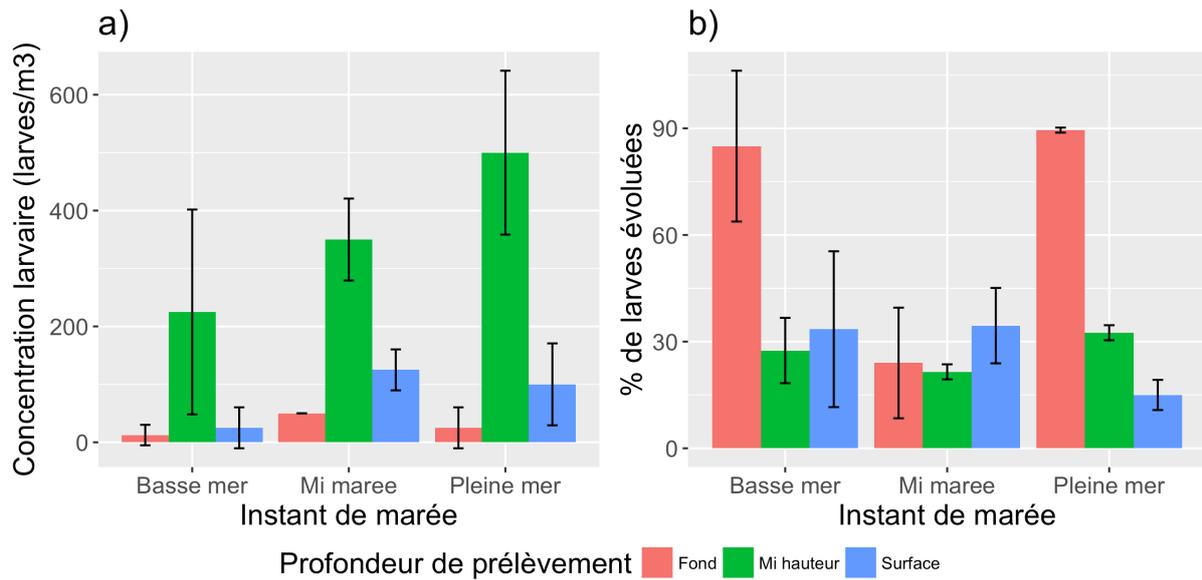
(a) les larves représentées en noir ont une nage « droite » (hélices peu prononcées avec un diamètre inférieur à  $1 \text{ mm}$ ) tandis que les larves représentées en gris ont une nage avec des hélices plus prononcées (diamètre compris entre  $1$  et  $5 \text{ mm}$ ).

(b) équation de la droite de régression linéaire de la vitesse de chute (en bleu,  $R^2 = 0.741$ ) :

$$y = 0.028 * x - 2.15$$

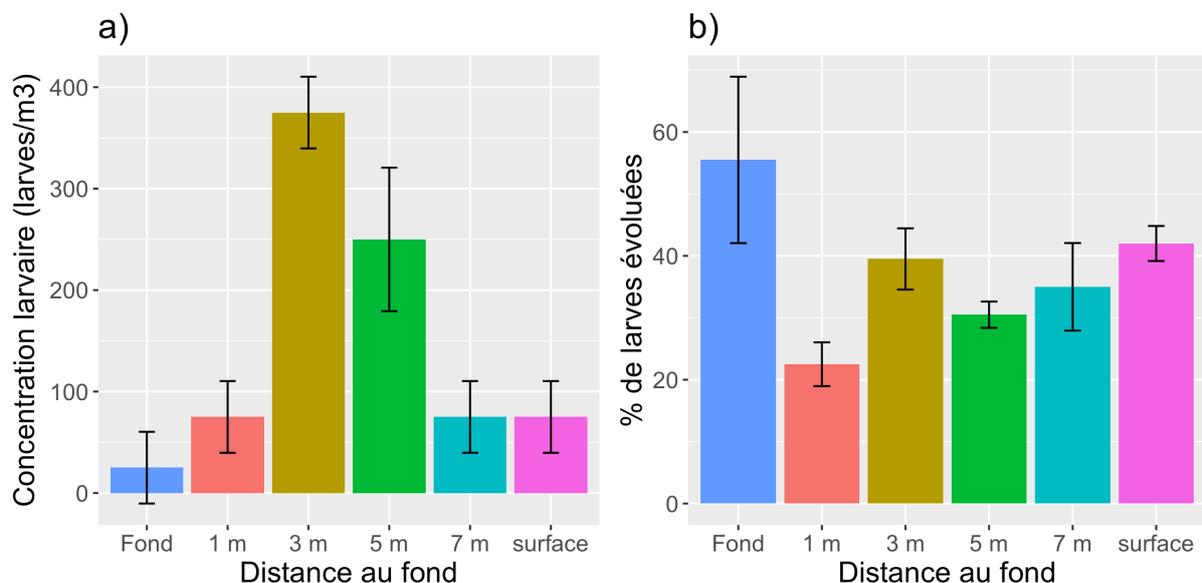
### 3.2.2 Répartition *in situ* des larves dans la colonne d'eau

La **figure 18** représente la concentration larvaire totale (**a**) et le pourcentage de larves évoluées (**b**) des prélèvements effectués le 10/07/2018 sur le banc du Roz à 3 instants de marée (basse mer, mi marée et pleine mer) et 3 profondeurs (fond, mi-hauteur et surface). Quel que soit l'instant de marée, il semble que la concentration larvaire totale à mi-hauteur de la colonne d'eau soit plus importante (2 à 5 fois plus de larves, **figure 18.a**) qu'au fond et en surface. De plus 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 18.b**). Ces différences ne sont toutefois pas significatives d'après les tests de Kruskal-Wallis effectués.



**Figure 18.** Concentration larvaire (a) (nombre total de larves/m<sup>3</sup>) et pourcentage de larves évoluées supérieures à 240  $\mu$ m (b) des volumes d'eau prélevés au 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.

La **figure 19** représente la concentration larvaire totale (a) et le pourcentage de larves évoluées (b) des prélèvements effectués le 25/07/2018 sur le banc du Roz à pleine mer et à 6 niveaux de profondeurs (à 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m et 8 m (sub-surface) au-dessus du fond). Comme le montre la **figure 18.a**, il semble que les concentrations larvaires soient plus importantes (3 à 4 fois plus élevées) au milieu de la colonne d'eau (ici à 3 et 5 m du fond, **figure 19.a**). Quant aux pourcentages de larves évoluées, la différence entre le fond et le reste de la colonne d'eau est moins évident sur la **figure 19.b** que **18.b** : environ 55% des larves présentes au fond seraient évoluées, contre 20 à 40% pour le reste de la colonne d'eau. Comme précédemment, ces différences ne sont pas significatives selon les tests de Kruskal-Wallis.



**Figure 19.** Concentration larvaire (a) (nombre total de larves / m<sup>3</sup>) et pourcentage de larves évoluées supérieures à 240  $\mu$ m (b) des volumes d'eau prélevés sur le banc du Roz le 25/07/2018 à 10 cm, 1 m, 3 m, 5 m, 7 m et 8 m (sub-surface) au-dessus du fond à la pleine mer.

### 3.3 Cartographie du recrutement et confrontation avec le modèle

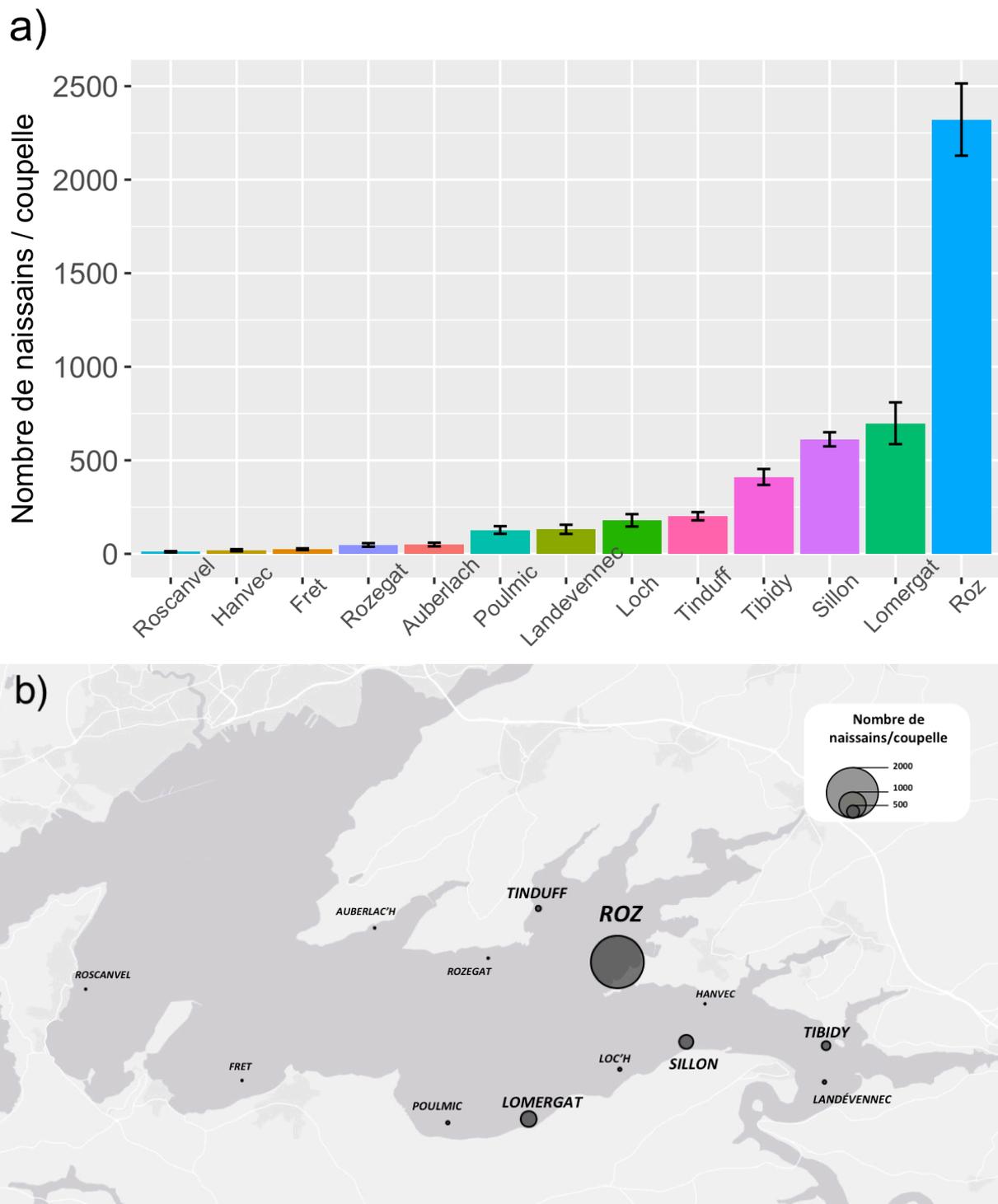
Après avoir modélisé la dispersion de l'huître plate en rade de Brest et étudié le comportement larvaire avec des approches *ex situ* (vitesses de nage et de chute des larves) et *in situ* (répartition des larves dans la colonne d'eau), nous avons cartographié le recrutement d'*Ostrea edulis* en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018.

#### 3.3.1 Cartographie du recrutement

La **figure 20** présente le nombre de naissains d'huîtres plates fixés sur les collecteurs benthiques immergés en rade de Brest en 13 secteurs différents du 10 au 23 juillet 2018. Un premier test de Kruskal-Wallis met en avant une différence significative de recrutement entre les différents sites ( $p\_value < 0.001$ ). Un test de Wilcoxon-Mann-Whitney permet de classer et regrouper les sites en fonction de l'importance du recrutement :

- 1) Le banc du Roz se différencie des autres sites par un très fort recrutement, avec en moyenne 2300 naissains fixés par coupelle.
- 2) Les sites du Sillon et Lomergat ont un recrutement semblable, avec 650 naissains/coupelle, soit 3 fois moins qu'au Roz.
- 3) Tibidy a également un bon recrutement, avec un peu plus de 400 naissains/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.
- 4) Ensuite, 4 sites présentent des valeurs comprises entre 100 et 250 naissains/coupelles : le Loc'h et Tinduff puis Poulmic et Landévenec
- 5) Puis, tous les sites plus à l'Ouest ont des valeurs faibles inférieures à 50 naissains/coupelles : Rozegat, Auberlac'h, Fret et Roscanvel.
- 6) 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 (**figure 20.b**) 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.



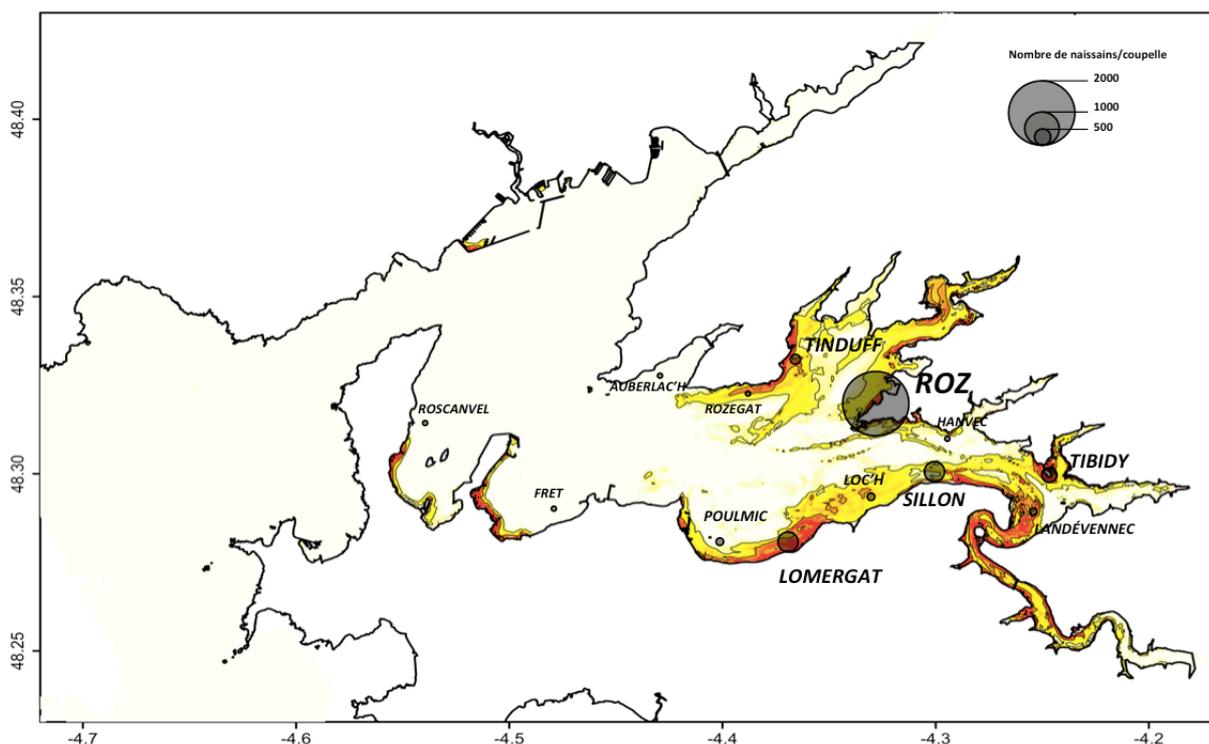
**Figure 20.** Histogramme (a) et représentation cartographique (b) du nombre de naissains d'huîtres plates fixés sur les coupelles chaulées mises à l'eau en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018. Les barres d'erreur de l'histogramme correspondent aux écarts-types calculés à partir du nombre de naissains fixés sur les 6 coupelles comptées par site.

### 3.3.2 Comparaison de la cartographie du recrutement avec le modèle de dispersion larvaire

La **figure 21** permet de comparer le recrutement d'*O. edulis* observé sur le terrain et la carte de dispersion larvaire au 10<sup>ème</sup> jour de dispersion et en période de mortes-eaux pour des larves d'*O. edulis* ayant un comportement intermédiaire. Les résultats sont les suivants :

- 1) 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.
- 2) 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.
- 3) 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.
- 4) 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.
- 5) C'est aussi le cas pour Landévennec, le Tinduff et Rozegat, bien qu'on aurait pu s'attendre à des valeurs de recrutements un peu plus élevées compte tenu des concentrations larvaires simulées.
- 6) Enfin, les très faibles concentrations larvaires prévues par le modèle à Auberlac'h, Fret et Roscanvel sont totalement confirmées par les valeurs de recrutement observées sur ces secteurs.
- 7) Enfin, on peut noter que nous n'avons jamais observé de fort recrutement là où le modèle ne prédit pas une forte concentration larvaire.

Finalement, la carte de dispersion des larves ayant un comportement intermédiaire et la carte du recrutement sont très similaires malgré quelques points divergents notamment sur le site du Roz et secondairement au Tinduff, Rozegat, Landévennec.



**Figure 21.** Recrutement d'*Ostrea edulis* du 10 au 23 juillet 2018 (nombre de naissains/coupele) et carte de dispersion au 10<sup>ème</sup> jour des larves d'*Ostrea edulis* en période de mortes-eaux et ayant un comportement intermédiaire.

# 4 Discussion

---

A travers cette étude, nous avons tenté de répondre à la problématique suivante : *quelles sont les caractéristiques de la dispersion des larves d'huîtres plates en rade de Brest, et de quelle manière le comportement larvaire joue-t-il sur cette dispersion ?* Afin de répondre à cette question, nous avons menés trois approches complémentaires : *in silico* (modélisation de la dispersion larvaire), *in vitro* (étude du comportement larvaire) et *in situ* (étude de la distribution verticale des larves et cartographie du recrutement).

## 4.1 Interprétation approfondie des résultats de l'étude

Dans un premier temps, concernant l'approche *in silico*, nous avons effectué six exercices de modélisation de la dispersion larvaire d'*O. edulis* au sein de la rade de Brest en nous concentrant sur le comportement larvaire. Pour cela, nous avons testé plusieurs comportements, d'un comportement neustonique fort (les larves ont une forte tendance à rester proches de la surface au début de leur vie pélagique) à un comportement suprabenthique fort (les larves restent proches du substrat tout le long de leur vie pélagique). D'une manière générale, ces modélisations montrent 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 suprabenthique fort ou modéré ont tendance à être moins dispersées en dehors de la rade (**figure 11**). En outre, notre travail de modélisation montre aussi que si on leur affecte un comportement, les larves 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). Plus les larves ont un comportement tendant vers un comportement suprabenthique fort, plus elles se concentrent dans ces zones (**figure 13**). Enfin, il semble d'après nos résultats de modélisation que c'est le banc du Roz qui contribue le plus au recrutement d'huîtres plates en rade Sud, avec plus de 25% des larves se retrouvant dans les zones à fortes concentrations larvaires provenant du banc du Roz et cela quel que soit le comportement (**figure 16**).

En outre, d'après notre étude *in situ* sur la répartition verticale des larves dans la colonne d'eau, il semble que ce soit le comportement intermédiaire (neustonique durant les premiers jours de vie pélagique puis suprabenthique les jours précédant la fixation des larves) qui illustre le mieux cette répartition verticale. En effet, c'est le comportement où les larves sont le plus souvent au milieu de la colonne d'eau (**figure 4.c et annexe X.d**), ce qui correspond aux résultats observés *in situ* (**figures 18.a et 19.a**). De plus, les larves ayant un comportement intermédiaire se trouvent proches du substrat durant leurs derniers jours de vie pélagique uniquement, ce qui correspond bien aux 50 à 90% des larves évoluées observées à proximité du fond (**figures 18.b et 19.b**). Cette différence de comportement et de répartition des larves dans la colonne d'eau en fonction de leur âge correspond également aux observations trouvées dans la littérature sur d'autres espèces benthiques : jeunes larves en surface, dispersion dans la colonne d'eau en grandissant, puis recherche d'un substrat en restant proche du fond au stade pédivéligère (e.g., *P. maximus*, Cragg, 1980 ; *C. gigas*, Wang and Xu, 1989).

Dans un deuxième temps, l'étude du recrutement d'*O. edulis* en rade de Brest du 10 au 23 juillet 2018 montre bien une très forte différence spatiale de recrutement (nombre de naissains fixés sur les collecteurs) en fonction des sites étudiés (**figure 20**). A quelques nuances près, le recrutement observé *in situ* est relativement similaire à la carte de

dispersion des larves ayant un comportement intermédiaire (i.e. le comportement le plus proche de celui observé *in situ* ; **figure 21**) avec un fort recrutement dans la partie Est de la rade (Baie de Daoulas, Estuaire de l'Aulne) qui contraste avec les très faibles recrutements à l'Ouest (Poulmic, Rozegat puis Auberlac'h, Fret et Roscanvel). Cette similitude entre cartographie du recrutement et simulation des concentrations larvaires se retrouve même dans certains détails très précis : le patch de Tibidy, de Lomergat et du Sillon, le relatif vide du Loc'h et de Hanvec. Bien sûr, il est à noter quelques divergences, notamment celle du banc du Roz : bien que ce secteur soit une zone de concentration larvaire prévue par le modèle, les valeurs de recrutement qui y sont observées sont très fortes relativement par rapport aux autres secteurs. Nous reviendrons sur ce point important dans la suite de la discussion.

Les résultats de la modélisation de la dispersion larvaire confirmés par la cartographie du recrutement observé sur le terrain ne sont pas surprenants vis-à-vis des localisations des bancs d'huîtres plates, anciens ou résiduels. Par exemple, selon [Guérin-Ganivet \(1911\)](#), il y avait en 1909 des bancs prospères d'huîtres plates à Tibidy et à Landévennec et d'autres (plus affaiblis) dans l'Aulne. Il parle également de bancs déjà éteints au Tinduff et Porsguen (langue de terre en face du Tinduff). Il existe de nombreux autres témoignages d'existence de bancs d'huîtres plates, dont celui de Jean Touraine qui témoigne dans le livre de J&R Guillet (2008) qu'en 1945-1946, les pêcheurs draguaient l'huître 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](#)). Plus récemment, l'étude de [Duchêne and Hily \(2013\)](#) montre qu'il n'existe presque plus d'huîtres plates que ce soit dans l'Aulne ou l'Elorn, dans l'anse de Poulmic ou dans la rivière de Daoulas et que les rares secteurs résiduels sont Keraliou, l'Auberlac'h, Tinduff, anse du Roz, embouchures des rivières de l'Hôpital-Camfrout, de l'Aulne et du Faou, anse du Fret et baie de Roscanvel. Aujourd'hui, les bancs de Roscanvel et du Tinduff semblent également éteints, tout comme à Landévennec et dans l'Aulne où les concentrations en huîtres plates sont faibles. A Lomergat, malgré l'absence de banc résiduel, il y a toujours un fort captage au niveau des concessions ostréicoles (site de captage professionnel) dans une zone de concentration larvaire confirmée par notre étude.

Ainsi, les différences relatives entre certains patches de concentrations larvaires prédits par le modèle (par exemple au niveau du Tinduff, de Rozegat, ou de Landévennec) et le plus faible recrutement observé peut 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 Knight-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 ( $> 10 \text{ ind.m}^{-2}$ ). Cette hypothèse pourrait d'ailleurs être testée par la suite, en disposant des collecteurs plus ou moins distants du banc du Roz (positionnement en croix dans les 4 directions cardinales) afin d'observer ou non des gradients de recrutement. Il serait également intéressant de faire des prélèvements de larves au niveau des sites où le recrutement est faible mais où le modèle prédit de fortes concentrations larvaires, afin d'y vérifier la présence de larves, mais ces opérations restent compliquées en raison des échanges hydrodynamiques rapides.

## 4.2 Limites de l'étude et voies d'amélioration

### 4.2.1 Limites du modèle de dispersion larvaire

#### 4.2.1.1 Le comportement larvaire

Bien qu'étant une clé essentielle, les principales limites de notre modèle de dispersion concernent le comportement larvaire. En effet, l'effet du forçage météo sur la dispersion larvaire d'*O. edulis* au sein de la rade de Brest est secondaire par rapport au comportement larvaire selon plusieurs études (e.g. [Bernard et al., 2014](#) ; [Alimou, 2017](#)).

Tout d'abord, bien que l'étude des vitesses de nage et de chute des larves d'*O. edulis* nous confirme que nous n'avons pas mis dans le modèle des vitesses biologiquement aberrantes (de 0.5 à 2 mm.s<sup>-1</sup> pour la nage et de 2 à 6 mm.s<sup>-1</sup> pour la chute, **figure 17**), ces vitesses ont été mesurées en laboratoire et peuvent donc être différentes *in situ*. En outre, la croissance des larves de l'élevage utilisé a été très lente (environ divisée par deux pour des larves à 21°C ; **annexe XI**) due à un faible apport en *Chaetoceros muelleri* durant l'élevage en raison d'une difficulté dans sa production. Les larves ont donc principalement été nourries avec *T-Isochrysis lutea*, ce qui a pu avoir un impact sur leur nage. De plus, les résultats nous montrent également une forte variabilité inter-individuelle des vitesses de nage (**figure 17.a**) et cela quelle que soit la taille des larves. Dans le modèle de dispersion, il serait donc possible d'affecter aléatoirement une vitesse de nage à chaque larve en fonction de sa taille (e.g.,  $v_{moyenne}(taille\ x) \pm 1\ ou\ 2\ mm.s^{-1}$  d'après la variabilité observée dans la **figure 17.a**). La chute des larves est également plus complexe : nos observations montrent qu'une larve peut chuter lentement avec le velum étendu et les cils en mouvement ou immobiles, ou plus rapidement en rétractant le velum et fermant la coquille (e.g. *O. edulis*, [Cragg and Gruffydd, 1975](#) ; *C. virginica*, [Hidu and Haskin, 1978](#) ; *P. maximus*, [Cragg, 1980](#)). Elle peut également nager activement vers le fond ([Kennedy, 1996](#)). Dans les modèles de dispersion, nous avons uniquement pris en compte les vitesses de chute « passive » avec velum rétracté et coquille fermée.

S'ajoutant à la complexité des vitesses de nage et de chute des larves, leur taux d'activité (i.e. le temps de nage lors d'une période d'alternance de nage et de chute, dont la durée également mal connue a été fixée dans cette étude à 1 heure) reste une grosse inconnue dans le comportement larvaire. Le simple fait de jouer sur ce taux d'activité, sans modifier les vitesses de nage ou de chute, permet de modéliser tous les comportements possibles, de neustonique à suprabenthique. Il serait donc intéressant d'étudier ce taux d'activité par la suite afin d'approcher le plus finement possible le comportement des larves d'*O. edulis*.

Enfin, le comportement larvaire ne se limite pas à une simple succession de périodes de nage et de chute. En effet, les larves répondent à divers signaux, chimiques et/ou physiques détaillés dans l'**annexe II**, en modifiant leur comportement (e.g., nage différente en fonction des courants et de la turbulence, de la pression, stratification, luminosité ; fixation en réponse aux sécrétions chimiques des congénères ou autres espèces, etc). Il y a donc de nombreuses voies à explorer pour améliorer la formalisation des processus liés au comportement larvaire.

#### 4.2.1.2 Autres limites du modèle

Comme c'est le cas dans d'autres études (e.g., [North et al., 2008](#)), notre modèle se limite à des simulations relatives : il s'agit d'un modèle de dispersion larvaire et non d'un modèle de dynamique des populations. Par conséquent, il ne prend pas en compte les facteurs démographiques suivants : taille et densité des populations d'adultes, effort de reproduction, mortalité larvaire via la prédation et/ou la disponibilité de nourriture, succès à la métamorphose, mortalité post-larvaire, etc.

Le nombre de larves émises en début de simulation a également été limité par la capacité du modèle à 30 600 000 larves ce qui est naturellement très inférieur au nombre de larves émises en rade, une seule femelle pouvant en émettre plusieurs millions. Tous ces paramètres n'ont pas été pris en compte car l'objectif de cette étude était d'isoler les effets du comportement larvaire, des coefficients de marée et du moment d'émission larvaire. Il s'agit donc d'une étape afin d'étudier les modalités de la dispersion des larves et non la dynamique du recrutement, l'étude de ce dernier pouvant se faire par la suite, mais nécessitant le déploiement d'un effort de recherche conséquent.

#### 4.2.2 Améliorer la cartographie du recrutement

Concernant le recrutement d'*O. edulis* en rade de Brest, l'abondance de larves a été plus faible que les années précédentes (**annexes XII et XIII**). Ce phénomène est probablement à mettre en relation avec la diminution du nombre de géniteurs en rade de Brest depuis fin 2017 (très faible débarquement en criée depuis un an, [Le Télégramme, 2017](#); [Pouvreau et al., 2018](#)). Mais l'autre facteur limitant clé dans le recrutement en rade de Brest réside dans la température estivale (et printanière), un été chaud associé à un printemps chaud permet généralement une survie élevée des larves et ainsi un bon recrutement ([Pouvreau, 2016](#)). Les températures élevées de l'été 2018 ont donc probablement contribué à une bonne survie du peu de larves émises et ainsi au bon recrutement (**annexe XIV**) ce qui a permis d'observer des différences en fonction des sites.

Les différences observées sont cependant significatives grâce au nombre important de coupelles qui ont été immergées sur chaque site étudié (14 coupelles par site en duplicat, dont 2x3 ont été utilisées pour le comptage) et compte tenu des très fortes différences qui règnent en rade. Cependant, nous n'avons pas pu étudier l'ensemble des sites que nous aurions voulu par soucis de logistique et de temps de comptage au laboratoire. Par la suite, il serait intéressant de se focaliser sur des zones restreintes d'intérêt. Par exemple, il pourrait être intéressant de mieux quadriller la baie de Daoulas afin d'y déceler ou non des gradients de recrutement selon la proximité par rapport au banc de géniteurs présents sur le Roz (tester l'effet "congénères"). De même, il pourrait être judicieux de vérifier, avec plus de points, les très fortes différences entre les flancs Nord et Sud de l'Aulne, mises en évidence dans le modèle de dispersion et par nos suivis à Hanvec et sur le Sillon. Enfin, il pourrait être pertinent de vérifier les plus fortes concentrations à la côte révélées par le modèle à Rozegat, au Tinduff ou à Landévennec. Ces gradients potentiels pourraient être examinés en positionnant des radiales de collecteurs de façon perpendiculaire à la bande côtière.

## 5 Conclusions et perspectives

---

Malgré les différentes étapes de simplification dans l'exercice de modélisation et les limites des connaissances concernant le comportement larvaire, notre étude apporte des connaissances supplémentaires, relativement précises et robustes sur la dispersion et le recrutement des larves d'*O. edulis* en rade de Brest.

Il ressort ainsi que le comportement larvaire joue un rôle important dans la dispersion des larves en rade de Brest. De plus, le banc du Roz serait le plus grand contributeur du recrutement d'huîtres plates en rade Sud et ses larves seraient capables d'y alimenter les bancs résiduels et disparus.

En termes d'applications, le fait que le banc du Roz soit probablement le plus grand (le dernier ?) contributeur du recrutement d'huîtres plates en rade Sud nous permet de confirmer le choix de focalisation sur ce banc pour des démarches de restauration écologique des bancs d'huîtres plates en rade de Brest, d'autant plus qu'il est situé sur une zone Natura 2000 où la pêche à la drague fait l'objet de premières réglementations. En effet, plus ce banc sera en bonne santé, plus il y aura de larves émises par les géniteurs de ce banc qui se disperseront dans la rade Sud et pourront aller alimenter les autres bancs résiduels (Sillon, Tibidy, Faou), à l'exception des bancs de l'Auberlac'h, du Fret et de Roscanvel, qui ne semblent cependant pas ou peu bénéficier des larves du banc du Roz d'après les résultats de modélisation et de recrutement obtenus ici.

En restaurant le banc du Roz, il serait également possible de régénérer d'anciens bancs disparus moyennant la mise en place d'une gestion plus concertée de la partie Sud de la Rade. En effet, certains de ces bancs étaient situés dans des zones où les larves émises du banc du Roz s'y concentrent toujours d'après notre modélisation de la dispersion larvaire (Rozegat, Tinduff, Landévennec, Lomergat, Poulmic). Pour cela, l'une des pistes envisagées par le projet FOREVER consisterait à reconstituer des mini-récifs artificiels faits de substrats favorables à l'huître plate. L'optimisation technique de ces substrats est l'objectif du 3<sup>ème</sup> volet du projet FOREVER avec la collaboration de l'ESITC Caen ([Baie et Rias, 2017](#)). La limitation de l'impact de la pêche sur les bancs serait également primordiale, car les dragues utilisées par les professionnels impactent l'espèce et son habitat et le prélèvement des individus de taille marchande réduit le nombre de géniteurs ([Duchêne and Hily, 2013](#)).

En parallèle des approches de restauration écologique liées au projet FOREVER, le CRC Bretagne Nord prévoit, dans le cadre du projet PERLE II, une amélioration qualitative (amélioration de la survie, rusticité) des populations d'huîtres plates avec un effort particulier sur la problématique de la résistance des huîtres plates aux maladies telle que la marteliose ([Hussenot et al., 2014](#)). Ainsi, à terme, l'un des objectifs pourrait être d'introduire au niveau du banc du Roz des souches d'huîtres plates plus rustiques dont les larves en se propageant en rade Sud contribueraient à une réinstallation de l'espèce en rade de Brest.

## 6 Bibliographie

---

- Abelson, A., & Denny, M. (1997) Settlement of marine organisms in flow. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 317-339.
- Alimou, Y. (2017) Modélisation de la dispersion larvaire de deux espèces d'invertébrés marins clés en rade de Brest : l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) et l'huître plate (*Ostrea edulis*)
- Baie et Rias (2017) FOREVER, a project on flat oysters Heritage, biodiversity and the circular economy: a triple challenge. Baie et rias, n°64.
- Bayne, B. (2017) Biology of oysters. Developments in Aquaculture and Fisheries Science. Volume 41.
- Beck, M. W., Brumbaugh, D. R., Airoidi, L., Carranza, A., Coen, L. D., Crawford, C., ... Zhang, G. (2009) Shellfish reefs at risk: a global analysis of problems and solutions. The Nature Conservancy, Arlington VA.
- Bernard, I., Duchêne, J., Hily, C., Lazure, P., Pouvreau, S., Boudry, P. (2014) Étude de la connectivité potentielle en rade de Brest : application au cas de l'huître plate, *Ostrea edulis*.
- Beudin, A. (2014) Dynamique et échanges sédimentaires en rade de Brest impactés par l'invasion de crépidules (Doctoral dissertation, Université de Bretagne occidentale-Brest).
- Bonar, D. B., Coon, S. L., Walch, M., Weiner, R. M., & Fitt, W. (1990) Control of oyster settlement and metamorphosis by endogenous and exogenous chemical cues. *Bulletin of marine Science*, 46(2), 484-498.
- Carriker, M. R. (1986) Influence of suspended particles on biology of oyster larvae in estuaries. *Am Malacol Bull Special Ed*, 3, 41-49.
- Chia, F. S., Buckland-Nicks, J., & Young, C. M. (1984) Locomotion of marine invertebrate larvae: a review. *Canadian Journal of Zoology*, 62(7), 1205-1222.
- Cochet, H., Pouvreau, S., Tanguy, L., & Kerisit, C. (2015) Estimation, Préservation, Reconstitution des bancs sauvages d'huîtres plates en Baie de Quiberon.
- Cochet, H. (2016) Suivi de la reproduction de l'huître plate en Baie de Quiberon. Saison 2016. CRC de Bretagne Sud - Cochet Environnement
- Cole, H. A., & Jones, E. K. (1939) Some observations and experiments on the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis*. *ICES Journal of Marine Science*, 14(1), 86-105.
- Coon, S. L., Fitt, W. K., & Bonar, D. B. (1990a) Competence and delay of metamorphosis in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, 106(3), 379-387.
- Coon, S. L., Walch, M., Fitt, W. K., Weiner, R. M., & Bonar, D. B. (1990b) Ammonia induces settlement behavior in oyster larvae. *The Biological Bulletin*, 179(3), 297-303.
- Cragg, S. M. (1980). Swimming behaviour of the larvae of *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 60(3), 551.
- Cragg, S. M., & Gruffydd, L. D. (1975) The swimming behaviour and the pressure responses of the veliconcha larvae of *Ostrea edulis* (L.). In *Proceedings of the ninth European marine biology symposium* (pp. 43-57). H. Barnes.
- Crimaldi, J. P., Thompson, J. K., Rosman, J. H., Lowe, R. J., & Koseff, J. R. (2002) Hydrodynamics of larval settlement: the influence of turbulent stress events at potential recruitment sites. *Limnology and Oceanography*, 47(4), 1137-1151.
- Duchêne J., Bernard I., Pouvreau S. (2015) Vers un retour de l'huître indigène en rade de Brest. *Espèces*, (16), 51-57.
- Duchêne J., Hily C. (2013) Connaissance des ressources naturelles : inventaire et typologie des populations naturelles et de leur habitat. *Rapport de WP 1 / SP 1 du projet PERLE*.
- Eckman, J. E. (1996) Closing the larval loop: linking larval ecology to the population dynamics of marine benthic invertebrates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 200(1-2), 207-237.
- Eckman, J. E., Werner, F. E., & Gross, T. F. (1994). Modelling some effects of behavior on larval settlement in a turbulent boundary layer. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 41(1), 185-208.
- Finelli, C. M., & Wethey, D. S. (2003) Behavior of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae in flume boundary layer flows. *Marine Biology*, 143(4), 703-711.
- Fuchs, H. L., Gerbi, G. P., Hunter, E. J., Christman, A. J., & Diez, F. J. (2015) Hydrodynamic sensing and behavior by oyster larvae in turbulence and waves. *Journal of Experimental Biology*, 218(9), 1419-1432.
- Fuchs, H. L., Hunter, E. J., Schmitt, E. L., & Guazzo, R. A. (2013) Active downward propulsion by oyster larvae in turbulence. *Journal of Experimental Biology*, 216(8), 1458-1469.
- Fuchs, H. L., Neubert, M. G., & Mullineaux, L. S. (2007) Effects of turbulence-mediated larval behavior on larval supply and settlement in tidal currents. *Limnology and*

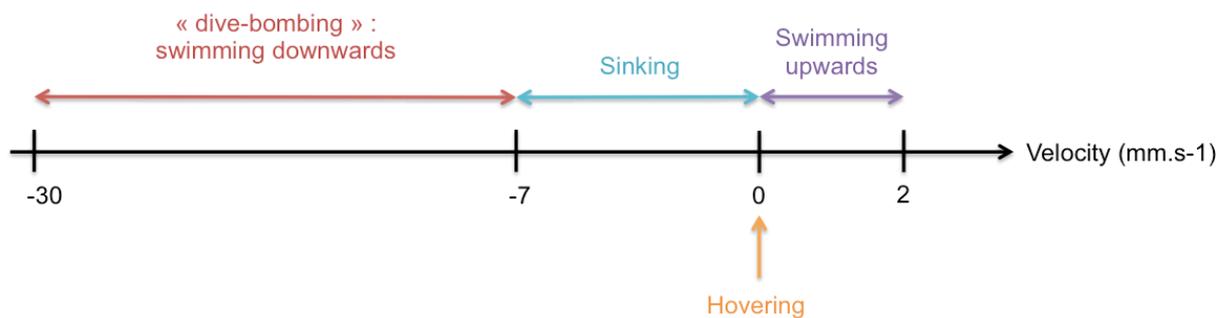
- Oceanography*, 52(3), 1156-1165.
- Hansen, P. J., Bjørnsen, P. K., & Hansen, B. W. (1997)** Zooplankton grazing and growth: Scaling within the 2-2,-µm body size range. *Limnology and oceanography*, 42(4), 687-704.
- Hansen, B., Fotel, F. L., Jensen, N. J., & Witttrup, L. (1997b)** Physiological effects of the detergent linear alkylbenzene sulphonate on blue mussel larvae (*Mytilus edulis*) in laboratory and mesocosm experiments. *Marine Biology*, 128(4), 627-637.
- Hanski, I., & Gaggiotti, O. E. (Eds.). (2004)** *Ecology, genetics, and evolution of metapopulations*. Academic Press.
- Hidu, H., & Haskin, H. H. (1978)** Swimming speeds of oyster larvae *Crassostrea virginica* in different salinities and temperatures. *Estuaries*, 1(4), 252-255.
- Hidu, H., Valleau, W. G., & Veitch, F. P. (1978)** Gregarious setting in European and American oysters: response to surface chemistry vs. waterborne pheromones. National Fisheries Association.
- Hussenot M., Pouvreau S., Duchene J., Freulon H., Arzul I., Lapegue S. (2014)** Synthèse PERLE. Programme d'Expérimentation et de recherche sur L'huître plate *Ostrea edulis*.
- Jékely, G., Colombelli, J., Hausen, H., Guy, K., Stelzer, E., Nédélec, F., & Arendt, D. (2008)** Mechanism of phototaxis in marine zooplankton. *Nature*, 456(7220), 395.
- Kennedy, V. S., Newell, R.I.E., Eble, A.F. (ed.) (1996)** The eastern oyster: *Crassostrea virginica*. University of Maryland Sea Grant College.
- Kennedy R. J., Roberts D., (1999)** A Survey of the Current Status of the Flat Oyster *Ostrea edulis* in Strangford Lough, Northern Ireland, with a View to the Restoration of Its Oyster Beds. *Biology and Environment : Proceedings of the Royal Irish Academy Vol. 99B, No. 2, p 79-88*.
- Kingsford, M. J., Leis, J. M., Shanks, A., Lindeman, K. C., Morgan, S. G., & Pineda, J. (2002)** Sensory environments, larval abilities and local self-recruitment. *Bulletin of Marine Science*, 70(1), 309-340.
- Koehl, M. A. R., & Cooper, T. (2015)** Swimming in an unsteady world. *Integrative and comparative biology*, 55(4), 683-697.
- Lazure, P., & Dumas, F. (2008)** An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in water resources*, 31(2), 233-250.
- Le Télégramme (2017)** Rade de Brest. Les huîtres et pétoncles disparaissent. Stéphane Jézéquel. 21 décembre 2017. Disponible en ligne : <https://www.letelegramme.fr/finistere/brest/rade-de-brest-disparitions-inexpliquees-21-12-2017-11789298.php>
- Lillis, A., Eggleston, D. B., & Bohnenstiehl, D. R. (2013)** Oyster larvae settle in response to habitat-associated underwater sounds. *PLoS One*, 8(10), e79337.
- OSPAR commission (2008)** Case Reports for the OSPAR List of threatened and/or declining species and habitats
- Mann, R., Campos, B.M., & LuckenBack, M.W. (1991)** Swimming rate and responses of larvae of three macrid bivalves to salinity discontinuities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68, 257-269.
- North, E. W., Schlag, Z., Hood, R. R., Li, M., Zhong, L., Gross, T., & Kennedy, V. S. (2008)** Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 359, 99-115.
- Pawlik, J. R. (1992)** Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev*, 30, 273-335.
- Pineda, J., Hare, J., & Sponaugle, S. (2007)** Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22–39.
- Pouvreau, S. (2016)** Observer, Analyser et Gérer la variabilité de la reproduction et du recrutement de l'huître creuse en France: Le Réseau Velyger. Rapport annuel 2015.
- Pouvreau, S., Garcia, C., Terre-Terrillon, A., Boulben, S., Grouhel-Pellouin, A., Le Bec, C. (2018)** Saisine du 15 février 2018 - État des connaissances concernant les ressources coquillères en rade de Brest et sur les facteurs pouvant expliquer les mortalités de pétoncles noirs et d'huîtres plates. DGAL 75 - Direction Générale de l'Alimentation, Ministère de l'agriculture et de l'alimentation, Paris, Ref. Ifremer : PDG/SL/18-011 - Expertise N°18.010, 14 p.
- Roberts, A. M. (1981)** Hydrodynamics of protozoan swimming. *Biochemistry and physiology of protozoa*, 4, 5-66.
- Rodriguez, S. R., Ojeda, F. P., & Inestrosa, N. C. (1993)** Settlement of benthic marine invertebrates. *Marine ecology progress series*, 193-207.
- Salomon, J. C., & Breton, M. (1991)** Numerical study of the dispersive capacity of the Bay of Brest, France, towards dissolved substances. *Environmental Hydraulics, Balkema, Rotterdam*, 459-464.
- Sebens, K. P. (1983)** The larval and juvenile ecology of the temperate octocoral *Alcyonium siderium* Verril. I. Substratum selection by benthic larvae. *J. exp. mar. Biol. Eco~7.1: 73-89*

- Smyth, D., Kregting, L., Elsässer, B., Kennedy, R., & Roberts, D. (2016)** Using particle dispersal models to assist in the conservation and recovery of the overexploited native oyster (*Ostrea edulis*) in an enclosed sea lough. *Journal of Sea Research*, 108, 50-59.
- Tamburri, M. N., Zimmer-Faust, R. K., & Tamplin, M. L. (1992)** Natural sources and properties of chemical inducers mediating settlement of oyster larvae: a re-examination. *The Biological Bulletin*, 183(2), 327-338.
- Tamburri, M. N., Finelli, C. M., Wethey, D. S., & Zimmer-Faust, R. K. (1996)** Chemical induction of larval settlement behavior in flow. *The Biological Bulletin*, 191(3), 367-373.
- Turner, E. J., Zimmer-Faust, R. K., Palmer, M. A., Luckenbach, M., & Pentchef, N. D. (1994)** Settlement of oyster (*Crassostrea virginica*) larvae: Effects of water flow and a water-soluble chemical cue. *Limnology and Oceanography*, 39(7), 1579-1593.
- Waller, T. R. (1981)** Functional morphology and development of veliger larvae of the European oyster, *Ostrea edulis* Linné.
- Walne, P. R. (1965)** Observations on the influence of food supply and temperature on the feeding and growth of the larvae of *Ostrea edulis* L.
- Wang W. and Xu Z. (1989)** The taxic behavior in the larvae of *Crassostrea gigas*. *J. Xiamen Univ. (Nat. Sci.)* 28:301-305.
- Wheeler, J. D. (2016)**. Behavioral Responses of Invertebrate Larvae to Water Column Cues. Ph D Woods Hole Oceanographic Institution, 150 p.
- Zimme-Faust, R. K., & Tamburri, M. N. (1994)** Chemical identity and ecological implications of a waterborne, larval settlement cue. *Limnology and Oceanography*, 39(5), 1075-1087.

# 7 Annexes

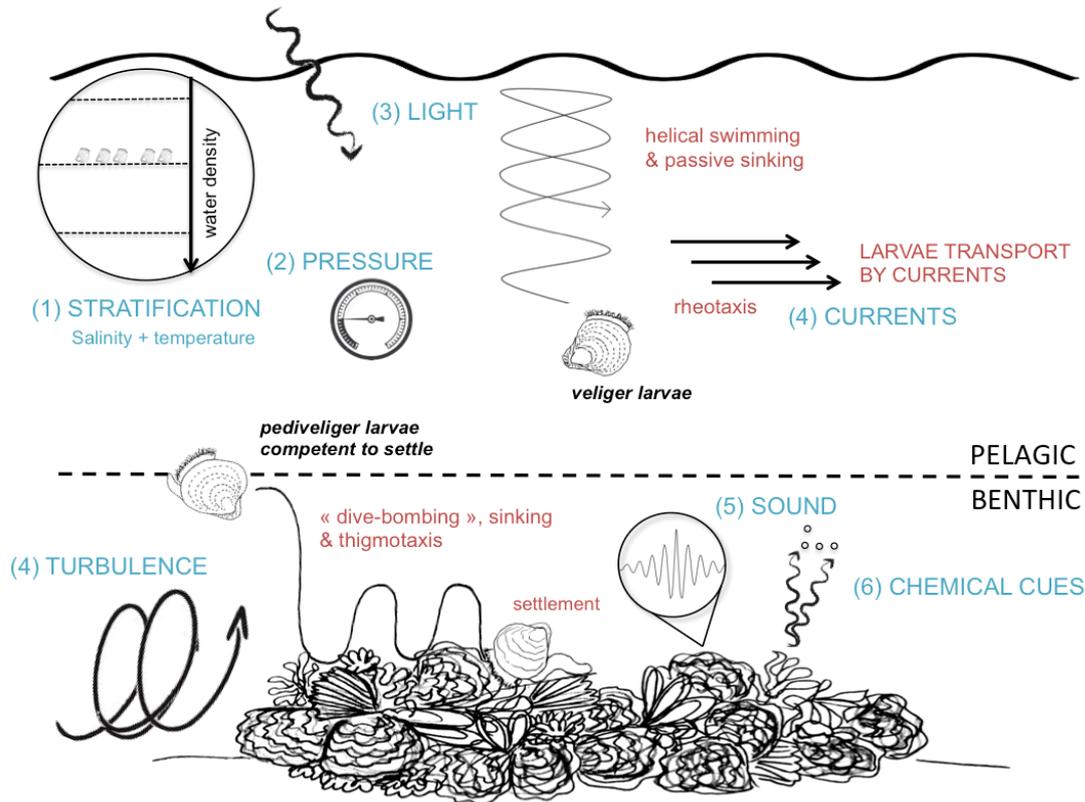
**Annexe I.** a) Vitesses des différents comportements de nage de certaines larves de bivalves : swimming, sinking et « dive-bombing » b) Vitesses des différents comportements de nage d'*Ostrea edulis* d'après les valeurs trouvées dans la littérature.

Species	Swimming velocity	Sinking velocity	« dive – bombing » velocity
<i>Ostrea edulis</i>	1,23 mm.s <sup>-1</sup> 200-250µm, 20-21°C, 32-33‰, P <sub>atm</sub>	Cragg and Gruffydd, 1975	- 6 mm.s <sup>-1</sup> 300µm, 21°C, 31-32‰
	1,60 mm.s <sup>-1</sup> 200-250µm, 20-21°C, 32-33‰, P <sub>atm</sub> + 2 bars	Cragg and Gruffydd, 1975	
<i>Crassostrea virginica</i>	0,8 mm.s <sup>-1</sup> 250-300µm, 15‰	Hidu & Haskin, 1978	- 5,8 mm.s <sup>-1</sup> 320µm, 21-22°C, 9,5‰ (Sp)
			0 to - 4 mm.s <sup>-1</sup> 220µm (eyespot & foot), 20°C, 33‰
	2,3 mm.s <sup>-1</sup> 300µm, 25‰	Hidu & Haskin, 1978	- 1,8 mm.s <sup>-1</sup> eyed larvae, 25°C, 29-30‰
			- 3,13 mm.s <sup>-1</sup>
	0 to 2 mm.s <sup>-1</sup> 220µm (eyespot & foot), 20°C, 33‰	Wheeler, 2016	- 1,8 mm.s <sup>-1</sup> eyed larvae, 25°C, 25‰
			- 7 mm.s <sup>-1</sup>
<i>Pecten maximus</i>	1,2 mm.s <sup>-1</sup> (max velocity for every stage) Pediveliger, around 230 µm, 14°C	Cragg, 1980	
<i>Mytilus edulis</i>	1,1 mm.s <sup>-1</sup>	Konstantinova, 1966	
<i>Crepidula fornicata</i>	2,5 mm.s <sup>-1</sup> veligere	Hilbish et al., 1999	



## Annexe II. Réponse des larves aux signaux physiques et chimiques.

Les différents signaux qui jouent un rôle dans le comportement de nage des larves de bivalves sont présentés dans cette annexe. Les connaissances étant peu développées à ce sujet, les réponses comportementales des larves à ces signaux n'ont pas été pris en compte dans nos modèles de dispersion larvaire.



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 (©A. Brossin).

### 1. Stratification (Salinité et Température)

Les estuaires présentent des gradients de température et de salinité dans leur longueur et leur profondeur. Les différences de densité entre la surface et le fond contribuent aux courants off-shore en surface et aux courants dirigés vers la côte au fond des estuaires. Sous ces conditions, des changements mineurs de position dans la colonne d'eau peuvent sensiblement contribuer à la rétention des larves dans le milieu estuarien (Mann et al., 1991). Bayne (2017) écrit également que le comportement de nage verticale peut éviter aux larves d'être sous l'influence de certaines masses d'eau dans une colonne d'eau stratifiée et est responsable de leur maintien près des côtes même en présence de courants off-shore. En 1978, Hidu & Haskin suggèrent une réponse taxique des larves de *C. virginica* à une augmentation de salinité. Les résultats de leurs expériences montrent que la vitesse de nage est multipliée par trois avec une salinité passant de 15‰ à 25‰. Avec une vitesse de 23 mm.s<sup>-1</sup>, les larves seraient capables de parcourir 7 à 8 mètres par heure, ce qui leur permettrait de profiter du courant de marée et ainsi rester près des côtes.

Mann et al. (1991) montrent que quel que soit le stade de développement et l'espèce, les larves de *Spisula solidissima*, *Mulinia lateralis* and *Rangia cuneata*, des bivalves mastridés se concentrent dans les zones de plus haut gradient, c'est-à-dire dans les zones de discontinuités lorsque la colonne d'eau est stratifiée. Ces zones contiennent de la biomasse accumulée (Kennedy, 1996) et donc de la potentielle nourriture pour les larves. En 1986, Carriker indiquait que dans ses expériences, les larves de *C. virginica* se concentraient au-dessus d'une discontinuité de salinité.

## 2. Pression

Étudiés en laboratoire, les changements de pression semblent modifier le comportement de nage des larves de certains bivalves, ces dernières augmentant leur temps de nage vers la surface avec une pression plus élevée (e.g., *Pecten maximus*, Cragg, 1980 ; *O. edulis*, Cragg and Gruffydd, 1975). Guenin et al. (2006) montrent également que le zooplancton nage contre les courants verticaux pour maintenir leur position dans la colonne d'eau, ce qui donne une accumulation du zooplancton aux fronts. La pression y joue probablement un rôle important, donnant des informations sur la profondeur où le zooplancton se situe.

## 3. Luminosité

Des comportements phototactiques ont été mis en évidence pour certaines espèces, notamment chez *Platynereis* au stade oeillé (Jékely et al., 2008). Les larves de cette espèce auraient un comportement phototactique positif au stade œillé, avec un changement de trajectoire de la nage hélicoïdale par rotation axiale de la larve avec une nage plus précise dans sa direction. Wheeler (2016) note également une faible modification de la géométrie de la trajectoire hélicoïdale des larves de *Crassostrea virginica* due à la lumière. En plus d'un changement de trajectoire, la luminosité donne des informations sur le type de site où se situe la larve. Ainsi, Sebens (1983) montre que les larves d'*Alcyonium siderium* ne se fixent pas dans les zones de faible luminosité (crevasses) ; Cole and Knight-Jones (1939) observent un taux de fixation d'*O. edulis* plus important dans les zones d'ombre et durant le jour. En 1995, Medcof conclue que les larves d'*O. edulis* prêtes à se fixer se concentrent au fond durant la nuit pour retourner plus haut dans la colonne d'eau durant le jour et continuer leur transport.

## 4. Courants et turbulence

Selon Kingsford (2002), certaines larves de bivalves sont capables de détecter et s'orienter dans un courant (rheotaxis). La turbulence, étant anisotrope, peut donner des informations sur la direction du courant à condition que les larves aient les organes nécessaires pour détecter ces informations.

Knights et al. (2006) montrent dans leur étude l'existence d'une stratification de densité des larves de *Mytilus spp.* par rapport aux marées. Selon leurs observations, les larves seraient concentrées sur le fond durant le jusant, et dispersées dans la colonne d'eau lors du flot. Plusieurs hypothèses sont émises pour expliquer cette stratification, dont une remise en suspension des larves véligères pendant le flot due aux turbulences.

En eau calme, selon certaines observations, la propulsion des larves serait quasiment uniquement dirigée vers la surface. Par exemple, Fuchs et al. (2013) ont montré que les larves de *Crassostrea virginica* se propulse 98% du temps vers la surface en absence de turbulence. Cependant, les vitesses verticales mesurées étaient nulles ou faiblement négatives, ce qui montre un équilibre en nage ascendante et mouvement descendant passif (les larves « coulent »).

Plusieurs hypothèses ont été émises au fil des années concernant l'effet d'une turbulence sur le comportement des larves. Tout d'abord, Crimaldi et al. (2002) supposent que tant que la vitesse de nage de la larve est inférieure à la vitesse du courant, la seule période où le comportement larvaire peut impacter la fixation est durant une période d'accalmie. De plus, Tamburri et al. (1996) avancent que la probabilité que la larve détecte des signaux chimiques provenant du substrat serait augmentée lorsque la turbulence est faible. De plus, la capacité à s'éloigner du substrat serait plus simple pour la larve lorsqu'elle cherche un endroit où se fixer (Eckman et al., 1994).

Cependant, Abelson and Denny (1997) écrivent qu'il ne faut pas sous-estimer les capacités des larves à répondre aux signaux physiques et chimiques lorsqu'elle choisit où se fixer. C'est ce que nous montrent d'autres recherches, notamment avec le comportement de « dive bombing » décrit plus haut. Finelli and Wetthey (2003) suggèrent que les larves d'huître sont capables de contrôler leur position dans la colonne d'eau dans des conditions de turbulence bien plus importantes que ce que les chercheurs imaginaient. Des études plus récentes montrent en effet que les larves de *Crassostrea virginica* peuvent changer leur

comportement avec des changements de turbulence, passant d'une descente non fréquente et passive vers le substrat dans des turbulences faibles à modérées, à de fréquentes plongées lorsque la turbulence est augmentée (Fuchs et al., 2013). Cependant, Wheeler (2016) réalise une expérience similaire avec des larves plus petites de la même espèce et trouve des résultats différents : les larves nagent vers la surface même en présence de forte turbulence, et plongent moins qu'en eau calme. Les effets de la turbulence sur le comportement de fixation des larves d'huître sont donc complexes ; les larves y étant probablement plus ou moins réceptives en fonction de leur capacité à se fixer et donc de leur taille/âge (Walne, 1965 ; Hidu & Haskin, 1978 ; Chia et al., 1984).

Les statocystes, organes sensibles à la gravité chez les invertébrés, pourraient jouer un rôle dans la réponse des larves à la turbulence (Fuchs et al., 2013). En effet, ils pourraient détecter l'accélération de la larve causée par une turbulence soudaine.

## 5. Son

Le bruit d'un habitat spécifique peut être un signal de fixation pour les larves de bivalves estuariens. Lillis et al., 2013 ont en effet montré que les larves de *Crassostrea virginica* ont un taux de fixation plus élevé en présence d'un son de récif d'huîtres (sons biologiques produits par l'activité des congénères, proies potentielles et autres habitants du récif, son produits par la structure physique du récif, etc) qui peut de manière fiable indiquer la présence d'un bon site de fixation pour les larves.

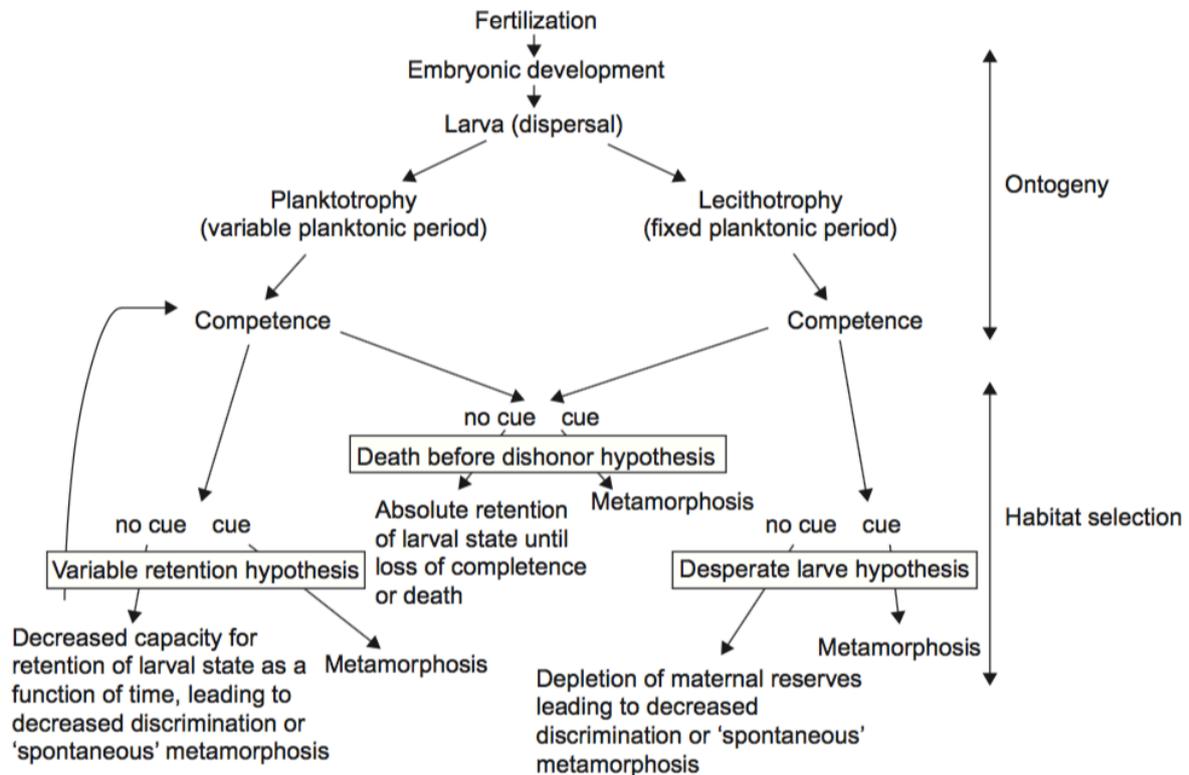
## 6. Signaux chimiques

Différentes recherches ont montré que les larves de certains bivalves répondent également à différentes **sécrétions chimiques** relâchées dans la colonne d'eau, en nageant vers le substrat et augmentant le contact avec celui-ci avec leur pied (thigmotaxis ; Rodriguez et al., 1993) :

- **Signaux chimiques sécrétés par les congénères.** Il a été mis en évidence à travers diverses études que les larves pédivéligères de certains bivalves ont tendance à se fixer après avoir détecté des sécrétions chimiques provenant de congénères adultes (e.g., Hidu et al., 1978 ; *Crassostrea virginica*, Tamburri et al., 1996 ; Tamburri et al., 1992). Ces sécrétions jouent un rôle important dans l'agrégation des individus.
- **Signaux chimiques associés aux films microbiens (diatomées, cyanobactéries, bactéries).** Tamburri et al. ont montré en 1992 un comportement de fixation chez *Crassostrea virginica* en présence de molécules présentes dans les films microbiens ou relâchées par ces derniers. Les molécules impliquées ont été découvertes plus tard :
  - Une réponse spécifique de fixation et métamorphose des larves du genre *Crassostrea* à la présence de polysaccharides et glycoprotéines extracellulaires attachés au film bactérien a été montrée par Bonar et al., 1990. Les molécules impliquées seraient l'adrénaline (ou épinéphrine) et la noradrénaline (ou norépinéphrine), toutes deux de la famille des catécholamines, composés organiques jouant le rôle d'hormones ou de neurotransmetteurs.
  - Bonar et al., 1990 a également montré que le L-DOPA, acide aminé précurseur de la dopamine (famille des catécholamines), est relâché par les films microbiens et induit un comportement de recherche de substrat chez *Crassostrea*.
- L'ammonium, sécrété par la plupart des bactéries et animaux marins, peut également induire un comportement de recherche de substrat chez *Crassostrea*, probablement en raison de la recherche d'une zone de fixation avec haute activité biologique par ce genre (Coon et al., 1990b).

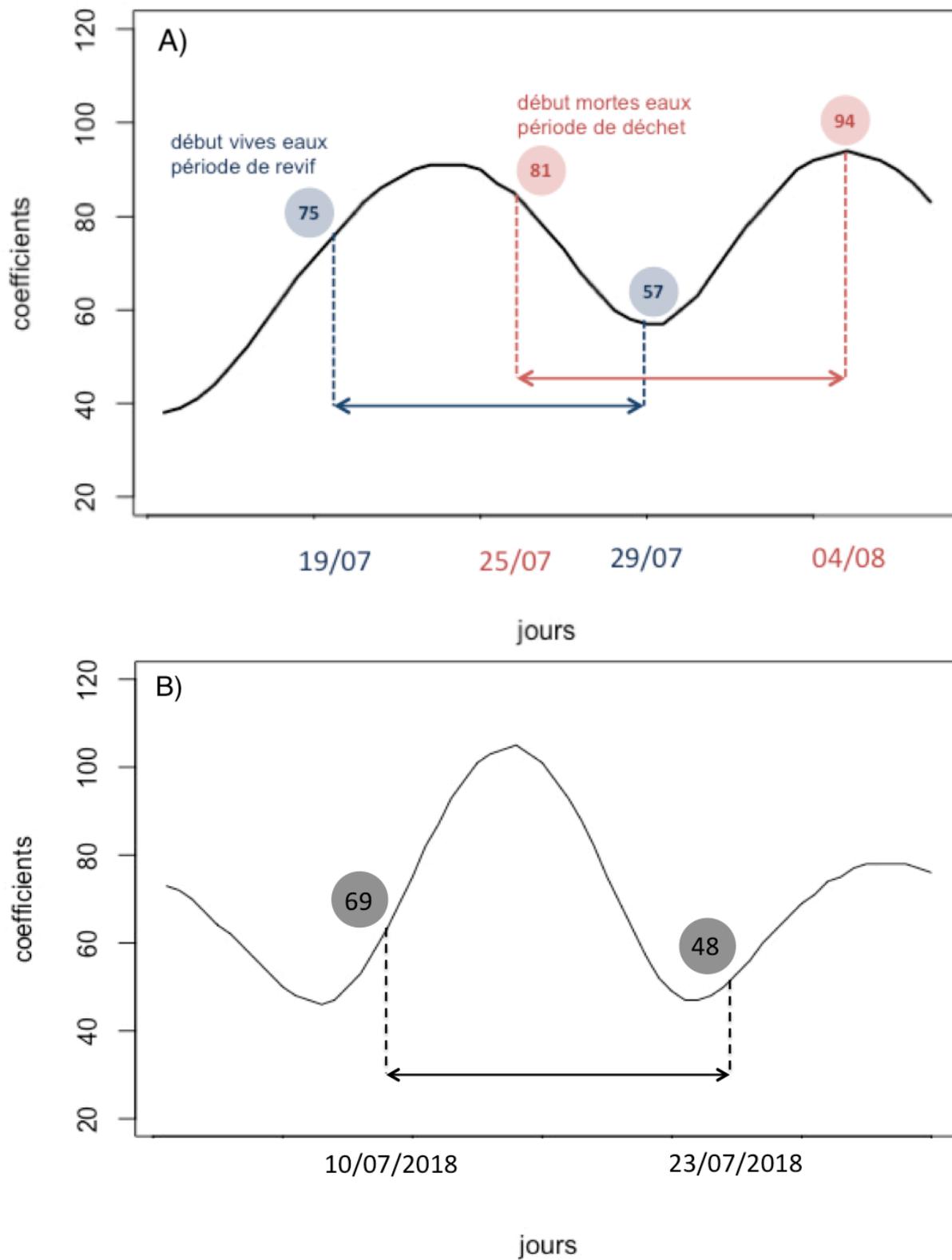
La réponse à ces différents signaux chimiques montre un possible comportement grégaire des bivalves, comme Cole and Kinght-Jones (1939) l'ont montré chez *Ostrea edulis*.

En absence de signaux de fixation spécifiques (physiques et/ou chimiques), certaines larves de bivalves sont capables de retarder leur métamorphose (e.g, au moins 30 jours pour *C. gigas*, Coon et al., 1990a ; quelques jours pour *O. edulis*, Cole and Knight-Jones, 1939) afin de trouver un site de fixation adéquat et améliorer leurs chances de survie après la fixation. Plusieurs comportements présentés dans la figure suivante peuvent être envisagés : (i) Death before dishonor ; (ii) Variable retention et (iii) Desperate larva. Selon Ayata et al. (2009), la capacité à retarder la métamorphose peut de manière significative améliorer le succès de fixation.

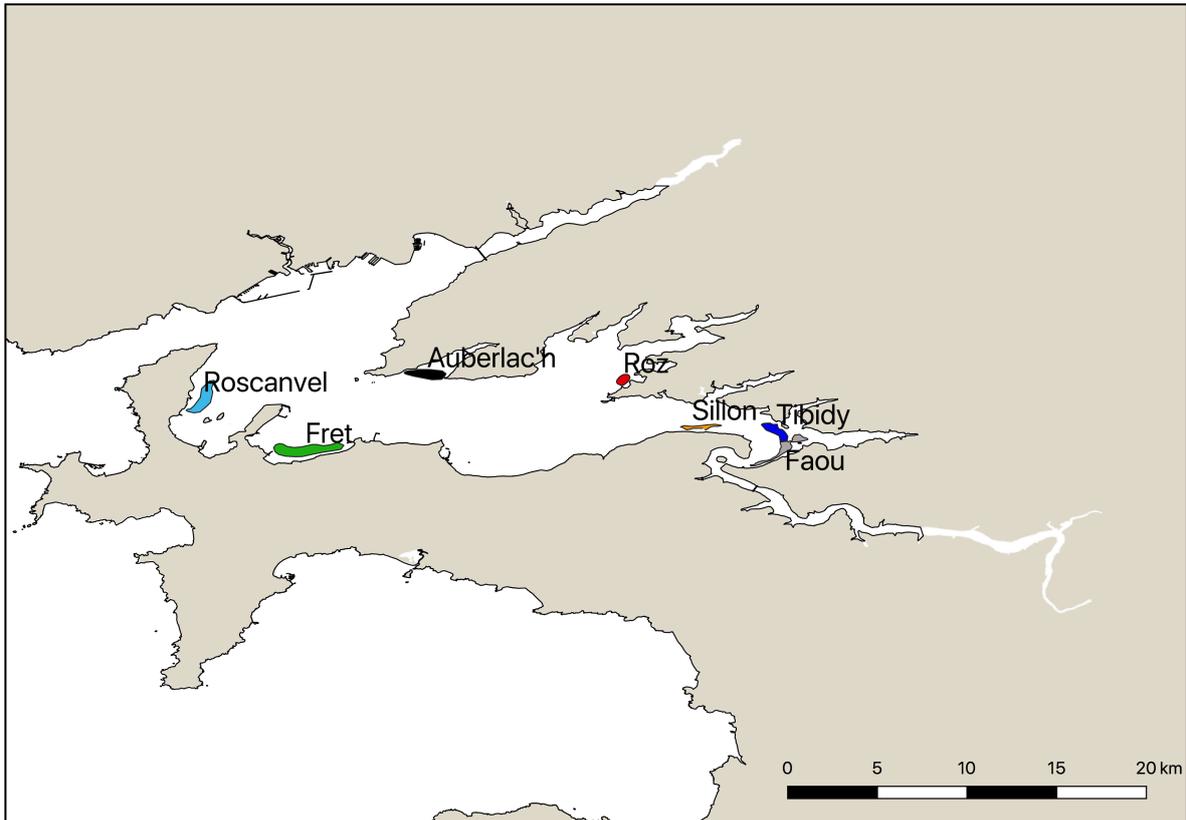


Représentation schématique de trois hypothèses de métamorphose chez les invertébrés marins : (i) *Death before dishonor* – les larves ne se métamorphosent qu'en réponse à un signal spécifique venant du substrat, et meurent en absence d'un tel signal. (ii) *Variable retention* – les larves retardent leur métamorphose en absence d'un signal spécifique lié au substrat, mais avec le temps la sensibilité au substrat diminue et la métamorphose est initiée en présence de signaux plus faibles ou moins spécifiques. (iii) *Desperate larva* – avec la diminution de réserves énergétiques durant la période de recherche de site de fixation, la métamorphose a lieu en réponse à des signaux non spécifiques ou même en l'absence de signal (Bayne, 2017).

**Annexe III.** Coefficients de marée en rade de Brest lors A) des 2 différentes périodes de simulation (du 19/07/2016 au 29/07/2017 et du 25/07/2016 au 04/08/2016) de la dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* et B) durant la période de mise à l'eau des collecteurs du 10 au 23 juillet 2018.



**Annexe IV.** Emplacement des différents bancs résiduels d'huître plate en rade de Brest, d'où les larves ont été émises dans les simulations de dispersion larvaire d'*Ostrea edulis* avec émissions larvaires multi-bancs.



**Annexe V.** Coordonnées GPS et profondeur des cages disposées dans la rade.

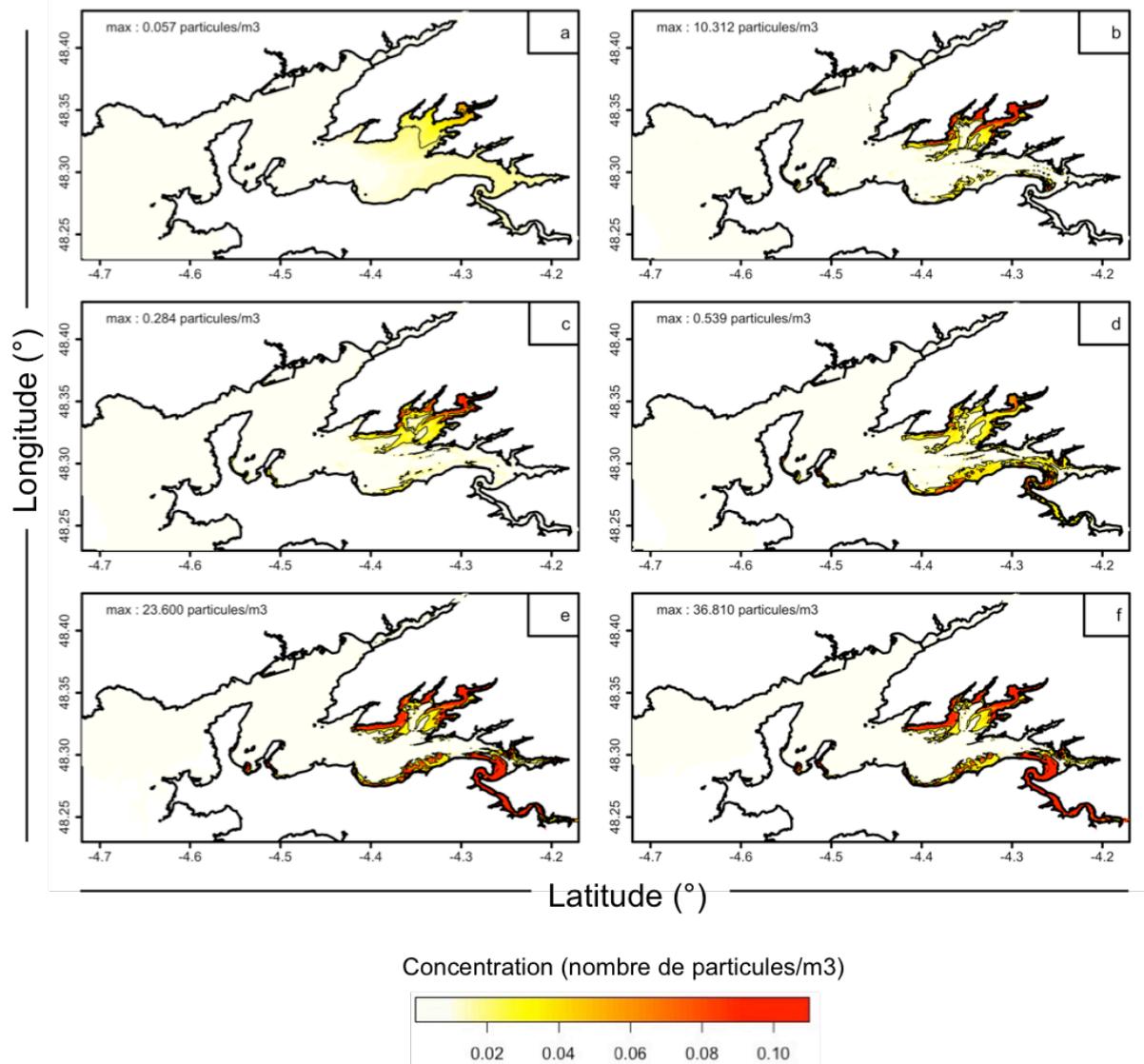
<b>numéro de la cage</b>	<b>site</b>	<b>latitude</b>	<b>longitude</b>	<b>hauteur d'eau à la plus basse mer (m)</b>
1	Roscanvel	48°18,717'	4°32,461'	2,5
2	Fret	48°17,564'	4°29,110'	2,19
3	Poulmic	48°16,889'	4°24,218'	2,4
4	Lomergat	48°16,797'	4°22,111'	1,6
5	Loc'h	48°17,576'	4°19,988'	1,9
6	Sillon	48°18,005'	4°18,435'	4,2
7	Landévennec	48°17,195'	4°15,429'	1,95
8	Tibidy	48°17,946'	4°15,174'	2,3
9	Hanvec	48°18,630'	4°18,328'	2,1
10	Roz	48°19,106'	4°20,142'	2,3
11	Tinduff	48°20,091'	4°21,886'	1,9
12	Rozegat	48°19,298'	4°23,0914'	1,7
13	Auberlac'h	48°19,780'	4°25,760'	3,5

**Annexe VI.** Comparaison deux à deux du nombre final de larves conservé dans chaque zone (R = rade entière, R-S = rade Sud, B-D = baie de Daoulas) en fonction des comportements. Les tests statistiques ont été réalisés avec le test de Wilcoxon (test non paramétrique ; \* = p\_value < 0.05).

	Ø comportement			neustonique +			neustonique			intermédiaire			suprabenthique		
	R	R-S	B-D	R	R-S	B-D	R	R-S	B-D	R	R-S	B-D	R	R-S	B-D
<b>Mortes-eaux</b>															
neustonique +	>0.05	*	*												
neustonique	>0.05	>0.05	*	>0.05											
intermédiaire	*	*	>0.05	*	*	*	>0.05								
suprabenth.		*		*	*					*					
suprabenth. +		*		*	*				*	*	*	*	*	*	>0.05
<b>Vives-eaux</b>															
neustonique +		*													
neustonique		*		>0.05											
intermédiaire	>0.05	*	>0.05	*	*		*								
suprabenth.		*		*	*		*			*					
suprabenth. +		*		*	*		*		*	*	*	*	*	*	>0.05

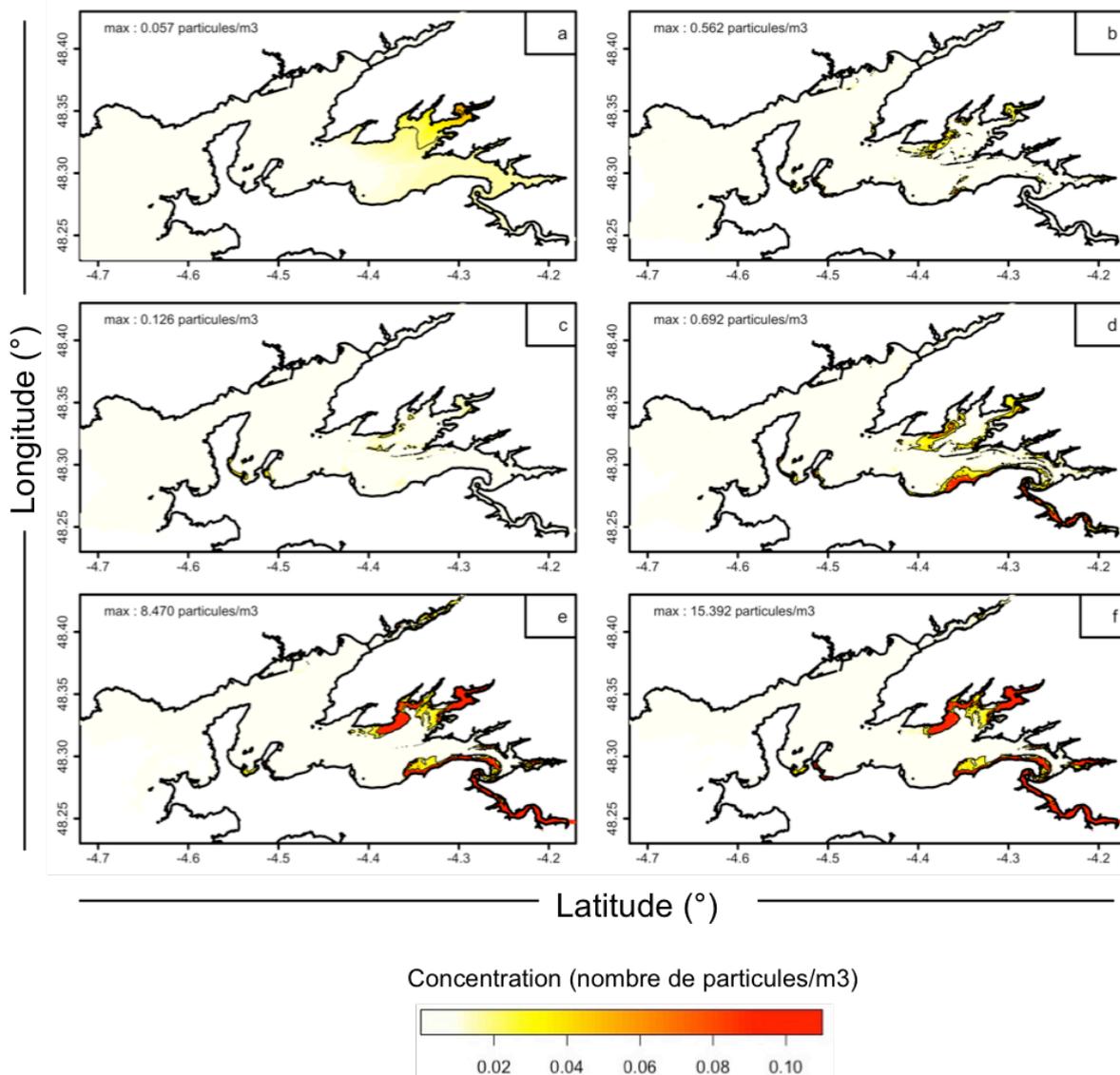
**Annexe VII.** Dispersion des 30 600 000 larves émises aux bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements : a) *sans comportement* ; b) *comportement neustonique fort* ; c) *comportement neustonique modéré* ; d) *comportement intermédiaire* ; e) *comportement suprabenthique modéré* ; f) *comportement suprabenthique fort*

Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations à partir des 4 instants de marée.



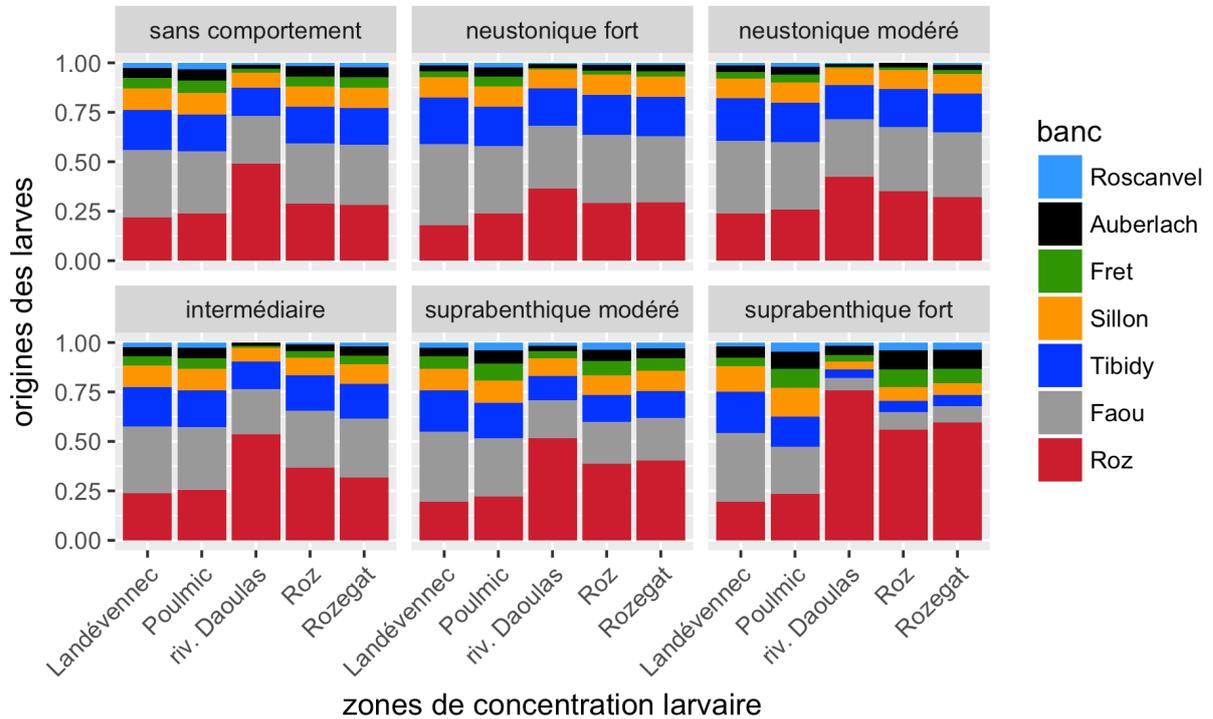
**Annexe VIII.** Dispersion des 30 600 000 larves émises aux bancs d'Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon et Tibidy après 10 jours de vie pélagique en période de vives-eaux, en fonction des différents comportements : a) *sans comportement* ; b) *comportement neustonique fort* ; c) *comportement neustonique modéré* ; d) *comportement intermédiaire* ; e) *comportement suprabenthique modéré* ; f) *comportement suprabenthique fort*

Les concentrations représentées sont les moyennes des concentrations à partir des 4 instants de marée.



**Annexe IX.** Bancs d'origine (Auberlac'h, Faou, Fret, Roscanvel, Roz, Sillon, Tibidy) des larves se retrouvant dans différentes zones (rivière de Daoulas, Landévennec, Poulmic – Lomergat, Roz, Rozegat – Tinduff) après 10 jours de vie pélagique en période de mortes-eaux, en fonction des différents comportements.

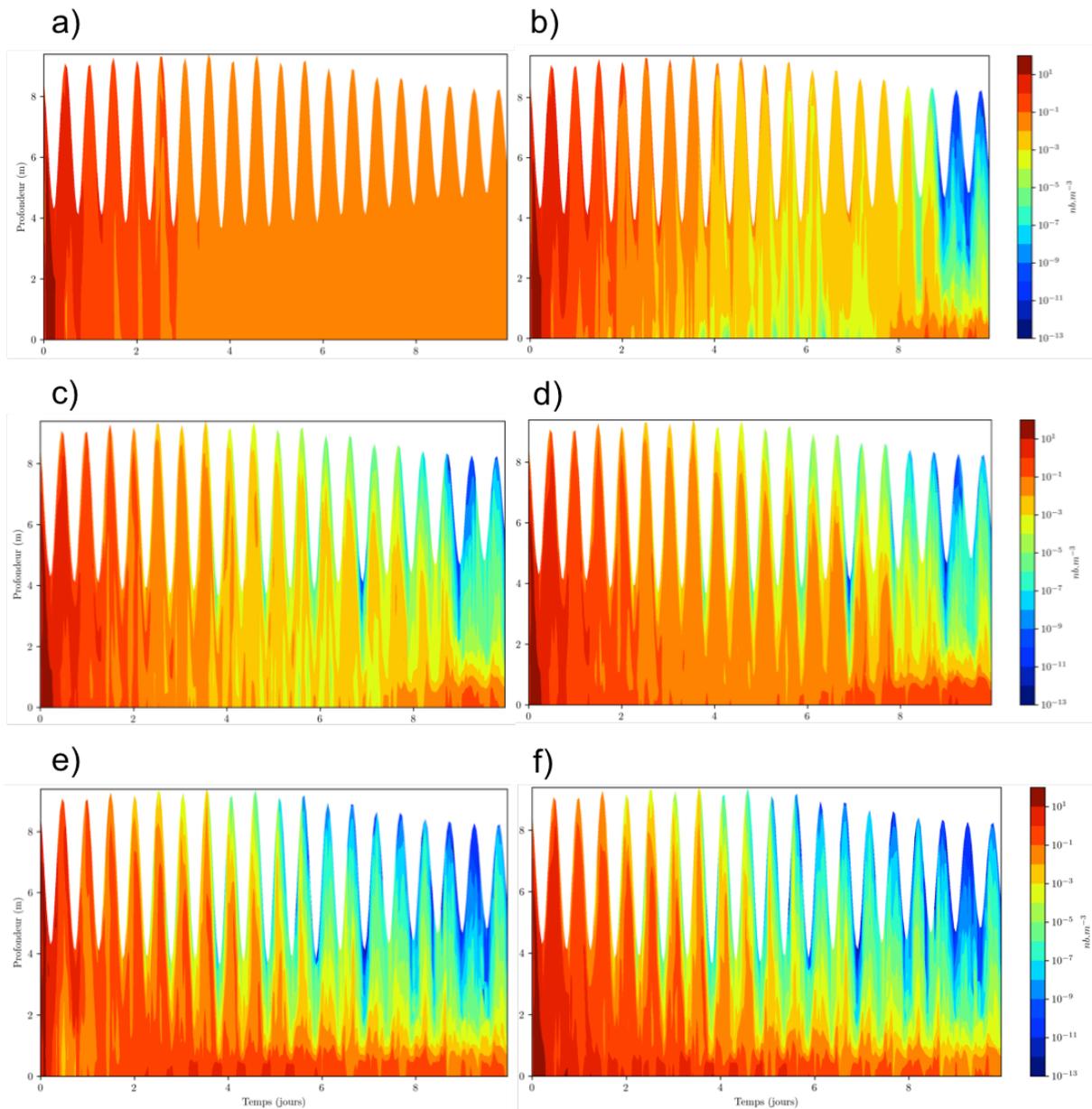
( $P_{\text{Auberlac'h}} = P_{\text{Faou}} = P_{\text{Fret}} = P_{\text{Roscanvel}} = P_{\text{Roz}} = P_{\text{Sillon}} = P_{\text{Tibidy}} = 1$ )



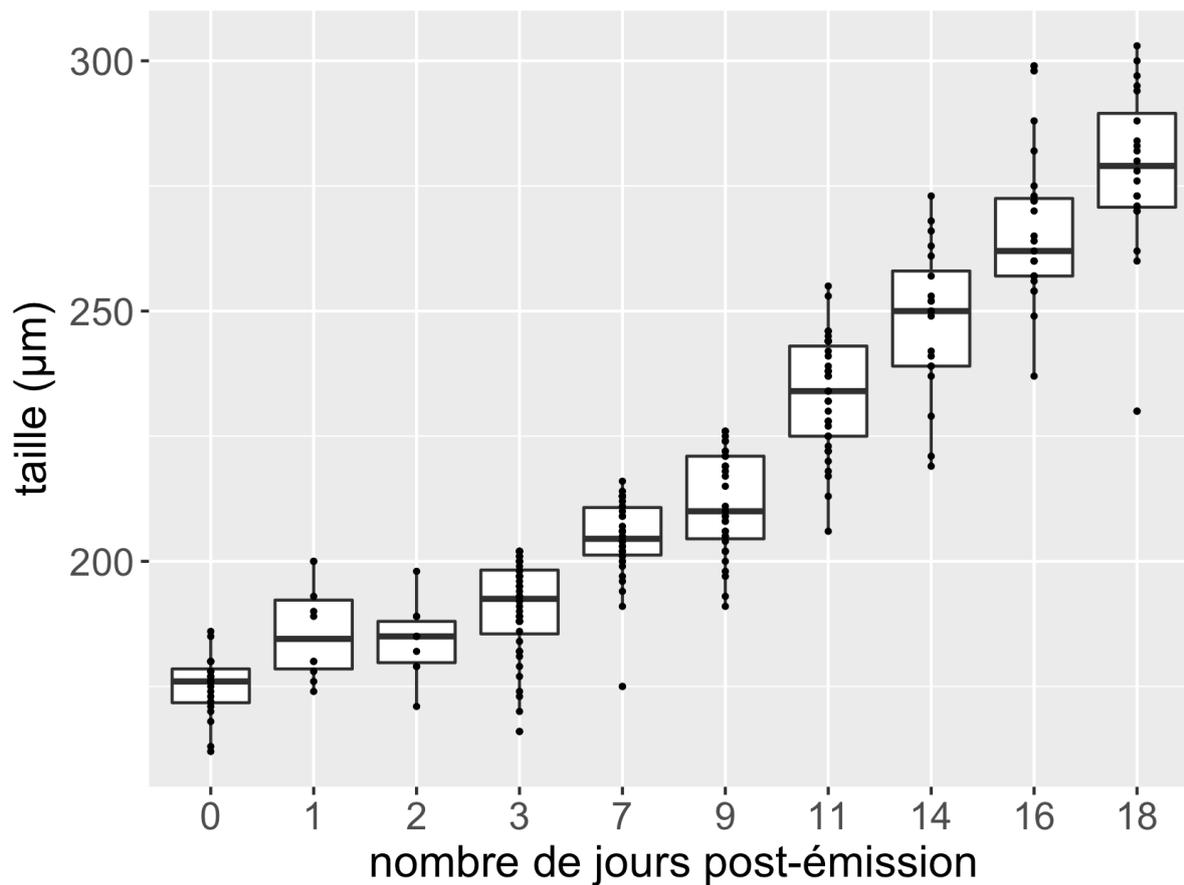
**Annexe X.** Concentration larvaire moyenne au sein de la colonne d'eau au cours des 10 jours de dispersion larvaire en fonction des différents comportements modélisés :

- a) sans comportement ;
- b) comportement neustonique fort : les larves sont plutôt en surface jusqu'au 8<sup>ème</sup> jour de dispersion puis proches du substrat ;
- c) comportement neustonique modéré ;
- d) comportement intermédiaire ;
- e) comportement suprabenthique modéré ;
- f) comportement suprabenthique fort.

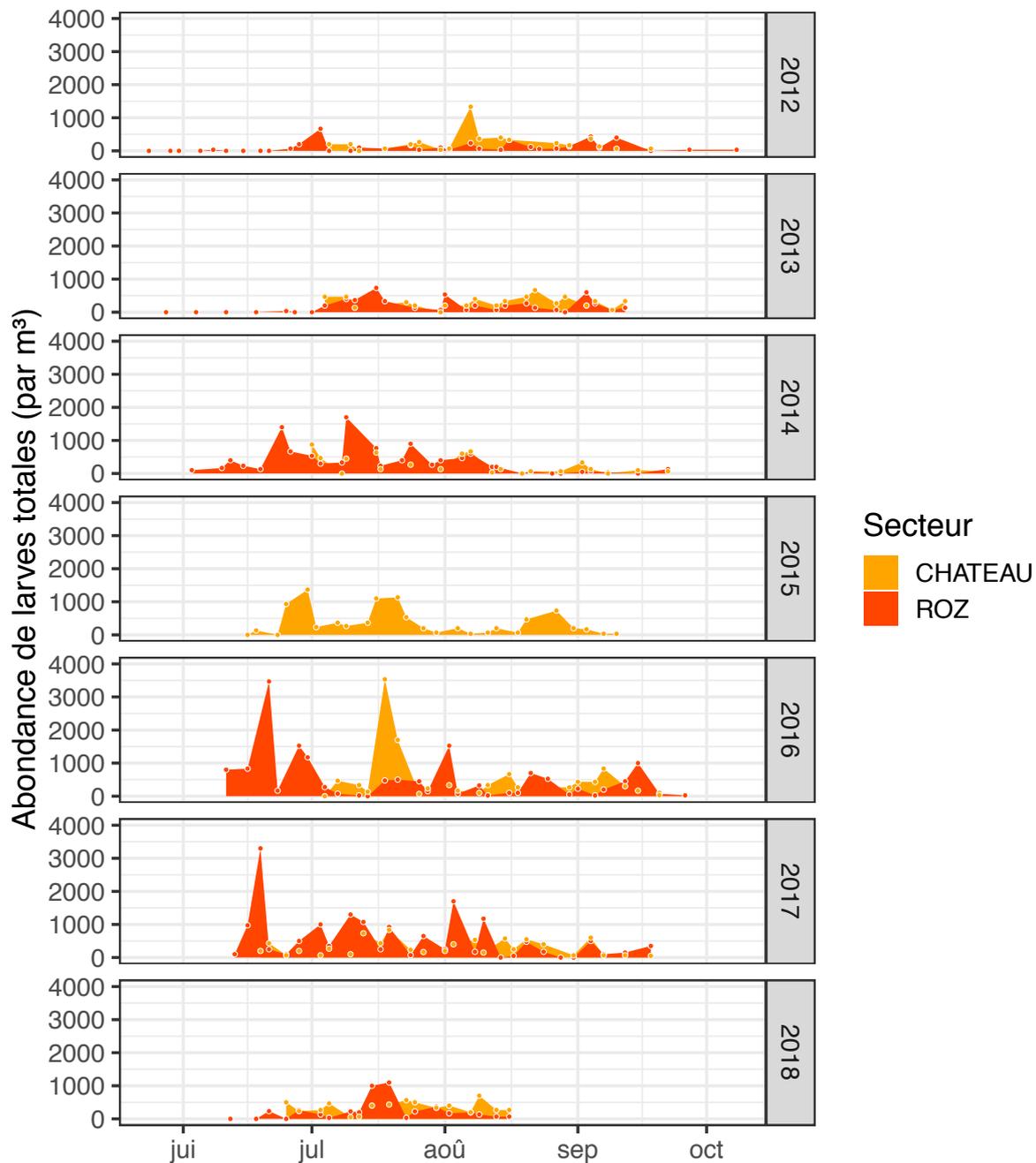
Sans comportement, les larves sont uniformément réparties dans la colonne d'eau au cours des 10 jours de dispersion. Les larves ayant un comportement neustonique sont plutôt uniformément réparties dans la colonne d'eau et proches du substrat à partir du 7-8<sup>ème</sup> jour. Il en est de même pour les larves ayant un comportement intermédiaire mis à part qu'elles sont proches du substrat dès le 6<sup>ème</sup> jour. Enfin, les larves ayant un comportement suprabenthique sont très vite majoritairement proches du substrat (vers le 4<sup>ème</sup> – 5<sup>ème</sup> jour) et réparties dans la colonne d'eau les premiers jours.



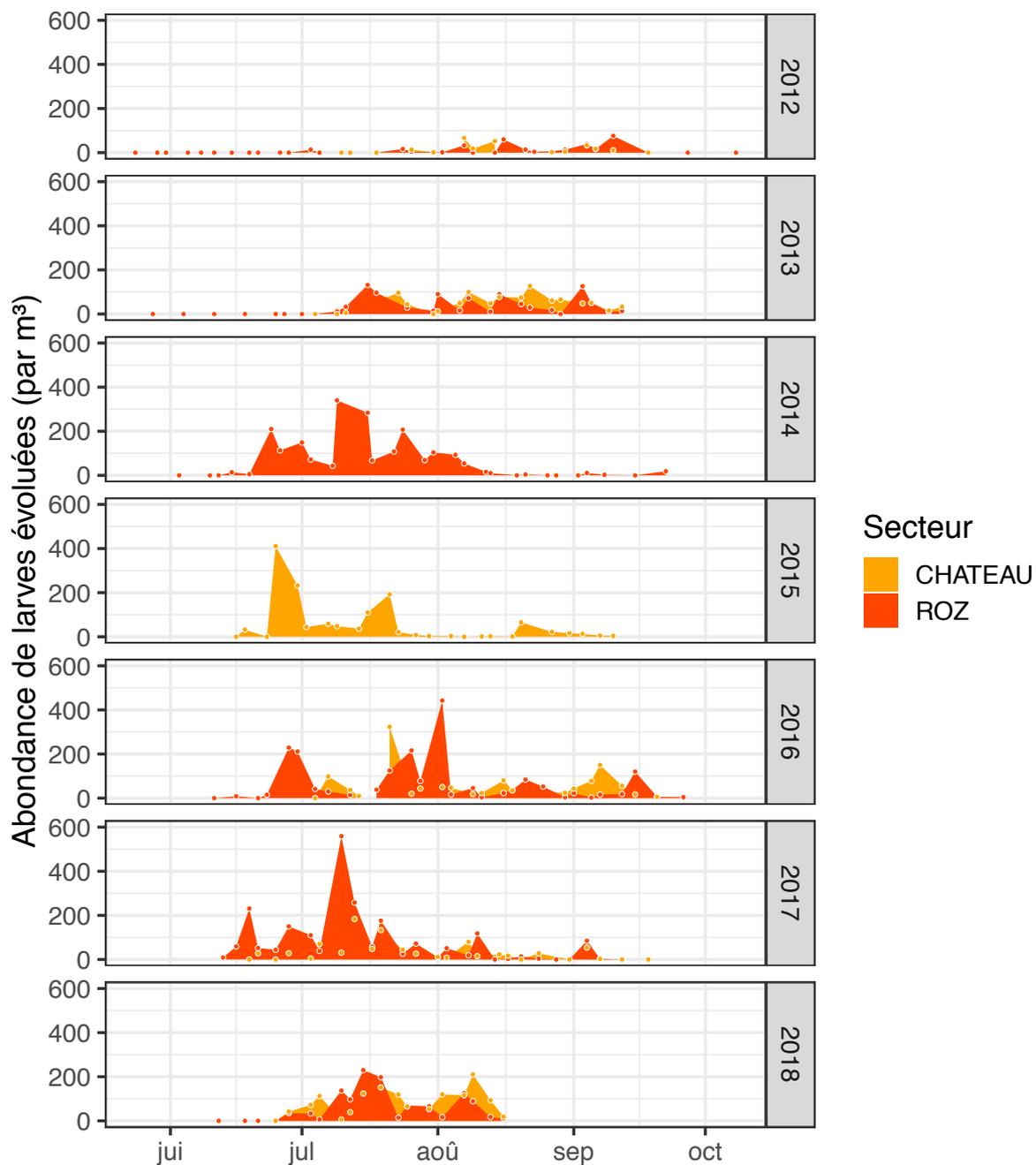
**Annexe XI.** Évolution de la taille des larves d'*Ostrea edulis* élevées à l'écloserie de Porscave en fonction de leur âge (nombre de jours post-émission ; n = 247 ;  $t_{eau} = 21^{\circ}C$ ). Les larves atteignent 300  $\mu m$  et commencent à se fixer à partir du 18<sup>ème</sup> jour post-émission, ce qui est deux fois plus long qu'en milieu naturel à une telle température et sans manque de phytoplancton (8 – 10 jours post-émission ; Bernard et al., 2014). Ce retard est du à un manque d'apport en *Chaetoceros muelleri* durant l'élevage.



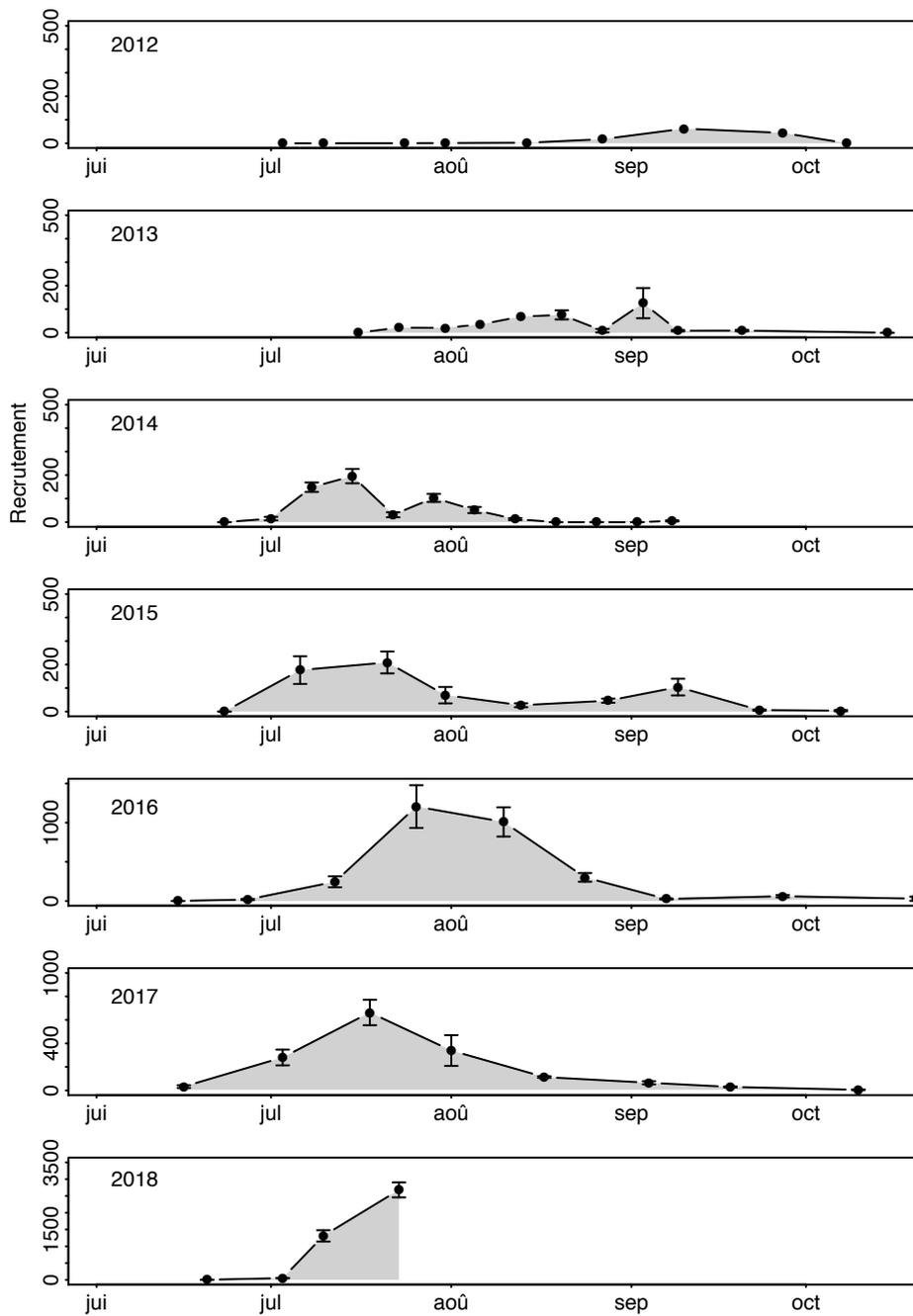
**Annexe XII.** Abondance de larves totales à la pointe du Château et au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018 (Pouvreau, non publié). Comparé aux années précédentes, l'abondance de larves totales est faible durant l'été 2018.



**Annexe XIII.** Abondance de larves évoluées à la pointe du Château et au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018 (Pouvreau, non publié). Comparé aux années précédentes, l'abondance de larves évoluées est faible durant l'été 2018.



**Annexe XIV.** Recrutement au banc du Roz au cours des années 2012 à 2018 (Pouvreau, non publié). Malgré une faible abondance de larves durant l'été 2018, la recrutement reste élevé.



	<b>Diplôme</b> : Ingénieur Agronome <b>Spécialité</b> : Agronome <b>Spécialisation / option</b> : Halieutique (aquaculture) <b>Enseignant référent</b> : Olivier Le Pape
<b>Auteur(s)</b> : Aline Brossin  <b>Date de naissance*</b> : 17/03/1995	<b>Organisme d'accueil</b> : IFREMER <b>Adresse</b> : 11 Presqu'île du Vivier 29 840 Argenton en Landunvez
<b>Nb pages</b> : 35 (56 au total) <b>Annexe(s)</b> : 14	
<b>Année de soutenance</b> : 2018	<b>Maître de stage</b> : Stéphane Pouvreau
<b>Titre français</b> : Étude de la dispersion, du comportement larvaire et du recrutement de l'huître plate en rade de Brest.	
<b>Titre anglais</b> : Larval behavior, dispersal and recruitment of the native flat oyster in the bay of Brest.	
<p><b>Résumé</b> : L'huître plate <i>Ostrea edulis</i> est une espèce native des côtes européennes. Mise en danger par la surpêche, la prédation et les épizooties, elle est menacée d'extinction tout le long de son aire de répartition. En France, seuls quelques bancs subsistent en Normandie et Bretagne. Le projet FOREVER (Flat Oyster REcoVERy) est un projet de trois ans (2018-2020) qui a pour objectif l'initiation d'une démarche scientifique de restauration des bancs d'huîtres plates en Bretagne. S'inscrivant dans ce projet, cette étude contribue à la compréhension de la dynamique de population de l'huître plate en rade de Brest. Pour cela, nous avons modélisé la dispersion larvaire d'<i>O. edulis</i> en rade de Brest, en nous focalisant plus particulièrement sur le banc du Roz et le facteur comportement larvaire. En complément des approches de modélisation, des études ciblées sur ce comportement ont été effectuées : mesure des vitesses de nage et de chute des larves en laboratoire et répartition verticale des larves dans la colonne d'eau <i>in situ</i>. Les résultats de dispersion larvaire obtenus par modélisation ont été confrontés à une cartographie du recrutement d'<i>O. edulis</i> réalisée en parallèle en juillet 2018 en différents sites de la rade de Brest. Selon les résultats de notre étude, le banc du Roz ressort comme étant le plus grand contributeur au recrutement d'<i>O. edulis</i> en rade Sud. Notre étude confirme également l'intérêt de ce banc pour la restauration écologique des bancs d'huîtres plates, ses larves pouvant alimenter les bancs résiduels ainsi que les anciens bancs moyennant des méthodes de gestion adaptée.</p>	
<p><b>Abstract:</b> The flat oyster <i>Ostrea edulis</i> is a native species from Europe. Endangered by overfishing, predation and diseases, this species is threatened with extinction all over its natural range. In France, just about a few beds still occur in Normandy and Brittany. The FOREVER project (Flat Oyster REcoVERy) is a three-year project (2018 – 2020), which aims to promote the reestablishment of flat oysters in Brittany. Part of this project, this study contributes to the comprehension of the flat oyster population dynamics in the bay of Brest. For that purpose, we modeled <i>O. edulis</i> larval dispersal in the bay of Brest, with a focus on the Roz bed and larval behavior. In addition to the modeling approaches, studies on that behavior were realized: measures of swimming and falling larval velocities in laboratory and also larval vertical distribution in the water column in the field. Larval dispersal results obtained by modeling were compared with recruitment data obtained in July 2018 in different areas of the bay of Brest. According to our study results, the Roz bed larvae are the main supply of <i>O. edulis</i> larvae in the south of the bay of Brest. Our study also confirms the interest of that bed for flat oyster beds reestablishment, its larvae being able to supply residual and disappeared beds, with the help of adapted management policy.</p>	
<b>Mots-clés</b> : <i>Ostrea edulis</i> – larves – banc du Roz – restauration écologique – projet FOREVER	
<b>Key Words:</b> <i>Ostrea edulis</i> – larvae – Roz bed – restoration ecology – FOREVER project	

\* Élément qui permet d'enregistrer les notices auteurs dans le catalogue des bibliothèques universitaires