UNIVERSITÉ DE LA POLYNÉSIE FRANÇAISE

École doctorale du Pacifique (ED469)

Ifremer- UMR 241 Écosystèmes Insulaires Océaniens

THÉSE DE DOCTORAT

Présentée et soutenue publiquement par

Nathanaël Sangare

Le **4 Décembre 2019** à l'Université de la Polynésie française

En vue de l'obtention du titre de : **Docteur de l'Université de la Polynésie française**

Discipline : **Biologie des populations et écologie**

Spécialité : **Modélisation en écologie marine**

Facteurs de variabilité du collectage de naissain de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* dans les lagons des Tuamotu (Polynésie française) et modélisation du collectage.

MEMBRES DU JURY

~

Eric Thiébault, PR, Université Sorbonne	**rapporteur**
Cédric Bacher, CR, Ifremer	**rapporteur**
Damien Serre, PR, Université de la Polynésie Française	**examinateur**
Franck Dumas, CR, SHOM	**examinateur**
Cédrik Lo, CR, Direction des Ressources Marines	**examinateur**
Serge Andréfouët, DR1, IRD	**co-directeur**
Benoît Beliaeff, DR, Ifremer	**directeur**

Remerciements

Au cours de ces trois années de thèse, nombreuses sont les personnes qui m'ont accompagné dans cette aventure que ce soit au plan professionnel ou personnel. Ainsi, dans ces quelques lignes qui suivent, je tiens à leur adresser mes remerciements les plus sincères.

En premier lieu je tiens à remercier les membres du jury de cette thèse, qui ont pris la responsabilité de clore ces trois années. Je remercie donc vivement monsieur **Damien Serre** pour avoir accepté la présidence du jury et messieurs **Eric Thiébault** et **Cédric Bacher** pour avoir accepté d'évaluer ce travail de thèse en tant que rapporteurs ; messieurs **Franck Dumas** et **Cédrik Lo** pour avoir accepté d'évaluer ce travail comme examinateurs.

J'exprime par ailleurs mes remerciements particuliers à mes encadrants de thèse présents tout au long de ces travaux et sans qui ce projet n'aurait pu aboutir.

Je remercie **Benoît Beliaeff** non seulement pour la direction de cette thèse, mais aussi pour m'avoir consacré son temps et son soutien continu tout au long de ce parcours. Merci Benoît pour ton oreille attentive et bienveillante ainsi que les cours d'apnée.

Je remercie de tout cœur **Serge Andréfouët**, pour tout ce qu'il a réalisé pour moi. Merci de m'avoir fait confiance et de m'avoir donné la chance de mener ce projet dans les meilleures conditions. Merci pour ton soutien professionnel et moral à chaque instant et ce jusqu'à la fin. Merci d'avoir guidé mes explorations péri-professionnelles lors de mes nombreux déplacements. Je te remercie aussi pour ta patience qui je pense plus d'une fois a été mise à l'épreuve.

Multiples sont les raisons pour lesquelles je tiens à exprimer mes remerciements à **Yoann Thomas.** Malgré la distance l'empreinte de de ton passage en Polynésie a su guider mon chemin. Encadrant l'ensemble des mes travaux sur Tahiti et l'atoll de Ahe, tu auras accompagné avec bienveillance mon parcours initiatique à la découverte des merveilles polynésiennes et brestoises.

Je tiens par ailleurs à exprimer mes plus sincères remerciements à **Alain Lo-Yat** et **Gilles Le Moullac**. Toujours enthousiaste, vous aurez accompagné ces dernières années de rédaction avec la pertinence de vos commentaires et vos compétences en orthographe. Merci Alain pour ton aide précieuse dans l'organisation et la réalisation des campagnes terrains. Merci Gilles pour tes conseils avisés tout au long de ma manip labo. Merci pour votre disponibilité.

Un immense merci également à **Romain Le Gendre**. Je te remercie pour ta grande implication dans ces travaux, tes conseils, ton soutien et ta disponibilité qui ont énormément compté pour moi. Cela a été un réel plaisir de travailler, parfois tard, à tes côtés et partager ces repas « rouges » en émotions.

Enfin par la même occasion, je souhaite remercier **Laure Pecquerie** et **Sébastien Lefebvre** qui ont toute leur place dans l'encadrement de cette thèse. Merci pour les encouragements, les conseils et les critiques qui m'ont fortement aidé à avancer dans la bonne direction. Merci Laure pour m'avoir présenté la grande famille DEBistes sans qui ma route vers le DEB aurait été très compliquée. Merci pour ta formidable bienveillance et ton humanisme, la petite Anna est entre de bonnes mains. Merci Sébastien pour tout le temps que tu m'as consacré lors de ces longues réunions d'avancement et veillées sur le terrain. Merci à tous les deux d'avoir fait en sorte que cette thèse se déroule sans obstacle.

Entre Tahiti, Ahe et au-delà de l'océan pacifique

Je tiens tout d'abord à faire un clin d'œil particulier à **Augustin** et **Judy Mata** sans qui, les nombreuses campagnes de prélèvement sur l'atoll de Ahe n'auraient pas été aussi riches en expériences humaines, nautiques et culinaires. Merci de votre accueil chaleureux et pour les sessions pêche.

Un immense merci également à tous ceux qui ont participé à ces campagnes et notamment Nicolas, Alain, Céline, Nono, Destremeau, Johann, David et Gaby pour votre aide et les milliers de nacres mises sur filières. Merci également à Martine et Christelle pour l'aide et les nombreuses « discussions chlorophylle-a » qui ont suivi.

Un grand merci à toute l'équipe AGEE et particulièrement Maya, Roger, Manaarii, et Lauriane pour avoir pris soin de mes bestioles ainsi qu'à Claude pour l'accès facile à la salle métrologie.

Un immense merci à toute l'équipe administrative de l'Ifremer et notamment Patrick, Heipua, Simone et Destremeau pour avoir débrouillé bien des difficultés administratives.

Je n'oublie pas bien sûr de remercier l'équipe de la IMA, Marcel, Johann, Kali, Nono, Clément, Alex, Hermann, Loïc et Pierre, pour leurs coups de main divers et variés, souvent dans l'urgence.

En restant au COP, une pensée spéciale vers Rarahu, Moana et Christophe pour les nombreux repas, les rires et votre joie de vivre permanente ainsi qu'à Câline pour ces longues heures de dissections, ta disponibilité, ton soutien physique et moral.

Je pense aussi à mes voisins de bureau Pierre et Pierre-Louis ainsi qu'à tous les gardiens Gérard, Tamu, Jean-Yves, Stephen et Joël. Merci de m'avoir tenu compagnie dans ces moments de solitude de travail, le week-end ou encore tard dans la soirée.

Un clin d'œil tout particulier à tous les organisateurs et participants (« partenaires de galère ») des DEB school et workshop et notamment les deux Quentin, Elke, Bastien, Claire, Starrlight, Jean-Christophe, Gonzalo, Dina, Sebastian et Bob.

Enfin, un élément à ne pas négliger dans une course de fond est bien sur le ravitaillement. Je tiens donc à remercier tous ceux qui m'ont permis de me sortir la tête des huîtres et des lignes de code : Sander, Roluche, Tomy, Nino, Romain, Ben, (ra)lan, Zephir, Erwan, William, Mauri, Odette, Tepo, petit cœur, Vincent, Xavier, Max, Nono, Mule, Nico, Margaux… et toute ma petite famille.

Merci infiniment à Simon et Lou, soutien inconditionnel et indispensable, merci à vous !

Bonne lecture…

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée au sein de l'École Doctorale du Pacifique (ED469) dans l'Unité Mixte de Recherche Ecosystèmes Insulaires Océaniens (UMR 241 EIO) sur le centre Ifremer du pacifique, sous la direction du directeur de recherche Benoît Beliaeff (UMR 241 Ifremer Tahiti) et la co-direction du directeur de recherche Serge Andréfouët (UMR 9220 ENTROPIE, IRD Nouméa) ; et sous l'encadrement scientifique du chargé de recherche Yoann Thomas (UMR 6539 LEMAR, Ifremer Brest).

Cette thèse a été cofinancée par l'Ifremer et la Direction des ressources marines et des minières de Polynésie française (délégation à la recherche, convention QULISANT n° 9740/MEI/DRMM). Un soutien a également été fourni dans le cadre du projet ANR-16-CE32-0004 MANA (Management des atolls).

J'ai bénéficié, pour mener à bien ce travail, de l'aide de nombreuses personnes :

- Les designs de l'échantillonnage terrain et de l'expérimentation en laboratoire ont été réalisés avec le chercheur Gilles Le Moullac et l'ingénieur de recherche Alain Lo-Yat.
- Le travail de terrain sur l'atoll de Ahe a été réalisé avec l'aide de nombreuses personnes dont du personnel de l'Ifremer de Tahiti : Alain Lo-Yat, Céline Reisser, Nono Tetaura, Destremeau Poroi, Johann Hamblin.
- Les analyses des échantillons en laboratoire ont été réalisées avec Câline Basset de l'Ifremer Tahiti.
- Le développement du modèle DEB a été réalisé avec l'aide de la chargée de recherche Laure Pecquerie (UMR 6539 LEMAR, Ifremer Brest) et du professeur Sébastien Lefebvre (Université de Lille).
- Les travaux de modélisation hydrodynamique de l'atoll de Ahe ont été coordonnés par Romain Le Gendre (Ifremer LEAD-NC).

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE 7

Généralités sur l'aquaculture, la biologie de l'huître perlière *P. margaritifera*, son environnement et la modélisation.

PARTIE I 37

Estimation des performances physiques et physiologiques des larves d'huîtres perlières.

PARTIE II 62

Impact de la variabilité environnementale sur les traits d'histoire de vie de *P. margaritifera* : approche par modélisation DEB sur l'ensemble du cycle de vie.

PARTIE III 90

Couplage du modèle DEB avec un modèle hydrodynamique de dispersion larvaire existant et analyse des facteurs à l'origine de la variabilité spatio-temporelle du recrutement à l'échelle lagonaire.

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES 118

Liste des figures et des tableaux 130

Bibliographie 134

Annexes 153

ITRODUCTION GÉNÉRALE

« On fait la science avec des faits, comme on fait une maison avec des pierres ; mais une accumulation de faits n'est pas plus une science qu'un tas de pierres n'est une maison »

H. Poincaré

L'aquaculture dans le monde

L'activité d'aquaculture repose sur l'exploitation d'espèces d'intérêt économique. Les systèmes aquacoles sont intégrés ou a minima connectés à l'environnement naturel des espèces exploitées. L'essentiel de l'activité aquacole mondiale est tourné vers la production alimentaire animale. Malgré un ralentissement observé à la fin des années 90, ce secteur connaît une forte croissance dans le monde (FAO, 2018). La production se répartit de façon inégale avec plus de 85% de la quantité totale de poissons fournie par seulement 10 pays, majoritairement localisés sur le continent asiatique. Près de 600 espèces différentes sont produites, parmi lesquelles les poissons d'eau douce représentent 56,4% de la production totale, suivis par les mollusques (26,3%) qui constituent les trois quarts de la production en milieu marin. En 2016, la production totale du secteur a atteint un niveau record de 110,2 millions de tonnes pour une valeur à la première vente estimée à 243,5 milliards USD. Quatre-vingt-huit pour cent de cette production est destinée à la consommation humaine directe ; ainsi, sont produits chaque année environ 54,1 millions de tonnes de poisson de consommation (138,5 milliards USD), 17,1 millions de tonnes de mollusques (29,2 milliards USD), 7,9 millions de tonnes de crustacés (57,1 milliards USD), 938 500 tonnes d'autres animaux aquatiques, tels que les tortues, les holothuries, les oursins, les grenouilles et les méduses comestibles, 30,1 millions de tonnes de plantes aquatiques (11,7 milliards USD) et 37 900 tonnes de produits non alimentaires qui se limitent aux coquillages d'ornement et aux perles (214,6 millions USD).

La culture des mollusques, à des fins alimentaires ou non, est principalement pratiquée dans les zones estuariennes et les lagunes côtières. Connus pour faire partie des écosystèmes les plus productifs de la planète, ces biotopes permettent de soutenir une intense production conchylicole (Björn, 1994 ; Nixon et al., 1986). Malgré les efforts d'aménagement déployés pour l'optimisation des zones côtières, le fonctionnement des systèmes de production aquacoles repose en grande partie sur l'utilisation des ressources naturelles de la biosphère d'accueil et plus particulièrement sur celles du site d'implantation. L'exploitation intensive de mollusques dans ces zones entraîne inévitablement des conséquences pour l'environnement et la perturbation de l'équilibre dynamique initial de l'écosystème le rend de ce fait vulnérable. Ainsi la compréhension des interactions directes et indirectes entre le secteur d'activité aquacole et l'écosystème exploité est essentielle pour le maintien du bon fonctionnement des biosphères d'accueil et de l'activité d'aquaculture elle-même.

Le contexte de la perliculture en Polynésie française

Les archipels perlicoles

En Polynésie française, l'archipel des Tuamotu-Gambier, situé au nord-ouest des îles de la Société, est composé de 77 atolls et une unique île et s'étend sur une longueur de 1 762 km selon une

direction allant de l'ouest-nord-ouest vers l'est-sud-est (Figure 1). Par comparaison avec les écosystèmes côtiers des zones tempérées, la biocénose des lagons d'atolls de Polynésie française présente peu de variations saisonnières. Les écosystèmes abrités par ces lagons sont propices au développement d'activités aquacoles (Niquil et al., 2001) et abritent la grande majorité de l'aquaculture polynésienne.

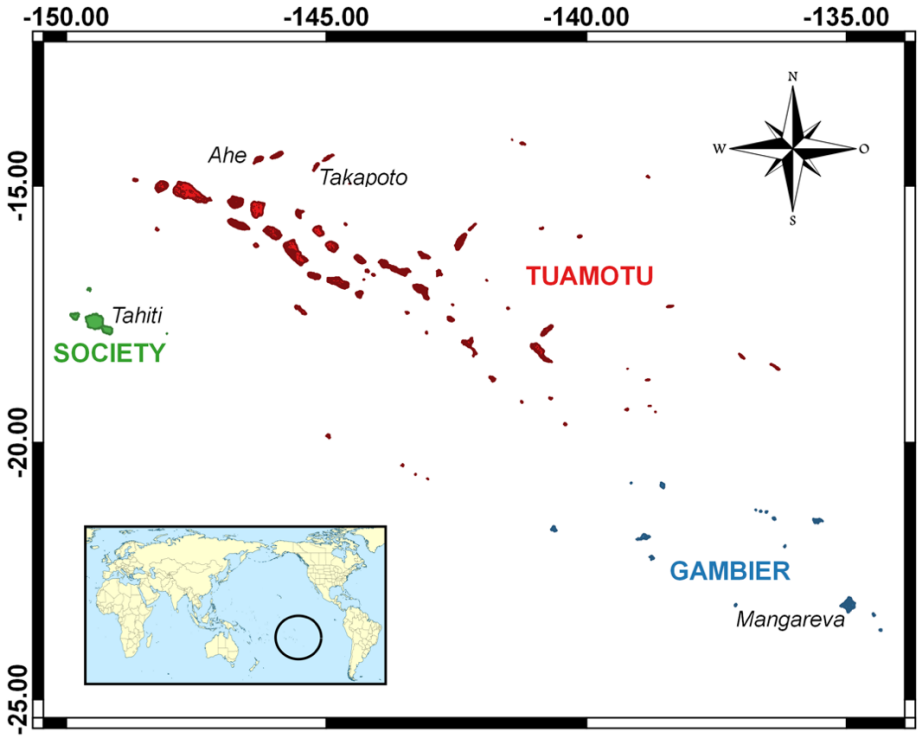


Figure 1 Localisation de la Polynésie française, des archipels de la Société et des Tuamotu-Gambier.

Les atolls tels qu'on les connait sont le résultat de la lente évolution (1 à 50 millions d'années) de volcans marins autour desquels s'est développée une ceinture récifale à différentes périodes suivant les épisodes de submersion et d'émersion par l'accrétion des produits carbonatés des scléractiniaires, algues encroûtantes et autres organismes calcifiants (Figure 2). Cette ceinture est composée d'une pente externe océanique et d'une couronne récifale peu profonde pouvant recevoir des accumulations sédimentaires formant ainsi des îles basses ou *motu* pouvant atteindre de 1 à 5 mètres de hauteur. Enfin, la ceinture corallienne délimite dans la plupart des cas un lagon.

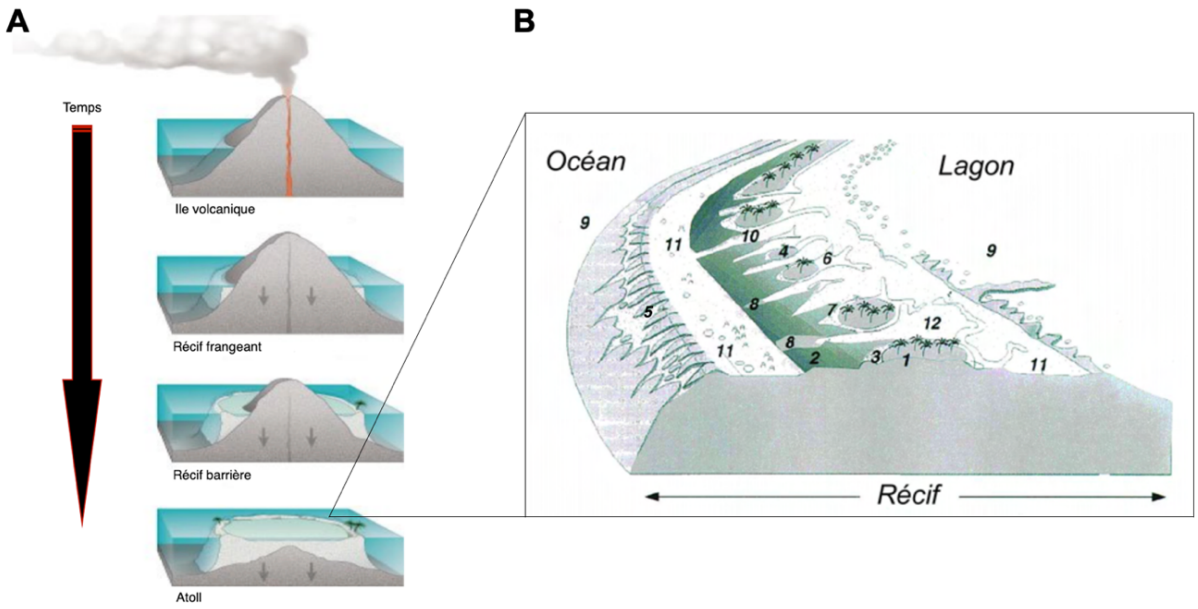


Figure 2 Schéma de la formation d'un atoll (A) (d'après : http://pubs.usgs.gov/fs/2002/fs025-02/). Schéma de la morphologie d'un atoll (B) (Battistini et al., 1975). 1 : végétation, 2 : conglomérat, 3 : débris coralliens, 4 : motu, 5 : platier intertidal, 6 : débris coralliens intertidaux, 7 : conglomérats intertidaux, 8 : chenal résiduel, 9 : eaux profondes, 10 : chenaux (*hoa*), 11 : platier, 12 : lagune fermée.

Caractéristiques de la perliculture

L'activité d'aquaculture en Polynésie française est très majoritairement représentée par la perliculture et repose sur l'exploitation de l'huître perlière *Pinctada margaritifera*. La production de perles dites noires, du fait de leur lustre bistré, joue un rôle économique et social majeur pour le pays. Elle est le second secteur d'activité économique après le tourisme et génère près de 5000 emplois répartis dans 26 îles productrices (Figure 3). L'activité est inégalement répartie parmi les différents sites de production et a fluctué en 30 ans depuis qu'elle existe, mais la majeure partie des exploitations est située dans la zone sud des Gambier et le nord de l'archipel des Tuamotu, notamment dans les atolls de Ahe et Arutua.

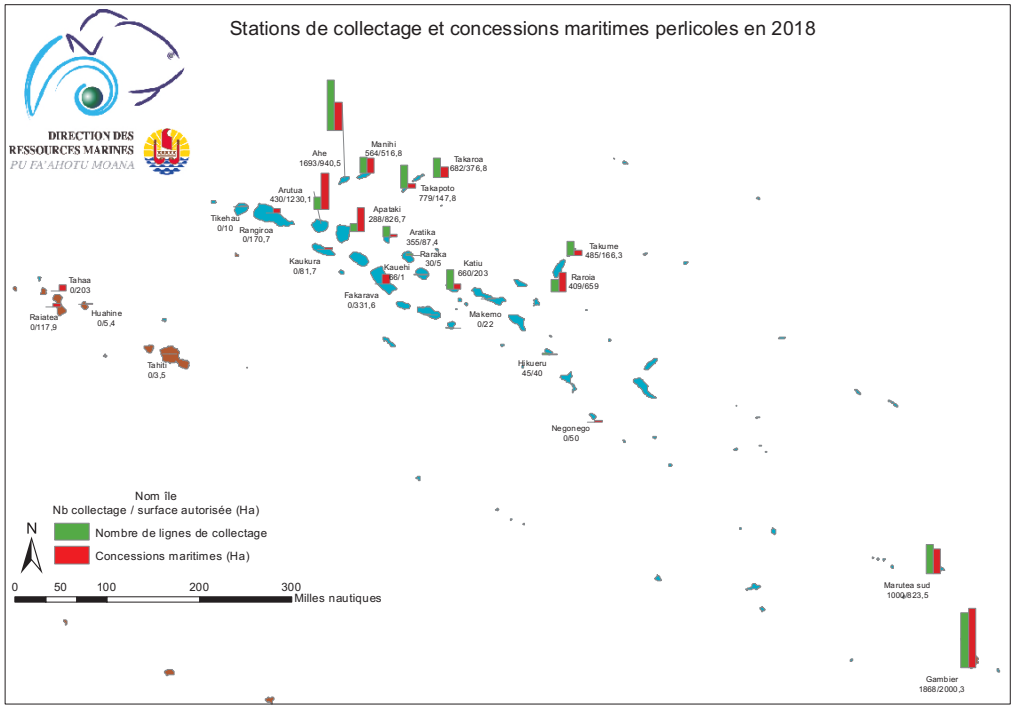


Figure 3 Répartition des exploitations perlicoles autorisées en Polynésie française (DRM 2018).

Dès le milieu du XIXème siècle, la « plonge », consistant à récolter les adultes sauvages en plongée pour valoriser la nacre, et plus accessoirement en extraire les perles, était la seule pratique permettant l'approvisionnement en produits nacriers. Dans les années 1980, le développement des techniques de greffe, permettant de produire des perles de culture, et l'essor du collectage, permettant l'approvisionnement des fermes en animaux sans pénaliser les stocks sauvages, ont permis un développement spectaculaire de l'activité. Initialement constitué de fagots de branches de miki-miki (*Penzphis acidula*) ou de uu (*Suriana maritima*) (Intès, 1984), le remplacement par des matériaux artificiels des supports de collectage a permis la multiplication massive des substrats de fixation des jeunes naissains augmentant ainsi considérablement le nombre d'animaux disponibles pour la production de perles. Aujourd'hui, les collecteurs de type « queue de chat » constitués d'ombrières en plastique de couleur noire enchevêtrées le long d'une corde d'une longueur d'environ 1 m sont les plus communs. Ils sont répartis au nombre d'environ 600 sur des lignes ou « stations » de collectage longue de 200 m (Figure 4). L'emplacement des stations est défini empiriquement, généralement en fonction de l'historique du succès des collectes. Les collecteurs sont immergés sur une période d'environ un an avant la récupération

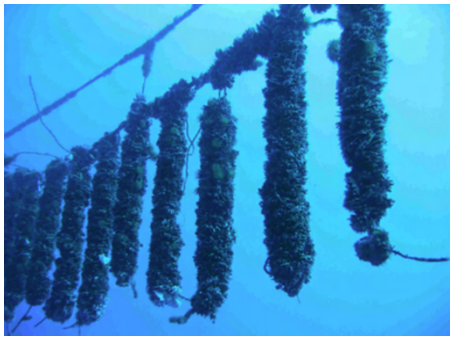


Figure 4 Collecteurs immergés sur ligne de collectage.

des animaux (détroquage) et le succès de capture peut aller de l'échec complet à plusieurs dizaines de milliers d'individus selon les récoltes (observations pers.).

Depuis les années 2000, la surproduction, la mise sur le marché de perles de mauvaises qualité ainsi qu'un contexte économique mondial défavorable ont entraîné une baisse du prix de vente moyen (passant de 4000 F CFP g^{-1} en 1994 à 543 F CFP g^{-1} en 2017 ; ISPF, 2016 ; DRM, 2017), mettant en difficulté de nombreux producteurs. Ainsi, malgré une récente légère augmentation du prix au gramme de la perle de culture brute, la demande en provenance d'Asie et en particulier du Japon continue aujourd'hui de reculer. La mauvaise gestion de la production, les difficultés d'ordre économique associées et parfois des dérèglements environnementaux possiblement accrues par la surexploitation des lagons, ont induits dans certains atolls l'effondrement quasi total de la production (ISPF, 2016).

En Polynésie française, seulement deux écloseries sont aujourd'hui en activité ; l'une située sur l'atoll de Fakarava (SARL Tahiti Precious Pearl, archipel des Tuamotu) a commencé à vendre du naissain dès 2018 ; l'autre localisé à Rikitea (SCA Regahiga, archipel des Gambier) assure partiellement sa propre fourniture. Face à la demande, la pratique du collectage naturel du naissain de l'huître perlière *Pinctada margaritifera* est donc encore actuellement le moyen quasi-unique permettant de fournir aux perliculteurs les animaux nécessaires à la production de perles de culture. La variabilité des rendements de cette pratique empirique ne permet pas toujours de satisfaire les demandes locales ; par conséquent, le recours à des transferts interinsulaires d'huîtres perlières est nécessaire pour certains perliculteurs, avec son lot d'inconvénients associés (dissémination des biosalissures et des maladies, brassage génétique, surcoûts de production...) (Le Moullac et al., 2003). Chaque année plus de 10 millions d'huîtres sont déplacées, bien que les conséquences de ces transferts soient encore mal connues, une diminution probable de la diversité génétique par le mélange des populations (Lemer and Planes, 2012) et le transfert d'épibiontes (Le Pennec, 2010) ont déjà été mis en exergue. D'autre part, bien que les cheptels de la Polynésie française soient considérés encore exempts de maladie, ces transferts constituent un risque potentiel de propagation d'agents pathogènes.

L'atoll de Ahe, situé à 500 km au nord-est de l'île de Tahiti, dans l'archipel des Tuamotu, (Figure 5) accueille une importante activité de perliculture et est l'un des plus importants producteurs de naissains de Polynésie française. Pour soutenir l'activité partout en Polynésie, plus de 6 millions de nacres en sont exportées chaque année. Ainsi, depuis 2006, Ahe fait partie des sites historiques de recherche sur la perliculture parmi les plus étudiés. Ses environnements biotique et abiotique sont abondamment documentés comparé au reste des atolls perlicoles de Polynésie française.

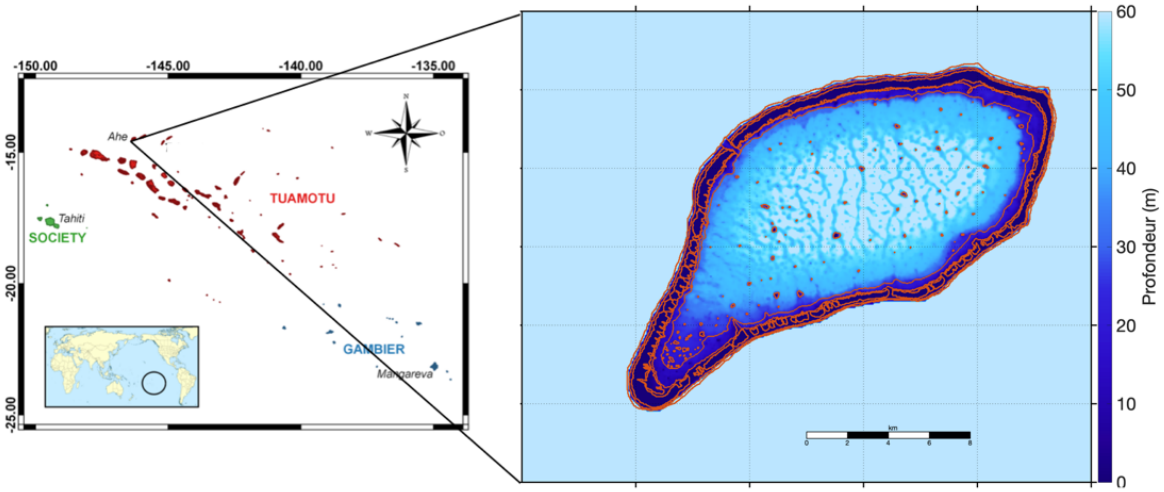


Figure 5 Localisation de l'atoll de Ahe et bathymétrie de son lagon.

Biologie de *Pinctada margaritifera var. cumingii* (Linné 1758)

Présentes dans les écosystèmes coralliens de l'Indo-Pacifique, de la Mer Rouge à l'Amérique centrale, *Pinctada margaritifera*, plus connue sous le nom d'huître perlière à lèvres noires ou « nacre » se développe abondamment dans les zones intertidales et subtidales, à des profondeurs allant de 0 à 66 mètres sur les substrats durs disponibles (Lamprell and Healy, 1998).

Anatomie

L'anatomie de *P. margaritifera* est largement détaillée dans l' « Atlas anatomique de l'huître perlière : *Pinctada margaritifera* » (Fougerouse and Herbaut, 1994). L'animal dont la chair représente 20 à 25% de la masse totale est protégé par deux valves coquillères dissymétriques (la gauche étant plus convexe que la droite). Ces valves sont reliées entre elles par une charnière sans dents et leur longueur maximale est estimée à 30 cm.

Les déplacements de *P. margaritifera* sont possibles grâce à l'activité du pied mais restent très limités et l'animal demeure le plus souvent fixé au substrat via le byssus secrété par la glande byssogène. Le muscle adducteur, les muscles rétracteurs du pied et du byssus, et le pied et ses muscles élévateurs sont les éléments musculaires principaux chez *P. margaritifera*.

Les fonctions biologiques essentielles à la vie de l'animal sont la circulation, l'excrétion, la respiration, la nutrition, la reproduction et la minéralisation de la coquille. Les principaux organes

permettant d'assurer ces fonctions sont enveloppés par le manteau ou pallium (Figure 6). Le manteau, dont le rôle est de sécréter la coquille, est l'organe le plus externe. Il est composé de deux lobes palléaux qui tapissent l'intérieur de chaque valve. Soudés à la masse viscérale et au muscle adducteur, ces lobes se rejoignent dorsalement le long de la charnière pour former l'isthme. La couleur noire du bourrelet externe a donné à *P.margaritifera* son nom commun d'« huître perlière à lèvres noires ».

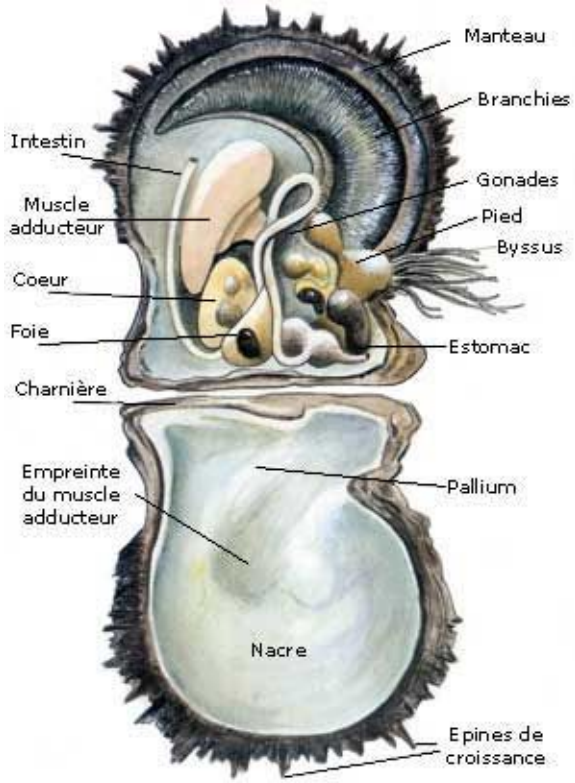


Figure 6 Anatomie de l'huître perlière *P. margaritifera* (d'après : https://www.pinterest.de).

Les branchies pigmentées, ou « cténidies », assurent la respiration et ont également un rôle dans la nutrition puisqu'elles exercent une action de filtration et de captage des particules alimentaires. L'appareil digestif débute par une bouche entourée de quatre palpes labiaux, suivie d'une glande digestive, d'un estomac contenant un stylet cristallin puis de l'intestin et se termine par un anus pourvu d'un diverticule anal. L'énergie assimilée le long de l'appareil digestif est transportée par un système circulatoire ouvert, constitué d'un cœur, qui assure la circulation de l'hémolymphe dans tout l'organisme à travers les tissus conjonctifs.

L'organe reproducteur apparaît comme une masse blanchâtre et diffuse autour de la masse viscérale. Ainsi, la gonade enveloppe partiellement l'œsophage et l'estomac, et totalement la glande

digestive et les deux parties de l'intestin. Son étendue dépend du stade de maturité et peut aller jusqu'à envahir la poche perlière, extension translucide qui recevra le nucléus et le greffon lors de la greffe.

Cycle de développement

Le cycle de développement de *P. margaritifera* est composé de trois phases succinctes : la phase larvaire pélagique, la phase juvénile et la phase adulte benthique (Figure 7). Après fécondation externe et les premières divisions embryonnaires, les œufs subissent une segmentation spirale donnant des larves trochophores qui mènent une vie planctonique. Le stade larve-D est atteint au bout de 20 à 24 h, la larve a alors développé un prodissoconque ou "pré-coquille" et mesure en moyenne 80 µm.

Un organe bilobé cilié, appelé vélum, caractérise la larve véligère et lui permet de nager et de se nourrir par filtration. Le comportement de nage des larves de bivalves est généralement décrit par des migrations nycthémérales, hélicoïdale vers le haut, et linéaire vers le bas par gravité (Troost et al., 2008). Le déplacement horizontal est le résultat d'un processus passif assuré par les courants et est donc fonction de l'hydrodynamisme du milieu (Thomas et al., 2012).

Après environ douze jours de maturation, la larve est dite umbonée et mesure 140 µm. À la fin de leur croissance, les larves sont dites pédivéligères et mesurent en moyenne 230 µm. Les développements d'un pied ainsi qu'un organe sensoriel sous la forme d'une tâche pigmentaire appelé « œil » marquent le début de la recherche d'un substrat pour la fixation. En écloserie, la durée de la phase larvaire est en moyenne de 21 jours entre la fécondation et la fixation (Doroudi and Southgate, 2003) et est estimée entre 15 et 30 jours en milieu naturel en fonction des conditions environnementales (Thomas et al., 2011b).

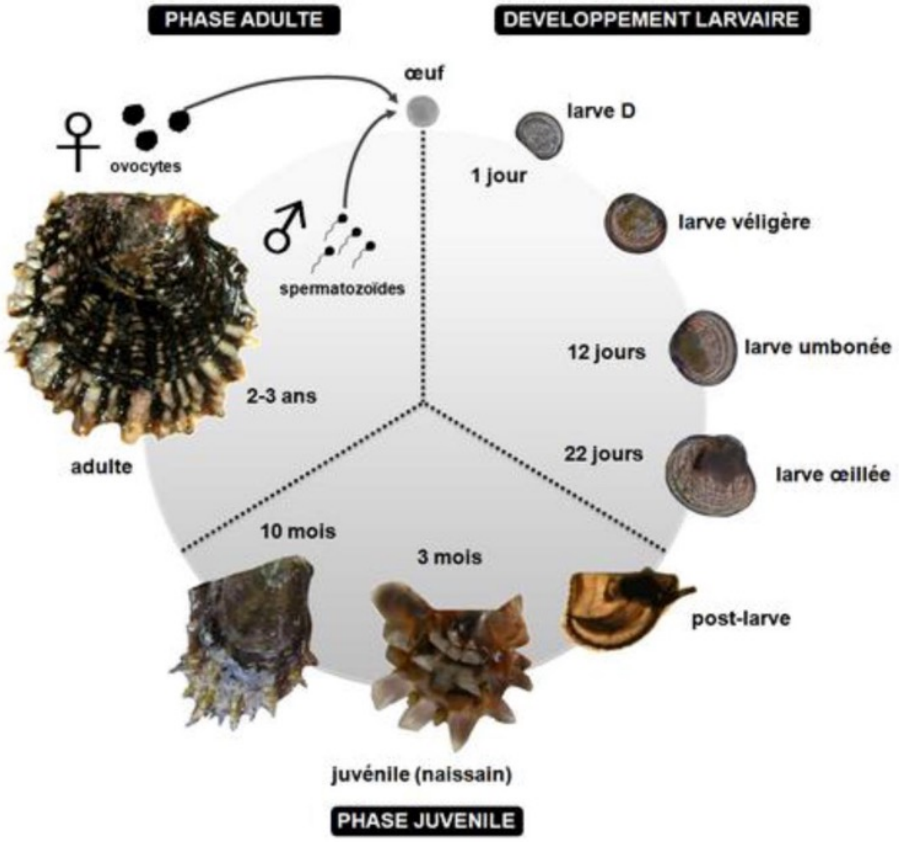


Figure 7 Cycle de développement de l'huître perlière *P. margaritifera.* Après une fécondation externe, le développement de *P. margaritifera* se divise en 3 phases : la phase larvaire pélagique durant 3 semaines, la phase juvénile marquée par la métamorphose et la fixation au substrat, et la phase adulte benthique (Schéma : Linard, 2010).

Après la métamorphose en « post-larve » le jeune naissain mesure environ 250 µm et va se fixer au substrat par des filaments du byssus eux-même dirigés par les mouvements du pied. Le vélum disparait au profit des branchies et une nouvelle coquille se forme : la dissoconque. La croissance est ensuite très rapide et le stade adulte est atteint après environ 10 mois (Pouvreau and Prasil, 2001). La longévité maximale d'une huître perlière du stock naturel est encore inconnue mais est estimée par Gervis and Sims (1992) à une trentaine d'années.

Nutrition

P. margaritifera est un organisme filtreur suspensivore capable de prospérer dans des milieux pauvres en nutriment généralement caractérisés comme oligotrophes avec une faible turbidité. Le mouvement synchronisé des cils vibratiles situés sur les filaments branchiaux crée un courant d'eau dans la cavité palléale et les particules planctoniques capturées par les branchies sont alors enrobées de mucus avant d'être acheminées vers les palpes labiaux qui effectuent un tri pré-ingestif des particules. Les

particules non-ingérées (> 200 µm) sont rejetées sous forme de pseudo-fèces tandis que les particules ingérées sont soient digérées avec absorption des substances assimilables, soit non digérées et rejetées sous forme de fèces (Pouvreau et al., 2000b).

L'huître perlière est capable de se nourrir à partir d'une large gamme de taille de particules généralement comprise entre 4 et 160 µm. Cependant, il apparaît une relation entre l'efficacité de rétention et la granulométrie. Le taux de rétention de l'adulte varie de 15% pour des particules de 1 µm (cyanobactérie, *Aphanacapsa sp*.) à 98% pour des particules de 5 µm (micro-algues : *Chaetoceros gracilis* et *Isocrysis aff. galbana*) (Pouvreau et al., 1999). L'étude des contenus stomacaux a permis de mettre en évidence la diversité du régime alimentaire des huîtres perlières, ce dernier étant principalement composé de petits flagellés autotrophes (Cryptophytes, Prymnesiophycées et Chlorophycées) et de Dinoflagellés (Loret et al., 2000). Bien que le plancton de taille > 2 µm semble constituer la ressource principale des huîtres perlières, les travaux menés par Fournier et al. (2012a) ont montré la part importante du picoplancton (< 2 µm) dans l'alimentation de *P. margaritifera*, les nanoflagellés étant la principale source de carbone des huîtres perlières.

Le taux de filtration de l'huître perlière est élevé relativement à celui d'autres bivalves et est compris entre 13 et 26 L h^{-1} g^{-1} de poids sec (Pouvreau et al., 2000b ; Yukihira et al., 1999). Les capacités de filtration et rétention peuvent présenter d'importantes variations suivant la taille de l'huître, la composition et de l'abondance du plancton (Yukihira et al., 1999, 1998).

Croissance

La croissance des bivalves résulte de nombreux facteurs en interaction. Dans des conditions environnementales favorables au développement de *P. margaritifera*, l'âge est probablement le facteur endogène le plus important. Parmi les facteurs exogènes, on peut distinguer ceux liés à l'environnement hydro-biologique (approvisionnement alimentaire et température) et ceux liés aux interactions biotiques (densité, concurrents trophiques).

Les taux de croissance coquillère ou des tissus sont directement liés à l'âge des bivalves. La croissance de *P. margaritifera* est très rapide lors des trois premières années où les individus atteignent une taille de 10 à 12 cm puis, elle est ensuite ralentie jusqu'à atteindre une taille maximale théorique de 15 à plus de 18 cm selon les atolls (Pouvreau and Prasil, 2001). La plupart des études (e.g., Gervis and Sims, 1992 ; Nasr, 1984 ; Pouvreau and Prasil, 2001) aboutissent à la même conclusion avec une croissance modélisée par un modèle logistique de type Von Bertalanffy (Von Bertalanffy, 1968). On observe toutefois *in situ* fréquemment des individus bien au-delà de cette taille théorique. A noter également que les jeux de données disponibles portant sur la croissance aux stades larvaire et juvénile

sont rares et la construction des modèles de Von Bertalanffy pour *P. margaritifera* est calibrée à partir de mesures effectuées sur des individus âgés a minima d'un an.

Parmi les facteurs exogènes la disponibilité en nourriture et la température sont les principales causes des variations des croissances observées (Thompson, 1984). De nombreuses études sur la croissance des *Pteriidae* en milieu tropical (e.g. : Coeroli et al., 1984 ; Gervis and Sims, 1992) ont été limitées aux études sur la croissance des coquilles (en longueur ou en profondeur) et n'ont observé aucune tendance saisonnière. Cependant, Pouvreau and Prasil, (2001) ont montré que des variations saisonnières se produisaient dans la croissance des tissus, laquelle ralentissait en été austral (saison chaude), possiblement dû à une activité reproductrice plus intense.

La profondeur, la densité de stockage et le bio-fouling sont également connus pour modifier la croissance de l'huître perlière (Coeroli et al., 1984 ; Grand and Hauti, 1993 ; Reed, 1966). De mauvaises conditions d'élevage, particulièrement une densité élevée, peuvent localement expliquer de faibles croissances ou des événements de mortalité dans la mesure où elles agissent directement sur la disponibilité en nourriture et la salubrité de l'environnement.

Reproduction

Sexualité

L'huître perlière *P. margaritifera* est une espèce hermaphrodite protandre (Tranter, 1958). Elle subit un changement de sexe au cours de sa vie, lors de sa première maturité tous les individus sont mâles puis, à partir d'environ 2 ans le sexe femelle apparaît progressivement dans la population pour atteindre un équilibre avec un sex-ratio proche de 1:1 chez les populations âgées de plus de 8 ans (Figure 8) (Chávez-Villalba et al., 2011). Cependant, Thielley (1993) a montré qu'un changement de sexe de femelle vers mâle est possible si les organismes sont soumis à des conditions de stress d'origine naturelle (température, nourriture...) ou anthropique (manipulation, pollution...) ce qui caractérise plutôt un hermaphrodisme alternatif. De plus des individus bisexués/indifférenciés (en cours d'inversion sexuelle), sont occasionnellement rencontrés, ce qui suggère que les processus de changement de sexe ou d'arrêt de production de gamètes surviennent très rapidement. Teaniniuraitemoana (2014), suggère un déterminisme génétique du sexe pré-établi avec un allèle mâle dominant (M) et un allèle protandrique récessif (F). Ainsi, les huîtres dont le génotype est MF seraient de vrais mâles (qui ne changent pas de sexe) alors que les huîtres présentant un génotype FF seraient des individus protandres pouvant devenir femelles sous le contrôle d'autres facteurs. Par exemple, en cas de conditions environnementales produisant un déficit énergétique, telles qu'une sous-alimentation ou une condition stressante le retour des femelles à un état mâle serait favorisé. Cette hypothèse est soutenue par un déséquilibre du sex-ratio en faveur des mâles retrouvé dans les populations en élevage et probablement due à la manipulation

fréquente des animaux (Le Moullac et al., 2012; Pouvreau et al., 2000c). Ainsi, dans le lagon de Ahe, sur la base de biopsies réalisées lors d'une campagne terrain en 2017 la proportion de femelles des populations en élevage est estimée à 10% quand les populations sauvages semblent en contenir entre 30 et 50% en fonction de la zone géographique (données non publiées).

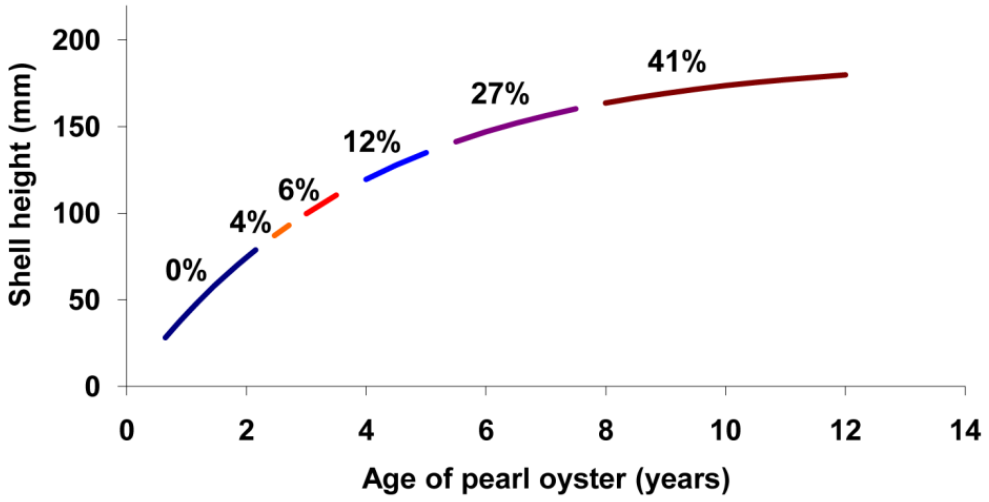


Figure 8 Proportion des huîtres perlières de sexe femelle (*Pinctada margaritifera*) en fonction de l'âge et de la taille. Données obtenues à partir de différentes populations naturelles et d'élevage en Polynésie française. (Chávez-Villalba et al., 2011).

Maturité

En comparaison aux autres espèces de *Pteriidae, P. margaritifera* se reproduit tardivement. La maturité sexuelle est atteinte lorsque l'animale mesure environ 40 mm soit à la fin de sa première année ou lors de sa deuxième année. En revanche, le développement gonadique est nettement plus important lors de la deuxième année (Southgate and Lucas, 2011). La gamétogénèse est rapide et dure environ 1 mois. Le cycle de maturation de l'huître perlière semble lié aux conditions trophiques du milieu avec une possibilité de compenser les périodes de diminution de la nourriture par une régression des produits génitaux ou atrésie, sous l'action de nombreuses cellules macrophagiques (Pouvreau et al., 2000c ; Thielley, 1993).

Le développement de la gonade, située entre les tissus connectifs de la base du pied et de la boucle intestinale suit une croissance discontinue. Au cours du grossissement de la gonade, les follicules

et les cellules germinales prennent place entre les tissus connectifs pour remplir la cavité entre le pied et la glande byssale. La maturation a été décrit en 5 étapes par Pouvreau et al. (2000b) :

- ✓ Stade 0 : gonade indéterminée ou inactive, absence de développement gonadique
- ✓ Stade 1 : gamétogenèse précoce, follicules petits, cellules germinales nombreuses
- ✓ Stade 2 : développement actif mais gamètes matures non observées
- ✓ Stade 3 : follicules presque mûrs avec des gamètes matures
- ✓ Stade 4 : gamètes mûres, follicules distendus, confluents et entièrement remplis

Processus de ponte

La reproduction des bivalves a majoritairement été étudiée en milieu tempéré où le cycle de reproduction est principalement déterminé par les cycles saisonniers. Dans les lagons polynésiens, les températures élevées (26 °C – 32 °C) font de ce paramètre un facteur de faible influence sur le cycle reproductif des huîtres perlières, la gamétogenèse est continue et les pontes peuvent donc avoir lieu toute l'année. La faible capacité de mise en réserve des huîtres perlières en fait une espèce qualifiée d'opportuniste (Le Moullac et al., 2012 ; Pouvreau et al., 2000c) : elle investit tout surplus d'énergie dans la reproduction dès lors que ses besoins énergétiques relatifs à sa croissance et la maintenance sont couverts. Au fur et à mesure de leur production, les gamètes s'accumulent dans les tissus gonadiques jusqu'à ce que la capacité maximale de stockage soit atteinte, ce qui provoque l'émission de la quasi-totalité des gamètes (Tranter, 1958). Toutefois, l'effort de reproduction reste maximal durant la saison chaude et des événements massifs de pontes associés à des changements brutaux des conditions environnementales tels que : réduction de la salinité, agitation hydrodynamique, manipulation ou exposition à l'air ont été observés (Arjarasirikoon et al., 2004 ; Pouvreau et al., 2000a ; Tranter, 1958). Plusieurs études montrent que la concentration en plancton a une influence forte sur l'effort de reproduction (Fournier et al., 2012b ; Le Moullac et al., 2013). Lorsque la quantité de nourriture disponible augmente, la maturation est plus rapide, la capacité maximum de stockage des gonades est atteinte plus rapidement et la fréquence des émissions de gamètes s'accroit également. Ainsi en limitant l'asynchronisme des stades de maturité entre les individus et en augmentant la fréquence d'émission des gamètes, la concentration en plancton est un élément déterminant dans la synchronisation des pontes d'huîtres perlières dans les lagons de Polynésie française. Néanmoins la disponibilité en nourriture ne semble pas être le seul facteur responsable d'évènement de pontes synchronisées mais l'influence d'autres paramètres environnementaux ou le rôle de facteur endogène (e.g. : stimuli hormonaux) sur ces évènements reste mal connue.

Variabilité des performances biologiques de l'huître perlière *in-situ* : les clés de la modélisation appliquée à la perliculture

Dans un contexte d'instabilité économique et environnementale, du fait du recours quasi-exclusif au collectage, la pérennité de l'activité perlicole en Polynésie française repose majoritairement sur le bon déroulement du cycle de vie des huîtres perlières au sein des lagons exploités, jusqu'au succès du recrutement notamment sur des collecteurs artificiels. En effet, des perturbations environnementales ont déjà été reconnues comme responsable de faible taux de collectage et de mortalités importantes des huîtres perlières en élevage (ISPF, 2016). De plus, à l'échelle lagonaire, la variabilité spatio-temporelle de la fixation du naissain est fonction de multiples facteurs biotiques et abiotiques. Les conditions de nourriture et températures sous-jacentes à l'effort de reproduction des géniteurs ou le succès de la phase larvaire planctonique libre ainsi que l'hydrodynamisme, sont autant d'éléments pouvant expliquer les variations spatio-temporelles d'abondance en larves puis en naissains (Garland et al., 2002 ; Thomas et al., 2014). De ce fait, face à l'inconstance voire l'inconsistance des rendements du collectage, la description des conditions environnementales et leur influence sur la biologie de *P. margaritifera* ont reçues une attention particulière lors des programmes de recherches menés en Polynésie française ces dernières décennies.

Nourriture au sein des lagons

Les lagons d'atolls de Polynésie française sont décrits comme stables et homogènes car la biomasse et la production des différentes communautés planctoniques ne présentent pas de variations saisonnières marquées. Cependant, des variations importantes de l'écosystème planctonique peuvent se produire à différentes échelles de temps et sont principalement liées au régime de vent (changement de l'hydrodynamisme), à la pression de broutage (Charpy and Charpy-Roubaud, 1991 ; Delesalle et al., 2001 ; Sakka et al., 1999 ; Thomas et al., 2010 ; Torréton and Dufour, 1996) ou à des épisodes climatiques particuliers. Les lagons polynésiens sont également qualifiés d'oligotrophes car la faible concentration en nutriments limite la biomasse des communautés phytoplanctoniques (Buestel and Pouvreau, 2000 ; Charpy and Charpy-Roubaud, 1991 ; Dufour et al., 1999). Les concentrations en phytoplancton et en matière organique particulaire sont relativement faibles et dépassent rarement respectivement 1 $\mu g_{Chl\alpha}\ l^{-1}$ et 0.7 $mg_{MO}\ l^{-1}$ (Andréfouët et al., 2001 ; Delesalle and Sournia, 1992 ; Niquil et al., 2001).

La composition de la biomasse planctonique et la concentration totale en phytoplancton sont très variables selon les lagons de Polynésie française. Par exemple la concentration moyenne en chlorophylle-a totale rapportée dans la lagon d'Apataki est de 0,2 $\mu g_{Chla}\ l^{-1}$ quand celle observée au sein de l'atoll de Mataiva dépasse les 1,1 $\mu g_{Chla}\ l^{-1}$ (Delesalle and Sournia, 1992). Les concentrations en dinoflagellés, nanoflagellés et picoplancton représentent en moyenne 36% de la biomasse planctonique

totale (à Takapoto, Pouvreau et al., 2000b) mais cette part peut périodiquement dépasser les 90% (à Ahe, Fournier et al., 2012a). Globalement, les concentrations sont de l'ordre de 10^8 cell l^{-1} et peuvent varier d'un facteur 10 entre les atolls de l'archipel des Tuamotu.

De façon générale dans les lagons polynésiens, les faibles concentrations en nourriture accessibles pour *P. margaritifera* sont compensées par son importante capacité de filtration (Pouvreau et al., 2000b ; Yukihira et al., 1999).

Températures et réponse physiologique

Gervis and Sims (1992) ont suggéré que la fourchette de tolérance de température reste identique sur l'aire de répartition de *P. margantifera* (environ 19 à 32 °C). Cependant, la plage géographique couverte par cette espèce atteint des latitudes parfois élevées, notamment dans les principales régions d'élevage d'huîtres perlières cultivées (Ryukyu, Mer Rouge, Iles Cook et Polynésie française), ce qui suggère une gamme de tolérance réelle plus élevée ou des populations localement adaptées aux températures de leur milieu. Les données sur les sites de culture de *P. margaritifera* vont de 17 à 30 °C à Kabira Bay, Okinawa, Japon, 21 à 34 °C dans la baie de Dongonab, au Soudan et 26 à 30 °C à Takapoto, Polynésie française (Southgate and Lucas, 2011).

La température est l'un des facteurs fondamentaux influant sur les taux physiologiques, la croissance et la mortalité des huîtres perlières cependant, la frontière entre l'évolution et la plasticité phénotypique reste à ce jour confuse. Yukihira et al. (2000) et Le Moullac et al., (2016) ont montré en laboratoire que la température optimale de développement de *P. margaritifera* avoisine les 28 °C ou 30 °C, respectivement pour des individus provenant du nord de l'Australie et de Polynésie française. Dans les deux cas une forte diminution des performances physiologiques est observée proche de 32 °C.

Hydrodynamique d'un lagon d'atoll perlicole

L'hydrodynamique des masses d'eaux à l'intérieur d'un lagon dépend de la géomorphologie (ouverture) de la couronne et du lagon (bathymétrie), ainsi que de l'action de la marée, du vent, et de la houle. L'ouverture est fonction de la présence d'une ou plusieurs passes (jusqu'à plusieurs dizaines de mètres de profondeur) et de chenaux de faible profondeur (< 50 cm à Ahe) appelés *hoa* (Atkinson et al., 1981). L'ensemble de ces facteurs déterminent le fonctionnement hydrodynamique dont le temps de résidence des masses d'eau (Andréfouët et al., 2001). Ainsi, l'hydrodynamique du lagon et notamment la nature des échanges avec l'océan avoisinant ont une influence sur la production primaire microphytique benthique et planctonique, sur les populations de bactéries hétérotrophes (tributaires elles-mêmes de la matière organique détritique particulaires et dissoutes), ou encore sur la structure et la biomasse des populations benthiques (Adjeroud et al., 2000 ; Torréton et al., 2002)

Comme pour les autres organismes filtreurs sédentaires les courants marins sont essentiels dans les zones de culture pour alimenter les individus en nourriture et oxygène mais également pour évacuer les fèces et pseudo-fèces. Bien que Galtsoff (1933) suggère que les fort courants encouragent la croissance de *P. margaritifera,* ces derniers peuvent avoir des effet contrastés. Par exemple, dans les lagons polynésiens, l'accroissement de la vitesse des courants à proximité des passes est associée à de faibles concentrations en nourriture dues à la dilution de la biomasse phytoplanctonique par les eaux océaniques avoisinantes (Andréfouët et al., 2001), ce qui semble contradictoire avec une croissance stimulée.

L'hydrodynamique du milieu joue un rôle majeur lors de la phase larvaire planctonique libre puisqu'elle assure le transport horizontal (et vertical en cas de turbulence) des larves (Thomas et al., 2016a, 2014 ; Thomas et al., 2012). Ainsi, la direction et l'intensité des courants subis par les larves vont moduler les densités notamment par effet de dilution dans l'eau océanique, par l'export vers l'océan et *in fine* par la distribution spatiale des jeunes recrues.

Bernard et al. (2016) suggèrent que chez *Crassostrea gigas* une augmentation de la vitesse du courant agit comme élément déclencheur final de la ponte avec des conséquences écologiques associées aux rencontres entre gamètes et la dispersion des œufs fécondés. Cependant, aucun lien clair entre courantologie et reproduction n'a pu être établi chez *P. margaritifera*.

Paramètres physico-chimiques d'un lagon d'atoll perlicole

Peu d'études ont été menées sur la réponse de l'huître perlière face à des perturbations des composantes chimiques de son environnement. Comme la plupart des organismes vivant dans les zones intertidales, l'huître perlière est capable de tolérer une large gamme de salinité. Les larves de *P. margaritifera* semblent avoir une préférence pour une eau de mer de salinité comprise entre 28 et 32 ‰ (Doroudi et al., 1999a) mais aucune étude spécifique ne semble avoir été menée chez les individus adultes. Par ailleurs, en tant qu'organisme suspensivore filtreur, l'huître perlières est en première ligne pour l'accumulation de polluants (cadmium, microplastiques...) et la prévention d'une contamination lagonaire en polluants doit être considérée avec attention pour la préservation de l'activité perlicole (Gardon et al., 2018 ; Gueguen et al., 2017). Quelques études relatives aux performances physiologiques des organismes en milieu pollué ont été conduites mais les connaissances de l'impact des polluants sur les différentes chaînes cataboliques ou anaboliques sont quasi-inexistantes.

L'impact délétère de perturbations des paramètres physicochimiques des lagons a toutefois été observé de façon épisodique sur les huîtres perlières. Par exemple, des phénomènes d'eutrophisation, voire de dystrophie ont déjà été reconnus responsables de graves dommages dans les exploitations de

certains atolls polynésiens (Rodier et al., 2019). Onze évènements de mortalité massives chez les populations benthique et / ou pélagiques ont été répertoriés dans huit atolls polynésiens entre 1993 et 2012 (Andréfouët et al., 2015). Comparé aux estuaires fortement anthropisés, les lagons de Polynésie française restent peu exposés aux fortes perturbations environnementales d'origine abiotiques tels que la dessalure ou la pollution et l'occurrence de ces évènements semble principalement liée aux conditions météorologiques, à la position géographique et à la morphologie des atolls (Andréfouët et al., 2015).

Il apparait donc que le succès du développement de *P. margaritifera* repose sur une bonne combinaison des paramètres hydrodynamiques, de la température et de la disponibilité en nourriture.

Les facteurs de la variabilité du recrutement

L'activité perlicole n'est pas la seule à faire face à une problématique d'approvisionnement en animaux. Les interactions entre la phase larvaire et la dynamique de population ont ainsi été intensément étudiés pour expliquer le recrutement des invertébrés marins. L'intérêt de l'étude des variations de recrutement est tout d'abord apparue pour les poissons (Hjort 1926) avant d'être étendue à toutes les espèces possédant une phase larvaire planctonique (Thorson, 1950). Bien que la relation positive entre le nombre de larves dans le milieu et le succès de recrutement ait largement été démontrée (Bernard et al., 2011 ; Grosberg and Levitan, 1992 ; Underwood and Fairweather, 1989), chez les bivalves le lien entre le nombre d'ovocytes produits par les adultes, l'abondance larvaire et le recrutement reste à clarifier (Marshall et al., 2009). Ce manque de connaissances est aggravé par la difficulté d'obtenir de manière simultanée, des séries de données spatio-temporelles relatives aux stocks de géniteurs, leur fécondité (i.e. nombre d'ovocytes produits par individu), leur sex-ratio et les conséquences sur le recrutement. Cependant chez *P. margaritifera*, certaines études soulignent que la répartition des stocks de géniteurs, l'effort reproducteur, le succès de fertilisation des ovocytes, le taux de survie et la durée de développement des larves, et enfin la dynamique de dispersion larvaire sont autant de facteurs clés pouvant influencer le recrutement (e.g.: Fournier et al., 2012b ; Thomas et al., 2016a). En définitive, aucun facteur n'explique à lui seul les variations spatio-temporelles du recrutement chez cette espèce et l'idée qu'un ensemble de facteurs intervient, conjointement, pour favoriser ou défavoriser le recrutement s'impose. Cette complexité est résumée dans la Figure 9, et est détaillée ci-après.

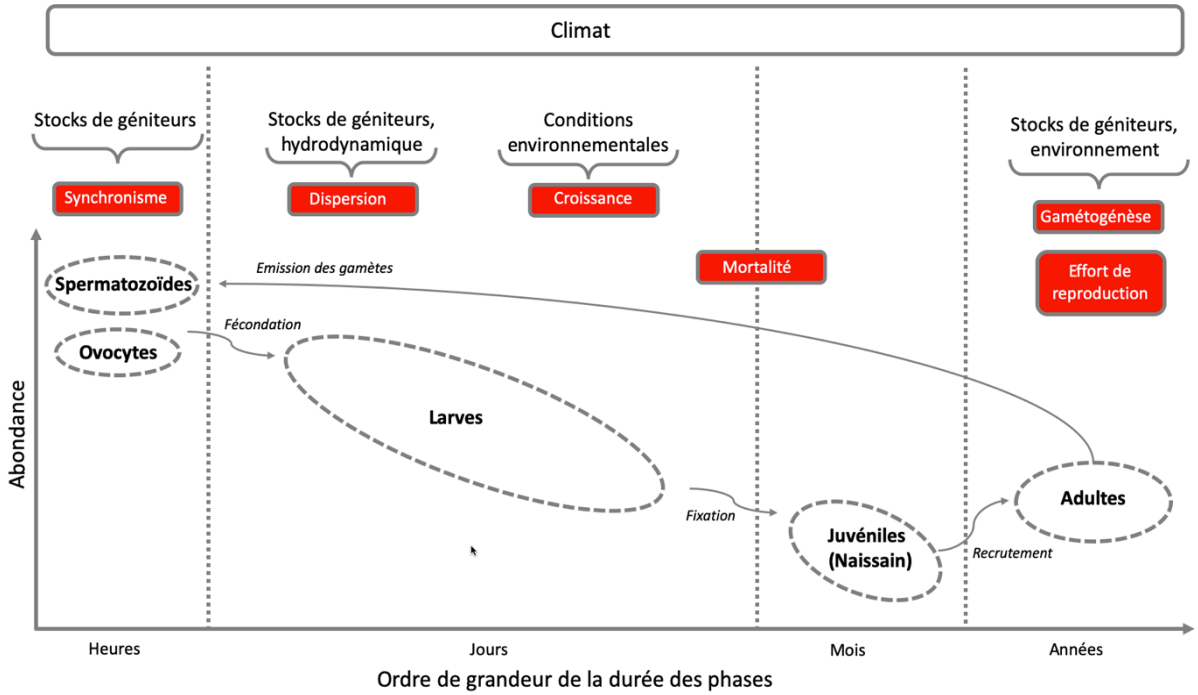


Figure 9 Cycle de vie de l'huître perlière selon les gammes d'abondance et de durée des différentes phases. Les facteurs à influence directe sur le recrutement sont représentés en rouge et ceux indirects précisés dans des accolades (schéma inspiré de Bernard, 2011).

Gamétogénèse et reproduction

Dans la mesure où il détermine le nombre d'individus présents au stade larvaire, la première cause possible de variabilité du recrutement se situe au niveau de la gamétogenèse, et plus particulièrement sur l'effort de reproduction de la population (Rumrill, 1990). D'une manière générale, le nombre de gamètes produit par une population dépend du stock de géniteurs et de la fécondité des individus (i.e. du nombre moyen de gamètes qu'ils produisent). En conditions contrôlées, la quantité et qualité de l'alimentation ainsi que la température influencent de manière importante la gamétogénèse de *P. margaritifera* (Chávez-Villalba et al., 2013 ; Ehteshami et al., 2011 ; Le Moullac et al., 2013, 2012). Cette quantité de gamètes émise constitue la première étape du cycle de vie de l'espèce.

Dans un second temps, chez les espèces sessiles, le nombre potentiel de larves associé au succès de la gamétogénèse est lui-même limité par le synchronisme des pontes au sein de la population de géniteurs mais également par le succès de fertilisation des ovocytes produits. Ces effets restent difficilement quantifiables dans le milieu naturel dans la mesure où il est difficile de mesurer le taux de fécondation des populations naturelles sans interférer. Malgré de nombreuses expérimentations, les effets du synchronisme des pontes et d'une limitation en spermatozoïdes sur le taux de fécondation restent controversés (Coma and Lasker, 1997 ; Grosberg and Levitan, 1992 ; Pennington, 1985 ; Yund,

2000). Pourtant mise en évidence chez d'autre espèces proches de l'huître perlière comme *Crassostrea gigas*, l'évaluation de l'influence de facteurs comme le comportement grégaire pour la fixation qui aboutit à la formation de bancs très denses et influence *in fine* le taux de fécondation (Kraeuter et al., 2005) ou la synchronisation des pontes par stimulus hormonaux ou environnementaux restent quasi inconnues chez *P. margaritifera*. Ainsi, l'effet du stock est difficile à montrer et n'a été que rarement mis en avant pour expliquer les variations de recrutement chez ce bivalve (Thomas et al., 2016a). Toutefois, le succès de la gamétogénèse, le synchronisme des émissions de gamètes et le succès de rencontre entre ovocytes et spermatozoïdes expliquent très probablement certaines des variations de recrutement chez l'huître perlière dans la mesure où ils déterminent la quantité initiale de larves dans le milieu.

La phase larvaire

La mise en évidence de l'importance de la phase larvaire en tant que phase critique pour le recrutement, découle directement des travaux de Hjort (1926) et Thorson (1950). Ces auteurs suggèrent que les espèces ayant une longue phase larvaire planctonique présentent des variations de populations plus importantes que les espèces du même site géographique ayant une phase pélagique plus courte ou inexistante. Cette idée fut remise en question par Eckert (2003), qui, après analyse de 570 séries temporelles de variation de populations pour les espèces marines subtidales, intertidales et benthiques constata au contraire qu'une longue phase larvaire planctoniques peut avoir pour effet de réduire les fluctuations de la population. Ces observations contradictoires soulignent la pertinence de l'hypothèse d'un ensemble de facteurs intervenant conjointement pour favoriser ou non le recrutement. Ainsi, une liste des sources de variation de l'abondance larvaire au cours de leur développement peut être dressée sur la base des travaux de Rumrill (1990) et Thorson (1950). Il s'agit de :

- ✓ Nombre initial de larves produites
- ✓ Durée de la phase larvaire pélagique (contrôlée par les caractéristiques de l'espèce étudié et les conditions environnementales)
- ✓ Dispersion vers le large
- ✓ Mortalité journalière (contrôlée par les maladies, la prédation, la compétition pour la ressource trophique…)
- ✓ Présence d'un support adéquat pour la fixation

Quelle que soit l'espèce considérée, l'importance des conditions environnementales rencontrées par les larves au cours de leur développement est une source critique de variabilité (Olson and Olson, 1989; Priester, 2016). L'impact du manque de nourriture sur les larves peut être direct si la larve meurt de faim ou indirect en diminuant la résistance aux pathogènes ou en augmentant la durée de la vie larvaire et de ce fait le risque de prédation ou de dispersion. Le "*match / mismatch*" entre des conditions

environnementales favorables et la présence des larves explique le succès du recrutement pour les espèces d'Europe du nord (Philippart et al., 2003). Chez *P. margaritifera,* les études menées en milieu contrôlé ont su démontrer le rôle non négligeable de la disponibilité en nourriture, la température et la salinité sur le succès de développement et les taux de croissance et mortalité des larves (Doroudi et al., 1999a, 1999b ; Doroudi and Southgate, 2003, 2000).

Outre les conditions environnementales, la phase de dispersion larvaire est une autre source de variabilité du recrutement qui a reçu une attention croissante en raison des questions de connectivité des populations (Levin, 2006). Ainsi, chez *P. margaritifera,* Thomas et al. (2016a, 2014, 2012) suggèrent un rôle clé de l'hydrodynamisme et donc indirectement des conditions climatiques sur de la dispersion et *in fine* la régulation du recrutement dans les atolls polynésiens.

Chez les espèces avec une phase larvaire planctonique libre comme *P. margaritifera*, la prédation est l'un des facteurs dont l'impact sur les variations du recrutement est le moins bien connu même si son importance semble loin d'être négligeable (Rumrill, 1990; Thorson, 1950). Aucune étude liant l'abondance des prédateurs ou des compétiteurs sur la survie des larves ne semble avoir été menée. La mortalité due aux pathogènes est également peu documentée et la description de ces paramètres est généralement regroupée au sein d'un facteur générique de mortalité journalière.

La présence ou non d'un support de fixation adéquat pour les larves est considéré comme un vrai facteur limitant du recrutement en milieu naturel (Southgate and Lucas, 2011). Dans le cas de l'huître perlière des lagons exploités, le succès de l'activité de collectage repose sur la multiplication des supports potentiels et invalide quelque peu le caractère limitant de ce facteur sur le succès du recrutement.

L'ensemble des facteurs de variabilité du recrutement évoqués ici sont synthétisés dans la Figure 9 qui distingue les interactions directes et indirectes et souligne également la grande hétérogénéité des échelles de temps impliquées dans chacune des étapes du cycle de vie de l'huître perlière. Le succès du recrutement est impacté par le climat à travers la co-variation des grandes variables climatiques (vent, ensoleillement…) et les conséquences associées sur le biotope des huîtres perlières (disponibilité en nourriture, température de l'eau, salinité…). Les variations d'occurrence des régimes environnementaux ont une influence plus ou moins marquée selon le stade vie de l'huître et la durée de l'évènement. Ces effets restent difficilement quantifiables dans le milieu naturel mais apparaissent comme nécessaires pour décrire le cheminement qui conduit au succès des étapes clés du cycle de vie relatives au recrutement.

Modélisation des performances biologiques de *Pinctada margaritifera*

La gestion durable des ressources marines repose essentiellement sur l'estimation et le suivi des tailles actuelles et futures, des abondances et de la répartition des espèces. Toutefois, pour la gestion des ressources exploitées, la compréhension des processus biologiques et écologiques de l'individu aux populations, et l'influence des changements environnementaux sur cette dynamique, demandent le développement d'outils permettant de décrire l'évolution future des populations.

Échelles et organisation biologique

La hiérarchie des niveaux d'organisation biologique est un thème omniprésent en écologie. Cette hiérarchie influence la manière dont les écologistes perçoivent les questions de recherche à tel point que les principales disciplines de l'écologie sont souvent définies par l'échelle biologique considérée (e.g. l'écologie des populations, l'écologie des communautés). La tendance naturelle à chercher des mécanismes explicatifs du même niveau d'organisation que celui du problème étudié a longtemps permis aux différentes branches de l'écologie de mieux comprendre leurs domaines respectifs. Ainsi plusieurs paradigmes comme la théorie de la recherche de nourriture optimale (Pyke et al., 1977) ont été édifiés sur cette base. Cependant, au cours des dernières décennies, le rôle de l'échelle en écologie est passé de celui de délimiteur d'intérêts de recherche à celui de lien essentiel pour la compréhension fondamentale et les prédictions utiles (Figure 10). Cette évolution a été principalement initiée par le constat selon lequel les schémas observés à une échelle sont souvent le résultat émergeant de processus se produisant à des échelles inférieures (Hatcher, 1997; Levin, 1992). Ainsi, en changeant d'échelle spatio-temporelle d'observation certains processus prennent de l'importance quand d'autres processus en perdent. Ceci peut permettre de simplifier les modèles étudiés en couplant les processus aux échelles spatio-temporelles les plus adaptées. Une autre motivation à considérer les échelles entre les niveaux d'organisation biologique de façon continue repose sur une argumentation plus pragmatique. En règle générale, à mesure que l'on augmente le niveau d'organisation biologique, les échelles temporelles et spatiales pertinentes augmentent. Ainsi, le temps et les coûts nécessaires à la collecte de données utiles augmentent également. Par conséquent, la disponibilité de données de qualité devient plus rare au fur et à mesure que l'échelle spatio-temporelle augmente ce qui nécessite de développer des méthodes d'utilisation des données de niveau inférieur pour comprendre et prédire les modèles de niveau supérieur.

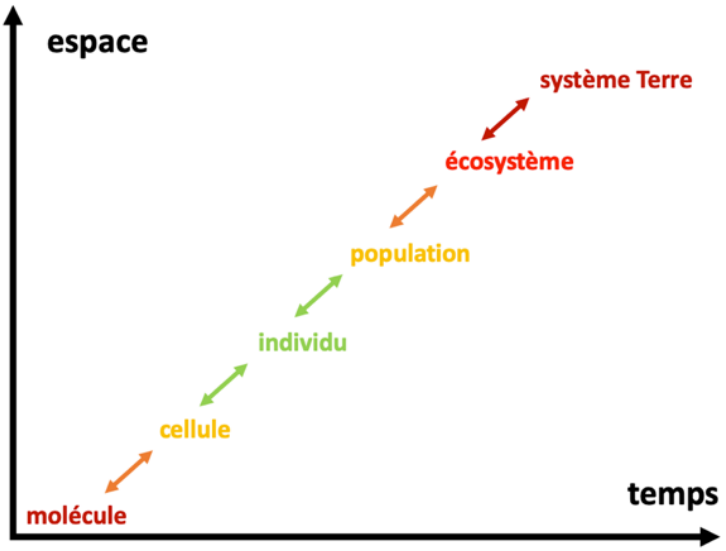


Figure 10 Échelles spatio-temporelles : chaque niveau d'organisation possède un domaine caractéristique d'échelles spatio-temporelles (Schéma : Fantine Jolly).

Modèles pour *P. margaritifera*

L'évaluation des facteurs influençant le recrutement de l'huître perlière, sujet principal de cette thèse, illustre parfaitement ces défis. Historiquement, la plupart des données d'huître perlière en Polynésie française ont été collectées au niveau individuel et/ou dans des secteurs géographiques restreints. Les études *in situ* au niveau populationnel se limitent principalement au domaine de la génétique et ne fournissent pas d'information sur les processus sous-jacents à la répartition actuelle des populations identifiées. Ainsi, pour notre étude, l'évaluation des liens, comme par exemple les capacités individuelles et les patterns de distribution des métapopulations, nécessite le développement d'outils capables de relier les processus à différents niveaux organisationnels.

Modélisation bioénergétique à l'échelle individuelle

L'énergétique est un domaine de l'écologie qui permet la description de processus de l'échelle moléculaire à l'échelle écosystémique tout en considérant les bilans de matière et d'énergie comme seule unité de mesure (Nisbet et al., 2000). Par conséquent, un modèle général décrivant l'acquisition d'énergie par un organisme individuel et son utilisation pour la croissance, la reproduction et la survie peut potentiellement être associé à des processus à d'autres niveaux. De façon générale, de nombreux modèles énergétiques mécanistes ont été développés au cours des deux dernières décennies afin de mieux évaluer la corrélation entre les changements environnementaux, les réactions physiologiques, la fitness des individus et la dynamique de populations structurées (Gurney et al., 1996 ; Nisbet et al.,

2004 ; Pethybridge et al., 2013). Ces études ont utilisé les flux d'énergie comme cadre pour utiliser des processus individuels comme blocs de construction de base vers l'étude des patterns de biodiversité. Ainsi, elles commencent par décrire l'importance des individus à travers de simples bilans de masse et d'énergie, puis expliquent comment différents processus deviennent plus ou moins importants lorsque les échelles spatio-temporelles changent. Chez les bivalves, ces approches ont également permis de déterminer et quantifier le rôle de divers facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance, l'effort reproducteur ou encore le potentiel de colonisation a des échelles individuelle et populationnelle (Bernard et al., 2011 ; Hofmann et al., 2009 ; Thomas et al., 2016b).

Depuis près de 30 ans, la théorie de la dynamique du bilan énergétique (DEB), développée par Kooijman (2010) offre un cadre décrivant l'organisation métabolique sous-tendant les fonctions physiologiques d'un organisme dans un environnement fluctuant. Sur la base d'hypothèses relatives à l'acquisition, au stockage et à l'utilisation de l'énergie, la théorie DEB décrit un organisme en masse et en énergie dans un environnement dynamique tout au long de son cycle de vie. Fondée sur un nombre restreint d'hypothèses écrites sous forme d'équations mathématiques, cette théorie décrit, au niveau individuel, les processus de développement, de croissance, de maintenance, de reproduction et de vieillissement en fonction de la nourriture disponible et de la température. L'intégration de modèles DEB à des modèles de dynamique environnementale, permet de considérer des échelles différentes de celle de l'individu (population, communauté, écosystèmes...). La prise en compte de la dynamique des paramètres environnementaux doit à minima décrire, par exemple, l'évolution du substrat. Selon le niveau de détail désiré, les modèles de dynamique environnementale peuvent également intégrer le micro-climat (température), le transport des organismes, ou les transformations bio-géochimiques. De tels modèles DEB calibrés ont déjà été utiles pour prédire les effets du changement global et mieux comprendre les schémas géographiques des espèces, pour établir des liens entre l'écotoxicologie et les traits de vie d'un organisme donné, ou encore pour l'optimisation de la production et la gestion des ressources exploitées (Desforges et al., 2017 ; Jager et al., 2010; Molnár et al., 2011 ; Muller et al., 2019 ; Thomas et al., 2016b).

Face à la complexité des interactions entre *P. margaritifera,* à l'échelle individuelle*,* et son environnement ainsi que les conséquences associées sur la dynamique des populations, des modèles bioénergétiques de croissance et de reproduction ont donc été développés afin de mieux appréhender leur réponse face à un environnement changeant. Deux modèles bioénergétiques basés sur la théorie de la dynamique du budget énergétique (DEB) ont été établis par Fournier (2011) et Thomas et al. (2011b). Le premier décrit la croissance et la reproduction des adultes tandis que le second se concentre sur la croissance larvaire. Les analyses de sensibilité ont souligné l'importance des processus clés comme l'effet majeur de la disponibilité en nourriture sur l'effort de reproduction ou la structure de la population

de géniteurs, le taux de mortalité larvaire et la variabilité de la croissance entre individus sur le succès potentiel du recrutement au sein du lagon de Ahe (Thomas et al., 2016a).

Modèle hydrodynamique, transport larvaire et croissance à l'échelle lagonaire

La dispersion larvaire de *P. margaritifera* est fonction de trois composantes : l'advection, la nage et la diffusivité verticale. La description de la circulation des masses d'eau est de ce fait incontournable pour modéliser réalistement le cycle de vie de l'huître perlière. Par son statut de site pilote pour de nombreux programme de recherche, l'hydrodynamique du lagon de Ahe a déjà été simulée en utilisant le modèle MARS (*Model for Applications at Regional Scales*) dans sa version tridimensionnelle (MARS 3D). Une description détaillée de ce modèle est donnée par Dumas et al. (2012). Ce modèle hydrodynamique, revisité par Le Gendre et al., (en préparation) est composé de plusieurs modèles emboités d'étendues décroissantes et de résolutions croissantes, appelés rangs, allant de la Polynésie française à l'échelle de l'atoll, notamment Ahe et Takaroa. Un module de transport de particules intégré à la grille cadrée sur Ahe (maillée à 77 m) et couplé avec un sous-modèle de nage verticale a déjà montré sa capacité à décrire le transport larvaire à l'échelle du lagon (Thomas et al., 2012). Plus tard, l'incorporation du modèle bioénergétique DEB développé pour les larves (Thomas et al., 2011b) au module de transport permit de modéliser simultanément la dispersion larvaire en trois dimensions et leur croissance selon une approche lagrangienne (i.e. la vitesse de chaque particule ne dépend que du temps *t*, la trajectoire étant connue, et des coordonnées initiales de la particule). De cette façon, les caractéristiques des particules (dispersion horizontale, migrations nycthémérales, conditions biologiques…) sont suivies au cours du temps le long de leur trajectoire et la dynamique de dispersion ainsi que les patrons de connectivité entre lieu de ponte et recrutement ont pu être décrits dans le lagon de Ahe (Thomas et al., 2016a).

L'ensemble de ces travaux de modélisation a déjà largement contribué à la compréhension générale des interactions entre l'huître perlière et son environnement et servent depuis plusieurs années à appuyer les mesures de gestions prise par les décideurs de Polynésie française. Cependant, bien que ces modèles aient démontré leur capacité à simuler la dynamique de plusieurs étapes clé du cycle de vie de l'huître perlière, ils présentent quelques inconvénients majeurs : (i) à l'époque, la méthode la plus appropriée pour l'estimation des paramètres DEB (van der Meer, 2006) contraignait les auteurs à calibrer partiellement leurs modèles sur la base des paramètres de *Crassostrea gigas* (ii) la précision des processus physiologiques décris, notamment ceux liés à la reproduction, reste incomplète (iii) l'utilisation de proxys (e.g. âge ou taille) reste nécessaire pour délimiter les différents stades de développement, notamment celui lié la fixation des post-larves (iv) un modèle intégratif capable de décrire le cycle de vie complet fait toujours défaut en vue d'une étendue vers un modèle de dynamique de population.

Contexte scientifique, objectifs et plan de thèse

L'influence majeure de l'environnement sur les performances biologiques de l'huître perlière suggère que les perturbations du milieu exercent en retour une pression sur les rendements perlicoles. De nombreux programmes de « pérennisation et de professionnalisation de la perliculture » (9ième FED, ANR POLYPERL, ANR MANA) ont été mis en œuvre cette dernière décennie notamment sur Ahe, avec les thèmes principaux suivants : (1) description de la structure et du fonctionnement de l'écosystème planctonique, (2) utilisation des ressources planctoniques par les huîtres perlières, (3) déterminisme environnemental de la reproduction des huîtres perlières ou (4) écologie larvaire. Afin de contribuer à mieux comprendre l'influence de l'environnement sur les rendements de la filière perlicole et plus particulièrement les facteurs à l'origine de la variabilité du collectage naturel de naissains d'huîtres perlières, l'Ifremer a développé en Polynésie française de nombreux axes de recherche notamment sur la physiologie et l'écologie de *P. margaritifera* (e.g. : Fournier, 2011 ; Thomas, 2009). Par ailleurs, ces 10 dernières années, d'autres travaux de l'IRD et de l'Ifremer ont permis d'initier un modèle simulant la dynamique de dispersion larvaire à l'échelle de lagons d'atolls perlicoles semi-fermés tels que Ahe et Takaroa (ci-dessus). Le modèle de croissance et de dispersion larvaire constituait ainsi une première étape vers un outil de gestion et d'optimisation du collectage de naissain, destiné à terme aux professionnels et aux décideurs institutionnels.

Dans un contexte de pérennisation de la perliculture en Polynésie française, la suite de ces travaux s'organise autour de la description, l'évaluation, et quantification des facteurs à l'origine de la variabilité spatio-temporelle du collectage. L'objectif de ce travail de thèse est le développement et la validation de modèles biophysiques appliqués à l'étude de l'impact des fluctuations environnementales sur le recrutement de *P. margaritifera*. De manière détaillée, il s'agit 1) de revisiter, calibrer et valider les modèles bioénergétiques initiés par Fournier (2011) & Thomas (2009) afin de décrire numériquement les connaissances sur la physiologie de *P. margaritifera* et ses interactions avec son biotope, et ce, à l'aide d'un seul modèle applicable à son cycle de vie complet 2) de tester la réponse théorique des huîtres perlières face des scénarios environnementaux 3) d'élargir les champs d'application du modèle bioénergétique de l'échelle individuelle à celle de la population par le couplage du modèle biologique au modèle hydrodynamique existant. Ainsi, l'impact théorique des conditions biotiques et abiotiques sur la croissance, la reproduction de *P. margaritifera* et le recrutement de naissain au sein du lagon de Ahe pourra être testé numériquement selon différent scénarios environnementaux. D'un point de vue finalisé, les résultats obtenus contribueront à l'optimisation et la gestion du collectage de naissains en Polynésie française.

Ce travail est donc organisé en 3 parties, dont deux sont rédigées sous forme de publications (publiée ou soumise) précédées d'un résumé détaillé. Une quatrième et dernière section permet de

synthétiser les principaux résultats et d'évoquer les perspectives de recherche permises par les nouveaux résultats obtenus.

PARTIE I : Estimation des performances physiques et physiologiques des larves d'huîtres perlières à lèvres noires en vue de la modélisation DEB et de l'évaluation du recrutement.

Les travaux présentés dans cette première partie ont pour objectif de raffiner les connaissances de l'effet de la concentration en nourriture sur les processus physiologiques des larves de *P. margaritifera* connus pour influencer leur développement. Cette partie est présentée sous la forme d'une publication du *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* (Sangare et al., 2019). Les résultats obtenus comblent le manque de données spécifiques à la description du développement larvaire (de la naissance à la fixation) et repoussent ainsi une limite méthodologique du développement du modèle DEB.

PARTIE II : Impact de la variabilité environnementale sur les traits d'histoire de vie de *P. margaritifera* : approche par modélisation DEB sur l'ensemble du cycle de vie.

Les modèles bio-énergétiques de croissance et de reproduction constituent des outils d'intérêt pour l'étude de l'influence de la variabilité des paramètres environnementaux sur le cycle de vie des organismes. Cette seconde partie expose les travaux de calibration et validation d'un modèle DEB appliqué à l'ensemble du cycle de vie de *P. margaritifera* ainsi que l'évaluation, par simulation numérique, des conséquences des variations spatio-temporelles de l'environnement lagonaire sur ses capacités de croissance et reproduction. Cette partie est présentée sous formes d'une publication soumise au journal *Ecological Modelling* (Sangare et al. soumis), dans le cadre d'un numéro spécial DEB présentant les résultats de la conférence DEB-19 à laquelle j'ai participé (avril 2019).

PARTIE III : Couplage du modèle DEB avec un modèle hydrodynamique de dispersion larvaire existant et analyse des facteurs à l'origine de la variabilité spatio-temporelle du recrutement à l'échelle lagonaire.

Le dernier objectif de cette thèse est de coupler le modèle DEB avec un modèle de dynamique environnementale et de transport larvaire 3D, afin d'évaluer les conséquences de la variabilité temporelle et de l'hétérogénéité spatiale de l'environnement sur les phases clés du cycle de vie de *P. margaritifera* (reproduction, développement et dispersion larvaire) et leurs conséquences sur le succès du recrutement de naissain dans le lagon de Ahe.

PARTIE I

Estimation des performances physiques et physiologiques des larves d'huîtres perlières à lèvres noires en vue de la modélisation DEB et de l'évaluation du recrutement.

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

En Polynésie française, la culture de la perle noire constitue l'un des secteurs d'activité dominants. Cependant, elle repose encore entièrement sur le taux de réussite imprévisible de la collecte naturelle sur support artificiel de naissains de *Pinctada margaritifera*, lui-même conditionné en partie par le succès du développement larvaire. En général, dans le cas des larves de bivalves, et cela s'applique à *P. margaritifera,* la croissance et la survie des larves sont déterminées par des interactions complexes entre leur physiologie et les conditions environnementales. Ainsi, au cours des deux dernières décennies, de nombreuses études en laboratoire ont été conduites sur divers bivalves et ont permis de développer des modèles bioénergétiques pour identifier et quantifier le rôle des paramètres biotiques et abiotiques sur la croissance et le développement larvaires afin d'évaluer les facteurs à l'origine de la variabilité dans la dynamique des populations. Jusqu'à maintenant, chez P. *margaritifera* les stades de vie ont été étudiés séparément et il importe maintenant d'intégrer l'ensemble du cycle de vie dans un modèle unique afin de mieux identifier la contribution de chaque phase clé du cycle de développement (reproduction, phase larvaire, recrutement, etc.) aux performances des populations.

Pour questionner les réponses de *P. margaritifera* face à son environnement, la théorie de la dynamique du budget énergétique (DEB) a déjà montré son intérêt, séparément aux stades larvaire et adulte (Fournier, 2011; Thomas et al., 2011b). En effet, cette théorie permet de décrire différentes fonctions physiologiques d'un organisme par la description des flux énergétiques inhérents à celui-ci, et ce en fonction des conditions environnementales dans lesquelles il évolue. Cependant, la faible disponibilité de données spécifiques au développement larvaire freine encore aujourd'hui notre capacité à décrire finement cette phase de vie. La grande majorité des expérimentations passées (e.g.: Doroudi et al., 1999a ; Doroudi and Southgate, 2003) ont été réalisées à des fins d'optimisation des rendements d'écloserie et des données écophysiologiques importantes, telles que la réponse physiologique des larves à une gamme de condition trophiques, manquent encore pour raffiner notre compréhension et la modélisation des premiers stades de vie de l'huître perlière. Par ailleurs, la théorie soulignant que la "concordance" entre conditions trophiques favorables et période de développement larvaire peut expliquer les variations de recrutement dans les populations de bivalves est bien établie (Doroudi et al., 1999b ; Underwood and Fairweather, 1989) et confirme l'importance de considérer attentivement cette phase du cycle de vie dans l'étude de la dynamique des populations. Ainsi, pour mieux évaluer l'importance de la ressource trophique sur les performances de développement de l'huître perlière, de la naissance à la fixation, et dans l'objectif du développement d'un modèle DEB sur son cycle de vie complet, nous avons étudié expérimentalement l'effet de la concentration alimentaire sur différent descripteurs physiologiques aux stades larvaire et post-larvaire.

Des larves obtenues lors d'une ponte artificiellement déclenchée par choc thermique ont été exposées à quatre densités de nourriture composée de *Isochrysis lutea* et *Chaetoceros gracilis* en proportion 1 : 1. Les concentrations trophiques de 2,5 et 7,5 cell μl^{-1} (respectivement nommées C1 et C2) ont été établies sur la base des concentrations moyennes observées en milieu naturel et les concentrations 15 et 30 cell μl^{-1} (respectivement nommées C3 et C4) représentent les conditions optimales théoriques en élevage larvaire. Chaque condition trophique a été testée en triplicat et les taux de développement - croissance, ingestion, survie et respiration aux stades larvaire et post larvaire ont été mesurés tout au long de l'expérimentation. Le bilan énergétique issue de la différence entre l'énergie ingérée par alimentation et consommée par respiration a été calculé afin de synthétiser les besoins et utilisations de l'énergie par les larves au cours de leur développement.

Les résultats montrent que le niveau trophique n'influence pas la mortalité mais module positivement et significativement la croissance et la durée de vie larvaire pélagique (PLD). Un taux de survie moyen de 16% a été enregistré à la fin des expériences (i.e. 35 jours) dans toutes les conditions testées. Une différence significative de croissance, positivement corrélée à la quantité de nourriture disponible, est mesurée à compter du 12ème jour d'élevage. En conséquence, la taille moyenne à la fixation enregistrée est de 180, 190, 200 et 210 µm respectivement pour les niveaux trophiques C1, C2, C3 et C4. De plus, des différences d'âge et de cumul d'énergie ingérée à la métamorphose sont mises en évidence en fonction des niveaux trophiques : l'âge à la fixation diminue de 31 à 18 jours et l'énergie ingérée cumulée augmente de 0,0045 à 0,0086 $J.ind^{-1}$ entre C1 et C4. Toutefois, ces valeurs tendent à se stabiliser de façon asymptotique dès la condition C3. Le bilan énergétique apparait lui aussi influencé par le niveau trophique, bien qu'aucune différence significative ne soit observée entre les conditions alimentaires au cours des 3 premiers jours de développement. En effet, cette courte période post-natale est suivie par une lente augmentation du bilan énergétique majoritairement marquée sur les niveaux alimentaires C3 et C4. Ceci traduit une corrélation positive entre la disponibilité en nourriture, le taux d'alimentation et le taux de respiration. Notons que des chutes soudaines du bilan énergétique apparaissent au cours de la vie larvaire et coïncide avec un arrêt de l'alimentation lors des transitions vers les stades umbo et œillé, ainsi que lors d'événements de mortalité majeure. Enfin, la métamorphose marque un tournant majeur dans la dynamique énergétique des larves. En effet la sédentarisation de l'organisme est marquée par une augmentation du taux d'alimentation, une baisse du taux de respiration et une augmentation exponentielle de la croissance.

Les résultats obtenus ici concordent avec ceux déjà disponibles pour *P. margaritifera* (e.g.: Doroudi et al., 1999b ; Doroudi and Southgate, 2003) ou des espèces de bivalves proches pour lesquelles les stades de développement larvaire ont été suivis. Sur la base du bilan énergétique entre les taux d'alimentation et de respiration, une période initiale mixotrophe avec un rapport ingestion / respiration plus faible et constant au cours des trois premiers jours, de la naissance à la larve D-veliger, peut être

associée à la fin de l'utilisation des réserves vitelline par la larve. La phase suivante dite exotrophe est caractérisée par une augmentation du bilan énergétique fortement dépendante du niveau trophique. Cette corrélation positive entre le taux métabolique et le régime trophique met en évidence l'influence majeure de la disponibilité en nourriture pour optimiser la durée de développement des larves. L'arrêt de l'alimentation lors des passages aux stades umbo et œillé marquent le caractère singulier des changements de stade et suggèrent que la métamorphose repose strictement sur la disponibilité d'énergie en réserve. Ainsi, l'accumulation de réserves étant directement liée à la concentration alimentaire, la durée de la phase larvaire y est étroitement liée. En définitive, les larves bien nourries se fixent plus tôt et à une plus grande taille que les larves sous-nourries. Ceci suggère une meilleure sélection des individus bien nourris qui minimise la durée de "la phase à risque" de leur cycle de vie en réduisant, par exemple, leur exposition accrue à la prédation ou leur possible expulsion vers l'océan.

Cette première étude permet pour la première fois d'établir pour *P. margaritifera* une **relation** quasi **déterministe** entre la **condition alimentaire** et le **développement** larvaire. Elle met en évidence l'effet majeur de la concentration des aliments et indique comment **l'apport énergétique** lié à l'alimentation ainsi que les **transitions comportementales** et **physiologiques** peuvent **optimiser** la durée de **développement** des larves. Ainsi, en prenant en compte les différents taux métaboliques et les bilans énergétiques observés, les résultats fournissent une base solide pour le développement d'un modèle de **dynamique du budget énergétique** et une meilleure **description** des **interactions** complexes entre la **physiologie** de *P. margaritifera* et les conditions **environnementales**.

ESTIMATION OF PHYSICAL AND PHYSIOLOGICAL PERFORMANCES OF BLACKLIP PEARL OYSTER LARVAE IN VIEW OF DEB MODELING AND RECRUITMENT ASSESSMENT

Article publié dans *Journal of experimental marine biology and ecology.*

DOI : 10.1016/J.JEMBE.2018.12.008

Nathanaël Sangare [a], Alain Lo-Yat [a], Gilles Le Moullac [a], Laure Pecquerie [b], Yoann Thomas [b], Benoît Beliaeff [a] and Serge Andréfouët [c]

[a] Ifremer, UMR 241 Environnement Insulaire Océanien (EIO), Labex Corail, Centre du Pacifique, BP 49 Vairao 98719, Polynésie Française

[b] Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR), UMR 6539 IRD/UBO/Ifremer/CNRS, BP70, 29280 Plouzané, France

[c] UMR9220 ENTROPIE, IRD, Université de la Réunion, CNRS, B.P.A5, 98848 Nouméa, New Caledonia

Abstract

In French Polynesia black pearl farming represents one of the dominant business sectors. However, it still entirely relies on unpredictable *Pinctada margaritifera* spat collection success, which is itself conditioned by larval development completion. To assess the relationship between larval development and recruitment success, we studied under controlled conditions the effect of food concentration on development, growth, ingestion rate, survival and metabolic rate at the larval stage. Larvae were exposed to four different phytoplankton densities (2,5; 7,5; 15 and 30 cell.μL^{-1}). Larvae survived equally all over the range of phytoplankton concentration with an average survival rate of 16 % at the end of experiments. Food concentration significantly affected the larval physiology throughout its development from birth to metamorphosis. Growth and feeding were close to those reported by previous laboratory observations with young spat of 210 µm long obtained in 18 days of rearing at 28 °C for the highest food concentration. Differences in length at metamorphosis and cumulated energy ingested until settlement occurred according to trophic levels with a saturation threshold close to 0.0086 J.$ind^{-1.}$ This level was reached at the food concentration of 15 cell.μL^{-1}. Larval development stages could be divided on the basis of the energy balance between feeding and respiration rates. An initial mixotrophic period with a lower and constant ingestion/respiration ratio over the first three days (from birth to D-veliger

larva) was followed by an exotrophic phase characterized by a sharp increase in energy balance highly dependent of food concentration. Finally, two sharp decreases of feeding rates were recorded during metamorphosis before umbonate and eyed stages. This study provided numerous new clues to establish a quasi-deterministic relationship between food condition and larval development. It highlights the major effect of food concentration and how energy intake through feeding as well as behavioral and physiological transitions can optimize larval development duration and minimize "the risky phase" of their life cycle. By taking into account the observed metabolic switches, the results provide a strong foundation for Dynamic Energy Budget model development and better description of the complex interactions between *P. margaritifera* physiology and environmental conditions.

Keywords: bivalve larvae; Pinctada margaritifera; physiology; energetics; dynamic energy budget theory; pearl farming; aquaculture

Introduction

In marine species, questions regarding the origin of recruitment variability first appeared for fish populations (Hjort, 1926) before it was extended by Thorson (1950) to all species with a planktotrophic larval phase. The link between larval stage, recruitment and population dynamic is commonly described by the "supply-side ecology" hypothesis which focus on the number of individuals surviving to recruit in habitats occupied by adults rather than process causing death (Underwood and Fairweather, 1989; Grosberg and Levitan, 1992). Considered as a risky phase of the life cycle, the larval stage received a lot of attention. Very early on, Hjort (1926) already made the assumption of an excess of mortality when larvae start to feed by themselves. Then, the so-called optimal window theory (Cury and Roy, 1989) linked spawning output and recruitment success through larval development and environmental conditions. This theory emphasized that "match-mismatch" between the presence of trophic resource and period of larval development can explain recruitment variations for bivalves species (Olson, 1989; Menge *et al.,* 2009; Thomas *et al.,* 2011b). The lack of a quasi-deterministic relationship between spawning and recruitment continues to confound attempts to fully understand and predict population dynamics. In the case of bivalve larvae, growth and survival are determined by complex interactions between their physiology and the environmental conditions (Widdows, 1991; Hofmann *et al.,* 2009) and many studies have contributed to our understanding of how environmental variables influence larval growth and development (Doroudi *et al.*, 1999a; 2000; Rico-Villa *et al.*, 2009). Such studies were also instrumental in optimizing the hatcheries conditions for growth and survival of bivalve larvae, for commercial cultivation.

In French Polynesia, pearl culture is based on the production of a single species: the black-lipped pearl oyster (*Pinctada margaritifera,* Linnaeus, 1758) (Andréfouët *et al.*, 2012). This activity has a major economic and social function since it employs about 1500 workers and represents the second income of the country right behind tourism (ISPF, 2016). The supply of juvenile oysters to the farms is largely dependent on the natural collection of larvae on artificial substrates. This spat collection process takes place in 26 atolls and 4 islands (as in 2017). For a given site, spat collection has proven to be very variable both spatially and temporally, to the point that it may at time jeopardizes the steady supply of oysters to the local demand. French Polynesian atoll lagoons have been described as stable and homogeneous environments due to the low variations of water column characteristics in comparison to temperate semi-enclosed system (Charpy *et al.,* 1997; Pouvreau *et al.*, 2000b). However, at the intra-lagoon scale, fluctuations in temperature and food concentration occur in the water column (Fournier et al., 2012a; Pagano et al., 2017). This spatial and temporal heterogeneity can impact larval development, survival and dispersal and ultimately the success of spat capture (Moran and Manahan, 2004 ; O'Connor *et al.,* 2007, Thomas *et al.,* 2016b).

Since bivalve growth is directly linked to its environment (Southgate and Lucas, 2011), energetic models have been developed the last two decades to determine the role of biotic and abiotic parameters on growth (Hofmann *et al.,* 2009; Pouvreau *et al.,* 2006; Powell *et al.,* 2002). At the individual level, the Dynamic Energy Budget (DEB) theory (Kooijman, 2010) describes the processes of development, growth, maintenance, reproduction and ageing for any kind of organism throughout its life cycle. A DEB model gives a representation of the link between environment and physiological performances by describing the metabolic rates, but it can also relate ecotoxicology to life traits for a given organism (Jager *et al.*, 2010; Jager and Zimmer, 2012). Such models were successfully applied to well-studied species such as *Crassostrea gigas*, an intensively cultivated bivalve (Rico-Villa *et al.*, 2010). For *P. margaritifera,* temperature and food concentrations are considered to be the primary environmental factors affecting the oyster physiological processes (Southgate and Lucas, 2011), but their influence on the metabolic rates during development remain poorly documented.

To assess how environment and *P. margaritifera* physiology could be linked, (Fournier, 2011; Thomas et al., 2011b) built two different DEB models for larvae and adult stage respectively, that were partially calibrated based on parameters from *Crassostrea gigas*. The larval DEB model has already been used and coupled with an hydrodynamic model to investigate recruitment variation in space and time in an atoll lagoon (Thomas et al., 2016a). Sensitivity analyses pointed out the major effect of the broodstock population structure, the larval mortality rate and inter-individual growth variability. However, to date, an integrative model for the full life cycle is still missing. A possible reason for this lack of integration may be that all available data thus far on this species have been collected independently for a variety of topics (genetic, evolutionary or comparative physiology and experimental

bioenergetics) that were not focused on informing a single model. To move forward, a DEB model is currently in development to explicitly encapsulate all life stages into a single bioenergetic model, and further integrate broodstock population dynamic and larval performances (stage, mortality, fixation threshold) to the larval dispersal models initiated by (Thomas et al., 2016a).

The accuracy of a DEB model for any given target species depends on the availability of a set of parameters specific to the modeled species. The "covariation method" developed by Lika *et al.,* (2011) provides specific sets of parameters which are estimated from standard empirical datasets. The method has formalized 10 qualitative levels of parameterization, which are directly linked to the nature of the empirical datasets on which the accuracy of the parameters will depend. As the literature now provides a wide range of relevant datasets (Doroudi *et al.*, 1999a; Doroudi *et al.*, 1999b; Doroudi and Southgate, 2003a, 2000; Pouvreau *et al.*, 2000a; Pouvreau and Prasil, 2001), *Pinctada margaritifera* currently ranks at the fourth completeness level which refers to fits of growth (curve), age, length and weight at birth and puberty at several food levels. This apparently low level is nevertheless an achievement as well studied species such as *Magallana gigas* also reach the same level 4. The highest levels are reached when fluxes and balances for energy and elements (C, H, O and N) are characterized at several body sizes and food levels, but these fluxes remain very difficult to measure. Progress on rearing methods have contributed to enhance the knowledge of the parameters necessary for the bioenergetic models for various species. Ultimately, performances at larval stages, mortality rates, and fixation thresholds according to environmental conditions could be used to enhance larval dispersal models, however, specific ecophysiological data such as respiration rates remain rare for bivalve larvae (Gerdes, 1983; Hamburger *et al.*, 1983) and nonexistent for *P. margaritifera* larvae.

In this context, this study assesses the effects of food concentrations on development, growth, ingestion rate, survival and metabolic rate at the larval stage of *P. margaritifera*. The new experimental results ultimately provide specific data useful for the calibration of a DEB encompassing all life-stages of *P. margaritifera.* It also provides valuable information on the links between larval growth, mortality and fixation thresholds that are fundamental in the context of spat recruitment modeling.

Material and Methods

Experiments were conducted in hatchery at Ifremer facility (Vairao, Tahiti Island, French Polynesia) from January to early February 2018 during the austral summer. Larvae were reared from hatching to settlement over a range of four trophic levels.

Production of larvae

The spawning was obtained by thermal shock: seventy breeders (age: 6 years; mean height ± SD: 140 ± 10 mm) reared in the Vairao lagoon were progressively exposed from 26 to 18°C at 0.5°C per hour followed by a bath at 30°C. Four males and six females were selected as genitors after microscopic observation of gametes morphology and sperm motility. Fertilized eggs were stocked 24h in an aerated-seawater 500 L tank. Fertilization and metamorphosis rates were measured then trochophore larvae were counted and measured using a coulter counter (Beckman Multisizer 3) before being distributed in twelve 18 L breeding sieves at a density of 60 larvae.mL^{-1}.

Experimental setup

The larval rearing structure was made up of 12 cylinders of 25 L (30 cm diameter, 35 cm height). Then, 40 µm mesh screens were fitted to the cylinders bottom to prevent loss of larvae. Each rearing sieve was placed in another larger cylinder (40 cm diameter, 40 cm height), equipped with an output to allow water discharge (Figure 11). The flow-through system was set at a renewal rate of 50%.h^{-1} (220 mL.min^{-1}) of 1 µm filtered and UV light treated seawater. The water temperature was measured every hour with an accuracy of ± 0.1 °C using an iBcode 22L temperature sensor.

Food conditions

The 12 rearing sieves arranged in 4 rows corresponding to 4 trophic conditions reproduced in triplicate (Figure 11) were supplied continuously with a mixture of cultured algae in a 1:1 cells ratio of *Isochrysis lutea* (Ti ≈ 30 µm^3 volume diameter) and *Chaetoceros gracilis* (Cg ≈ 60 µm^3). The algae diets were mixed at 4 different phytoplankton concentrations: 112.5, 337.5, 675 and 1350 µm^3.µl^{-1} (≈ 2,5; 7,5; 15; 30 cell.µL^{-1} TiCg equivalent diameter) corresponding hereafter to 4 trophic levels respectively named C1, C2, C3 and C4.

According to Fournier *et al.* (2012a), chlorophyll-a concentration is an accurate proxy to quantify the available food for pearl oysters. The cultured algae concentrations relative to the trophic levels number C1 and C2 were calibrated from available *in situ* measurements of average fluorescence carried out during the 2017 austral winter (C1) and summer (C2) in the lagoon of Ahe atoll (Thomas et al., 2010; Thomas et al., 2012). The trophic conditions C3 and C4 were selected to follow the optimal breeding concentrations reported in the literature. According to (Doroudi *et al.*, 1999a), these concentrations represent the optimum ratio for larval rearing and development ratio for the first 8 days of larval phase.

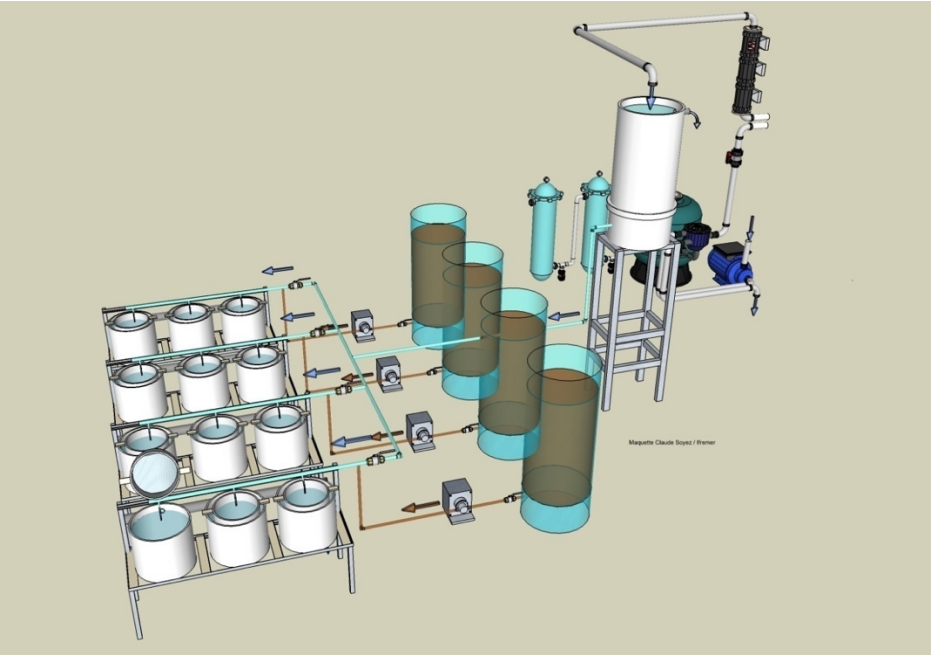


Figure 11 Experimental design used to allow continuous algae supply at the four concentrations, in a flow-through larval rearing system.

Quantification and analysis of larval development

The physical and physiological performances of the differently fed oysters were measured with similar time step until fixation for each trophic condition. One sample per tank was taken at days: 1; 3; 4; 5; 6; 8; 11; 13; 16; 18; 23; 27; 31 and 35.

Averages growth and mortality were obtained by measuring larval individual size (± 0.1 µm) and larval density. These measurements were carried out using the coulter counter and considering larvae as spherical item with 100 mL samples taken from each of the 12 rearing sieves after homogenization.

The average individual respiration rate was obtained for each trophic level from a sample of 150 000 larvae. Individuals were sifted on a 40 µm mesh in order to eliminate microalgae and then collected in a hermetic DBO Winkler bottle of 300 mL. The concentration of dissolved oxygen was measured with an optode (WTW inoLab® Multi 9310 IDS) and recorded every minute during 70 minutes. The individual hourly consumption was computed from i) the decrease of dissolved oxygen concentration and ii) the count of larvae, achieved with the coulter counter corrected by a coefficient of percentage of living individuals, which was estimated by counting a sub-sample of 300 individuals under a microscope.

The feeding rate per larva was obtained by sampling twice a day the enriched filtered sea water at the inlet and outlet of each larval rearing cylinder (Figure 11). Thus, after controlling that the algae sedimentation rate was negligible in a reference sieve, microalgae concentrations were obtained from 20 mL samples analyzed with the coulter counter. The difference of numbers of particles between the in- and outlet was calculated and divided by the larval density. Then results were divided by the mean larval size to express feeding rate in $\mu m^3.\mu m^{-1}.h^{-1}$.

The age at settlement was assumed to be when at least 50% of the individuals were fixed on the sieves sides. For each sieve, the percentage of fixation was obtained from the ratio of swimming larvae density over total oyster density.

During oyster's development, the energetic balance calculation followed the scope for growth (SFG) concept (Bayne, 1976), with the exception of the assimilation efficiency coefficient since faecation and pseudofaecation were not measured. Thereby, the algae ingested and respiration were converted into energy values and the difference between both yielded the energetic balance. We used as conversion factors 3.81×10^{-9} J per μm^{-3} of algae mixture (González-Araya et al., 2011; Yukihira et al., 2000b) and 14.1 J for 1 mg O_2 (Bayne and Newell, 1983; Gnaiger, 1983). In order to smooth the graphical representation of the results, linear mixed models (see below) fitted on observation data were used to estimate the missing values between observations.

Finally, the cumulated ingested energy at metamorphosis was estimated as the energetic value of the sum of the daily average number of cells ingested per individual until settlement. Despite the fact that algae consumption was recorded daily for each tank, the density of larvae per tank was not continuously measured. Hence, linear mixed model results were used to fill the missing larval density data.

Statistical analysis

All analyses were performed with the software R v.3.4.1 (R Development Core Team, 2012). Considerig our experimental set up; in order to assess the effects of the four different trophic levels on the evolution of size, mortality and length-normalized respiration and feeding rates as repeated measurement over time, mixed effects analyses using the 'lmer' function of R package 'lme4' (Bates *et al.*, 2017) were performed. Relationships were tested using random intercept and slope linear mixed models. The fixed effects feed ration was considered as a factor and time was a continuous numeric variable. The variable tank was set as a random factor. The 'anova' function (default) in the 'car package' (Fox et al., 2012) was used to compute the significance tests and provide *p values*. In addition, a one-way ANOVA was performed to investigate the effect of food concentration on the age at settlement.

Before the mixed effects analyses, data were Box-Cox transformed to improve normality. Model predictions were back transformed to plot the results using the R packages 'MASS', 'car' and 'ggplot2' (Fox *et al.*, 2012; Ripley *et al.*, 2013; Wickham, 2010).

After mixed effects analyses, pairwise comparison by post-hoc Tukey analysis were performed thanks to the 'multcomp' and 'lsmeans' packages (Hothorn *et al.*, 2017; Lenth, 2016) to determine how trophic levels differed from each other.

The outputs were printed thanks to the 'tab_model' function of the 'sjPlot' package (Lüdecke and Lüdecke, 2015). In any case, the normality of the residuals was checked (Shapiro–Wilk test) and the homoscedasticity of the variance of errors was visually assessed.

Note that to focus the results on the larval stage, all mixed effects analyses were strictly applied on data recorded before settlement. Finally, to avoid time vector length issues related to dissimilar ages at settlement, break points over time were visually assessed.

Results

Temperature profile

During the experiment, the recorded mean temperature was 28.1°C with daily fluctuations of up to 0.5 °C within 24h. A general decrease of daily mean temperature occurred from 28.9 to 27.6 °C between the first and the last day of rearing (see Appendix A). A maximum of 29.6 °C and a minimum of 26.7 °C were recorded. They appeared the fifth and 25th day of the experiment respectively. No difference in temperature was measured between the different rearing tanks.

Effects of food concentration

Food condition, time and their interaction had significant effects on larval development variables (*p-values* < 0.05) for each statistical test performed, with the exception of the mortality rate for which only time was significant (Table 1).

The post-hoc Tukey analysis exhibited different levels of significance depending on the tested physiological performance and the pair of tested trophic levels (Table 1).

Table 1 Simultaneous tests for general linear hypotheses with Tukey contrasts multiple comparisons of means, fitted on linear mixed models of food concentration and time effect on larval size, respiration, feeding and mortality and the ANOVA relating the food concentration effect on the age at settlement.

Physiological performance	Compared conditions	C1 - C2	C1 - C3	C1 - C4	C2 - C3	C2 - C4	C3 - C4
Growth	**Estimate**	-0.0007438	-0.0013655	-0.0010864	-0.0006217	-0.0003427	0.0002790
	Pr(>|t|)	**0.00594**	**< 0.001**	**<0.001**	**0.02419**	0.26089	0.44649
Respiration rate	**Estimate**	-0.80558	-1.49674	-1.63372	-0.69117	-0.82814	-0.13698
	Pr(>|t|)	**< 0.001**	**<0.001**	**< 0.001**	**<0.001**	**<0.001**	0.441
Feeding rate	**Estimate**	-2.0952	-4.2487	-3.7092	-2.1536	-1.6141	0.5395
	Pr(>|t|)	**0.06244**	**0.00107**	**0.00287**	**0.05667**	0.16898	0.86254
Mortality	**Estimate**	-11.16	-34.09	-37.70	-26.55	-22.93	3.61
	Pr(>|t|)	0.822	0.110	**0.074**	0.244	0.348	0.992
Age at settlement	**Estimate**	-0.3813	-0.6089	-0.7167	-0.2276	-0.3355	-0.1078
	Pr(>|t|)	0.13909	**0.01779**	**0.00721**	0.49144	0.20906	0.89429

Survival and settlement

Regardless of the time dynamic, larval survival was low on day 22, with mortality ≈ 78% corresponding to a drop from 60 to 10 ind.mL^{-1} (Figure 12 A) and no significant difference between conditions (ANOVA, p = 0.201). During the rearing, different dynamics occurred between trophic levels On day 12, larval mortality ranged from 28% to 43% at the lowest food concentrations (C1 and C2) and from 64% to 68% for the highest food concentration C3 and C4, with significant differences between contrasted food conditions C1 and C4 (Table 2).

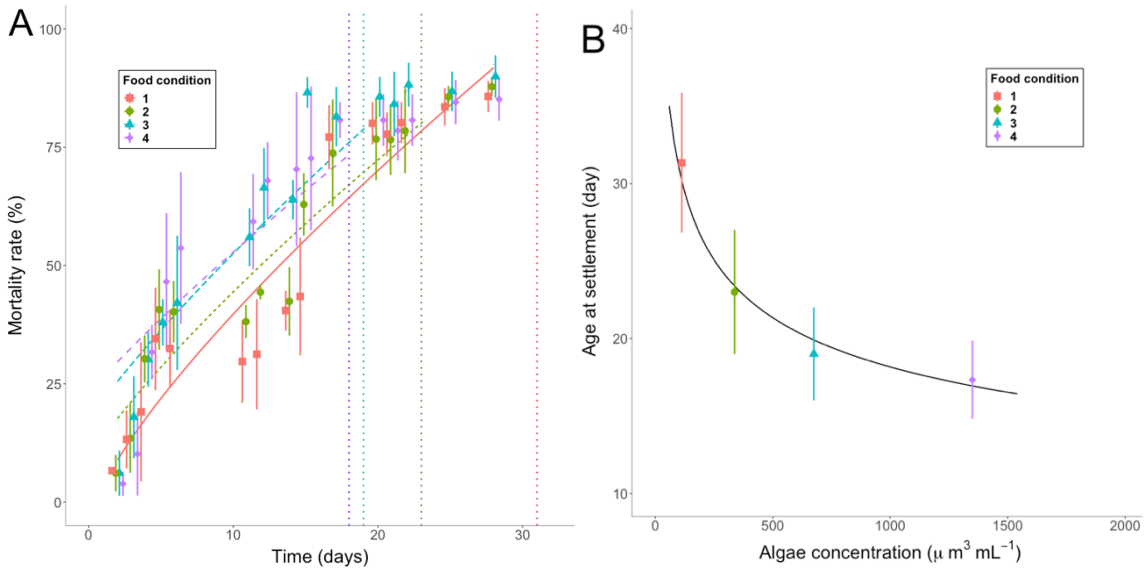


Figure 12 (A) Evolution of the percentage of dead oysters across time under different feeding conditions. (B) Mean age at settlement according to food concentration. The continuous curves are predictions from the models that were fitted to the observations (symbols), with the standard errors (vertical lines). The vertical dotted lines mark the age at settlement for each trophic level.

The age at settlement increased exponentially with the diminution of the food concentration. From the lowest to the highest trophic level, the age at settlement was 31, 23, 19 and 18 respectively (Figure 12 B), with significant differences only between the lowest and the two highest food conditions (Table 2).

Table 2 Summary of random intercept and slope linear mixed models fitted on larval performance measurements recorded from birth until settlement.

	Growth			Respiration rate			Feeding rate			Mortality rate		
Predictors	*Estimates*	*CI*	*p*	*Estimates*	*CI*	*p*	*Estimates*	*CI*	*p*	*Estimates*	*CI*	*p*
(Intercept)	0.99109	0.99076 – 0.99143	**<0.001**	-7.76069	-7.95216 – -7.56921	**<0.001**	0.92428	-0.09900 – 1.94755	0.105	-6.54297	-30.17951 – 17.09357	0.592
Time	0.00030	0.00028 – 0.00033	**<0.001**	0.10847	0.09867 – 0.11828	**<0.001**	0.14802	0.11158 – 0.18447	**<0.001**	9.26121	8.12855 – 10.39387	**<0.001**
Food condition 2	-0.00005	-0.00055 – 0.00046	0.862	0.43380	0.13985 – 0.72776	**0.005**	1.94855	0.48791 – 3.40919	**0.024**	19.16938	-14.25773 – 52.59649	0.272
Food condition 3	-0.00008	-0.00062 – 0.00045	0.759	0.37742	0.06804 – 0.68679	**0.020**	2.50133	1.02023 – 3.98242	**0.006**	36.30233	2.87521 – 69.72944	**0.044**
Food condition 4	-0.00108	-0.00161 – -0.00055	**<0.001**	0.23626	-0.07311 – 0.54564	0.139	1.12883	-0.35227 – 2.60992	0.161	49.13853	15.71141 – 82.56564	**0.008**
Time:Food.condition2	0.00009	0.00005 – 0.00013	**<0.001**	0.02688	0.00911 – 0.04464	**0.004**	0.01557	-0.04297 – 0.07410	0.603	-0.58612	-2.18795 – 1.01571	0.474
Time:Food.condition3	0.00016	0.00011 – 0.00021	**<0.001**	0.08092	0.05967 – 0.10216	**<0.001**	0.18553	0.11554 – 0.25551	**<0.001**	0.10257	-1.49925 – 1.70440	0.900
Time:Food.condition4	0.00024	0.00019 – 0.00029	**<0.001**	0.10102	0.07977 – 0.12227	**<0.001**	0.27397	0.20398 – 0.34395	**<0.001**	-1.10078	-2.70260 – 0.50105	0.180
Random Effects												
σ^2	0.00			0.05			0.78			999.23		
τ_{00}	0.00 $_{Tank}$			0.00 $_{Tank}$			0.63 $_{Tank}$			182.56 $_{Tank}$		
ICC	0.00 $_{Tank}$			0.00 $_{Tank}$			0.44 $_{Tank}$			0.15 $_{Tank}$		
Observations	144			72			129			180		
Marginal R^2 / Conditional R^2	NA			NA			0.765 / 0.869			0.824 / 0.851		

Growth

Significant differences in growth rate between food levels were recorded mainly from day-12. Differences were significant between diets, excepted for the comparison of the conditions C2 versus C4 and C3 versus C4 (Table 2). In addition to growth speed variations related to the food concentration, the size at settlement varied with the diet, reaching an average size of 210, 200, 190, and 180 µm at the trophic levels C4, C3, C2 and C1, respectively. After settlement, growth increased sharply (Figure 13). For instance, for the highest food level C4, the size went from 67 to 210 µm during the first 18 days and from 210 to 950 µm between the following 9 days. Despite the apparent reciprocity between growth and food concentration, it appeared that larvae grew faster within the first 8 days at C3 (675 $\mu m^3.\mu l^{-1}$) than C4 (1350 $\mu m^3.\mu l^{-1}$). This trend changed when larvae reached a mean size of 100 µm after which the fastest growth was recorded for the highest trophic level.

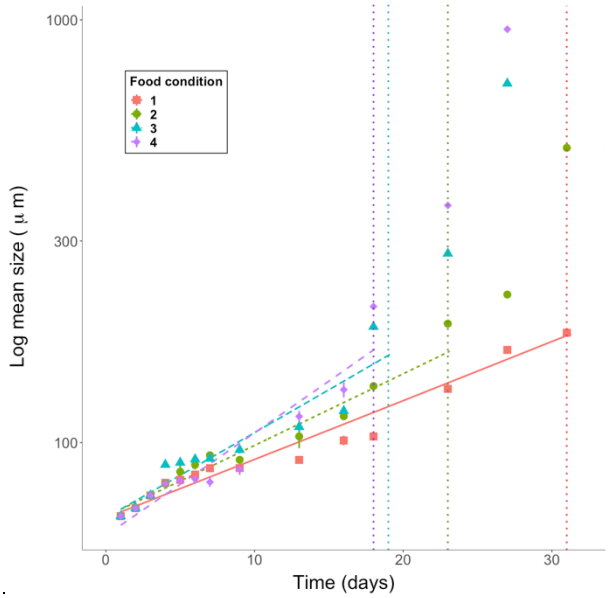


Figure 13 Oyster growth (log scale) over time for the different food conditions. The continuous curves show predictions from the linear mixed models that were fitted to the observations (symbols) with the standard error (vertical lines), for each food condition.

Feeding rate

Feeding rate was highly dependent on food concentration and could be described graphically by three regimes. For high food concentration, standard deviations were important and statistically no significant differences were reported between the trophic levels C3 versus C4 and C2 versus C4 (Table 2). At low food concentration, the increased consumption was closely related to phytoplankton density. At high

food concentration, feeding rate was higher at 675 $\mu m^3.\mu l^{-1}$ (C3) than 1350 $\mu m^3.\mu l^{-1}$ (C4) within the first 8 days of the rearing then this trend switched and the feeding rate increased faster at high food concentration. A microalgae uptake decrease corresponding to settlement was thereafter observed when the feeding rate was length-normalized (Figure 14) but this trend did not occur if the feeding was expressed as hourly uptake per individual (not shown).

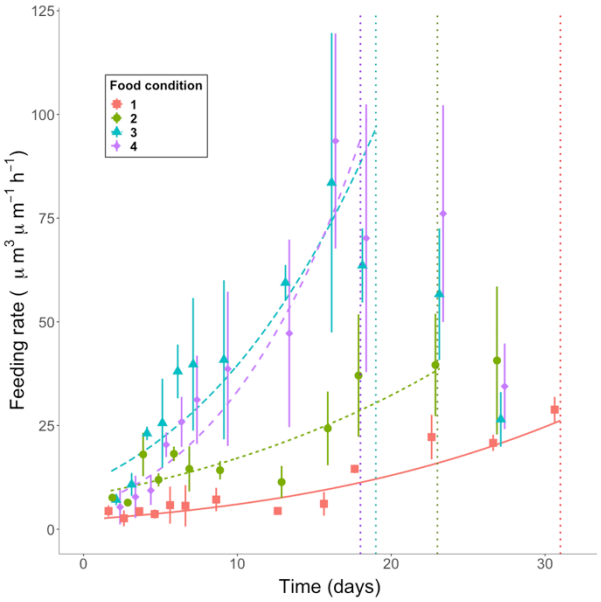


Figure 14 Oyster algae consumption per hour as a function of age for different food conditions. The feeding rate is scaled by unit of length. The continuous curves show predictions from the linear mixed models that were fitted to the observations (symbols) with the standard error (vertical lines). Vertical dotted lines represent the age at settlement for each trophic level. The values after settlement are not taken into account in the models.

Moreover, independently of the size, a slight decrease in the feeding rate also appeared during the transition in the umbo and eyed stages, respectively close to days 7/8 and 17/19 for conditions C4 and C3. At low food level (conditions C1 and C2) this trend is less obvious for the umbo stage but clearly appeared few days before the metamorphosis of eyed larvae. Finally, a generalized drop of food intake clearly appeared on day 15 which matched the main peak of mortality.

Metabolic rate

Over time, the length-normalized respiration varied significantly between trophic levels except for the food concentrations C3 and C4 (Figure 15).

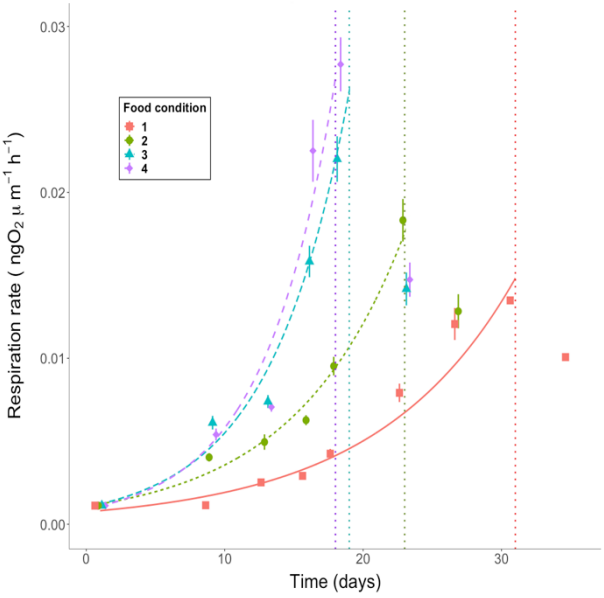


Figure 15 Oyster respiration rate according to their age under different feeding conditions. The respiration rate is scaled by unit of length. The continuous curves show predictions from the linear mixed models that were fitted to the observations (symbols) with the standard error (vertical lines). Vertical dotted lines represent the age at settlement for each trophic level. The values after settlement are not taken into account in the models.

There was an exponential increase in respiration rates with time with a marked decrease in metabolic rate after fixation of the eyed larvae. This decrease in breathing was apparent when the respiration was not length normalized and coincided with the cessation of the active search for food. Indeed, this is the moment when individuals stopped swimming and attached themselves to a substrate from which they started filtering the surrounding water.

During the first 3 days, the balance between energy consumed and ingested was close to 0 (≈ 4×10^{-6} J.day^{-1}) (Figure 16 A). Then, it slowly increased at food concentrations C3 and C4 while it remained in a 2×10^{-5} to 1.3×10^{-4} J.day^{-1} range during the entire larval phase at low food concentrations (C1 and C2). Similar to the feeding rate dynamic, drops in energy balance occurred at time of the switches to the umbo and eyed stages as well as during major mortality events. This resulted in possible

peak or plateau of negative energetic balance. The extent of these periods depended on the time required by the whole batch to fully move toward the next larval development stage.

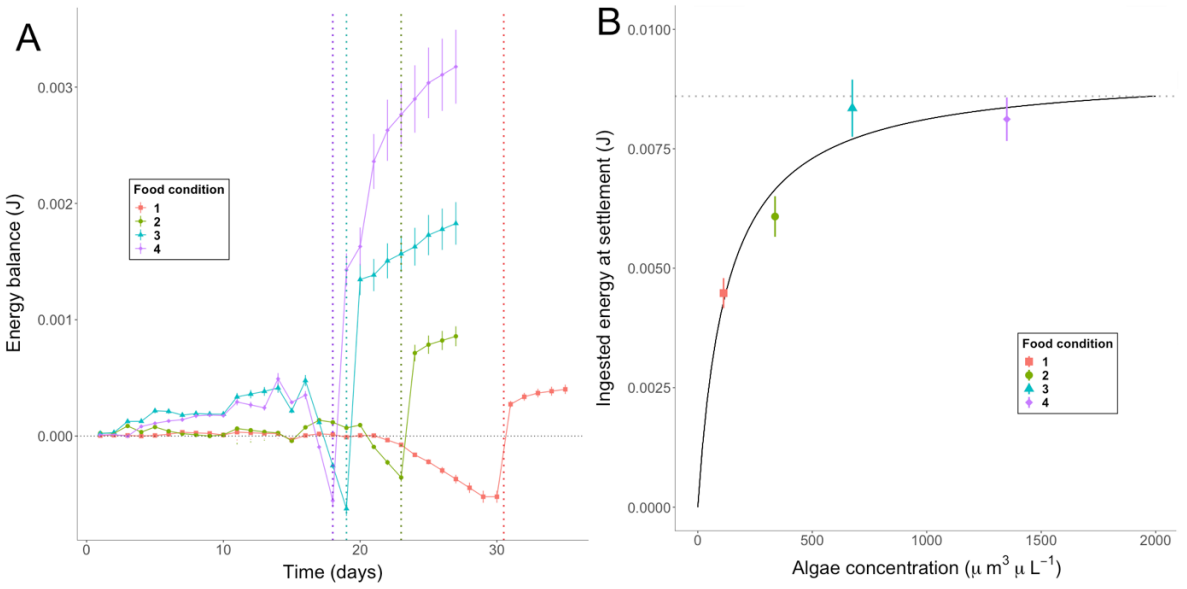


Figure 16 (A) Energy balance between food intake and respiration over time, vertical dotted lines represent the age at settlement for each trophic level. (B) Cumulated energy consumed at metamorphosis against food concentration. The continuous curve shows a Holling type II functional response fitted against the observations. Vertical bars are standard errors (A & B).

The cumulated ingested energy at settlement increased with food concentration but a saturation threshold close to 0.0086 J.ind^{-1} is observed at C3 concentration (675 µm^3 µl^{-1} ≈ 15 cell µL^{-1} TiCg equivalent diameter) (Figure 16 B).

Discussion

The present study aimed to assess, in view of DEB modeling, the effect of food concentration on *Pinctada margaritifera* larval performances and development efficiency. This study also incidentally identified metabolic traits that can be explained by behavioral and physiological changes at key moment of larval development. These new observations are fundamental in view of recruitment modelling.

Effects of food density on larval development

A close relationship between performances and feeding regime was demonstrated during larval development within the range of tested food densities (Table 1). During the larval phase, the amount of

food consumed is an essential factor in successful settlement as larvae must accumulate sufficient reserves to meet the energy demands required during metamorphosis (Strugnell and Southgate, 2003). The dynamic of the cumulated energy ingested at settlement was in accordance with previous studies that reported differences in post settlement size and biochemical composition of bivalves raised at different trophic levels (Holland and Spencer, 1973; Pechenik, 1990). These physical dissimilarities were closely related to the different ages at settlement that ranged in our case from 18 to 31 days. Our observations substantially differed from those observed by Doroudi and Southgate, (2003a) for the maximum age at settlement who reported settlement from 16 to 21 days in laboratory at 28.1 °C, but they agree with the 29 days reported by Thomas *et al*., (2011b) during *in situ* larval survey, which corresponds to our low food level conditions.

Here, larval growth was directly correlated with food density up to 20 cells μL^{-1} and the optimal algal ration remained within a range of 4.5–11.5 and 15–32 cells μL^{-1} for 7- and 20-day-old larvae respectively. These results are in agreement with Doroudi *et al.*, (1999a) and Doroudi and Southgate, (2000). Similarly, the recorded feeding rates per individual were in the range of those reported by Doroudi *et al.*, (2003b): 8.7 to 165 cells h^{-1} $larvae^{-1}$ respectively for larvae with shell length of 89 and 188 µm. Here feeding rates were highly dependent of the shell length and varied from 11.4 to 279.1 cells h^{-1} $larvae^{-1}$ from birth to settlement for well-fed larvae.

The respiration rates measured here (Figure 15) add to the rather shortlist available data reported for bivalve larvae. Our range of respiration rates was consistent with the rates measured for well fed *Crassostrea gigas* larvae (Gerdes, 1983) which rank from 0.4 to 6.1 nlO_2 h^{-1} $larva^{-1}$. Here, during larval development, *P. margaritifera* larvae respiration rate increased from 0.1 to 4.5 ngO_2 h^{-1} $larva^{-1}$. The DEB theory (Kooijman, 2010) itself does not use respiration rate as a primary variable, however, this information can be used to test in fine the model parameters accuracy.

The energetic balance calculation, with the exception of the assimilation efficiency coefficient, was based on the scope for growth (SFG) concept (Bayne, 1976) and the respiration-energy equivalent is directly subtracted from the energy derived from assimilated food. The energy left remains available for growth. Such calculations remain inexistent for bivalve larvae in the literature so far, respiration rates were measured over short periods and the interpolation of missing value may not be suitable for such calculation so these data have to be used meagerly. Moreover, discrepancies can arise because subtracting from the ingested food energy the energy-equivalent from respiration is only an approximation as respiration rates should compensate for both metabolic and growth costs (Kooijman, 2010).

The survival rates obtained here partially also agreed with the early studies (Doroudi *et al.*, 1999a; Doroudi and Southgate, 2000). We observed high mortality rates up to 7.5 cells μL^{-1} (≈ 337.5 μm^3 μL^{-1}) at day 12 but no significant differences occurred between the four tested trophic levels within 22 days of rearing. Moreover, mortality showed important standard deviation corresponding to large differences of mortality episode within the replicates of one trophic level. As suggested by Asmani *et al.* (2017), mortalities may be due to increased microbial activity or reduced water quality associated with unconsumed food decomposition and larvae excretion. The synchronicity between mortality and feeding decreases suggests that mortality episodes may relies on exogenous factors such as microbial infection accompanied by a non-feeding behavior

Influence of behavioral and ecological breaks

As reported in the literature, development and metamorphosis were closely related to the trophic levels, nonetheless this study suggests several behavioral and physiological particularities, or breaks, that occurred sooner or later depending on food concentrations. This is apparent here with the decrease of food consumption before settlement, confirming that metamorphosis is a metabolic singularity within larval development. As for embryonic development, metamorphosis strictly rely on reserve storage, for which environmental food concentration and reserve accumulation are required for an optimized larval period duration (Doroudi and Southgate, 2003). It appeared that reserve accumulation was directly linked to food concentration, and as a consequence, the eyed stage could occur at different ages and sizes depending on food availability. Therefore, well fed larvae will settle earlier and at a bigger size than underfed larvae, and with differences of accumulated total energy ingested until settlement. This energetic pattern agreed with the assumptions described by the DEB theory (Kooijman, 2010) and the influence of available energy on delayed metamorphosis (Doroudi and Southgate, 2003; Holland and Spencer, 1973; Pechenik, 1990) It can be stated that larval development for a given temperature relies primarily in the available energetic flux, and thus food quality/quantity, rather than genetic or other exogenous factors. Note that temperature may delay metamorphosis but this is also dependent on the energetic flow since no difference in size and cumulated ingested energy at settlement occurred for bivalve larvae reared at different temperatures but with similar food density (Doroudi *et al.*, 1999b; Rico-Villa *et al.*, 2009).

Settlement marks the end of the planktonic phase and comes with profound physiological changes. The post settlement metabolic rate drop can be related to the behavioral and morphological changes undergone by the pediveliger larvae. Indeed, when the competences for metamorphosis are reached, pediveliger larvae enhance their crawling behavior using their foot to find a suitable substrate to settle on, hence reducing their filtration activity (Cole, 1937). Movement and feeding are also inhibited because the velum is absorbed and replaced by the gills (Cole, 1938) and further developments

need to rely on previously accumulated endogenous reserves (Holland and Spencer, 1973). Once the larvae are fixed, these drastic anatomic changes may cause the decrease in respiration rate observed at the end of the larval life. In other words, whilst the growth accelerates, the respiration rate decreases at the same time. In fact, by stopping swimming, the part of the energy allowed to growth can increase. This suggests that settlement allow oysters reducing their global metabolic activity.

Breaks in metabolic rates are not visible only at the end of the larval stage. During the first 2 days, while shell length was increasing, feeding rates were relatively low and independent from the food concentration. This observation suggests that the development of newly released *P. margaritifera* larvae relies not only on exogenous source of food but also on maternal reserves and so on initial gamete quality. This is in agreement with Ehteshami *et al.*, (2011) who showed that diet during broodstock conditioning was influencing greatly gonad composition, reproductive output and embryonic development. This mixotrophic phase could therefore explain the low ingestion activity observed in the first days.

From day 2 to day 8, feeding was correlated with microalgae concentration except at the 675 (C3) and 1350 (C4) $\mu m^3\ \mu L^{-1}$concentrations, where growth and respiration rate of larvae in C3 condition showed higher performance than in C4. This result agreed with previous studies (Doroudi *et al.*, 1999a; Doroudi and Southgate, 2000) and could be explained by a temporary increase of microbial activity due to the decomposition of unconsumed algae. This may lower the larvae performances. This hypothesis is confirmed by the fact that at the same period mortality increased with the rise of phytoplankton concentration. Nevertheless, after 8 days of rearing, when larvae reached a length up to 100 µm, growth and feeding rates correlated with food density again.

Finally, after settlement, the decrease of the length-normalized feeding rate may just come from the increasing growth rather than behavioral or morphological changes, since the feeding rate per individual increases continuously. This behavior may also be reinforced by some physiological adaptation that allows oysters to support easily low food conditions that they cannot offset if they actively research food in the water column.

We suggest, as future perspectives, that all these behavioral patterns should be investigated in details by conducting similar experiences focusing on the oyster response to environmental possible constraint by measuring metabolic changes at settlement and minimal reserve dynamic. In addition, weight measurements and vibrio activity control should be added to assess mortality causes and metamorphosis reserve requirements.

Implications for spat collection

The behavioral and physiological patterns observed here provide new clues to interpret spat collecting success in tropical atoll lagoons, like it is commonly practiced in French Polynesia by the pearl farming industry. Commonly described as environmentally homogenous, the semi enclosed atoll lagoons in fact present relatively low temperature variations (3 °C during the year), but not negligible food concentration variations in space and time (Thomas et al., 2016a, 2010). Food variability is the main driving factor for larval development success. First it affects broodstock gonad composition and reproductive output that sets egg size and quality (Ehteshami *et al.*, 2011); then it determines the success of the mixotropphic phase, the period of larval development (Rico-Villa *et al.*, 2009) and the size at settlement. Low food condition is not lethal for larvae but highly impact growth speed, which delays settlement and ultimately increases *in situ* mortality rate by predation. Furthermore, after settlement the individual size might represent a competitive advantage in term of accessibility to the trophic resource. Spat survival may also depends on its size at settlement and its ability to redirect the energy allowed to the swim for the benefit of the growth speed. Thus, spat collecting effectiveness depends on a suite of processes that can be easily affected by a disruption of food supply as our experiments suggest. It also indirectly confirms pearl farmers empirical observations who have reported better spat collecting during the austral summer, a period generally with more favorable environmental conditions with suitable food concentrations.

Implications for DEB modeling

In this study, the two trophic levels C1 and C2 were calibrated to match extremes *in situ* food conditions reported from the field (in atoll lagoons). The results matched field data recorded by Thomas *et al.*, (2011b) with a larval size of 180 µm reached in 20 days at 29.4 °C against 190 µm in 23 days at 28.1 (C2) in this laboratory experiment. Despite expected differences in term of food quality between field and laboratory, chlorophyll-a is confirmed as a good proxy to model the growth of pearl oyster larvae. Furthermore, this contribution creates a tangible basis for a future *P. margaritifera* DEB model able to represent the full life cycle of the black lipped pearl oyster, with better parameterization of the larval stages. The DEB will be much more robust after detailing, like here, physiological processes directly relevant for Dynamic Energy Budget model parameterization (e.g., through the maximum surface-area-specific ingestion rate or the half saturation coefficient) and by providing data sets to accurately estimate values for the parameters controlling processes such as growth and respiration rate.

Conclusion

This work highlighted the effect of food concentration on the processes related to pearl oyster population recruitment success. Supported by previous laboratory observations, it demonstrates how energy intake through feeding as well as behavioral and physiological transitions allow optimizing the larval development duration and minimizing "the risky phase" of their life cycle. This study provided numerous new clues to establish a quasi-deterministic relationship between temperature and food condition in one hand and larval development and recruitment success in the other hand. By taking into account the metabolic switches that we could characterize, this study provides a strong foundation for DEB modeling development and for a better description of the complex interactions between *P. margaritifera* physiology and environmental conditions.

Acknowledgements

This study was co-funded by the Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER) and the Direction des Ressources Marines et Minières de Polynésie française (DRMM). Support was also provided through the ANR-16-CE32-0004 MANA (Management of Atolls) project. The authors thank the IFREMER and DRMM teams who participated in the experiments conducted at Vairao and thank Elke Zimmer for her helpful comments on experimental design, Quentin Schull for his conceptual and technical support in R code development and Claude Soyez for drawing the Figure 11.

PARTIE II

Impact de la variabilité environnementale sur les traits d'histoire de vie de **P. margaritifera** *: approche par modélisation DEB sur l'ensemble du cycle de vie.*

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ

Depuis près de 30 ans, le développement de la théorie de la Dynamique du budget énergétique (DEB) s'attache à décrire les flux d'énergie dans un organisme en fonction des composantes environnementales du milieu dans lequel il évolue. Développés pour la majorité des espèces de bivalves exploités, ces modèles bioénergétiques ont permis d'améliorer notre compréhension des interactions entre l'élevage de bivalves et l'environnement et également de questionner plus finement les effets du changement global, et des facteurs de stress environnementaux à des fins d'optimisation de la bio-production et gestion de ces ressources exploitées.

En Polynésie française, la perliculture représente le second revenu économique du pays. Cette activité est exclusivement pratiquée en milieu naturel et le succès de la production de perles noires repose largement sur les conditions environnementales du milieu d'élevage ainsi que la capacité des huîtres perlières à vivre dans cet environnement. La compréhension des interactions entre l'huître perlière *P. margaritifera* et son environnement est donc essentielle pour la pérennité du secteur. Dans ce contexte, la théorie DEB a été appliquée à *P. margaritifera* pour évaluer la sensibilité de son cycle de vie aux variations spatiales et temporelles de la température et de la nourriture, avec une attention particulière donnée à la croissance, la reproduction et le développement larvaire.

Les paramètres du modèle DEB ont été estimés selon la procédure *Add my Pet* qui nécessite premièrement, des données dites 0-variées (e.g. âge à la naissance, à la maturité sexuelle…) et/ou uni-variées (e.g. croissance physique, taux d'alimentation…) en condition trophique et de température connues, et deuxièmement, le choix d'un *typified DEB model* représentatif de la dynamique du métabolisme de l'organisme au cours de son cycle de vie (e.g. accélération de la croissance au cours des premiers stades de vie). Les *typified DEB models* sont des extensions à un ou plusieurs paramètres supplémentaires par rapport au *standard DEB model*. Un large éventail de jeux de données fournis par la littérature et complétés par une expérience en laboratoire spécifique, décrite précédemment (cf. PARTIE I), a ainsi été utilisé. Le modèle a ensuite été validé par comparaison de simulations numériques et observations réelles *in situ* issues de la littérature (sites de Takapoto et Mangareva) et d'un suivi terrain dédié à cette étude sur l'atoll de Ahe. Ces données acquises dans trois sites contrastés géographiquement exposent différents processus physiologiques qui ont pu être mesurés simultanément aux conditions trophiques et de température.

Ensuite, une analyse de sensibilité a permis de déterminer avec le modèle DEB comment les traits d'histoire de vie choisis en fonction des contraintes inhérentes à la collecte de naissains et à la production de perles peuvent varier dans un large éventail de conditions environnementales connues pour se produire (ou pouvant se produire) dans les lagons d'atolls de la Polynésie française. Ces traits de vie

sont :

1. L'effort de reproduction.
2. La durée de la phase larvaire pélagique.
3. La croissance coquillère.

Pour l'étude de sensibilité, trois scénarios environnementaux théoriques ont été élaborés :

1. Le premier considère différents milieux en conditions environnementales constantes.
2. Le second intègre des variations saisonnières de température fluctuant autours de différentes moyennes annuelles.
3. Le troisième utilise différentes vitesses et amplitudes de variations de concentration en nourriture.

Dans chacun des cas, les performances physiologiques de l'huître perlière face aux variations de l'environnement et les conséquences sur les traits d'histoire de vie, ont été étudiées.

Les résultats de l'application de la théorie DEB au cycle de vie de *P. margaritifera* et notamment l'utilisation du *typified DEB model* de type *asj* (extension de 2 paramètres supplémentaires par rapport au *standard DEB model*), permet de décrire un large éventail de caractéristiques et de processus physiologiques, avec une erreur relative moyennée sur l'ensemble des jeux de données de calibration égale à 0,273. Ainsi, l'accélération métabolique observée pour survenir après la fixation des post-larves (cf. PARTIE I) a pu être prise en compte par le modèle et le jeu de paramètres optimal, reproduisant les différents taux physiologiques aux stades larvaire, juvénile et adulte issus des données de calibration, a été retenu.

Le modèle calibré reproduit correctement les données de terrain historiques sur trois sites de culture différents en nécessitant toutefois un ajustement de la fonction de nutrition, probablement du fait de conditions trophiques hétérogènes (en qualité et quantité). Cependant les performances du modèle apparaissent très hétérogènes en fonction du processus physiologique. En effet, l'ajustement des masses de chair sèche et d'effort de reproduction est relativement médiocre avec entre 6 et 57% de la variabilité des fluctuations décrites par le modèle alors que les croissances coquillères sont modélisées avec un coefficient de détermination (R^2) proche de 0,99.

L'analyse de la sensibilité de *P. margaritifera* face au premier scénario environnemental théorique testé, montre que le modèle (de par sa formulation) capture correctement les faibles performances des huîtres à basse température et concentrations alimentaires, ainsi que les performances physiologiques qui augmentent avec l'amélioration des conditions environnementales. Ainsi, en milieu constant et dans la gamme des conditions observées en Polynésie française, l'analyse de sensibilité suggère une durée théorique de la phase larvaire variant de 10 à 70 jours, une fréquence de 2 à 14 pontes par an pour une

huître adulte de 13 cm de longueur et une taille commerciale (9 cm) atteinte entre12 et 40 mois après la fécondation des œufs.

L'analyse de la cinétique des flux d'énergie pour une huître perlière soumise à des variations de températures suggère que les changements saisonniers interviennent à une échelle de temps lente et trop éloignée de celle de la phase larvaire pour influencer celle-ci. Chez les individus matures, l'amplitude de température saisonnière affecte la croissance et la reproduction différemment selon la valeur moyenne de température annuelle. Par exemple, pour une moyenne de 26 °C, aucun effet significatif des variations saisonnières testées (1 à 7 °C) n'est observé sur la croissance ou la reproduction ; en revanche à 29 °C, le temps nécessaire pour atteindre une taille commerciale augmente de 5 mois et l'effort de reproduction est divisé par 1,5 le long du gradient d'amplitude de température testé. Les simulations suggèrent que les variations de température induisent une saisonnalité de la reproduction, alors même que *P. margaritifera* est une espèce censée se reproduire de manière opportuniste tout au long de l'année. On peut donc conclure que la diminution des performances physiologiques qui apparaissent quand on sort temporairement de la gamme de température optimale affecte l'expression des traits d'histoire de vie différemment selon la durée et l'amplitude du dépassement.

L'influence majeure des fluctuations de la concentration alimentaire sur le taux de croissance et sur l'effort de reproduction est aussi mise en évidence par les simulations numériques. Les variations de la concentration en nourriture telles qu'elles ont été simulées traduisent des alternances de phases d'abondance et de famine plus ou moins longues. Aussi, la durée des périodes en conditions extrêmes influence le cycle de vie des huîtres qui montrent des performances physiologiques plus faibles, associées au temps de récupération entre les périodes riches en nourriture et les périodes de famine. De ce fait, dans les scénarios théoriques testés, le temps requis pour atteindre la taille commerciale varie de 24 à 29 mois et l'effort de reproduction de 0 à 5 pontes par an.

Au final, le modèle DEB développé dans ce chapitre est capable de décrire un large éventail d'observations avec une fidélité toutefois variable en fonction du processus modélisé. La précision des estimations est nettement supérieure pour les processus relatifs à la croissance coquillère que ceux relatifs aux variations de poids de chair ou effort reproducteur. Ce résultat est cohérent avec le simple fait que le poids fluctue entre des individus de même taille. Toutefois, une description plus fine de la qualité de la nourriture disponible, associée à un réajustement de la fonction de nutrition, apparaît comme une première étape pour reproduire des variations temporelles de poids. Les résultats des simulations conduites par les 3 scénarios environnementaux théoriques soulignent l'effet des variations environnementales sur la capacité de *P. margaritifera* à croître et à se reproduire dans un environnement donné. Les variations environnementales ont en effet un impact significatif sur la dynamique énergétique puisque la température détermine la vitesse des échanges entre les compartiments et la

nourriture contrôle la quantité d'énergie en circulation. Ainsi, pour des conditions environnementales annuelles moyennes similaires, une forte différence dans l'expression des traits d'histoire de vie est observée entre les simulations en environnements constant et fluctuant. Dans un contexte de pérennisation de la culture de perles noires, ces résultats soulignent l'importance de maintenir la stabilité des écosystèmes exploités. Ceci devrait aider à prévenir d'éventuels effondrements des productions qui seraient résultantes de performances physiologiques non-optimales, elle-même induites par des conditions environnementales défavorables.

Le modèle DEB développé est capable de **décrire et reproduire** une **large gamme** de **taux physiologiques** pour *P. margaritifera* dans des **environnements contrastés**, et ce, tout au long de son **cycle de vie**. Il capture également avec compétence les **variations** d'expression des **traits d'histoire de vie** induites par les **fluctuations environnementales**. L'ensemble des résultats offre une **base** originale et **robuste** pour mieux **comprendre** les **aléas** liés à la croissance et à la reproduction, et à terme les **performances** du **collectage** pour un atoll donné.

Ces résultats constituent la fondation nécessaire pour aborder le **transfert** des traits d'histoire de vie décrits à **l'échelle individuel** vers l'échelle **populationnelle** par le **couplage** du modèle DEB, disponible maintenant la première fois pour tous les stades de vie, avec un **modèle de dynamique environnementale** spatialisé.

IMPACT OF ENVIRONMENTAL VARIABILITY ON *PINCTADA MARGARITIFERA* LIFE-HISTORY TRAITS: A FULL LIFE CYCLE DEB MODELING APPROACH

Article soumis, en cours de révision dans le journal *Ecological Modeling*

Nathanaël Sangare[a], Alain Lo-Yat[a], Gilles Le Moullac[a], Laure Pecquerie[b], Yoann Thomas[b], Sébastien Lefebvre[c], Romain Le Gendre[d], Benoît Beliaeff[a] and Serge Andréfouët[e]

[a] Ifremer, UMR 241 Environnement Insulaire Océanien (EIO), Labex Corail, Centre du Pacifique, BP 49 Vairao 98719, Polynésie Française

[b] Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, LEMAR, F-29280 Plouzane, France

[c] Univ Lille, CNRS, ULCO, UMR 8187 LOG, F-62930 Wimereux, France

[d] IFREMER LEAD NC, Noumea, New Caledonia

[e] UMR9220 ENTROPIE, IRD, Université de la Réunion, CNRS, B.P.A5, 98848 Nouméa, New Caledonia

Abstract

The black-lipped pearl oyster (*Pinctada margaritifera)* is extensively farmed in French Polynesia to produce black pearls. For a sustainable management of marine resources, studying interactions between organisms and environment, and the associated factors and processes that will impact their life cycle and thus modulate population dynamics is a major research priority. Here, we describe black-lipped pearl oyster energy acquisition and use and its control by temperature and food concentration within the Dynamic Energy Budget (DEB) theory framework. The model parametrization was based on literature data and a specific laboratory experiment. Model validation was carried out thanks to historical *in-situ* datasets and a dedicated field survey. Three theoretical environmental scenarios were built to investigate the response of the pearl oyster to environmental variations. We successfully modeled a wide range of life-stage-specific traits and processes, especially the delayed acceleration of growth after settlement. Applying the model on field data collected at three different culture sites required only one free-fitted parameter, the half saturation coefficient X_k, which is a component of the law governing ingestion. X_k integrates all variations linked to the trophic environment. Analysis of the kinetics of energy flux under theoretical environmental scenarios suggests that temperature variations induce seasonality of reproduction in a species thought to spawn opportunistically throughout the whole year. The major influence of food concentration fluctuations on growth rate and reproductive effort is highlighted. The model showed the lower performances associated with recovery time between food-rich and starvation

periods. The implications of these findings in the context of black pearl farming in a changing environment are discussed.

Key-words: Bivalve life cycle; Pinctada margaritifera; Physiology; Energetics; Dynamic Energy Budget theory; Environmental change

Introduction

In French Polynesia, pearl production is based on the culture of a single species: the black-lipped pearl oyster (*Pinctada margaritifera,* Linnaeus, 1758) (Andréfouët et al., 2012), a suspension-feeding bivalve living in the oligotrophic waters of atoll lagoons and coral reefs. Pearl oyster aquaculture takes place mostly in atoll lagoons, and has a major economic and social function since it employs about 1500 workers in remote atolls and represents the second income of the territory behind tourism (ISPF, 2016). Supply of juvenile oysters to farmers is largely dependent on the natural collection of larvae on artificial substrates and spat collecting variability and effectiveness impact the pearl industry. At the lagoon scale, spatio-temporal spat collection variability depends on the multiple factors that drive reproduction, larval development and recruitment success.

Tropical atolls lagoons are often described as stable and homogenous environments, with high temperature and low biomass of the different planktonic communities and with small seasonal variations (e.g. Charpy et al., 1997; Dufour et al., 1999; Torréton and Dufour, 1996). Behind this apparent stability, French Polynesian atoll lagoons experience spatial and temporal variations of temperature and food availability at both intra and inter-lagoon scales according to seasons and geographical positions (Charpy et al., 1997; Lefebvre et al., 2012; Thomas et al., 2010). Previous studies (Fournier et al., 2012b; Thomas et al., 2012) suggested that these environmental variations impact oyster's life history traits such as the reproduction efficiency and pelagic larval duration, which are two key life steps for spat collection success. However, in these remote exploited ecosystems, the influence of these local environmental conditions on oyster's life history, and ultimately on black-pearl farming sustainability, has remained poorly studied so far.

Besides the individual differences of metabolic process inherent to the oyster, such as nutrition capacity, growth or reproduction rates (Long KY and Le Moullac, 2017), the growth and development of the pearl oyster depend on complex interactions between physiology, environmental conditions and food availability (e.g. Chávez-Villalba et al., 2013; Doroudi et al., 1999; Pouvreau et al., 2000b). To quantify the consequences of environmental variability on *P. margaritifera* physiology, Fournier, (2011) and Thomas et al., (2011b) built two distinct Dynamic Energy Budget (DEB) models for the adult and

the larval stages respectively. At that time, the most suitable method for parameter estimation (van der Meer, 2006) constrained the authors to partially calibrate their models based on *Crassostrea gigas* parameters. These models have shown their ability to simulate effectively various physiological processes, and thus have laid a solid foundation for a comprehensive understanding of the factors underlying pearl oyster sensitivity to environmental fluctuations, such as recruitment variations in space and time (Thomas et al., 2016a). However, an integrative model for the full *P. margaritifera* life cycle, able to describe continuously growth, reproduction, larval development and recruitment potential was still missing. As the sustainable management of marine resources relies on the estimation of the species' current and future sizes, fitness, abundances and distributions, a full life cycle model is critical to model future population dynamics and the influence of changes in environmental factors.

The DEB theory (Kooijman, 2010) offers a framework that describes the metabolic organization underlying the physiological functions of an organism in a fluctuating environment. Based on a restricted number of assumptions, written out as mathematical formulas, this theory allows the description of growth, development and reproduction across an organism life cycle, as a function of available food and temperature. Its application is challenging because the state variables and parameters are abstract quantities that are not directly observable. Recent developments allow estimating all parameters of a DEB model using standard empirical datasets (Marques et al., 2018). Such calibrated DEB models have already been useful to predict the effects of global change, and better understand species geographical patterns, environmental stressors effects, bio-production optimization and management of exploited resources (e.g. Desforges et al., 2017; Molnár et al., 2011; Muller et al., 2019).

Here, the DEB theory was applied to assess the pearl oyster's life cycle sensitivity to the spatial and temporal variations of temperature and food, with a particular emphasis on growth, reproduction, and larval development. The DEB model parameters were estimated using a wide range of datasets provided by the literature and supplemented by a specific laboratory experiment (Sangare et al., 2019). The model was then validated using data specifically acquired for this study, as well as independent historical *in situ* data from three contrasted environments. Finally, a sensitivity analysis was performed to investigate how life history traits can vary within a wide range of environmental conditions known to occur (or that may potentially occur) in French Polynesian atoll lagoons. The implications in the context of black pearl farming are discussed.

Material and methods

A multi-approach coming *in situ* monitoring, laboratory experiment and modelling and multi-step framework (observation, calibration, validation and application), was used for our objectives. As an overview of this framework here before developing in the next sections, recent development,

specifically “the AmP project”, was used to fully calibrate the model (Marques et al., 2018). A field survey took place in the lagoon of Ahe (Tuamotu, French Polynesia) where oyster’s reproduction, growth and environmental data were monitored simultaneously. The collected data were used jointly with literature data to validate the model ability to describe oyster’s life history traits in three contrasted environments across the French Polynesian latitudes (Ahe, Takapoto and Gambier). Then, scenarios of food and temperature fluctuations were implemented to investigate the theoretical pearl oyster’s response to environmental variations. These steps are detailed below.

Study site

The lagoon of Ahe atoll is located at 14°29’S–146°18’W, 500 km Northeast of Tahiti Island in the northern Tuamotu Archipelago (Figure 17). Ahe lagoon is a 142 km^2 semi-enclosed atoll with a mean depth close to 42 m and a lagoon-wide e-flushing time of approximately 80-days (Dumas et al., 2012). The only active deep pass is located in the north western part of the lagoon and several shallow reef-flat spillways (less than 50 cm depth) are distributed along the reef rim, mainly on the south facing side of the rim. Ahe is a pilot site for pearl farming research program since 15 years (Andréfouët et al., 2012) as it hosts an important pearl farming activity. The atoll already benefits from a 3D hydrodynamical model (Dumas et al., 2012) which was extensively used for larval dispersal investigations (Thomas et al., 2016a).

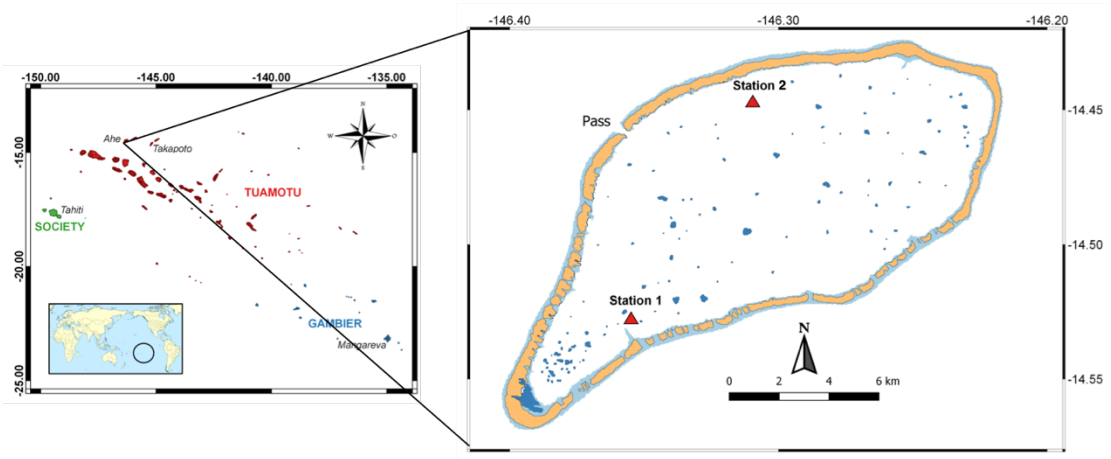


Figure 17 Location of Ahe atoll and location of experimental sampling stations in the lagoon.

Field work: adult growth, reproduction and environment data in Ahe atoll

Chlorophyll a (chl-a) concentration, as a proxy for food availability, and temperature were monitored during a six months field survey (February to August 2017) at 2 different sampling stations (Figure 17) assumed to be environmentally contrasted (Thomas et al., 2012). All measuring devices were placed at a depth of 5 m, directly on the rearing lines where the animals sampled were attached (see below). Temperature was recorded every 4 hours by iBcode22L temperature sensor. Food conditions were monitored hourly by two multi-parameter SMATCH® probes during four sampling periods: 02/24/2017 - 03/13/2017; 04/10/2017 - 04/19/2017; 05/26/2017 - 06/05/2017 and 07/02/2017 - 08/15/2017.

SMATCH® probes measurements accuracy was controlled by comparing with direct measurement of chl-a every 6 weeks. Water samples (500 ml) were taken and filtered on GF/F Whatman filters (ca. 0.7 µm pore size). Chl-a was extracted from phytoplankton cells during 8h in the dark in 6 ml of ethanol 70%. Concentration of chl-a was then quantified by chl-a fluorescence determined using a Trilogy® fluorimeter calibrated with chl-a standard (Sigma) and equipped with the appropriates optical filters (Welschmeyer, 1994).

Three cohorts of oysters per sampling site were used to monitor growth and reproductive effort. In the first two ones, 2 groups of 30 oysters, with initial average lengths equal to 9.5 ± 1 cm (mean ± standard deviation) and 12 ± 1 cm were monitored for growth measurement. Four measurements were performed at the beginning of each of the aforementioned sampling period. The measurement of shell length (Hynd, 1955) was carried out according to a conservative method of individual labeling. For the third cohort, a total of 1440 *P. margaritifera* at the adult stage (mean size = 11 ± 1 cm) was divided on 48 batches of 30 individuals, and 24 batches were placed at each station on rearing lines. The measurement of the reproductive effort was weekly recorded at each station during 6 months. Every 7 days, at each station, from February to August 2017, the Gonado-Digital Index (*GDI*, %) was measured on 30 individuals. *GDI* measurements were obtained by image analysis of the sagittal section of the gonado-visceral mass (image processing on Adobe® Photoshop® CS3 then analysis by ImageJ® 1.51j8). A description of the present sampling schemes and methods are also detailed in Fournier et al., (2012b). Finally, for comparison with DEB model outputs, the *GDI*, which is a surface area ratio, was converted to a Gameto-Somatic Index (*GamSI*, %), which is a mass ratio between reproduction buffer and flesh weight. Assuming no relative differences in weights between the components of the gonado-visceral mass, the following relationship was used to calculate *GamSI* from field data:

$$GamSI = \frac{GDI \cdot W_{w_visc}}{W_w} \qquad (1)$$

where W_{w_visc} is the wet weight of the visceral mass and W_w the total flesh wet weight.

Model description

To describe the growth, development and reproduction of *Pinctada* margaritifera as a function of temperature and food conditions, we developed a bioenergetic model, which relies on the concepts of DEB theory (Kooijman, 2010) (Figure 18 ; see Appendix B for the equations of the different fluxes) and revisits with new data and parameterization design (Marques et al., 2018) the works of Thomas et al., (2011b) and Fournier, (2011) who applied standard DEB model to *P. margaritifera* at the larvae and adult stage respectively. Our objective was to obtain a single set of parameters, with some stage-specific ones, for the full life cycle of *P. margaritifera*.

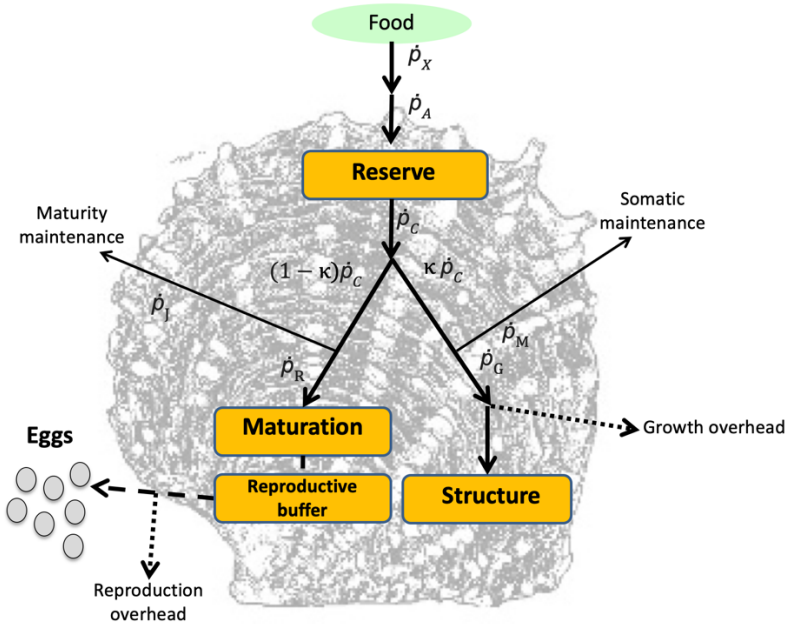


Figure 18 Schematic representation of a dynamic energy budget of black-lipped pearl oyster.

According to the DEB models previously developed for bivalves (Bourlès et al., 2009) in case of starvation, the maintenance costs are prioritized over reproduction then growth if needed. When the mobilized reserve does not cover all maintenances costs, the reproduction buffer takes over. Note that no lysis of the structure is allowed in our model, the individual dies if reserve and the reproduction buffer cannot cover maintenance costs.

Spawning is triggered according to an opportunistic strategy (Le Moullac et al., 2012; Pouvreau et al., 2000a, 2000c), regardless of the environmental conditions i.e. no food nor temperature threshold are required for spawning. Defined as a limit of mass ratio between the gonadic and total dry flesh mass,

the *GamSI* rules reproduction, thus when it reaches a given threshold ($GamSI_{Threshold}$) a part of the reproduction buffer is released. The parameter "*SpawnRatio*" defines this amount of stored gametes, which is released at each spawn. According to Fournier, (2011) and our own unpublished data of *GamSI* and histological analysis for 40 individuals right after spawning triggered by thermal choc, 80% of the spawners had a *GamSI* close to 0.15, while the other 20% totally emptied their stored gametes.

The DEB model here specifies the complete life cycle of *P. margaritifera*. It is of the *asj* type which takes into account the delayed acceleration of growth rate that is reported by Sangare et al. (2019) to occur right after settlement. The model assumed isomorphy except between the settlement and juvenile stage, where metabolism accelerates following the rules for V1-morphy (Kooijman, 2014) until the oyster reaches the juvenile stage. The consequence is that growth is not only accelerated by a larger intake, but also by a larger mobilization from reserve in comparison to an isomorph. Under this assumption, values of surface-area-specific assimilation rate and energy conductance after the metamorphosis depend on the feeding history during the larval stage, which may partly explain the natural variability in parameters between individuals of the same species (Kooijman et al., 2011). This phase is called type *M* acceleration (s_M) and we refer the reader to Kooijman (2014) for a detailed description.

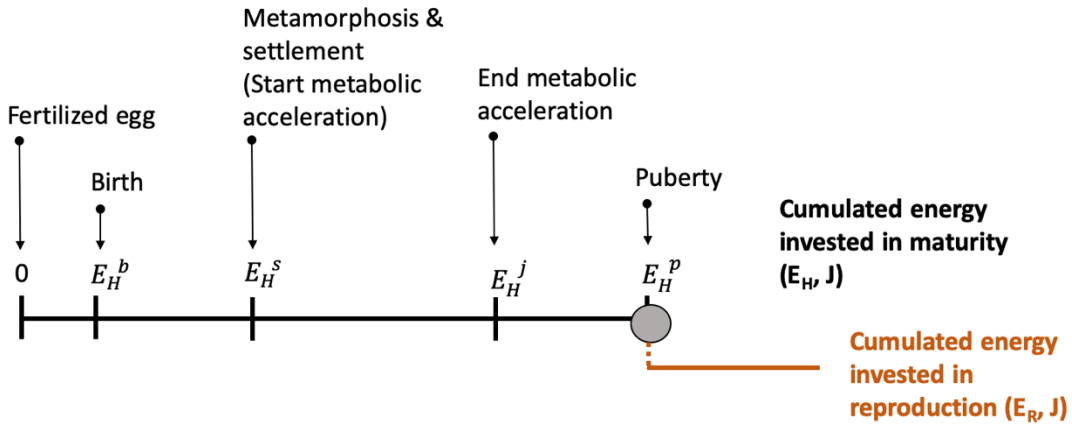


Figure 19 Definition of the different life stages in the DEB model. Between conception ($E_H = 0$) and birth ($E_H = E_H^b$) there is no external assimilation. Assimilation is switched on after birth. After birth at maturity level $E_H = E_H^s$ the organism metamorphosis and starts metabolic acceleration which ends at juvenile stage ($E_H = E_H^j$). After puberty ($E_H = E_H^p$), i.e. the adult stage, allocation towards maturation stops and allocation towards reproduction starts (modify from Augustine et al., 2014).

Stage transitions occur at defined thresholds of the cumulated energy into maturation E_H (Figure 19). An embryo becomes a larva at $E_H = E_H^b$, settles and metamorphoses (changes its shape) at $E_H = E_H^s$, reaches juvenile stage (without change in morphology) at $E_H = E_H^j$, and matures into an adult at

$E_H = E_H^p$. Metabolic acceleration occurs from settlement until juvenile stage. In addition, the model incorporates one shape coefficient for the adult (δ_M) and a different one for the larvae ($\delta_{M.larv}$) since larvae morphometry changes at settlement (Southgate and Lucas, 2011).

Link between DEB state variables and observable quantities

State variables of DEB models can be related to quantities typically used in aquaculture science or ecophysiological experiments, specifically: shell length, body weight and batch fecundity, using auxiliary equations. Shell length L_w (cm) (Hynd, 1955) is computed from the structural volume V (cm^3) and the shape coefficient δ_M or $\delta_{M\ larv}$ according to the maturity stage:

$$L_w = \frac{V^{1/3}}{\delta_M} \qquad (2)$$

The flesh dry weight (W_d, g) is the sum of the dry weight of structure W_V, reserve W_E and reproduction buffer W_{ER} that can be defined as:

$$W_V = d_V \cdot V \qquad (3)$$

$$W_E = \frac{w_E}{\mu_E} \cdot E \qquad (4)$$

$$W_{ER} = \frac{w_E}{\mu_E} \cdot E_R \qquad (5)$$

$$W_d = W_V + W_E + W_{ER} \qquad (6)$$

with d_V the specific (dry) density of structure (g cm^3), w_E the reserve specific dry weight (g mol^{-1}) and μ_E the reserve chemical potential (J mol^{-1}).

The gameto-somatic index (*GamSI*, %) is then computed using the following formula:

$$GamSI = \frac{W_{ER}}{W_d} \qquad (7)$$

Model parameters estimation

The "AmP" procedure was applied with MATLAB® (R2017b) to infer the DEB model parameters (Marques et al., 2018). This method uses experimental and field observations at different life stages and calibrates the parameters thanks to a Nelder-Mead numerical optimization that minimizes the difference between observed and predicted values, based on a weighted least-squares criterion. Initial

values of the parameters were set following Thomas et al., (2011b) and Fournier, (2011). Thirty datasets from the literature were used for model calibration ranging from length or age at different life stages, to respiration rate at different conditions of food and temperature (Sangare et al., 2019). The list of input data extracted from the literature is available at: https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Pinctada_margaritifera/Pinctada_margaritifera_res.html

The parameter X_k, a component of the law governing ingestion, is the only parameter of the *P. margaritifera*-DEB model that can be tuned freely for further applications in contrasting environments. This environment-specific coefficient reflects the variability in oyster food, and specifically the quantitative and qualitative effects of inorganic material and phytoplankton species on the feeding response of *P. margaritifera* (Alunno-Bruscia et al., 2011; Fournier et al., 2012a). In this way, the simulation of oyster growth in different Pacific tropical ecosystems is possible with a single set of parameters, with X_k, as the only free-fitting parameter.

Model validation

To assess the accuracy of the model simulations and its generalization to other French Polynesian atoll lagoons, modelled description of the pearl oyster life cycle was tested on four *in situ* datasets of growth and reproduction at different life stages and in contrasted environments (Table 3). These datasets were all independent from those used for model parametrization.

Table 3 Datasets used for model validation

Dataset		Site	Observation	Life stage	Survey period	Environment	Reference
1	A	Ahe	Shell length	Larvae	End of Austral summer (April-May)	Larval rearing of 20 days in an open circuit with a diet of cultured algae *Isochrisis affinis galbana* and *Chaetoceros sp. jonquieri* in a 1:1 cell ratio	(Thomas et al., 2011b)
	B					Larval rearing of 15 days conducted in the Ahe lagoon, with an open circuit rearing system supplied with lagoon water pre-filtered at 40 µm	
	C					Larval rearing of 15 days conducted in the lagoon, performed in microcosm (net mesh 40 µm, volume 250 l) in the water of the Ahe lagoon	
	D					Cohort of 'wild' larvae collected in water samples taken every two days in the Ahe lagoon	
2		Takapoto	Flesh dry weights	Adults (3 cohorts of 1; 2 & 3 years old)	Full year	*In-situ* rearing	(Pouvreau et al., 2000a)
3		Gambier	Flesh dry weights	Adults	Full year	*In-situ* rearing	(Le Moullac et al., 2012)
4	A	Ahe	Reproductive effort	Adults	6 months from mid-austral summer to mid-austral winter (February - August)	*In-situ* rearing at 2 environmentally contrasted sampling stations (Fig. 1)	(This study)
	B		Shell length	Adults (2 cohorts of 1.5 & 3.5 years old)			

The data from lot 3, allowed to test the model ability to describe pearl oyster performances at different life stage and latitudes and longitudes far from the pilot site of Ahe, since Gambier island is located by 23°S. Conversely, Tapakoto atoll is only 115 km away from Ahe.

Validation simulations were run in the conditions of food and temperature that were monitored simultaneously, along with the respective biological dataset. The parameter X_K was readjusted for each atoll according to the description of the food conditions and/or the age of the oysters. Several missing values of chl-a concentration during the 2017 Ahe study (Dataset 4) were filled using Fourier series (Curve fitting Toolbox 3.5.6 Copyright 2001-2017 The MathWorks, Inc.) fitted on the chl-a data available at each station.

To account for the inter-individual variability of the validation datasets 2, 3 & 4, the DEB model was applied using a multi-individual-based modelling strategy. The initial individual conditions of the simulations were computed according to the real oyster's length and flesh weights measured individually on each sampled oyster at the first sampling point of each dataset. Individual simulations were performed and then pooled together to compute average patterns.

The agreement between field observations and model simulations was evaluated by linear regression between the samples' mean value of observations (X) and the mean value of individual simulations (Y), which was tested against the Y=X model at the alpha error threshold of 5%. The R^2 coefficient of determination allowed us to evaluate how much of the variance was explained by the model.

Sensitivity analysis to environmental conditions

The sensitivity of the pearl oyster life history traits to environmental conditions was assessed with three theoretical environmental scenarios taking into account a wide range of temperatures and food concentrations that occur in tropical atoll lagoons, especially in French Polynesia. The effect of temperature on *P. margaritifera* growth and reproduction was investigated within the range 23 to 34 °C. This range brackets the French Polynesia typical seasonal variations, ranging from 27 to 30 °C in the northern Tuamotu Archipelago and 23.5 to 28.5 °C in the Gambier islands (Le Moullac et al., 2012; Pouvreau et al., 2000d), and also includes temperature maxima observed during El Niño (Andréfouët et al., 2018). The effects of food availability on *P. margaritifera* growth and reproduction were investigated within the range 0.05 to 1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$. In French Polynesian atoll lagoon, chl-a concentrations range from 0.1 to 0.7 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ with extreme values of 0.05 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ in the open ocean and 1.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ in Mataiva atoll (Andréfouët et al., 2001; Delesalle and Sournia, 1992). Independently of the atoll mean annual concentration, important variations of the planktonic ecosystem may occur at different time-scales and have been mostly related to grazing pressure (Delesalle et al., 2001; Fournier, 2011; Sakka et al., 1999; Thomas et al., 2010). Basic spectral analysis ("Fast Fourier transform" function from MATLAB® R2107b) on food concentrations time series provided by the 4 validation datasets (see above) were performed, for further representation of food variations.

Thereby, three theoretical scenarios were performed:

1) The influence of temperature and food concentrations were assessed by comparing oysters' life history traits in constant environmental conditions ranging from 0.05 to 1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ for food and 23 to 34°C for temperature.

2) The effect of yearly seasonal temperature variations on life history traits was investigated using sinusoid functions (period = 365 days) with a total amplitude ranging from 2 to 8°C and that oscillated around several values ranging from 22 to 35°C. Minimum and maximum temperatures occurred respectively in the middle of austral winter and summer. Here, the food concentration was fixed, and set at the average value of 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ based on observations by Charpy et al. (1997) from 16 Tuamotu atoll lagoons.

3) The influence of phytoplankton biomass variations was investigated by considering oscillations around the reference values of 0.1; 0.2 and 0.3 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ at a mean temperature of 28.5 °C (Charpy et al., 1997; Fournier, 2011; Thomas et al., 2010). Amplitude variations were set to vary from 0.1 to 1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$. Note that the minimum values were set to 0.01 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ to keep realistic the dynamic equilibrium of the grazer/phytoplankton system. The phytoplankton biomass turnover rate was investigated by setting the oscillation periods from once a year, to two days.

Simulations were first performed with the values for X_k calibrated in laboratory on larvae and adults feeding on cultivated micro-algae *Isochrysis lutea* and *Chaetoceros gracilis* (Table 4). This assumption does not represent the real variability of food quality and/or appetence of the oysters when considering total chl-a measurements (Alunno-Bruscia et al., 2011). Thus, simulations 1 and 2 were also performed with the values for X_k adjusted during *in situ* model validation.

Life history traits of interest were set according to the constraints inherent to spat collection and pearl production. Namely, these are 1) the reproductive effort within a year for a 13 cm-shell length individual initialized with an empty reproduction buffer at day 0, 2) the pelagic larval duration (PLD) that begin at gamete released and end when the maturity threshold $E_H = E_H^s$ is reached and 3) the time needed to reach commercial size, established at 9 cm, size at which grafting can be performed (Grand and Hauti, 1993).

Results

Parameterization

Parameters values are summarized in Table 4. The overall fit of the AmP method resulted in a mean absolute relative error (MRE) of 0.273 and a mean squared error (SMSE) of 0.294. In general, the

calibrated model accurately described the calibration datasets and reproduced well many characteristics such as growth, filtering or respiration rates, and length/weight ratio reported in the field and laboratory experiments. It also successfully captured the acceleration of growth rate at juvenile stage. The complete set of table and graphics that compared simulation vs. calibration data are supplied at: https://www.bio.vu.nl/thb/deb/deblab/add_my_pet/entries_web/Pinctada_margaritifera/Pinctada_margaritifera_res.html

During the model parameterization, the scaled functional response was assumed to be equal to 0.3 and 0.1 for *in situ* data representing the austral summer and winter respectively. The functional response for the *ad libitum* experimental data sets was set to 0.9 instead of the possible maximum $f = 1$ because it was rather unclear how optimal the nutritional value of the cultivated phytoplankton used for the rearing was for the needs of the animals.

Table 4 Symbols and parameters values at the reference temperature T_{ref} = 293.15 °K. Values annotated by a letter have been calibrated directly using literature data, other values were calibrated thanks to the *AmP* procedure (Marques et al., 2018).

Symbol	Value	Units	Description
Primary DEB parameters			
$\{\dot{p}_{Am}\}$	0.055 - 3.065	J cm^{-2} d^{-1}	Maximum surface-specific assimilation rate before (left) and after (right) acceleration
κ_X	0.416	-	Digestion efficiency of food to reserve
$[E_G]$	2383.2	J cm^{-3}	Volume-spec. cost for structure
$\dot{v}$	0.0002 - 0.01	cm d^{-1}	Energy conductance before (left) and after (right) acceleration
$[\dot{p}_M]$	5.39	J d^{-1} cm^{-3}	Volume-spec. somatic maintenance
$\dot{k}_J$	1.638×10^{-3}	d^{-1}	Maturity maintenance rate coefficient
κ	0.75	-	Allocation fraction to soma
κ_R	0.65 – 0.95	-	Reproduction efficiency for female (left) and male (right)
E_0	2.764×10^{-4} [b]	J	Egg energy content
E_{Hb}	6.326×10^{-5}	J	Maturity at settlement
E_{Hs}	3.537×10^{-4}	J	Maturity at settlement
E_{Hj}	3.011	J	Maturity at metamorphosis
E_{Hp}	3015	J	Maturity at puberty
Auxiliary parameters			
T_A	5785	K	Arrhenius temperature
T_L	291.77 [a]	K	Lower temperature boundary
T_H	306.83 [a]	K	Upper temperature boundary
T_{AL}	137.61	K	Arrhenius temperature for lower boundary
T_{AH}	303407	K	Arrhenius temperature for upper boundary
δ_M	0.27	-	Shape coefficient
$\delta_{M\ larv}$	0.59	-	Shape coefficient before metamorphosis
d_V	0.09	$g.cm^{-3}$	Specific density of structure
w_E	23.9	$g.mol^{-1}$	Specific dry weight of reserve
μ_E	550 000	$J.mol^{-1}$	Chemical potential of reserve
X_K	0.2 [f]	$\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}	Half-saturation coefficient for adults fed *ad libitum* in laboratory
$X_{K\ larv}$	0.6 [e]	$\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}	Half-saturation coefficient for larvae fed *ad libitum* in laboratory
$GamSI_{Threshold}$	0.29 [c]	-	Gonado-somatic index triggering spawning
$SpawnRatio$	0.85 [d; f]	-	Proportion of the reproduction buffer emptied at each spawning

[a] (Le Moullac et al., 2016); [b] (Acosta-Salmón, 2004); [c] (Pouvreau et al., 2000a); [d] (Fournier, 2011); [e] (Sangare et al., 2019); [f] personal unpublished data

Model validation

Dataset 1

In the case of larval rearing with cultured algae (Figure 20 A), the value of the half-saturation coefficient, X_k, corresponded to that calibrated for larvae experimentally: 0.6 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ (Table 4). For *in situ* rearing, not supplied with cultured algae (Figure 20 B, C and D), the half-saturation parameter was calibrated at 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ to obtain a better fit between simulations and observations. Despite a slight underestimation of the growth rate after day 11 for the rearing in mesocosm (Figure 20 C), the simulation fits were highly significant, with R^2 equal to 0.995; 0.937; 0.943 0.967 respectively for the simulations A, B, C and D with p-values < 0.0001.

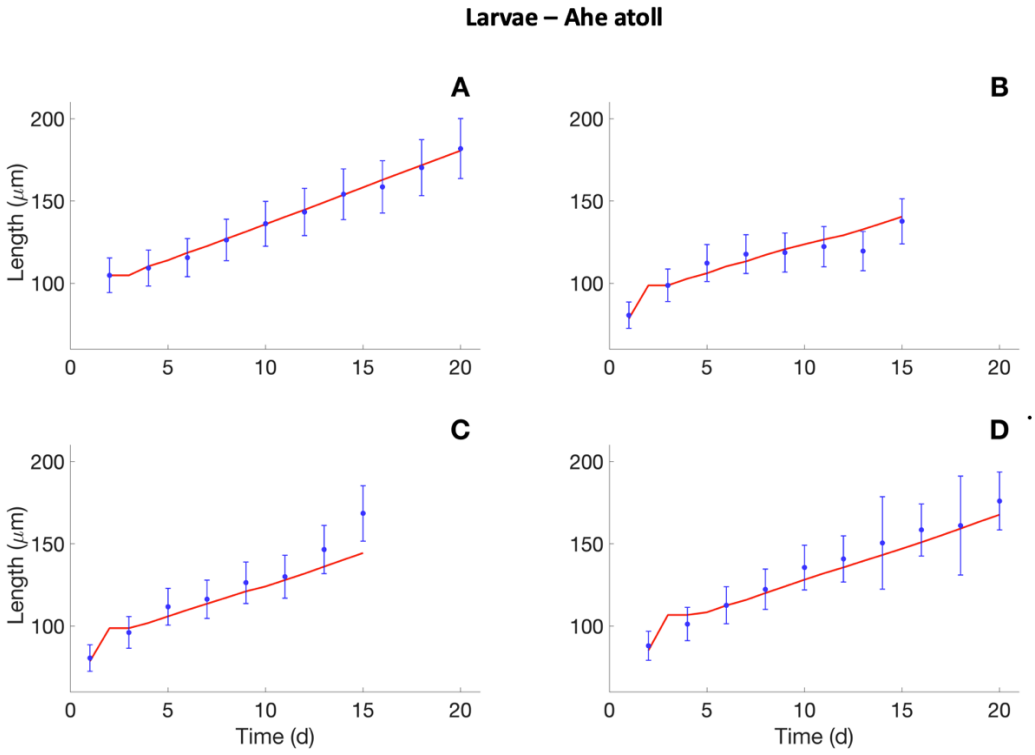


Figure 20 Comparison of observed (points ± standard deviation) and simulated (line) larval shell growth of *P. margaritifera*: (A) rearing in an open circuit with cultured algae as a food supply (X_k= 0.60 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$), (B) rearing in an open circuit with water from the Ahe lagoon (X_k= 0.20 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$), (C) rearing in a microcosm in the Ahe lagoon (X_k= 0.20 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$), (D) cohort identified *in situ*, in the Ahe lagoon (X_k= 0.20 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$).

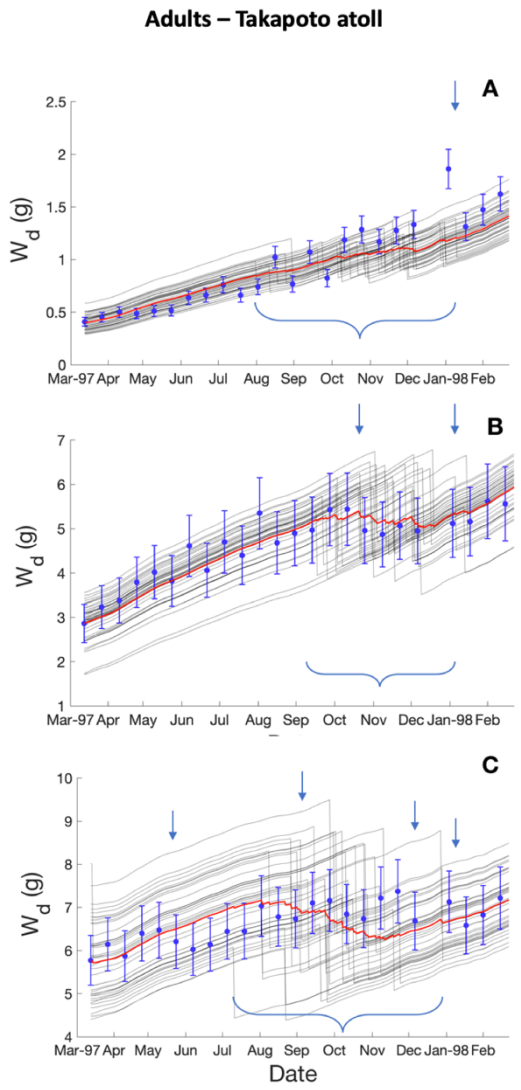


Figure 21 Growth in dry weight for age group 1 (A), 2 (B) and 3 (C) of pearl oysters (observed mean ± standard deviation = symbols; individual simulations = thin lines) in Takapoto atoll lagoon during 365 days. The bold lines represent the mean value of the individual simulations (n = 30), the braces refers to the simulation based spawning periods and arrows refer to spawning events identified by Pouvreau et al., 2000a.

Dataset 2

Simulations compared with the validation dataset 2 are presented in Figure 21. Here, the half saturation coefficients were adjusted at 0.7 mg POM l^{-1} for the age group 1 and 0.5 mg POM l^{-1} for age group 2 and 3 to obtain better fits. This way R^2 were equal to 0.864 and 0.884 respectively for the age group 1 and 2 with p-values < 0.0001 and simulations for age group 3 gave an R^2 equal to 0.373 with a p-value of 0.015. Pouvreau et al., (2000a) suggested from their study respectively 1, 2 and 4 spawning events for the age group 1, 2 and 3 represented by blue arrows on the Figure 21. These conclusions are not confirmed by the new simulations that suggested for each age group one spawning event per individual during the year of survey (marked by drops in the black lines on Figure 21). Individuals spawned continuously during several months (Figure 21 : braces) from August to January for the age groups 1 and 3 (Figure 21 A & C) and from mid-September to mid-January for the age group 2 (Figure 21 B). In any case, 80% or more of the spawning events occurred between mid-September and mid-December.

Dataset 3

Simulations of shell length and dry flesh mass evolution in Gambier Islands are compared with the validation dataset 3 in Figure 22. Here, the value of the half-saturation coefficient, X_k, was readjusted at 0.1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ to improve the fits.

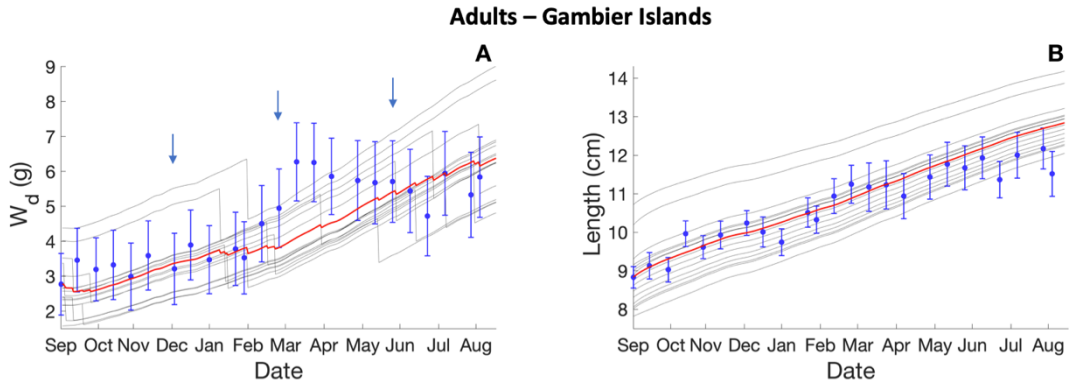


Figure 22 Evolution of flesh dry mass (A) and shell length (B) in Gambier Islands. Points and bars represent the observed mean ± standard deviation; thin lines refer to individual simulations and the bold lines represent the mean value of the individual simulations. Arrows refer to spawning events recorded by Le Moullac et al., 2012.

The simulations usually remained in the range of the observed values except for the large underestimation of the flesh dry mass between February and May (Figure 22 A; $R^2 = 0.561$; p-value = 0.0277) and an overestimation of the shell length from June to August (Figure 22 B; $R^2 = 0.904$; p-value = 0.001). Le Moullac et al., (2012) suggested 3 spawning events (Figure 22 blue arrows) in December, March and June. Here, these conclusions are not confirmed by the simulations that suggested one spawn per individual occurring asynchronously throughout the year (sharp decrease in the black lines).

Dataset 4

Environmental conditions from stations 1 & 3 (Figure 17), are shown Figure 23 A & B respectively. Time-series of gameto-somatic index variations are plotted on Figure 23 C & D. No readjustment of X_k from the value calibrated in laboratory ($X_k = 0.2\ \mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$) were needed to obtain better fits. A steady decrease of temperature from about 30 to 27 °C was recorded during the period of observation (February to August or the middle of the austral summer and winter respectively). According to the observations, food concentration and biological measurements did not show clearly defined seasonal variations. Peaks of chl-a concentration happened occasionally during the year. Gametogenesis occurred when food availability allowed it and spawning took place asynchronously the whole year (Figure 23). No massive spawning event could be clearly identified during the field survey.

Here, the model did not accurately reproduce *GamSI* variations, with R^2 equals to 0.057 and 0.125 and p-value equals to 0.1841 and 0.1679 respectively to the Figure 23 C & D. However, the mean value remained relevant within the general range of fluctuations, and clusters of asynchronous spawns occurred when observed *GamSI* decreased (Figure 23 arrows). Note that a slight decrease of *GamSI* occurred at station 3 between mid-April and mid-May without associated spawning events. According to the model simulations, this decrease was due to a low food concentration which led the organisms to pay maintenance costs from the reproduction buffer. Individuals simulated at the station 1 were able to reproduce once or twice depending on the initial conditions of their gonads, while individuals from station 3 spawned only once during the simulation.

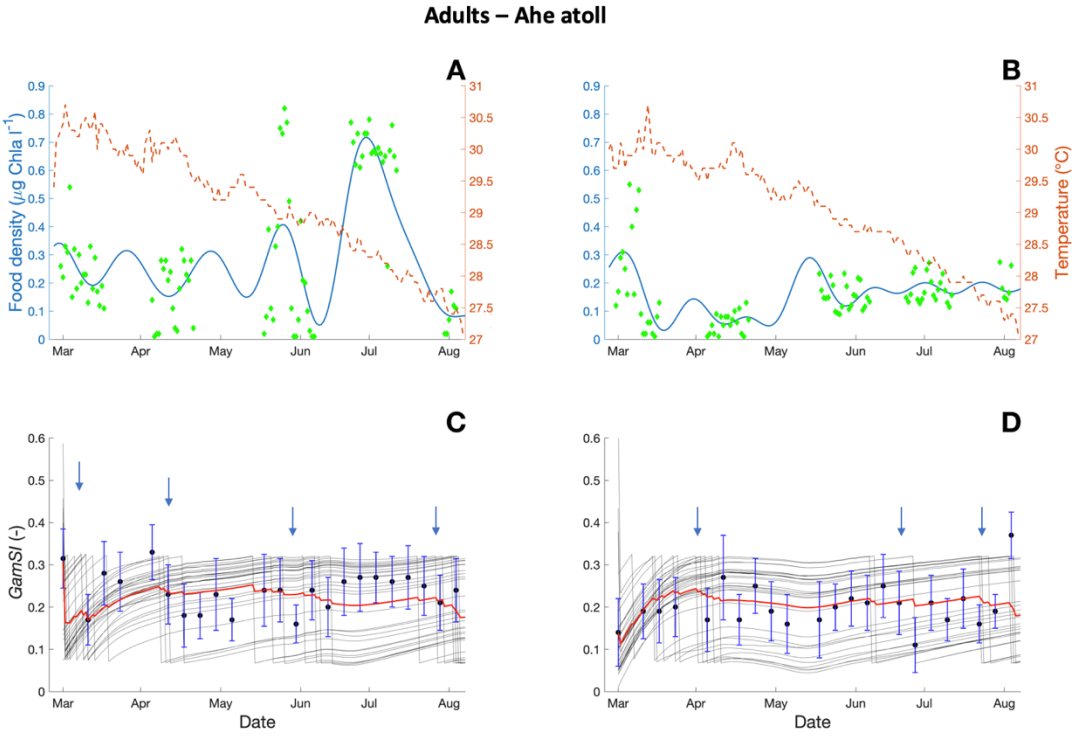
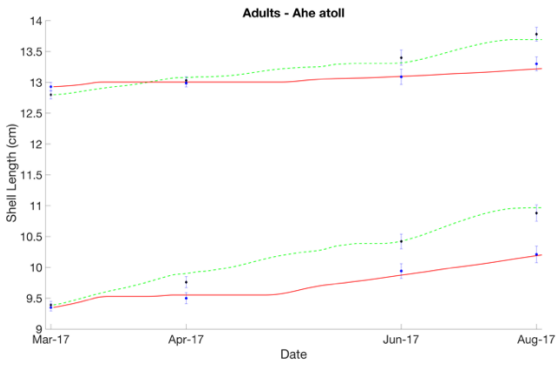


Figure 23 Variation of temperature (dashed line) and chlorophyll-a concentration from Fourier series (solid line) computed from in situ measurements (points) at the station 1 (A) and 3 (B). Comparison of observed mean *GamSI* ± standard deviation (points) and individual simulations (thin lines) at the sampling stations 1 (C) and 3 (D); bold solid lines represent the mean value of the individual simulations. Individual spawning events correspond to drops in the thin lines and arrows refer to potential spawning events.



The model accurately described shell growth at different ages and contrasted location within the lagoon of Ahe (Figure 24) with R^2 very close to 0.99 and p-value <0.0001. Since individual shell length values and dynamics were very close to each other, only the mean values of the observed and simulated data are plotted for the sake of clarity.

Figure 24 Shell length evolution of the mean observed values at sampling station 1 (diamonds) and 3 (circles) and simulations at sampling station 1 (solid lines) and 3 (dotted lines) for two classes of sizes in the lagoon of Ahe in 2017.

Sensitivity analysis to environmental conditions

Generally, the model predicted low oysters' performances at low temperature and food, and improved physiological performances with rising conditions until the temperature reached 34.5°C (Figure 25 & Appendix B) after which degrading performances prevented oysters long term survival.

Simulation 1: sensitivity to mean environmental values

Simulation 1 assessed the influence of constant food and temperature levels set at their mean values. Half saturation coefficients were set to 0.2 and 0.6 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ for adults and larvae respectively. The temperature from 24 to 30°C and food availability from 0.1 to 0.9 µg Chl-a l^{-1} is represented by rectangles on the Figure 25 to highlight the range of French Polynesian atoll lagoon conditions (Delesalle and Sournia, 1992). Within these ranges, we predicted a possible theoretic pelagic larval duration (PLD) from 10 to 70 days (Figure 25 A), 2 to 14 spawning events a year for a 13 cm shell length oyster (Figure 25 B) and a commercial size was reached at 12 to 40 months after egg fertilization (Figure 25 C).

According to the dataset 2, Gambier Islands experienced annually a mean food of 0.19 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$, a mean temperature of 25.5 °C and a half saturation coefficient (X_k) suitable for validation equal to 0.1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$. In these conditions a 13 cm shell length oyster would be able to spawn six times a year and the fertilized eggs would reach a commercial size after 23 months (not shown). Up north, in Ahe atoll, the dataset 4 framed food and temperature at 0.21 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ and 28.5 °C respectively with a X_k equal to 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$. Thus, a 13 cm shell length oyster could reproduce 5 times a year and fertilized eggs would reach a commercial size after 24 months.

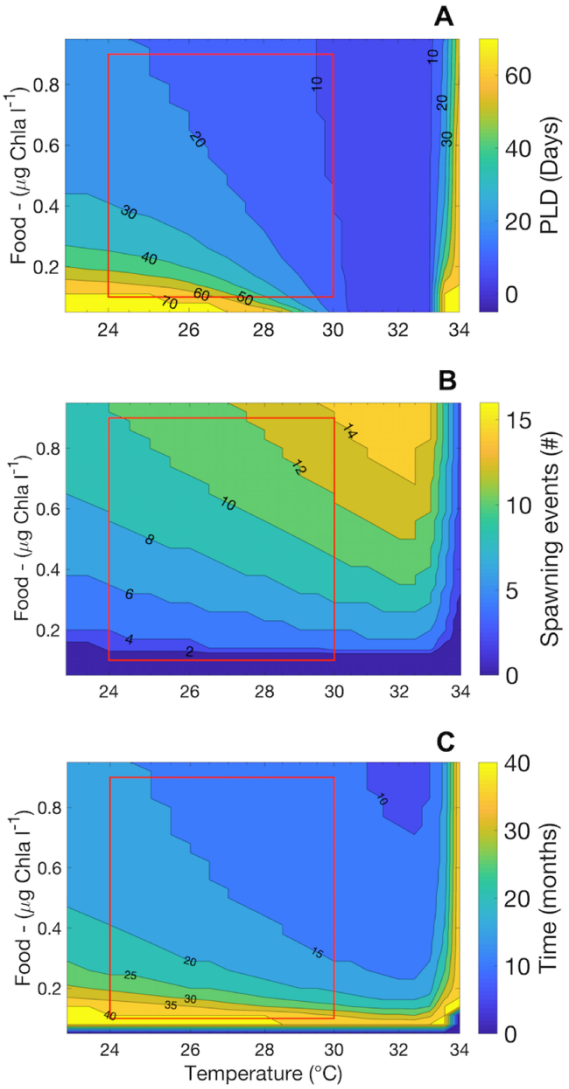


Figure 25 Theoretical simulations illustrating the influence of mean temperature an food conditions on life-history traits: (A) pelagic larval duration (Xk = 0.6 $\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}), (B) yearly reproductive effort (number of spawning events) for a 13 cm shell length individual (Xk = 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}) and (C) time required to reach commercial size for a young collected spat (Xk = 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}). Rectangles encapsulate the environmental conditions observed in French Polynesian atoll lagoons.

Similarly, for the value of $X_k = 0.2$ $\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1} which was reported *in situ* for larvae in Ahe (Dataset 1), PLD would range between10 to 20 days in the northern Tuamotu archipelago (not shown) when respectively released in austral summer (30°C) and winter (27 °C). No larvae datasets were available to assess X_k in Gambier Island, thus under the assumption that the half saturation coefficient does not differ between locations, the PLD in Gambier would range from 17 to 27 days depending on if the spawn occurred in the summer (28.5 °C) or winter (23.5 °C).

Simulation 2: sensitivity to seasonal temperature variations

Simulation 2 informs on how the seasonal temperature variations affect the growth and reproductive effort of oysters, with simulations performed at constant food levels (0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}$ l^{-1}), but at various mean temperatures and amplitude variations (Figure 26). Seasonal changes occurred at a slow time-scale that did not influence larval development, which is more sensitive to the relative variations at the time of development (see Figure 25 A). Seasonal amplitudes affected oysters' growth and reproduction differently depending on the average annual temperature. For instance, for a mean temperature value of 26 °C, no effect of the seasonal variations was reported on growth or reproduction, but at 29 °C the time to reach commercial size slowed to 5 months and reproduction effort was divided by 1.5 along the gradient of temperature amplitude (Figure 26). According to the actual range of temperature conditions occurring in French Polynesia (Figure 26: rectangles), oysters needed from 23 to 26 months to reach a commercial size (Figure 26 A) and spawners of 13 cm shell length could reproduce 4 to 5 times a year (Figure 26 B).

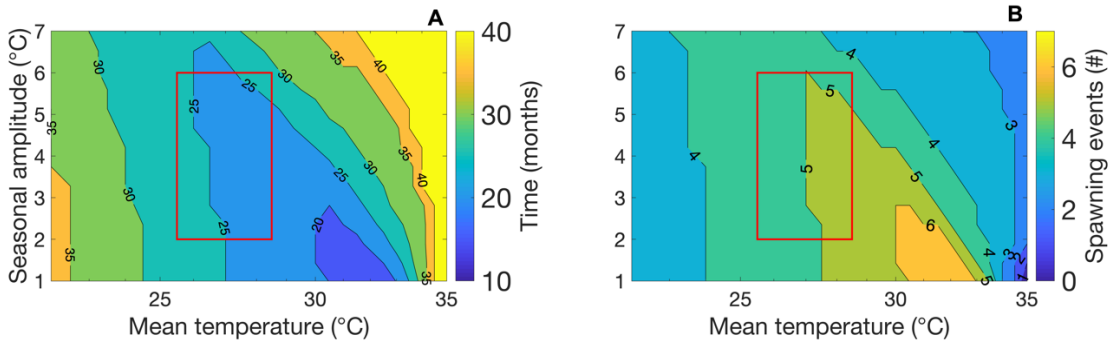


Figure 26 Influence of yearly temperature amplitude and yearly mean temperature on (A) the time required to reach commercial size for a young collected spat (B) reproductive effort (number of spawns) of a 13 cm shell length individual within a year. Simulation with constant food of 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ and Xk = 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$. Rectangles encapsulate the environmental conditions observed in French Polynesian atoll lagoons.

A mean fluctuation of 2 to 3 °C occur in the northern Tuamotu Archipelago where the mean annual temperature comes close to 28.5 °C; whereas a mean variation of 5 to 6 °C for an average annual temperature of 25.5 °C is recorded in the Gambier Islands. Then, using X_k values suitable (see above) for Ahe atoll and Gambier islands, it appeared that oysters needed 23 months to reach a commercial size, while spawners can reproduce 5 times a year in any case.

Seasonal fluctuations of temperatures introduced seasonality of reproductive outputs. For a mean annual temperature of 28 °C and seasonal amplitude greater than 4 °C, three of the five spawning events reported by the simulations occurred when temperature is above 28 °C. On the other hand, reproduction occurred at more regular interval over the year when the temperature difference between austral summer and winter is bellow 4 °C.

Simulation 3: sensitivity to phytoplankton biomass stability

The preliminary spectral analysis of the environmental conditions of the validation datasets (datasets 1; 2; 3 and 4) did not reveal any periodic signal in food variations (not shown). The absence of a regular time interval between food-rich and starvation periods suggested that fluctuation can be approximated by random variation in the field.

Here, only results for oscillations ranged from 0.1 to 1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ around the reference value of 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ are represented. Changing the reference food concentration had qualitatively no impact on the general pattern of the life history traits. Indeed, the shape of the isoclines would just be redrawn around the horizontal line defined by the chosen reference value (Figure 27, dotted lines = reference value of 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$).

Amplitude of food variations was related to the total amount of food available for oysters and a food variation lower than the reference value reflected stable food conditions over time (below 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$: Figure 27 dotted lines). Below this reference, oysters' energy management induced small growth variations (Figure 27 A) and reproductive efforts (Figure 27 B). Within these limits the time required to reach commercial size varied from 23 to 26 months and the yearly number of spawns varied from 3 to 5 events. Conversely, if the cycle amplitude was greater than the reference value for food, variations of life history traits became mainly driven by the oscillation period.

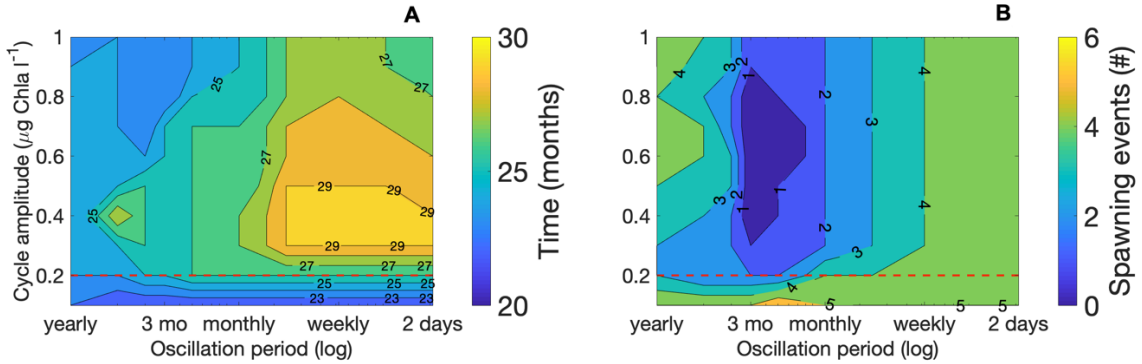


Figure 27 Influence of stability of phytoplankton biomass represented by the chl-a cycle amplitude (y-axis) and the oscillation period of chl-a cycles (x-axis) on (A) time required to reach commercial size for a young collected spat and (B) reproductive effort (number of spawns) of a 13 cm shell length individual within a year. Dotted lines refer to the reference value around which food variations (i.e. cycle amplitudes from 0.1 to 1 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$) oscillate.

Oscillation period was related to alternating plentiful and starvation phases. At high cycle amplitudes (above 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$: Figure 27 dotted lines) when this oscillation period increases, the duration of extreme condition periods (*ad libitum* or starvation) decreases. Thus, along the horizontal gradient, time required to reach commercial size varied from 24 to 29 months (Figure 27 A) and reproductive effort ranged from 0 to 4 spawning events per year (Figure 27 B).

The mathematical conception of the scenario forced food availability as a constant on the horizontal gradient. Consequently, for a given amplitude, the differences between life history traits is driven by recovery after starvation. This had a major impact on reproduction. For instance, for an amplitude cycle of 0.6 $\mu g_{Chl\text{-}a}\ l^{-1}$ no reproduction is allowed for oscillation periods between 1.5 to 3 months (Figure 27 B). Conversely, energy distribution lead oysters to slow growth at high oscillation period and vice versa (Figure 27 A).

No differences were reported on the PLD for amplitude of variations under 0.2 µg Chl-a l^{-1} and/or turnover rates faster than one month with a time of 20 days required to reach settlement (not

shown). Otherwise, PLD ranged from 20 to 70 days if the cycle of food variation started with a decrease and ranked from 10 to 20 in case of an increase.

Discussion

Critical examination of the new DEB model

The new DEB calibration for *P. margaritifera* leads to one single model with primary parameters applicable all along the life cycle. Compared to previous DEB models applied to *P. margaritifera* that described separately larvae and adult phases (Fournier, 2011; Thomas et al., 2011), the new full life cycle calibration brings together a wide range of datasets ranging from simple age at birth to respiration curve at different food level and temperature. The skills of the new model makes it more suitable for future ecotoxicological, physiological or biophysical ecology investigation *for P. margaritifera*. This is also a first step towards integrated population and ecosystem dynamic models.

Compared to the larval and adult phase DEB models (Fournier, 2011; Thomas et al., 2011), we obtained different parameter values for the metabolic rates. For instance; the general specific cost of maintenance $[\dot{p}_M]$ that was previously calibrated at 24 and 54 J cm^{-3} d^{-1} for the larvae and adults respectively dropped to a common value of 5.4 J cm^{-3} d^{-1} in this study. This compound parameter is directly related to the allocation fraction to soma (κ) and the maximum surface-specific assimilation rate ($\{p_{Am}\}$), thus the new calibration induces an increase of κ from 0.45 and 0.53 respectively for larvae and adult to 0.75, and a decrease of $\{p_{Am}\}$ from 13 and 795 respectively for larvae and adult to 3.06 J cm^{-2} d^{-1}. The newly calibrated value of κ and $\{p_{Am}\}$ remain consistent with the general patterns identified for bivalves (Kooijman, 2013) e.g., *Tridacna gigas,* a tropical bivalve had a κ of 0.83 and a $\{p_{Am}\}$ of 5.11 J cm^{-2} d^{-1} at the reference temperature of 20°C. Indeed, most bivalves refer to the reference temperature of 20°C while the black-lipped pearl oyster is adapted for a temperature of 29°C.

Moving from two separated models to one single model did not affect thus far the description of the different life stages. Growth curves were well captured with $R^2 > 0.9$. Previous (Fournier, 2011) and new DEB models respected the general patterns of observed mean flesh mass and reproductive effort. Model construction prioritized maintenance before growth and reproduction, and no maintenance cost could be paid from structure. Therefore in poor conditions, shell growth (that is a proxy for structural growth) stopped while flesh mass or reproduction buffer decreased, which is in agreement with observed patterns (Chávez-Villalba et al., 2013; Linard et al., 2011). In the model, the differences between compartment (reserve, structure and reproduction buffer) dynamics implied that the various life history traits were not reproduced with the same accuracy along the entire life cycle. For instance, shell growths were the best fitted measurements at any life stage and for any type of environments Figure

20;Figure 24). Conversely, flesh dry masses accuracy was more variable across time, with achieved R^2 depending on the age class ranging from 0.56 to 0.91 (Figure 21 &Figure 22 A). This is consistent with the idea that weight fluctuates within individual of the same sizes and that inter-individual variability increases with age (Pace et al., 2006).

Regarding *GamSI* evolution, the model was less accurate (Figure 23 C & D), with low R^2 and substantial dissimilarity between observed and simulated patterns. The discrepancies translate some difficulties for the model to accurately capture gametogenesis variations and spawning events in a variable environment. Part of the variance might be due to the sampling mode, which is lethal. Hence, the measured cohorts were different at each time-step, while simulations referred to a single cohort only. Thus, the initial conditions of each sampling point could differ. In addition, the sensitivity to this initial condition was likely more acute, considering the chosen reproduction "opportunistic strategy" (Le Moullac et al., 2012; Pouvreau et al., 2000c). This modelling strategy does not consider endogenous or exogenous factors assumed to favor the synchronicity of spawning (Southgate and Lucas, 2011) and it is thus difficult to reproduce accurately the sudden decrease of *GamSI* as observed in the field. A non-lethal sampling mode such as the high-frequency non invasive (HFNI) valvometry that can record spawning event from the valves activity (Bernard et al., 2016) might improve model outputs and general understanding of spawning determinism.

Conservative versus lethal sampling and simulation strategies cannot explain alone the general underestimation of flesh dry mass that was modeled in Gambier for several months, e.g. from February to May (Figure 23 A). A more likely explanation could be a lack of accuracy regarding the description of the amount of energy available in the field by using total chlorophyll-a as proxy for food. This last hypothesis is reinforced by the need to keep the half saturation coefficient (X_k) as a free-fitting parameter. As Alunno-Bruscia et al. (2011) has previously described for *C. gigas,* X_k integrates all variations related to the trophic environment. This includes food sources, variations of food nutritive quality, different selection of the filtered particles and variability in assimilation efficiency according to the particles actually ingested. As such, the presence of a food source that is poorly or not captured by the chlorophyll-a might explain the disagreement between observations and simulations of weight (Picoche et al., 2014). In parallel X_k likely depends on the age and/or size of the oysters. It is known for other bivalves (Sauriau and Kang, 2000) that filtration, selection, and ingestion capacities depend on life stage size and on prey sizes. Overall, high values correspond to poor trophic quality or low appetence for the available food. From there, the model suggests that cultivated micro-algae are less appropriate to feed pearl oysters than *in situ* species (Validation dataset 1) and *in situ* phytoplankton is more palatable for growing oysters (Validation dataset 2). These results remain consistent with the fact that *P. margaritifera* also feed *in situ* on achlorophyllous organisms. Following the work of Fournier (2011)

and Picoche et al. (2014), further work on pearl oyster trophic regime, planktonic communities and their nutritional value would be warranted, jointly with weight measurement.

Sensitivity analysis to environmental conditions

The constant behavior of temperature and food availability conditions in simulation 1 did not correspond to a real environment. However, as mean annual temperature is function of the latitude and mean chl-a concentration function of the lagoon water residence time (Andréfouët et al., 2001; Delesalle and Sournia, 1992) fixing in such a way the mean annual values created a partition between lagoons with different potentials and modes for oyster production. Lagoons from the northern Tuamotu Archipelago experience higher mean annual temperature than those experienced by the Gambier Islands and first appear to be more suitable for oysters' growth (Figure 25). However due to different food qualities (suggested by different values of X_k and based on the standard mean annual value of 0.2 $\mu g_{Chl\text{-}a} l^{-1}$), the performances are better in Gambier than northern Tuamotu. Thus far, PLD data are unavailable for Gambier. This prevents the appropriate adjustment of X_k and the assessment of model predictions. But for growth until commercial sizes are reached, the simulations agreed with Pouvreau and Prasil (2001) observations, with 24 and 25 months respectively in the Gambier and northern Tuamotu to reach 10 cm. These results highlight the need to take into account food quality jointly with temperature to explain past pearl farming performances, and in anticipation of environmental changes for planning future farming.

High seasonal temperature fluctuation had for general impact to decrease growth and reproductive effort, modulo the mean annual value (Figure 26). From simulation 2, performances decreased jointly with rising seasonal variations but this sensitivity to seasonal fluctuation declined when the mean temperature dropped. In French Polynesia, small seasonal variations are associated with high mean annual temperatures and vice versa. According to energetic dynamics, high temperatures accelerate energetic flux and vice versa, thus high temperature variations introduce a seasonality in reproduction with increased spawning during the warm season. The role of seasonal temperature variations and phytoplankton blooms on bivalve reproduction and synchronicity has been demonstrated for species in temperate environments (e.g. Philippart et al., 2012; Ruiz et al., 1992). To assess the influence of the environment on the *P. margaritifera* reproduction "opportunistic strategy" described by Fournier et al., (2012), it could be useful to sample *GamSI* along a gradient of atolls that experiment various temperature seasonal differences. This way, it would be also easier to further assess the influence of various endogenous or exogenous factors in spawning synchronicity.

Simulation 3 suggested contrasted responses of the black-lipped pearl oyster to phytoplankton biomass fluctuations. Energetic dynamics implies that oysters accessing similar amount of food (cumulative) but with different variations of concentrations across time will react differently. In particular, the duration of extreme condition periods implies different recovery needs after starvation and the consequences are expressed in the life history traits. For instance, gametogenesis duration has to be taken in consideration to explain the patchy results in simulation 3. Above the reference food concentration, the proximity between gametogenesis completion time and oscillation period prevented the reproduction buffer from filling up completely during the plenty period. The oyster became unable to reproduce, while in the same time the cumulative amount of food available in the environment is supposed to allow 5 spawns within a year (Figure 25 B). In agreement with Fournier et al. (2012) and Pouvreau et al. (2000c) who linked food concentration with reproductive effort and synchronicity, the simulation 3 confirms that food availability is the main driver of reproduction.

The results from the 3 theoretical scenarios highlight the importance of environmental variations rather than mean annual conditions to model and infer physiological traits. Food and temperature variations have significant impact on energy dynamics since temperature drives the speed of exchanges between compartments and food controls the amount of energy in circulation. Simulating a constant environment cannot reproduce the low physiological performances induced by environmental fluctuations, such as the compensation during starvation periods by reserves or the differences of energetic flux kinetics following temperature variation. Practically, the absence of a regular, predictable, time interval between plenty and starvation periods, makes difficult to infer the best possible locations for pearl farming.

The range of conditions represented by the various simulations had no impact on larval development. This is due to the time scale which are significantly different between pelagic larval duration and environmental changes in our simulations. At small time scale, PLD ranging from 10 to 70 days (the maximal theoretical values from our simulations) are simulated depending on the season and/or the trajectory (up or down) taken by the food availability variation (simulations 1 & 3). The 70-day extreme PLD has never been observed and will probably seldom occur in realistic environment with all mortality causes present (disease, predation…). Significant variations of temperature and food concentration are reported at short space and time intervals within a given lagoon (Thomas et al., 2010). Thus, mortality rate, environmental heterogeneity and larval behavior partly explain the 15 to 35 days PLD reported in the literature (Sangare et al., 2019; Thomas et al., 2014). Here, the results indirectly confirm that a spatial environmental heterogeneity plays a significant role in recruitment, by influencing growth rate, and indirectly mortality and dispersion time. High frequency monitoring of the environment in space and time emerge as a critical bottleneck for realistic modeling of larvae development and dispersal.

Perspectives

According to this study, most of the existing data on *in situ* growth and reproduction pattern for *P. margaritifera* agree with the results of the DEB model when considering adequate food and temperature variations. Thus, adequately considering future environmental conditions may provide insights in the future trends of *P. margaritifera* life history traits expression. In the next few decades, changes in ocean currents and temperature are projected to alter the surface and productivity of ecological areas near the South Pacific subtropical gyre leading to reduced phytoplankton biomass and average size in the ocean, which may also impact lagoons (Bell et al., 2013). Adults *P. margaritifera* preferentially feed on planktonic organism greater than 2 µm (Fournier et al., 2012a; Loret et al., 2000) and according to our model simulations, such changes could affect pearl oyster reproduction and growth, and eventually pearl farming yields. It would be interesting in the future to monitor the environmental changes and track the trajectories followed by each lagoon ecosystem within our simulation space, and infer possible problems. Obviously, simulations remain coarse simplification of the real environment, and various other factors might temperate the results. This could include fast environmental variations as well as physiological or genetical adaptations. Few studies have looked at the role of genetics in shaping pearl oyster life traits and thus on the potential of adaptation to changing conditions. Joubert et al. (2014) investigated the environmental control underlying the molecular mechanisms of shell growth, and Ky and Le Moullac (2017) highlighted the non neglegtable part of genetics on growth variability. We suggest that further work on these aspects is warranted.

At the intra-lagoon scale, phytoplankton abundance is highly dependent on water exchange with the ocean through the atoll rim but, the role of pearl farming activity on plankton concentration should not be overlooked. Hulot et al. (2018), Lefebvre et al. (2012) and Pagano et al. (2017) suggested significant depletion of planktonic organism concentration induced by tidal flushing and by the grazing pressure of the filter-feeder communities in aquaculture areas. Assuming that pearl lagoon phytoplankton richness follows Lotka-Volterra predator-prey dynamic (Dubois, 1975), increasing pressures on phytoplankton biomass tend to lead the dynamic equilibrium towards a limit cycle with high amplitude, resulting in *in situ* long period of low phytoplankton biomass with intense sporadic phytoplankton blooms. Such behavior has already been reported in French Polynesian atolls lagoons (Sakka et al., 1999) but, lack of high frequency data on phytoplankton communities and biomass makes difficult to accurately characterize the magnitudes and periods of these events.

Finally, to scale-up the limit of the black-lipped pearl oyster response to the environment conditions, a suggested approach would be i) the integration of the DEB model into an individual based model for the population level (e.g. Bacher and Gangnery, 2006; Thomas et al., 2016b, Sangare et al. in prep.) ii) coupling this population model with a biogeochemical and environmental model able to specify

food, temperature and the conditions of larval transport. Such design would match the work of Thomas et al. (2016a) on *P. margaritifera* who characterized larval growth and dispersal in a dynamic environment by coupling the DEB model for larvae with a hydrodynamic model.

Conclusion

By its ability to accurately describe a wide range of *P. margaritifera* physiological traits in contrasted environment, the newly calibrated full life cycle DEB model provides new opportunities to address questions spanning from physiological limits and adaptations to pearl farming sustainability. From the tested environmental scenarios, the simulations shed light on the influence of variations of temperature, food availability and quality on *P. margaritifera* life history traits expression. From both the environmental and physiological point of view, more observations are required for a better assessment of reproduction potential. Adequately considering future environmental conditions and testing them within this new calibrated DEB model may provide a great tool for further assessment of the sustainable management of marine resources and their associated ecological issues.

Acknowledgements

This study was co-funded by the Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER) and the Direction des Ressources Marines de Polynésie française (DRM). Support was also provided through the ANR-16-CE32-0004 MANA (Management of Atolls) project. The authors thank the IFREMER and DRM teams who participated in the experiments conducted at Vairao. A special thanks to Câline Basset for her invaluable help during the acquisition and the processing of the field data as well as Augustin Mata and Judy Mata for having welcomed us on the beautiful atoll of Ahe and allowed to work in the best conditions.

PARTIE III

Couplage du modèle DEB avec un modèle hydrodynamique de dispersion larvaire existant et analyse des facteurs à l'origine de la variabilité spatio-temporelle du recrutement à l'échelle lagonaire.

Introduction

Chez les espèces marines, la question de l'origine de la variabilité du recrutement est d'abord apparue chez les populations de poissons (Hjort, 1926) avant d'être étendue par Thorson (1950) à toutes les espèces présentant une phase larvaire planctonique. Le lien entre le succès de la reproduction, du développement larvaire, du recrutement et la dynamique des populations est couramment décrit par l'hypothèse « supply-side ecology » qui se concentre sur le nombre d'individus survivants pour alimenter les populations adultes plutôt que par les processus causant la mort (Grosberg and Levitan, 1992 ; Underwood and Fairweather, 1989). Considéré comme une phase risquée du cycle de vie, le stade larvaire a fait l'objet de beaucoup d'attention. Très tôt, Hjort (1926) émit l'hypothèse d'un excès de mortalité lorsque les larves commencent à se nourrir seules. Ensuite, la théorie dite de la fenêtre optimale (Cury and Roy, 1989) a lié la production des géniteurs et le succès du recrutement au développement larvaire et aux conditions environnementales. Cette théorie souligne que la concordance entre la présence de ressources trophiques et la période de développement larvaire peut expliquer les variations de recrutement d'espèces de bivalves (Menge et al., 2009 ; Olson and Olson, 1989 ; Thomas et al., 2011b). De façon générale, la production de larves, leur dynamique (y compris la croissance, la dispersion et la mortalité) et les mécanismes associés à la survie et à la fixation sont les principaux processus modulant le succès du recrutement des espèces benthiques. Ces processus étant largement dépendant des conditions environnementales, la physiologie des organismes et les modalités du milieu doivent donc être considérés conjointement pour étudier la dynamique des populations (Metaxas and Saunders, 2009). Cependant, l'absence de relation déterministe entre l'environnement et ces processus associés au succès de recrutement continue de brouiller les tentatives de compréhension et de prévision de la dynamique des populations.

En Polynésie française, la perliculture repose entièrement sur l'approvisionnement en juvéniles d'une seule espèce, *Pinctada margaritifera*, récoltés de façon naturelle sur des supports artificiels disposés dans les lagons perlicoles. Les travaux menés sur cette espèce dans les lagons polynésiens ont permis de mettre en évidence l'importance de prendre en compte l'ensemble des phases clés du cycle de vie de l'espèce, et d'être capable de les lier de manière déterministe aux facteurs de l'environnement pour pouvoir évaluer et anticiper sur le succès du recrutement (Thomas et al., 2016a, 2014). Pour décrire de manière réaliste la variabilité du collectage, il est donc nécessaire de quantifier les processus de reproduction, de dispersion et de recrutement à des échelles temporelles et spatiales appropriées et d'y associer l'influence des paramètres environnementaux tels que la disponibilité en ressources trophiques, la température et l'hydrodynamisme connus pour affecter l'effort reproducteur des géniteurs, ainsi que le transport, la vitesse de développement, le succès de la métamorphose et la survie des larves (Fournier, 2011 ; Thomas, 2009 ; Thomas et al., 2016a ; cf. PARTIES I & II).

Chez *Pinctada margaritifera* comme pour la plupart des bivalves exploités, des expérimentations en écophysiologie ont démontré la sensibilité de la phase larvaire à des conditions environnementales contrastées (e.g. Rico-Villa et al., 2009 ; Southgate and Lucas, 2011). La phase larvaire est ainsi soumise à une forte mortalité et est largement tributaire des conditions environnementales expérimentées au cours de leur phase de dispersion (Sangare et al., 2019 ; Thomas et al., 2011b). Des suivis terrain, et des travaux de modélisation biophysique ont ainsi permis de confirmer l'importance de plusieurs facteurs environnementaux tels que la température, la concentration et la qualité de la nourriture ou l'hydrodynamisme sur le potentiel de recrutement (Fournier et al., 2012b ; Pouvreau et al., 2000c ; Sangare et al. *in press*). Par ailleurs, chez l'huître perlière le succès de la reproduction dépend de plusieurs processus clés qui déterminent le nombre d'individus susceptibles d'être recrutés à l'issue de leur phase larvaire planctonique : la production de gamètes par les géniteurs, la synchronisation des pontes et le taux de fertilisation des œufs (Thomas et al., 2016a). Ainsi, décrire et quantifier la structuration spatiale des stocks de géniteurs, le succès des transitions entre les différents stades de vie (i.e. embryon, larve, juvénile, adulte), l'hétérogénéité spatio-temporelle des conditions environnementales, ainsi que les conditions météorologiques à l'origine du transport larvaire apparaissent comme primordial pour la compréhension des patrons de connectivité et l'évaluation du potentiel de recrutement de l'huître perlière.

Dans les lagons perlicoles, les conséquences des variations spatio-temporelle des conditions environnementales sur le déterminisme de la reproduction de l'huître perlière ou sur la phase larvaire planctonique ainsi que les processus de mortalité des premiers stades de vie ont souvent été abordés séparément pour étudier la structure des populations adultes (Fournier, 2011 ; Thomas, 2009). Cette approche discrète est directement liée au fait que les processus clés liant les différentes étapes de la dynamique du recrutement comme le synchronisme des pontes, les taux de fécondation ou mortalité larvaires sont aujourd'hui encore mal connus. Leur observation et quantification en milieu naturel reste quasi inexistante du fait de la complexité de leur échantillonnage (Rumrill, 1990 ; Southgate and Lucas, 2011) et leur description soumise à de nombreuse hypothèse souvent non testées. Aussi, l'absence d'une approche intégrant l'ensemble de ces mécanismes limite encore aujourd'hui notre compréhension du cycle de vie de *Pinctada margaritifera* en milieu naturel.

Pour mieux comprendre les conséquences de l'hétérogénéité environnementale sur le cycle de vie complet de l'huître perlière, un modèle bioénergétique basé sur la théorie de la dynamique du bilan énergétique (DEB) a été paramétré et validé (cf. PARTIE II). Le modèle DEB a permis de quantifier les conséquences de l'hétérogénéité des sources de nourriture et des conditions thermiques sur l'effort de reproduction des géniteurs et la croissance larvaire à l'échelle individuelle (cf. PARTIE II). La prochaine étape logique consistait à coupler un modèle en trois dimensions, capable de décrire la dynamique environnementale (nourriture et température), l'hydrodynamisme et la nage verticale des larves avec le

modèle DEB afin de modéliser, dans l'espace et dans le temps, l'ensemble du cycle de vie de l'huître perlière au sein d'un lagon perlicole. Cette approche intégrative mise en place au sein du lagon de Ahe (Polynésie française) permet d'évaluer comment la population d'huîtres perlières se reproduit puis comment les larves se développent et se dispersent simultanément dans des conditions environnementales réalistes. Malgré son potentiel, la modélisation n'est pas anodine à mettre en place et pour comprendre mécaniquement les schémas de recrutement, il est nécessaire de réduire la complexité du système en se concentrant d'abord sur les processus centraux qui sont la production de larves, leur dispersion et le potentiel de colonisation (Pineda et al., 2009).

Cette étude revisite et reprend le modèle biophysique de transport et croissance des larves de bivalves développé et validé par Thomas et al. (2016a) pour le lagon de Ahe. Ici, l'intégration d'un modèle DEB applicable tout au long du cycle de vie de *Pinctada margaritifera* (cf. PARTIE II) au modèle de transport larvaire lui-même revisité par Le Gendre et al. (*en préparation*), a pour objectif premier de relier les phases adultes (croissance et reproduction) et larvaire planctonique (croissance et dispersion) au sein d'un seul modèle intégratif spatialisé à l'échelle du lagon. Ensuite, à partir de conditions environnementales réalistes, l'objectif est ici de valider le modèle sur la base des patrons de densités et gammes de tailles de larves de bivalves observés sur le terrain (Thomas et al., 2012).

Les contributions de l'environnement et de chacun des processus clés du cycle de vie de l'huître perlière à la variabilité du recrutement peuvent ainsi être étudiées conjointement. Le lien entre l'environnement, l'effort de reproduction des huîtres adultes et les patrons de distribution des larves observés *in situ* sont discutés compte-tenu des processus centraux qui lient les différentes étapes du cycle de vie de l'huître perlière. Les résultats ainsi obtenus donnent de précieux indices sur les facteurs à l'origine de la variabilité du recrutement.

Méthodes

L'objectif de cette étude est de :

1. Fournir un modèle intégratif capable de simuler simultanément et de manière déterministe l'effort reproducteur et la phase larvaire de *P. margaritifera* en milieu naturel.
2. Reproduire par modélisation la dynamique des patrons de densités et tailles de larves décrits à la suite d'un évènement de ponte généralisé à l'échelle du lagon observé le 8 mai 2007 (Thomas et al., 2012).
3. Examiner et estimer la contribution de différents facteurs environnementaux (e.g. nourriture et température), physiologiques (e.g. croissance et effort de reproduction) ou mécaniques

(e.g. transport larvaire, taux de fertilisation des œufs) pouvant expliquer la variabilité des patrons de distribution larvaire.

4. Évaluer le potentiel de collectage dans le lagon de Ahe sur la période étudiée.

Le site d'étude

L'atoll de Ahe localisé au nord-ouest de l'archipel des Tuamotu en Polynésie française (Figure 28) est le siège d'une importante activité perlicole : en 2015 environ 11 % de la surface du lagon est occupée par des concessions d'élevage d'huîtres perlières représentant ainsi un stock en élevage évalué à 16,9 millions d'individus (com. pers. Service de la perliculture, DRM). Le nombre d'individus sauvages a été estimé à 666 000 huîtres perlières principalement distribués dans la partie sud-ouest ou « lagon-sud » et sur les pinacles du reste du lagon ou « grand lagon nord » (Andréfouët et al., 2016). Avec près de 1350 stations de collectage (600 collecteurs par station), Ahe est l'un des plus importants producteurs de naissains de la Polynésie française. De par son environnement propice au développement des huîtres perlières, Ahe est depuis 15 ans un site pilote pour les programmes de recherches sur la perliculture (Andréfouët et al., 2012). L'atoll bénéficie déjà d'un modèle hydrodynamique 3D (Dumas et al., 2012) largement utilisé pour les études sur la dispersion larvaire (Thomas et al., 2016a) et de nombreuses campagnes de terrain fournissent divers jeux de données environnementales et biologiques (Thomas et al., 2010 ; Thomas et al., 2012).

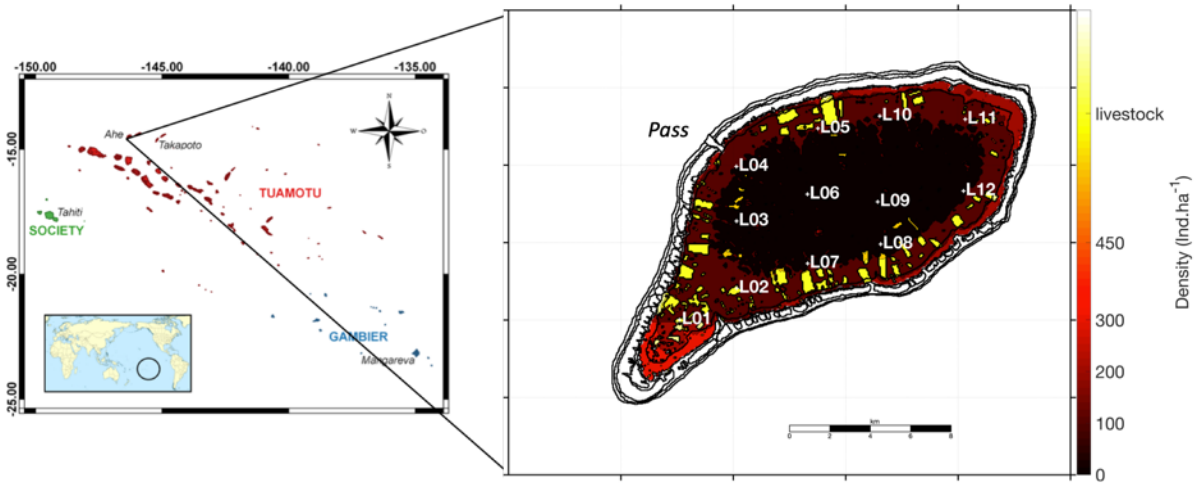


Figure 28 Localisation de l'atoll de Ahe, des concessions d'élevage d'huîtres perlières (rectangles rouge ; densité = 12 000 ind ha^{-1}) et des stations d'échantillonnage expérimental (Thomas et al., 2012) dans le lagon (L01-L12). La densité du stock sauvage est représentée par le dégradé de couleurs au sein du lagon.

Couplage des modèles hydrodynamique et bioénergétique

Le modèle biophysique combine (1) un modèle hydrodynamique (MARS-3D - *Model for Applications at Regional Scales*) auquel est intégré un sous-modèle de nage verticale simulant la dispersion et le comportement natatoire des larves avec (2) un modèle bioénergétique (DEB) simulant la croissance et l'effort de reproduction des huîtres adultes et le développement des larves (Figure 29 et PARTIE II). Un modèle simulant l'évolution des densités larvaires est appliqué en post-traitement afin de prendre en compte les processus de mortalité larvaire. Cela permet de simuler des densités et gammes de taille larvaires réalistes, pouvant être comparées avec des observations.

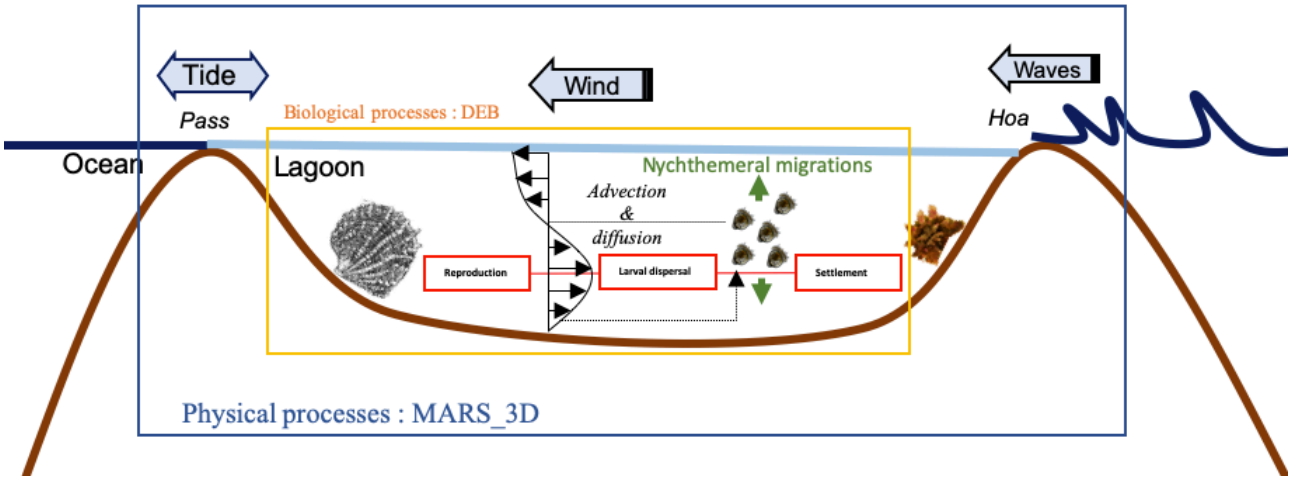


Figure 29 Schéma de modélisation des processus biologiques et physiques. Le modèle bioénergétique (DEB) forcé par les conditions de température et concentration en chl-a décrit la croissance et la reproduction des huîtres perlières tout au long de leur cycle de vie. Le modèle hydrodynamique forcé par le vent, la marée et les vagues est complété par un modèle de nage verticale et décrit la dispersion des larves au sein du lagon.

Modèle de circulation hydrodynamique

La circulation au sein du lagon de Ahe est simulée à l'aide d'un modèle hydrodynamique MARS-3D (Model for Applications at Regional Scales) en trois dimensions qui résout les équations de la dynamique de l'océan. Ce code hydrodynamique MARS-3D a été développé pour la modélisation océanographique côtière (Lazure and Dumas, 2008). Il résout les équations de la dynamique des fluides (Navier-Stokes) sous certaines hypothèses spécifiques (e.g milieu en rotation, approximation de Boussinesq, hypothèse hydrostatique). La résolution de ce système d'équations différentielles s'effectue sur une discrétisation en grille cartésienne au niveau horizontal et sur des niveaux sigma sur la verticale. MARS-3D permet ainsi de simuler de manière réaliste la dynamique de milieux côtiers sous les effets combinés des conditions océaniques (e.g marée, circulation méso-échelle), du vent et des échanges

thermiques entre l'océan et l'atmosphère. La nouvelle configuration du modèle dispose d'une résolution horizontale de 77 m et est discrétisée sur 50 niveaux verticaux (sigma généralisés). C'est le fruit d'un compromis entre la bonne représentation des structures qui gouvernent la circulation (passe, aspérités bathymétriques, *hoa*) et le coût de calcul de l'intégration du modèle et les capacités du calculateur utilisé (DATARMOR[1]). Dans le cas des lagons d'atolls, les entrées d'eau se font par la passe sous l'action de la marée et par les *hoa* sous l'action combinée de la marée et de la houle. Afin de bien intégrer l'effet des conditions océaniques, le modèle hydrodynamique 3D de l'atoll d'Ahe est imbriqué dans deux grilles 3D gigognes de plus grande envergure :

- Rang 0 : Modèle 2D maillé à 2 km : Tous les Tuamotus + Tahiti

- Rang 1 : Modèle 2D maillé à 400 m : recadré sur Ahe et Manihi (atoll à 12 km au nord-est de Ahe)

- Rang 2 : Modèle 3D maillé à 80 m : centre sur l'atoll d'Ahe

La stratégie d'imbrication des grilles utilisées est la méthode AGRIF (*Adaptative Grid Refinement in Fortran* – Debreu et al., 2008). Une description détaillée du modèle hydrodynamique est fournie par Lazure and Dumas (2008) et la configuration Ahe est présentée plus en détail par Le Gendre et al. (*en préparation*).

Modélisation de l'effort reproducteur de P.margaritifera *(phase adulte)*

L'effort de reproduction des adultes est simulé au pas de temps journalier grâce au modèle bioénergétique (DEB), dont une description détaillée est donnée dans la partie précédente (cf. PARTIE II). Une approche DEB spatialisée, à la résolution de la maquette hydrodynamique fine i.e. 77 m, a été mise en place. Ainsi, chaque maille de la grille comprend un modèle DEB distinctement implémenté par les caractéristiques respectives aux populations sauvage et en élevage (simulées séparément) et forcé sur cette grille par des séries temporelles 3D de température (issue du modèle MARS-3D) et de chl-a (issues de l'interpolation de mesures *in-situ*). Les variables d'état ont été initialisées à partir des caractéristiques de taille et poids moyen mesurées sur les populations du stock sauvage cartographiées en 2013 par Andréfouët et al. (2016) et du stock élevé recensé par la Direction des Ressources Marines de Polynésie française en 2015. Essayer de décrire les populations sauvages pendant la période d'observation (2007) à partir d'observation en 2013 aurait été trop hasardeux, notamment faute

[1] Localisée au Centre Ifremer Bretagne, DATARMOR est une infrastructure informatique de stockage, traitement et calcul pour les données marines.

d'information sur de possibles mortalités post-2007, et nous avons donc conservé les données de 2013 pour nos calculs.

Pour la reproduction, le déclenchement des pontes s'effectue de façon opportuniste lorsque le remplissage des gonades simulé par le modèle DEB dépasse 32% indépendamment des conditions environnementales (cf. PARTIE II). Chaque évènement de ponte simulé génère plusieurs millions d'ovocytes en fonction de 1) la densité du stock de géniteurs élevés ou sauvages 2) du sex-ratio et 3) de la fécondité (nombre d'ovocytes produits par individu, directement issu des résultats du modèle DEB). L'huître perlière étant une espèce protandre, le sex-ratio est calculé d'après le modèle décrit par Chávez-Villalba et al. (2011), qui lie le pourcentage de femelles de la population à la taille des individus.

Les capacités de calcul ne permettant pas de simuler les trajectoires pour l'ensemble des individus (i.e. plusieurs centaines de million), nous avons recours au concept du super-individu qui permet de simuler un nombre limité d'individus tout en intégrant comme variable d'état le nombre réel d'individus produits (Scheffer et al., 1995). Pour chaque évènement de reproduction dans une maille donnée du modèle, le nombre d'œufs total est ainsi représenté par 50 supers-individus (particules) dans la maille où la ponte a lieu. À chaque particule est associé un nombre d'œufs (O_0) équivalent à $1/50^{ème}$ du nombre total d'ovocyte produits. Cette simplification permet de maintenir un temps de calcul raisonnable lors de la dispersion (voir ci-dessous), tout en considérant une probable hétérogénéité de la dynamique de transport des particules libérées simultanément au sein d'une même maille.

Modélisation de la phase larvaire de P. margaritifera

A chaque événement de ponte, les particules sont relâchées sur la couche de fond de la maille où elles ont été émises afin de tenir compte de la sédimentation des œufs. Les particules commencent leur dispersion à 2 h du matin (arbitraire compte tenu du fait que les évènements de ponte sont simulés au pas de temps journalier) selon trois composantes : l'advection, la nage et la diffusivité verticale. Le modèle hydrodynamique assure les mouvements issus de l'advection et de la diffusivité verticale. Un modèle de nage verticale calibré par Thomas et al. (2014) à partir d'observations de migration nycthémérales est appliqué à chaque particules et décrit leur comportement natatoire. Enfin, la croissance larvaire est calculée selon une approche lagrangienne : un modèle DEB est associé à chaque particule et les variables d'état sont calculées au pas de temps du modèle hydrodynamique dans les conditions environnementales qui correspondent à la position géographique de la particule (voir section sur les forçages ci-après).

Dynamique de densité larvaire (off line)

La dynamique de densité larvaire est calculée après la dispersion et indépendamment pour chaque particule en fonction de son âge, de l'effort de reproduction fourni par les géniteurs l'ayant

produite et du succès potentiel de la transition entre la reproduction et la phase larvaire. Le modèle de mortalité exponentielle suivant est appliqué pour estimer le nombre de larves à chaque pas de temps (N_t).

$$N_t = Em \cdot O_0 \cdot e^{-Mt}$$

Le paramètre *Em* (%) traduit le potentiel de succès de la phase embryonnaire, défini ici comme la proportion du nombre d'œufs O_0 produit par les géniteurs accédant au stade larvaire. Il est majoritairement fonction de deux processus jamais quantifiés dans le milieu naturel : l'asynchronisme des pontes connu pour être fréquent chez *P. margaritifera* (Le Moullac et al., 2013) (i.e. le pourcentage de la population de géniteurs ayant effectivement pondu) et le taux de fertilisation des œufs émis i.e. le succès de fécondation des ovocytes par les spermatozoïdes, connus pour être possible seulement 2 h après émission des gamètes (Southgate and Lucas, 2011). Le paramètre *M* (j^{-1}) représente le taux de mortalité journalière des larves ; il regroupe l'ensemble des facteurs susceptibles d'affecter le nombre de larves au cours du temps tel que la pression de prédation, les maladies, la compétition trophique, etc. Les processus relatifs à ces deux paramètres sont difficilement quantifiables dans le milieu naturel et leurs rares estimations restent controversées. Dans un premier temps, les valeurs des paramètres *Em* et *M* ont été fixées d'après celles des taux de fertilisation et mortalité journalière répertoriées pour les bivalves par Rumrill (1990) et sont respectivement égales à 0,5 et 0,2 j^{-1}. Dans un second temps, l'influence de la valeur de ces paramètres sur la capacité du modèle à reproduire les observations réelles a été analysée et les valeurs des paramètres recalibrées sur la base des résultats obtenus.

Forçage du modèle : jeux de données environnementales

L'implémentation des champs de pression, de vent, ensoleillement, etc., nécessaires à la résolution des équations de l'hydrodynamique provient de la récupération des données du modèle météo ERA5 *reanalysis* (https://www.ecmwf.int/en/forecasts/datasets/reanalysis-datasets/era5).

La modélisation DEB nécessite de connaître les concentrations en nourriture (représentée par le proxy chlorophylle-a totale) et la température en tout point de la grille de calcul, sur l'ensemble de la période de simulation. Le modèle DEB fonctionne au pas de temps journalier tandis que le modèle hydrodynamique résout les équations de la dynamique à un pas de temps de quelques secondes. Pour forcer le modèle DEB en température, une simulation préliminaire a été réalisée afin de constituer un forçage 3D de températures moyennes journalières sur toute la grille et toute la période d'étude. La concentration en chlorophylle-a dans l'océan est fixée à la valeur théorique de 0.01 $\mu g_{chla}\ l^{-1}$ (Charpy et al., 1997). Celle à l'intérieur du lagon est issue de l'interpolation spatiale (3D) sur 12 stations (horizontale) réparties au sein du lagon et sur 50 couches sigma (verticale) de mesures quotidiennes de

concentration en chl-a *in vivo* (µg l^{-1}) mesurées du 29/04/2007 au 25/05/2007 (Thomas et al., 2010). Pour ces observations, des profils verticaux journaliers ont été réalisés avec une sonde multi-paramètres (SBE S19Plus, Sea-Bird Electronics) sur chacune des 12 stations d'échantillonnage (Figure 28). Pour pallier l'absence de données de chl-a sur la période précédant les mesures (voir ci-dessous), les moyennes temporelles des concentrations à chaque station ont été calculées puis spatialement interpolées, en trois dimensions et généralisées à la période entière.

Jeux de données de validation

Les données utilisées pour la validation du modèle correspondent à des densités et tailles médianes de larves issues d'un suivi *in situ* réalisé par Thomas et al. (2012). Ces auteurs ont effectué des pêches de larves tous les deux jours du 29/04/2007 au 24/05/2007 en 12 points du lagon de Ahe (Figure 28). Une ponte massive relative à la population d'huîtres perlières du lagon a été identifiée le 8 mai 2007. Notons que l'identifications des espèces de larves pêchées n'a pas été réalisée et que la présence de larves de bivalves autre que *P. margaritifera,* notamment *P. maculata*, n'a donc pas été quantifiée.

Stratégie de modélisation

L'objectif est de reproduire, grâce au modèle intégratif, la ponte généralisée à l'échelle lagonaire observée par Thomas et al. (2012) le 8 mai 2007 ainsi que les patrons spatiotemporels de taille et densité larvaire issus de cette ponte. La croissance et la reproduction des adultes a été simulée du 02/03/2007 au 25/05/2007 ce qui inclut une période « tampon » de simulation forcée par des conditions de nourriture et température moyennées (voir ci-dessus) de deux mois du 02/03/2007 au 29/04/2007 par rapport au mesures environnementales hautes fréquences. Cette période « tampon » permet de mieux prendre en compte l'hétérogénéité spatiotemporelle de la reproduction à l'échelle du lagon induite par l'hétérogénéité des conditions environnementales. La croissance et la dispersion des larves issues des simulations de pontes a ensuite été modélisée du 29/04/2007 au 25/05/2007.

Validation du modèle

Les patrons de distribution et tailles de larves simulés et observés à l'échelle du lagon ont été comparés après interpolation spatiale (par spline biharmonique) des données. L'interpolation fournit des cartes, ce qui permet de mieux juger la cohérence spatiale entre observations et simulations. Seules les cartes datées du 8 mai 2007 sont présentées ci-après. En effet, le caractère généralisé de la ponte observée à cette date permet de valider la description par le modèle de (1) l'effort reproducteur et (2)

des mécanismes associés à la transition entre le nombre d'ovocytes produits et le nombre de larves en circulation.

Outre les profils 2D sur l'ensemble du lagon, la comparaison des valeurs de densité et taille de larve simulées et observées a également été effectuée station par station. Un échantillonnage numérique, c'est-à-dire le comptage des larves propagées par le modèle, est réalisé sur 12 aires géographiques carrées, de longueur de côté égale à 1000 m, centrées autour des points GPS des stations d'échantillonnage réelles. Après interpolation spatiale des densités et tailles de larves simulées, les valeurs de densités moyennes et tailles médianes présentes au sein de chaque aire ont été isolées aux dates et heures d'échantillonnage effectués par Thomas et al., (2012) (soit 9 échantillons acquis aux 12 stations tous les deux jours du 29/04/2007 au 24/05/2007) puis comparées station par station aux observations réelles. Cette méthode d'échantillonnage numérique permet de minimiser l'erreur induite par le caractère discontinu des modes de distribution des particules simulées.

Enfin, sur la période simulée, les coordonnées des particules ont été isolées dès lors qu'elles atteignent un taux de maturité défini pour correspondre à celui de la fixation (cf. PARTIE II). Les concentrations en individus ont ensuite été spatialement interpolées (par spline biharmonique) puis le potentiel de recrutement à l'échelle du lagon a été comparé aux données de collectage acquises en 2007 sur les stations L03 et L09 (Thomas et al., 2012, voir Figure 28).

Statistiques

La précision des simulations par rapport aux observations de terrain a été évaluée par régression linéaire entre les valeurs des observations (X) et les valeurs simulées (Y) et testées par rapport au modèle Y = X au seuil d'erreur alpha de 5 %. Le coefficient de détermination R^2 permet d'évaluer la part de la variance expliquée par le modèle.

Par ailleurs, la différence de pourcentage relative (*RPD*) qui montre la différence entre valeurs observées et simulées par rapport à la moyenne des deux, a été calculée pour chaque point d'échantillonnage. Cette valeur est moins intuitive que le calcul de l'erreur relative mais permet de s'affranchir des divisions par 0 dans les cas où les observations rapportent une absence de larve.

$$RPD(X,Y) = 2 \cdot \frac{X - Y}{|X| + |Y|}$$

Les résultats, bornés entre -2 et 2, ont ensuite été normalisées et exprimées en pourcentage. Ainsi, une *RPD* égale à 0 % traduit des valeurs observées et simulées similaires, les valeurs négatives correspondent à une surestimation de la variable simulée par le modèle et inversement une valeur positive à une sous-estimation du modèle. La qualité descriptive du modèle (simulations *versus*

observations) dans l'espace (lagon tout entier), ou dans le temps (sur la période de simulation) a été évaluée par le calcul de la moyenne des valeurs absolues de *RPD* à toutes les stations ou au cours du temps à chaque station (RPD_{moy}) ainsi, d'un point de vue spatiotemporel le pourcentage d'erreur relative est compris entre 0 et 100%.

Analyse de sensibilité / réajustement de la calibration

Les modèles bioénergétique (DEB) et hydrodynamique (MARS-3D) ont déjà été validés séparément (cf PARTIE II ; Le Gendre et al., *en préparation*), aussi, au cours de cette étude aucune analyse de sensibilité n'a été effectuée sur la valeur de leurs paramètres ou leur formulation. La sensibilité du modèle aux paramètres pour lesquels subsiste une incertitude a été testée, à savoir : le taux de remplissage initial des gonades, le potentiel succès de la phase embryonnaire (*Em*) et le taux de mortalité larvaire journalière (*M*).

La distribution temporelle des évènements de ponte simulés par le modèles DEB en conditions réalistes a été visuellement analysée pour différents taux de remplissage des gonades initiaux.

Après analyse visuelle des dynamiques temporelles des évènements de reproduction, les taux de remplissages des gonades des géniteurs des stocks en élevage et sauvage ont été respectivement initialisés à 19 et 23% au début de la période « tampon » (le 02/03/2007) afin d'optimiser les émissions de gamètes autour de la date du 8 mai 2007.

L'analyse de sensibilité sur la capacité du modèle à reproduire les observations réelles pour différentes valeurs des paramètres *Em* et *M* a été effectuée.

Les valeurs des paramètres du potentiel succès de la phase embryonnaire (*Em*) et du taux de mortalité larvaire journalière (*M*) ont été réajustées sur la base des résultats obtenus à l'issue de l'analyse de sensibilité du modèle à la valeur de ces paramètres.

La sensibilité des résultats à la surface d'échantillonnage numérique a été testée. En effet, la représentation des gradients ou mode de distribution des larves à chaque pas de temps peut être influencée par l'échelle d'échantillonnage. Plusieurs superficies délimitées par des carrés de longueur de cotés égales à 150 ; 450 ; 800 ; 1000 ; 1200 ; 1400 et 1600 mètres ont été définies pour chaque station numérique. Ainsi, l'influence de l'erreur associée à la surface d'échantillonnage numérique sur la représentation des observations réelles a été analysée. Il en a été déduit la valeur optimale d'aire d'échantillonnage numérique par comparaison des valeurs simulées et observées.

Résultats

La pertinence du modèle intégratif, couplant les modèles biologiques et physique, a été évaluée au regard des processus de production de larves, leur dispersion et le potentiel de recrutement. Pour cela l'influence de l'environnement sur la production et l'émission des gamètes par les géniteurs a été analysée dans un premier temps. Une comparaison spatiale des patrons de densités et tailles de larves simulées et observées le 8 mai 2007 est effectuée pour évaluer la dynamique temporelle des pontes simulées avec les observations.

Dans un deuxième temps, les valeurs des paramètres (*Em* et *M*) permettant la transition entre le nombre de d'ovocytes produits et nombre de larves en circulation ont été réévalués afin d'ajuster au mieux le nombre de larves simulées aux observations.

Enfin, le suivi spatiotemporel de la croissance et dispersion des larves jusqu'à leur métamorphose (i.e. potentiel de fixation) a été effectué et comparé aux observations réelles pour évaluer le potentiel de collectage au sein du lagon de Ahe sur la période étudiée.

Modélisation de la production de larves

L'effort reproducteur

La date d'émission des gamètes par les géniteurs est contrainte par (1) l'initialisation du modèle (2) les conditions environnementales (3) la stratégie de reproduction opportuniste. Au sein du lagon le taux de remplissage des gonades est initialisé de façon identique pour tous les individus d'un même stock. À l'échelle individuelle la vitesse de production des gamètes est modulée par l'environnement de l'individu considéré. Plus la température et la concentration en nourriture sont élevées, plus l'individu produit rapidement des gamètes (cf. PARTIE II) qu'il libère ensuite mécaniquement lorsque sa capacité de stockage maximale est atteinte. Cette stratégie de modélisation implique un asynchronisme de la ponte des individus d'un même stock strictement induit par l'hétérogénéité spatio-temporelle des concentrations en nourriture et de la température. En conséquence, l'intégralité du stock en élevage pond sur 6 jours consécutifs, du 4 au 9 mai 2007 (Figure 30) ; l'intégralité du stock sauvage du « lagon-sud » pond au cours de 6 évènements non consécutifs compris entre le 29 avril et le 12 mai 2007 (Figure 31 A) ; enfin, la majorité du stock sauvage du « grand lagon nord » pond sporadiquement au cours de 9 évènements répartis entre le 16 et le 25 mai 2007. Ainsi 3 évènements de ponte mineurs impliquant des individus situés sur les pinacles au sein du lagon ont lieu entre le 16 et le 20 mai 2007, suivis par 6 évènements de ponte plus importants du 20 au 25 mai 2007 pour les individus localisés le long de la couronne récifale (Figure 31 B). Malgré l'existence d'un asynchronisme dans nos simulations, le modèle

tend à reproduire la ponte massive observée le 8 mai 2007 dans la mesure où plus de 80% des huîtres perlières (tous stocks confondus) ont pondu entre le 7 et le 8 mai 2007.

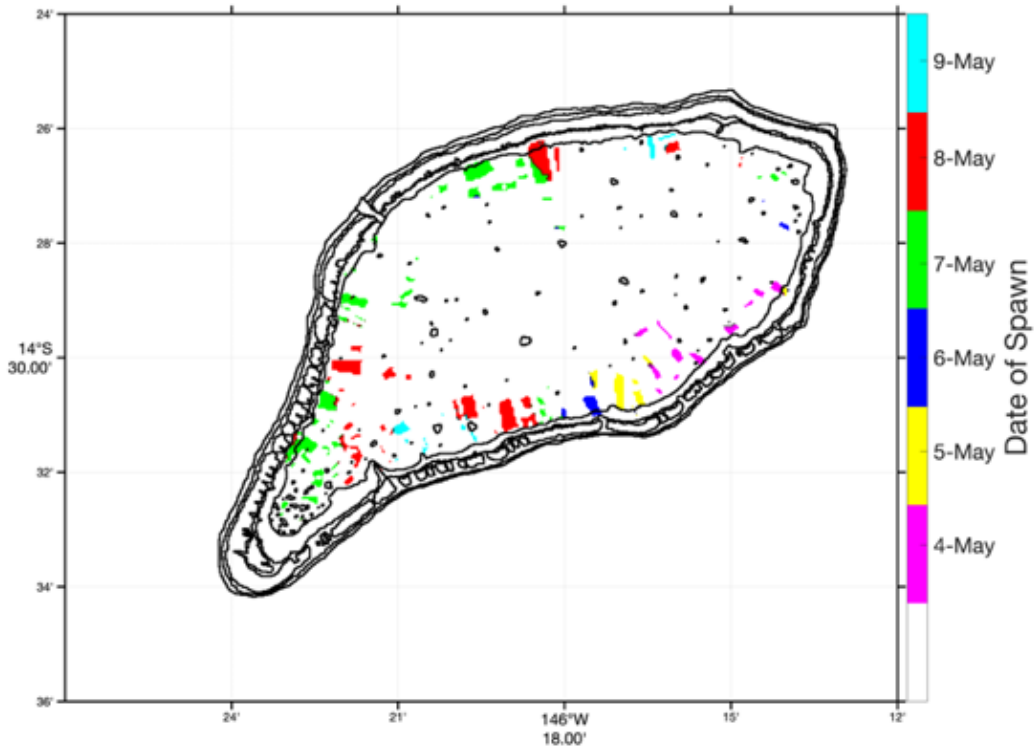


Figure 30 Identification des dates de ponte simulées pour les stocks de *P. margaritifera* en élevage, représentés par les concessions d'élevage.

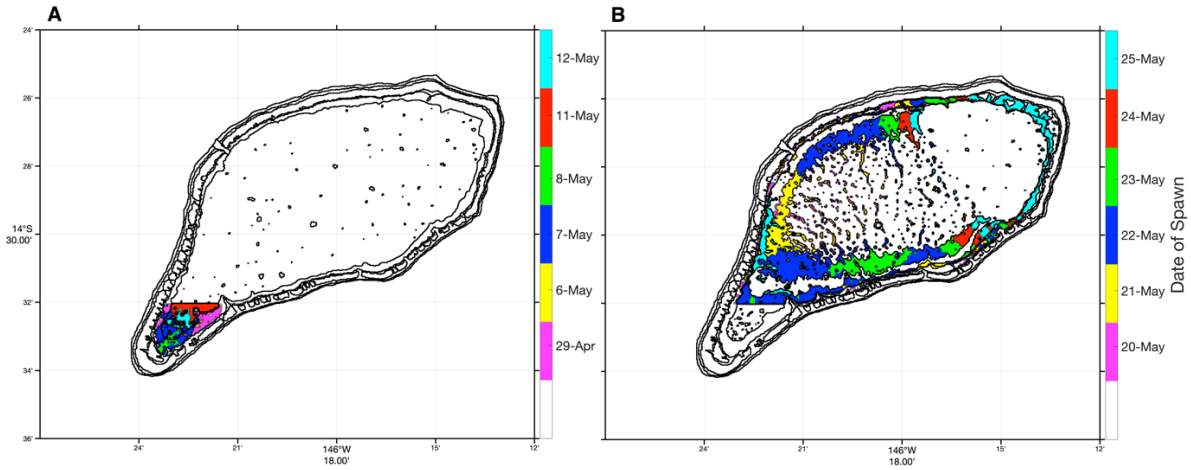


Figure 31 Identification des dates de ponte simulées pour le stock sauvage de *P. margaritifera* du « lagon sud » (A) et « grand lagon nord » (B).

Sur la base du scénario simulé, les concentrations larvaires (larves m^{-3}) issues du modèle sont en moyenne 46,6 fois plus importantes que les concentrations réellement mesurées. Pour harmoniser les ordres de grandeurs, les processus clés intervenant au cours de la transition entre les phases adulte et larvaire ont été examinés. Ainsi les valeurs moyennes de densités larvaires simulées aux 12 stations entre le 8 et le 25 mai 2007 ont été comparées aux observations réelles pour plusieurs valeurs du potentiel de succès de la phase embryonnaire (*Em*) et de mortalité larvaire journalière (*M*).

La co-variation des paramètres *Em* et *M* permet de réajuster l'ordre de grandeur des concentrations larvaires. Fixer le paramètre *Em,* représentatif du pourcentage d'ovocytes produits accédant au stade larvaire à 1% et *M*, taux de mortalité journalière à 20%, conduit à un optimum où la RPD_{moy} sur les 12 stations et dans le temps est égale à 41,3% (Figure 32). L'ensemble des résultats présentés par la suite ont donc été calculés avec ces valeurs de paramètres réajustées.

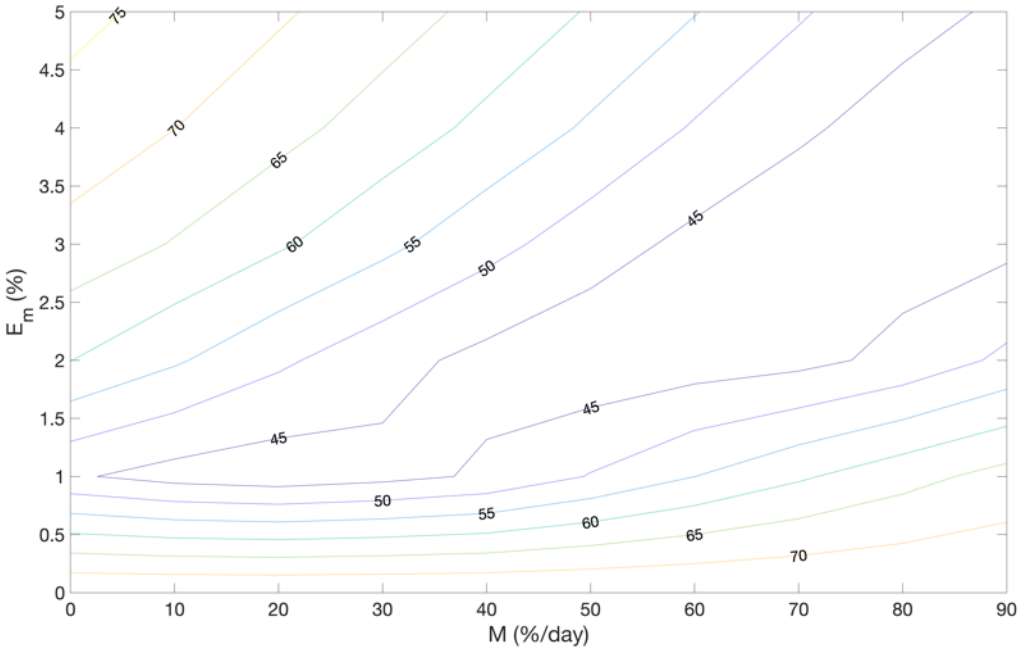


Figure 32 Variations du pourcentage d'erreur relatives moyenné aux 12 stations sur toute la période d'échantillonnage (isoclines) en fonction des valeurs des paramètres *Em*, représentatives du pourcentage d'ovocytes produits accédant au stade larvaire et M, taux de mortalité journalière des larves.

Notons que pour des valeurs de *Em* supérieures à 10%, aucune valeur du taux de mortalité journalière des larves ne permet de retrouver des simulations proches des observations, une RPD_{moy} dans l'espace et le temps minimale de 81% est obtenue pour un taux de mortalité journalière égal à 99%.

Sensibilité des résultats à la surface d'échantillonnage numérique

La superficie d'échantillonnage numérique a un impact non négligeable sur l'évaluation de la qualité des simulations de densité larvaires (Tableau 5). Bien que l'erreur de prédiction du modèle au cours du temps et à l'échelle du lagon entier (RPD_{moy}) reste proche de 45% quelle que soit la superficie d'échantillonnage numérique testée, le pourcentage de variance décrit par le modèle s'échelonne entre 26 et 54% avec des *p-values* < 0,05 pour les cadrats supérieurs à 800 m d'arrête. La superficie optimale est atteinte avec des quadrats de 1000 m de côté, pour lesquels la RPD_{moy} est égale à 41% et permettent au modèle de décrire 54% de la variance pour une *p-value* de 0,01.

Tableau 5 Évaluation de la qualité des simulations de densités larvaires à l'échelle du lagon en fonction de la superficie des stations d'échantillonnage numérique.

Longueur de côté (m) des stations numériques	150	450	800	1000	1200	1400	1600
RPD_{moy} *(%)*	56,9	56,9	45,6	41,3	51,4	51,1	51,2
R^2	0,129	0,158	0,471	0,539	0,3415	0,38	0,269
p-value	0,735	0,903	0,0137	0,0127	0,0238	0,0329	0,0361

Validation de la modélisation de la ponte massive du 8 mai 2007

Comparaison spatiale des patrons de densité larvaires

La comparaison spatiale des valeurs de densités larvaires simulées et observées le 8 mai 2007 donne des résultats contrastés selon la station d'échantillonnage. Les stations L04, L05, L10 et L11 présentent des RPD égales à -100 ou 100% selon que le modèle ou les observations renvoient de façon non symétrique une absence ou présence de larves (i.e. pour une station donnée le modèle indique présence de larve quand les observations réelles indiquent une absence et inversement). Un tiers des stations concentre ainsi près de 80% de l'erreur totale à l'échelle du lagon. La *RPD* de la station L09 est égale à 0 dans la mesure où le modèle et la valeur réelle présentent tous deux une absence de larves en ce point du lagon (Figure 33).

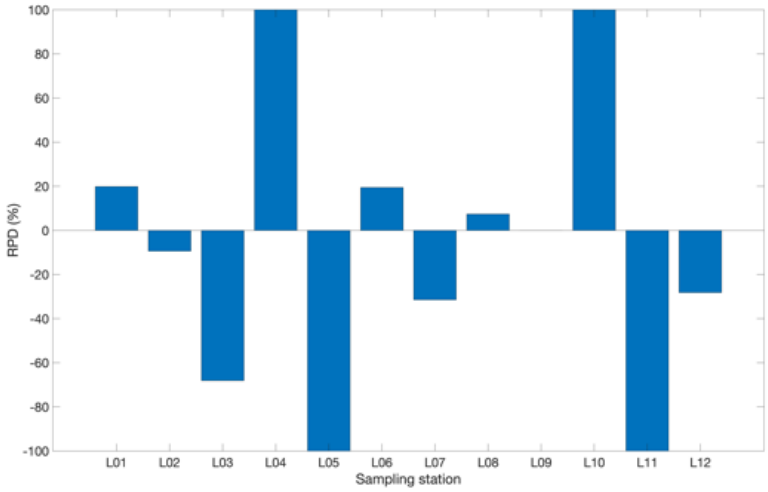


Figure 33 Différence de pourcentage relative (RPD) entre les concentrations larvaires simulées et observées à chaque station d'échantillonnage. Les valeurs négatives correspondent à des densités de larves simulées surestimées et inversement pour les valeurs positives.

L'interpolation spatiale (spline biharmonique) des concentrations larvaires extraites sur les stations d'échantillonnage numériques, est comparable aux patrons de concentration issus de l'interpolation (spline biharmonique) des densités réelles observées. Les concentrations les plus importantes sont retrouvées dans la partie sud-ouest et la bordure sud du lagon. Le centre du lagon et la proximité de la passe correspondent à des zones pauvres en larves (Figure 34).

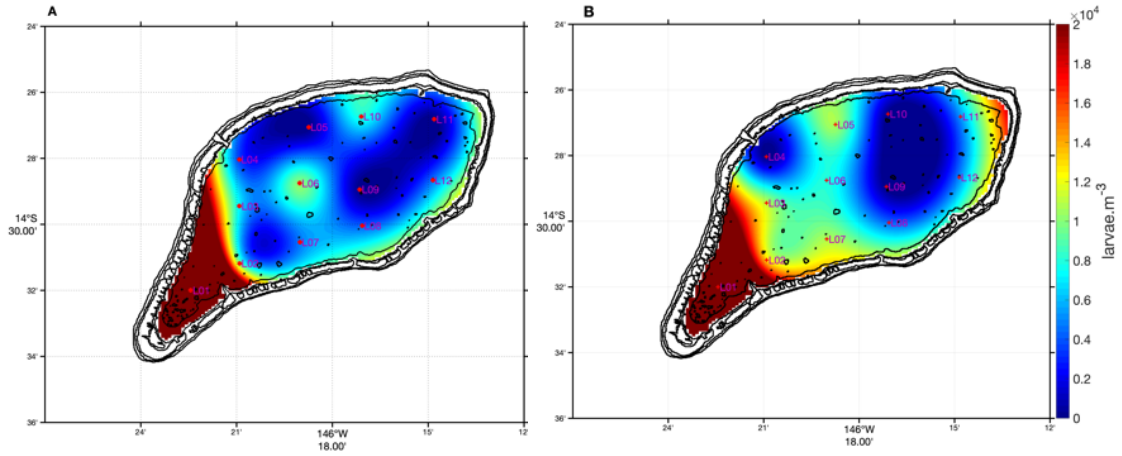


Figure 34 Concentrations en larves issues de l'interpolation spatiale (spline biharmonique) sur les stations d'échantillonnage réelles observées (A) et simulées en conditions réaliste (B) au sein du lagon de Ahe le 8 mai 2007.

Les différences de tailles entre les individus simulés sont majoritairement liées à leur âge et non aux conditions environnementales rencontrées au cours de leur dispersion ; ainsi pour des larves d'un même âge il y a peu de différence de taille. Par exemple, à la date du 8 mai 2007 les tailles moyennes de toutes les particules issues de la ponte du 29/04/2007 sont proches et égales à 105 ± 1,2 µm quand les individus éclos le 6 mai 2007 mesurent en moyenne 85 ± 0,2 µm, et ce quelle que soit leur trajectoire. Notons ensuite que les conditions de circulation hydrodynamique simulées tendent à concentrer les particules (d'âges différents) dans le sud du lagon. Par conséquent, les gammes de tailles issues des échantillonnages numériques ne présentent pas de distributions normales ce qui coïncide avec les observations (Thomas et al., 2012). Le 8 mai 2007, à l'échelle du lagon les tailles médianes simulées et observées sont comparables avec plus de 76% de la variance correctement reproduite par le modèle (régression linéaire sur l'ensemble des 12 stations d'échantillonnage : $R^2 = 0.765$; *p-value* = 0,002). Toutefois, la taille médiane des larves simulées est inférieure de 10 µm en moyenne par rapport aux valeurs réellement observées sur le terrain par (Thomas et al., 2012). L'erreur moyenne (RPD_{moy}) à l'échelle du lagon est égale à 37,3%. L'asymétrie locale entre présence et absence de larve simulées ou observées aux stations L04 ; L05 ; L10 et L11 renferme la majeure partie de l'erreur moyenne à l'échelle du lagon (Figure 35) aussi, en l'absence de ces stations la RPD_{moy} est égale à 6,1%. Ici encore les patrons de variation spatiale à l'échelle du lagon restent respectés.

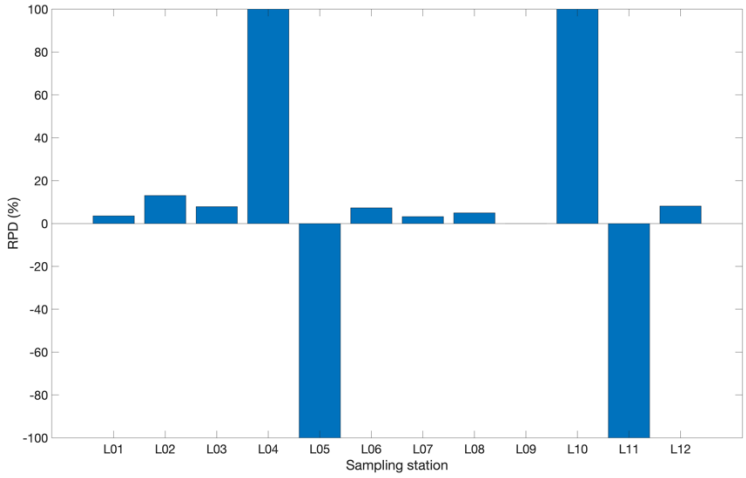


Figure 35 Différences de pourcentage relative entre les tailles médianes larvaires simulées et observées à chaque station d'échantillonnage.

Le nord du lagon est représenté par 4 stations (L04, L05, L10 et L11) qui cumulent la majeure partie de l'erreur de description du modèle et la comparaison des patrons de taille simulés et observés

n'y est pas pertinente. Pour le reste du lagon, les interpolations spatiales (spline biharmonique) des gammes de tailles médianes des larves simulées et observées aux stations d'échantillonnage montrent des patrons similaires. Pour une meilleure lisibilité de la Figure 36 les valeurs de tailles simulées ont toutes été augmentées de 10 µm afin de compenser la sous-estimation générale du modèle. Les individus de taille les plus importantes sont retrouvés sur la bordure sud-est du lagon (Figure 36).

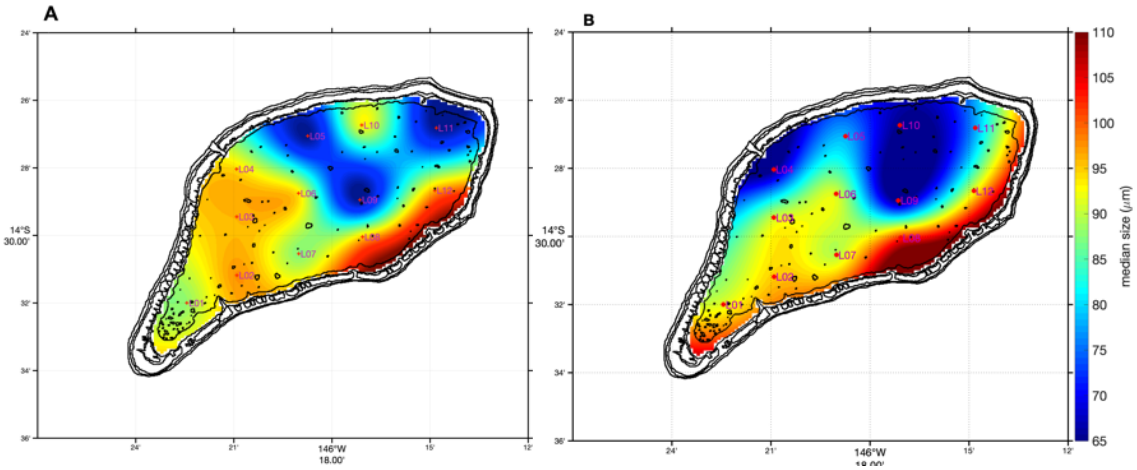


Figure 36 Interpolation spatiale (spline biharmonique) sur les stations d'échantillonnage des gammes de tailles médianes de larves réelles observées (A) et simulées (+10 µm) en conditions réaliste (B) au sein du lagon de Ahe le 8 mai 2007.

De façon générale la cohérence entre les patrons de densité et taille des larves simulées et observées le 8 mai 2007 confirme la capacité du modèle à décrire l'effort de reproduction, les processus clés à l'origine de la transition entre les ovocytes produits et le stade larvaire ainsi que la dynamique de dispersion à court terme.

Évaluation spatiotemporelle des dynamiques de dispersion et croissance larvaire modélisées

La qualité de la description des densités moyennes à l'échelle du lagon tend à décroître au cours du temps (Figure 37) et sous-entend une possible faiblesse de la capacité du modèle à déplacer les larves.

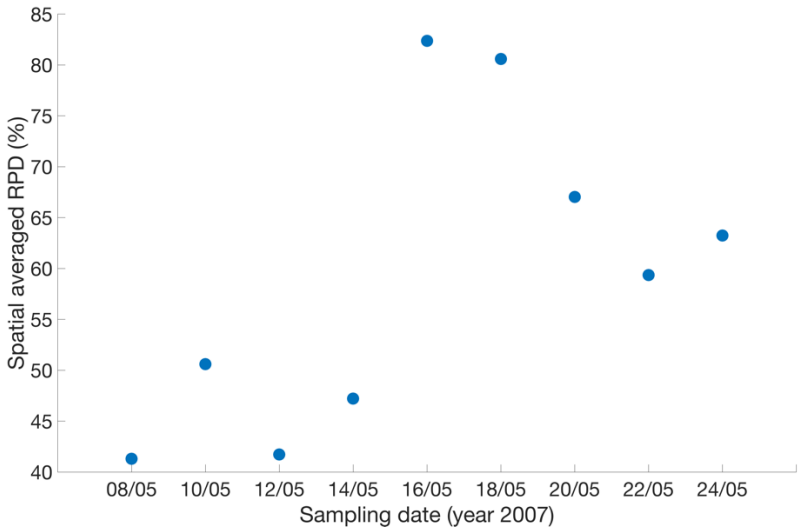


Figure 37 Pourcentage d'erreur entre simulations et observations (RPD) de densité larvaires, moyennée sur les 12 stations d'échantillonnage, à chaque date d'échantillonnage. Afin de minimiser l'échelle de l'axe des ordonnées et conserver la lisibilité du graphique les écarts-types ne sont pas représentés.

De façon générale, l'erreur de prédiction est largement induite par des phénomènes d'absence ou de présence de larves de façon asymétriques entre simulations et observations ; ainsi, pour une station donnée, le modèle indique une présence de larves quand les observations réelles indiquent une absence et inversement. Bien qu'aucun phénomène de ce type ne survienne aux stations L01, L02, L03 et L07 l'erreur entre simulations et observations reste importante au cours du temps et est en moyenne proche de 40% (Figure 38 A). En effet, le modèle décrit avec succès le fait que l'aire géographique avoisinante à ces stations concentre la majeure partie des larves du lagon cependant, une sous-estimation récurrente de l'ordre de plusieurs milliers de larves par mètre cube conduit à de fortes erreurs de prédiction.

L'erreur de description des gammes de tailles médianes est quant à elle largement dépendante de la qualité des estimations de densités larvaires. En effet, l'absence ou présence asymétrique de larves simulées ou observées induit systématiquement une erreur de pourcentage relatif maximale de ± 100% et l'absence symétrique de larves entre simulation et observation sur une même station conduit à une erreur de prédiction nulle. En revanche, lorsque modèle et observations montrent tous deux une présence de larves, la sous- ou surestimations des densités larvaires influencent peu la description des gammes de tailles des larves présentes. Ainsi, les tailles de larves aux stations L01, L02, L03 et L07 sont correctement décrites par le modèle avec des sommes de *RPD* au cours du temps inférieures à 20% (Figure 38 B). Sur le plan temporel, le modèle sous-estime de façon générale les tailles médianes des larves, cette sous-estimation croît de 10 à 50 µm respectivement en début et fin de simulation.

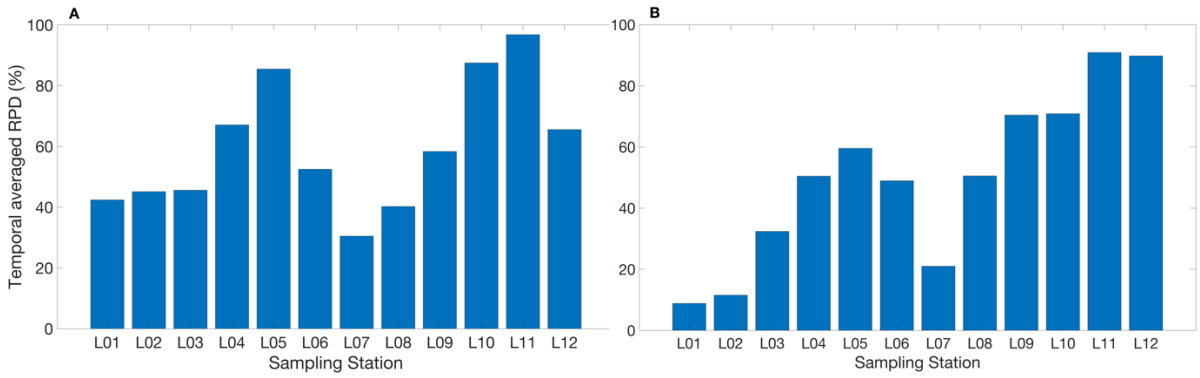


Figure 38 Diagrammes en barres de l'erreur de prédiction du modèle (RPD en valeur absolue) moyennée au cours du temps pour chaque station d'échantillonnage pour les densité larvaire (A) et tailles médianes (B).

La qualité de la description des densités et des tailles larvaires suit un gradient sud-ouest nord-est au sein du lagon. L'hétérogénéité spatiale dans l'ajustement des simulations par rapport aux observations permet la découpe du lagon en trois parties : 1) l'aire avoisinante aux station L01, L02, L03 et L07 définit la partie sud-ouest du lagon et l'erreur de description y est systématiquement minimale 2) la zone proche des stations L04 et L06 définit la zone à proximité de la passe fortement influencée par les échanges avec l'océan ; la qualité de la description y est fortement influencée par les phénomènes de présence/absence de larve 3) ; la région définie par les stations L05, L08, L09, L10, L11 et L12 décrit la moitié est du lagon et concentre la majeure partie des erreurs de description.

Patrons de potentiel de recrutement

Sur la période simulée (avril-mai 2007), les patrons de potentiel de recrutement simulés, i.e. géolocalisation des larves ayant atteint la métamorphose, diffèrent substantiellement des patrons de collectage observés. La collecte de naissains de *P. margaritifera* sur les collecteurs déployés par Thomas et al. (2012) durant 6 semaines sur la période avril-mai 2007 aboutit à 35 ± 7 et 61 ± 13 individus respectivement aux stations L03 et L09. A l'issue de la simulation (le 25 mai 2007) l'ensemble des naissains ayant atteint le niveau de maturité nécessaire à la fixation se concentrent exclusivement dans l'extrême sud-ouest du lagon et l'interpolation spatiale des concentrations en individus prêt pour la fixation donne des concentrations égales à 10 000 et 0 ind.m^3 respectivement aux stations L03 et L09.

Discussion

Pour *P. margaritifera* comme pour de nombreuses espèces marines avec un stade larvaire pélagique, les connaissances sur la variabilité du recrutement et, *in fine,* la connectivité des populations, nécessite de comprendre l'origine et les trajectoires de dispersion des œufs et des larves parmi les sous-

populations. Les tentatives pour quantifier l'influence des divers facteurs inhérente à ces processus sont nombreuses (e.g. : Butler et al., 2011 ; Connolly and Baird, 2010 ; O'Connor et al., 2007 ; Thomas et al., 2016a, 2016b) et ont confirmé divers processus sous-jacents aux patrons de connectivité observés. Le mécanisme le plus utile est incontestablement celui de la dispersion larvaire (Pineda et al., 2007), défini pour être le résultat des processus de reproduction, du transport larvaire (lui-même fonction du transport physique par l'hydrodynamisme et du comportement natatoire des larves), de la survie et de la fixation des larves. Ici, ces processus ont été intégrés simultanément au sein d'un modèle intégratif appliqué à *P. margaritifera*.

D'un point de vue qualitatif, les processus sous-jacents à la connectivité à l'échelle lagonaire semblent correctement pris en compte par le modèle développé ici. L'hypothèse de pontes asynchrones majoritairement induites par l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales (Fournier et al., 2012b ; Pouvreau et al., 2000c ; PARTIE II) apparaît de plus en plus plausible au vu de la capacité du modèle à reproduire les observations de tailles et densités larvaires du 8 mai 2007 en utilisant une stratégie de reproduction opportuniste. Le patron de recrutement proposé par Thomas et al. (2014) stipulant une accumulation accrue des larves dans le secteur sud-ouest par régime de vent d'est est également confirmé par la simulation de la même période.

Sur le plan quantitatif, les nombreuses hypothèses induites par la difficulté à mesurer *in situ* les processus clés à l'origine des transitions entre différents stades de vie ainsi que le comportement natatoire des larves limitent la précision des estimations. Les résultats de modélisation de la dispersion larvaire permettent de reproduire, à court terme au début de la période simulée, les observations *in situ* avec près de 54 et 76% des patrons de densité et croissance correctement reproduits par le modèle au sein du lagon de Ahe le 8 mai 2007. Cependant ce bon comportement tend à diminuer au cours du temps lors de la simulation et considérer ses chiffres bruts sans analyser les hypothèses émises pour les besoins du modèle est peu pertinent. Les processus modélisés sont phénoménologiquement pertinents. Aussi, la quantification empirique du potentiel de succès de la phase embryonnaire (du synchronisme de la reproduction et du succès de fertilisation), de la mortalité larvaire, ainsi que les capacités de nage peuvent-être questionnées au regard des connaissances référencées dans la littérature.

Dans la présente étude, la modélisation bioénergétique DEB impose premièrement l'estimation des données (e.g. taille, sex-ratio) liée au besoin d'extrapoler des observations sur quelques individus à la population entière. Deuxièmement, la transition entre les différents stades de vie nécessite un grand nombre d'hypothèses sur les processus clés à l'origine des transitions entre reproduction, phase larvaire et recrutement du fait des contraintes matérielles et technique inhérentes à la quantification de ces processus. Enfin, les données de validation sont également soumises à des incertitudes compte tenu du fait que les mesures représentent des proxys de processus (e.g., une augmentation des concentrations

larvaires combinée à une chute de la taille médiane des larves pêchées est associée à un évènement de ponte). Toutefois, nos résultats montrent que l'ordre de grandeur des valeurs quantifiables *in situ* (e.g., densité ou taille des larves dans l'espace et dans le temps) est respecté et l'analyse de sensibilité permet de mieux comprendre l'influence relative de tous les processus ou variables dont la calibration reste incertaine ou hypothétique. Ces résultats sont discutés en détail ci-après.

La phase adulte

La reproduction

La stratégie d'initialisation du modèle et le caractère opportuniste des pontes modélisé ici, induisent un asynchronisme spatiotemporel des pontes directement induit par les conditions environnementales rencontrées. Ensuite la quantité d'ovocyte émis au sein d'une maille lors d'un évènement de ponte (O_0) est dépendante de la taille des géniteurs et de leur sex-ratio. L'effort reproducteur (i.e. le nombre d'ovocyte émis par unité de temps) à l'échelle de chaque maille du modèle est donc dépendant d'un ensemble de facteurs : 1) la taille et le nombre moyen des géniteurs 2) l'estimation du sex-ratio 3) les conditions environnementales et 4) l'initialisation des taux de remplissage des gonades. Raffiner l'estimation de l'effort reproducteur nécessiterait premièrement, une meilleure connaissance des populations d'huîtres au sein du lagon. Les tailles et densités d'individus en chaque cellule du modèle modulent le nombre d'œufs émis à chaque évènement dans la mesure où, plus un individu est gros plus il produit de gamètes (cf. PARTIE II) et plus la densité d'individu est importante plus la quantité de gamètes émise lors de la ponte est grande. L'estimation du sex-ratio de la population n'est pas à négliger car il régule le nombre d'œufs potentiellement fécondé (Southgate and Lucas, 2011). Bien que l'estimation des tailles et densités des populations adultes ainsi que de leur sex-ratio soient issues d'observations réelles sur un certain nombre d'individus (Andréfouët et al., 2016), l'erreur induite par les extrapolations à la population entière peut potentiellement moduler de plusieurs millions le nombre de gamètes émis à chaque évènement de ponte. Dans un second temps, les taux de remplissage des gonades et les conditions environnementales (nourriture et température) *in situ* modulent le timing et la fréquence des pontes ; leur bonne appréciation est donc primordiale pour simuler l'effort de reproduction. Enfin, la modélisation d'un plus grand nombre d'individus permettrait une meilleure exploitation par le modèle du raffinement des connaissances sur les caractéristiques environnementales et physiques des populations. Le déploiement d'un dispositif terrain nécessaire à l'acquisition de telles données et les temps de calculs relatifs à une modélisation multi-individuelle à grande échelle ne sont, à ce jour, malheureusement pas envisageables. Aussi, la méthode utilisée ici reste, aujourd'hui, le meilleur compromis pour aboutir à une estimation de l'effort reproducteur compte tenu des connaissances disponibles et les résultats permettent déjà de reproduire près de 54% de la variabilité spatiale des densités larvaires suite à l'évènement de ponte du 8 mai 2007.

Succès de la reproduction

Le succès de la reproduction détermine le nombre potentiel d'individus accédant au stade larvaire (Swinebroad et al., 2007). Chez *P. margaritifera,* ce succès résulte directement de l'effort de reproduction modulé par le succès potentiel de la phase embryonnaire qui lui-même dépend du synchronisme des pontes et du succès de fertilisation des ovocytes produits. Ce concept, développé ici, permet de relier les phases adulte et larvaire et est introduit au sein du modèle grâce au paramètre *Em.* Sa calibration est strictement empirique en raison de la difficulté à observer les processus sous-jacents dans le milieu naturel. Sa valeur optimale de 1% retenue ici ne peut être évaluée que par comparaison aux rares observations de pontes et taux de fertilisation disponibles *in situ* pour les invertébrés benthiques. De nombreuses hypothèses non testées restent en suspens pour estimer réalistement ce paramètre *Em.* Toutefois ses composantes restent phénoménologiquement pertinentes compte tenu de la relation existant entre le taux de fertilisation et le synchronisme de la ponte d'un grand nombre d'individus mise en évidence par Coma and Lasker (1997).

Le synchronisme de la ponte est la première composante du succès de reproduction. Étudiés en laboratoire depuis de nombreuses années, les facteurs déclencheurs de la reproduction des bivalves présentent une grande diversité entre les espèces. La ponte peut être déclenchée expérimentalement par choc thermique ou par augmentation rapide de concentration en nourriture (Helm, 2004 ; Le Pennec, 1981). Cependant l'efficacité de ces mêmes déclencheurs dans le milieu naturel n'est que rarement démontrée. Même chez les espèces des milieux tempérés qui tendent à synchroniser l'émission des gamètes avec les pics de phytoplancton, des écarts de un ou deux jours dans le moment précis de la ponte ont été observés chez des individus spatialement proches (Bernard, 2011 ; Ram et al., 1996). En milieu tropical, les fluctuations environnementales sont faibles comparées aux zones tempérées et les rythmes lunaires ont souvent été évoqués comme élément de synchronisme de l'émission des gamètes chez un grand nombre de taxons (Bentley et al., 2001). Cependant, même chez les espèces avec un rythme de reproduction régulier, l'identification des mécanismes sous-jacents au rythme de la reproduction reste incertaine. Globalement, dans le milieux naturel, le ou les, facteurs déclencheurs restent inconnus (Yund, 2000). Ce manque de connaissances vaut aussi pour *P. margaritifera* et l'hypothèse d'une stratégie de reproduction opportuniste reste, à ce jour, la plus pertinente (Le Moullac et al., 2013). Dès lors, le synchronisme de la reproduction semble principalement induit par des conditions environnementales favorables qui maximisent la vitesse de remplissage des gonades. Les rares observations de pontes *in situ* ont été établies sur la base de mesures de taux de remplissage des gonades : on considère une ponte dès lors que le remplissage moyen des gonades d'une cohorte au pas de temps t est inférieur à celui du pas de temps $t-1$, sans recoupement des intervalles de confiance, suggèrent une implication de 60 à 90 % des individus échantillonnés (Fournier, 2011 ; données personnelles). Cependant, l'impossibilité de statuer fermement sur la relation entre ponte et faible taux

de remplissage des gonades laisse cette estimation spéculative. Aussi, améliorer les connaissances disponibles sur le déterminisme de la reproduction par des expérimentation *in situ* se présente comme la première étape pour raffiner l'estimation du paramètre *Em.* L'application sur *P. margaritifera* de mesures valvométriques, comme déjà effectuées par Bernard et al. (2016) sur l'huître creuse *Crassostrea gigas* et ayant permis de mieux comprendre les conditions environnementales nécessaires à la ponte, serait intéressante pour affiner la calibration et l'analyse de sensibilité du modèle.

La seconde composante du potentiel succès de la reproduction réside dans le succès *in situ* de la fertilisation des ovocytes. Ces observations sont rares et il est difficile de le mesurer sans y interférer. Une série d'expériences de terrain menées sur des oursins par Pennington, (1985) et Levitan (1988) rapportent de faibles succès de fécondation avec un succès de fertilisation inférieur à 15 % observé entre individus à des distances supérieures à 20 cm. Des travaux sur des étoiles de mer (Babcock and Mundy, 1992; Rumrill, 1990) indiquent que la probabilité de fécondation diminue avec la profondeur, ce qui suggère que le succès de la fécondation peut être modulée par rapport à des facteurs environnementaux. Ces études suggèrent également que la limitation sévère de la quantité de sperme issus de quelques individus isolés dans l'espace ou dans le temps induit de fortes pressions sélectives sur le synchronisme de la ponte, mais n'a qu'un effet mineur sur la fertilisation au niveau de la population. Malgré la mise en évidence d'un grand nombre de stratégies développées pour le maximiser, en réponse supposée à une forte pression de sélection (Yund, 2000), les estimations du succès de fertilisation *in situ* chez les bivalves, restent hypothétiques et inexistantes pour *P. margaritifera*. Bien que les études disponibles tendent à montrer qu'il semble inexact de supposer, comme le fait Thorson (1950) pour les bivalves, que tous les ovocytes ou la plupart d'entre eux sont fécondés, la quantification de ce processus *in situ* reste inachevée et difficilement concevable compte tenu des difficultés techniques.

En définitive, plusieurs valeurs des taux de synchronisation et fertilisation sont possibles pour atteindre la valeur de *Em* = 1 % (*Em* = % synchronisation × % fertilisation) défini comme optimale dans cette étude et la méthode de calibration reste spéculative. Chez *P. margaritifera,* les distances parfois importantes entre individus sauvages (plusieurs décamètres), la durée de fécondation des ovocytes connue pour être limité à deux heures après leur émission (Le Pennec, 2010 ; Southgate and Lucas, 2011) ainsi que l'hétérogénéité des patrons de distribution des individus au sein d'une même population de géniteurs (Andréfouët et al., 2016), suggèrent différentes valeurs possibles du potentiel succès de la phase embryonnaire (*Em*) à fine échelle. Toutefois, ces observations laissent ouverte la question d'un succès de reproduction assuré par le synchronisme d'un faible nombre d'individus compensé par un fort taux de fertilisation ou inversement et soulignent l'importance de considérer conjointement le synchronisme des pontes et le taux de fertilisation pour estimer le succès du passage de l'état d'ovocyte à larve. Au regard de l'aspect synchrone à l'échelle lagonaire de la ponte du 8 mai 2007 mise en évidence par Thomas et al. (2012) ainsi que des connaissances et hypothèses précédemment développées, notre

valeur du potentiel succès de la phase embryonnaire reste pertinente. En effet, elle représente hypothétiquement des taux de synchronisation et fertilisation respectivement égaux à 50 % et 5 %, contre respectivement 60 et 15 % suggérés par les rares données disponibles.

La phase larvaire et potentiel de recrutement

Après éclosion des œufs, le succès de la phase larvaire pélagique est largement influencé par le taux de mortalité journalière des larves (*M*). Ce paramètre regroupe de nombreux facteurs (prédations, maladie, malformation létales…) et est difficile à estimer *in situ*. Calibré ici de façon empirique à 20 % j^{-1} sa valeur reste identique à celle estimée chez les bivalves en général (Rumrill, 1990). Notons que son augmentation peut rapidement dégrader les estimations de densité larvaire d'où la nécessité de le calibrer de façon simultanée avec le paramètre *Em* (Figure 32 ci-dessus).

La bonne faculté du modèle intégratif à reproduire les patterns spatiotemporels de taille de larves au sein du lagon confirme la robustesse du modèle bioénergétique DEB à décrire les traits physiologiques sous-jacents à la croissance larvaire. Néanmoins, la sous-estimation générale des tailles médianes croît de 10 à 50 µm respectivement en début et fin de simulation. Potentiellement, cette sous-estimation peut provenir des conditions environnementales rencontrées par les particules. En effet, le modèle DEB est forcé par les concentrations en nourriture ainsi que la température aux valeurs extrapolées et une forte imprécision sur les valeurs de ces variables forçantes peut conduire à un ralentissement significatif de la croissance simulée des larves (cf. PARTIE II). La quantité de réserve initiale contenue dans les œufs, calibrée dans la PARTIE II à $2{,}764\times10^{-4}$ J (Acosta-Salmón, 2004) et utilisée ici, peut également être à l'origine de cette sous-estimation généralisée. Effectivement, la règle de « l'effet maternel » relative à la théorie de la dynamique du budget énergétique (Kooijman, 2010) implique une croissance favorisée, dans les premiers stades de vie des organismes, par une grande quantité d'énergie initiale contenue dans les œufs. Toutefois, après correction, cette sous-estimation impacte peu les patrons de distribution des tailles médianes simulées à l'échelle du lagon (Figure 36).

Le modèle permet de reproduire, à court terme, les patrons de densités larvaires observés sur le terrain. La qualité décroissante des estimations au cours du temps insinue un manque potentiel de précision du modèle de transport. L'erreur est aussi vraisemblablement augmentée par les limitations de la méthode d'échantillonnage *in situ*. En effet, l'erreur de la modélisation de la reproduction (non quantifiable) induite par les nombreuses hypothèses précédemment décrites peut influer sur les dates et sur les positions initiales des particules transportées. De ce fait l'erreur observée sur les gradients ou mode de distribution des larves augmente potentiellement à chaque pas de temps. Notons également que la complexité des comportements natatoires des larves est intégrée au modèle de façon déterministe et que la variabilité individuelle n'est ainsi pas prise en compte. De surcroît, les données utilisées pour la

validation correspondent à des pêches de larves sans identifications des espèces présentes et la présence de larves de bivalve autre que *P. margaritifera* dans les échantillons rend très difficile le fait d'obtenir une très bonne adéquation entre simulations et observations.

Une part non négligeable de la différence observée entre les patrons de potentiel de fixation fournis par le modèle et les observations de collectage est probablement liée au fait que le collectage *in situ* résulte d'individus issus d'évènements de pontes antérieurs à celui simulé. En effet, les données de collectage rapportent des individus âgés de 6 semaines post-fixation. En conséquence, les observations de collectage *in situ* émanent d'individus fixés peu de temps après l'immersion des collecteurs, soit proche du 29/04/07, quand le modèle rapporte les premiers individus matures à compter du 14/05/07. De plus, aucun processus relatif à la fixation comme la recherche active d'un substrat, la compétition inter et intra spécifique ou encore la mortalité post-fixation (Southgate and Lucas, 2011) n'est intégré au modèle. Malgré cette incomplétude, les résultats tendent à montrer que les patrons de recrutement à l'échelle lagonaire ne sont pas figés à des secteurs sources-puits bien définis qui seraient constants dans le temps. En effet, d'après les résultats de simulation les patrons de recrutement semblent définis par des processus spécifiques aux sous-populations du lagon et donc spatialisés, tel que le timing et le succès de reproduction. Ces processus spécifiques dirigent par la suite le secteur de fixation en déterminant les conditions environnementales (nourriture, température et hydrodynamisme) expérimentées pendant la phase larvaire pélagique.

Améliorations potentielles et perspectives

La compréhension des patrons de connectivité reste un défi fondamental pour la gestion des lagons perlicoles exploités en vue d'optimiser le rapport entre structures industrielles déployées (lignes d'élevage, collecteurs…) et rendements perliers. Toutefois, outre les difficultés du modèle à établir un lien déterministe entre l'environnement, la physiologie et le recrutement de *P. margaritifera,* et de l'incertitude relative aux données de calibration/validation induites par les méthodes d'échantillonnage *in situ,* l'étude de la connectivité pour déterminer les populations sources et les sites de recrutement nécessite encore l'amélioration de nombreuses connaissances.

Une première amélioration envisageable du modèle développé ici, réside dans la description du comportement natatoire des larves. En effet, le manque de connaissances sur ce point limite la description des patterns de transport. Comme suggéré par Pineda et al. (2007) une autre approche consiste à fournir au modèle de nage un ensemble de règles de comportement qui tentent de capturer les compromis entre alimentation et prédation. Ces règles entraînent des réponses verticales et potentiellement horizontales à divers échelles spatiotemporelles susceptible d'améliorer conjointement les estimations de croissance et transport larvaire. De plus, la sensibilité de la représentation spatiale des

gradients de densité larvaire sous influence de la surface d'échantillonnage numérique, sous-entend qu'un échantillonnage adaptatif (Zhang et al., 2004) basé sur des hypothèses de répartition spatiale des larves avec identification et comptage des larves de *P. margaritifera* présente est plus adapté à la validation du modèle.

La connectivité des populations étant définie par l'échange d'individus ayant atteint la maturité sexuelle, le champ de perspectives issu de cette étude suggère premièrement, d'intégrer au modèle les processus de fixation, comme la recherche et la sélection d'un substrat, et deuxièmement, de lier les effets maternels et les processus larvaires à la survie des individus fixés. Aussi, des suivis à long terme et à forte intensité d'échantillonnage sont encore requis pour mieux comprendre la manière dont les traits des premiers stades de vie influencent les performances des individus et, *in fine,* le succès de colonisation et la survie jusqu'à la maturité sexuelle.

La description, au sein d'un **modèle intégratif**, des **processus** de reproduction, de transport larvaire, de survie et de métamorphose des larves de *P. margaritifera* à **l'échelle populationnelle**, ont nécessité plusieurs **hypothèses** sur la **valeur** de certains **paramètres** non mesurables en milieu naturel. Malgré ces incertitudes, les **caractères qualitatif** et **quantitatif** des estimations du modèle restent **pertinents**. De ce fait, les **hypothèses** sous-jacentes à la description des processus de dispersion larvaire ont pu être **explorées**. Les résultats suggèrent un **faible succès** de la **reproduction**, une mortalité **journalière** des larves proche de **20%** par jour et une **croissance** larvaire **peu dépendante** de leur **trajectoire**. Cependant, de **nouveaux suivi terrain** restent nécessaires pour raffiner conjointement cette approche numérique et notre **compréhension** des interactions entre *P. margaritifera* et son environnement, et, *in fine,* statuer plus fermement sur la **connectivité** entre les sous-populations d'huîtres perlières. Ces précieux indices sur les **facteurs** à **l'origine** de la **variabilité** du **collectage** fournissent une base nouvelle pour le développement d'outils de **gestions** des **atolls perlicoles**.

SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES

« Dans les sciences, le chemin est plus important que le but. Les sciences n'ont pas de fin. »

E. Chargaf

Synthèse et perspectives

L'objectif général de cette thèse était d'analyser les relations entre l'environnement physique, l'environnement biologique, et le cycle de vie de l'huître perlière *P. margaritifera,* afin de mettre en évidence les facteurs à l'origine de la variabilité du recrutement, et donc *in fine* du collectage. Ces travaux se sont appuyés sur l'historique des actions menées séparément aux stades adultes et larvaires, ainsi qu'une expérimentation originale en laboratoire et un suivi terrain sur l'atoll de Ahe, dédiés à ce projet. Ces études expérimentales spécifiques ont respectivement permis de décrire l'influence du régime trophique sur le développement larvaire et l'hétérogénéité, à l'échelle lagonaire, de la croissance et de l'effort de reproduction dans l'espace et dans le temps. L'ensemble des données disponibles ont permis de calibrer et de valider un modèle bioénergétique (DEB) à l'échelle individuelle, capable de décrire le cycle de vie complet de l'huître perlière dans des environnements variés. Enfin, le couplage du modèle DEB à un modèle de dynamique environnementale MARS-3D permet une approche exploratoire et analytique pour comprendre le lien entre l'environnement et les huîtres perlières dans le lagon de Ahe.

La description des facteurs à l'origine des variations du recrutement au sein d'un modèle intégratif n'est pas rudimentaire. Pour comprendre mécaniquement les schémas de recrutement il est nécessaire de concentrer le chemin vers la fixation autour des processus centraux d'effort reproducteur, de succès de la reproduction, de transport et croissance larvaire puis métamorphose. Les facteurs environnementaux tels que la nourriture, la température et l'hydrodynamisme affectent ces processus et ont un rôle déterminant dans la mesure où ils impactent la physiologie de l'organisme et le déplacement des larves. Les connaissances anciennes et nouvelles sur les interactions entre ces processus et les facteurs environnementaux sont discutées ci-après.

Facteurs et processus physiologiques à l'origine de la variabilité du recrutement confortés par les résultats

Rappels

Le cycle de vie de l'huitre perlière est la résultante du succès de deux phases bien distinctes : une phase de maturation continue des produits sexuels et une phase de vie larvaire planctonique (Southgate and Lucas, 2011). Par ailleurs, bien que déterminant dans l'évaluation du succès de recrutement, les processus de fixation et post-fixation qui interviennent à l'issu de la phase larvaire restent, à ce jour, quasi inconnus. Aussi le nombre de larves prêtes à se fixer dans l'espace autour des collecteurs est aujourd'hui la meilleure façon d'inférer le succès du recrutement.

Au cours de la première phase, la condition physiologique des géniteurs est largement dépendante des conditions environnementales (Le Moullac et al., 2012 ; Pouvreau et al., 2000b). Les

adultes sessiles s'alimentent par filtration des eaux avoisinantes et par rétention puis assimilation des particules phytoplanctoniques d'intérêt (Fournier et al., 2012a ; Loret et al., 2000). Cet apport énergétique leur permet d'assurer l'ensemble de leurs fonctions métaboliques incluant l'alimentation, la croissance, la reproduction et la maintenance (Pouvreau et al., 2000a). Les travaux réalisés au cours des dernières décennies sur la croissance et la reproduction des huîtres perlières laissaient présager un fort déterminisme trophique de la reproduction. En effet, les conditions trophiques déterminent la quantité d'énergie disponible pour l'organisme. Sa faible capacité de mise en réserve semble conduire *P. margaritifera* à investir tout surplus d'énergie dans la reproduction dès lors que ses besoins énergétiques relatifs à sa croissance et la maintenance sont couverts (Chávez-Villalba et al., 2013 ; Fournier et al., 2012b ; Le Moullac et al., 2013). Le stress étant reconnu comme un facteur pouvant stimuler l'émission des gamètes chez l'huître perlière, à l'origine de mauvais rendements de la greffe, les perliculteurs placent leurs filières en surface afin de provoquer la ponte avant greffe du fait de l'agitation par le clapot (Grand and Hauti, 1993) ; cependant aucun facteur (endogène ou exogène) à l'origine du déclenchement de la ponte n'a, à ce jour, pu être mis en évidence de façon précise dans des conditions naturelles. Ainsi, l'hypothèse d'une stratégie de reproduction opportuniste est communément admise, où les gamètes s'accumulent dans les tissus gonadiques au fur et à mesure de leur production jusqu'à ce que la capacité maximale de stockage soit atteinte, ce qui provoque l'émission de la quasi-totalité des gamètes.

Lors de la reproduction les géniteurs émettent un grand nombre de gamètes dans la colonne d'eau, la fécondation est externe et le nombre de larves initiales issues d'un évènement de reproduction est dépendant de la synchronisation de la ponte entre les géniteurs et du succès de la fertilisation des ovocytes par les spermatozoïdes (Southgate and Lucas, 2011). Bien que régulièrement observés et quantifiés en laboratoire, ces processus restent non mesurés en milieu naturel et les hypothèses qui sous-tendent leur description restent souvent non-testées. De ce fait, quantifier leur influence sur le bon déroulement du cycle de vie de l'huître perlière et les implications associées au succès du recrutement est difficile et nécessite des approches spécifiques expérimentales, *in situ* et/ou par modélisation (Fournier, 2011 ; Pouvreau et al., 2000a).

La phase de développement larvaire est quant à elle largement tributaire à la fois de la concentration en nourriture et des températures rencontrées pour assurer un développement optimal, mais aussi du transport, lui-même influencé par l'hydrodynamique et les capacités de nage, pour permettre une dispersion vers des habitats favorables (Thomas et al., 2016a). Ici encore les hypothèses à émettre sur le succès de la phase larvaire, c'est-à-dire la capacité des larves à atteindre la métamorphose et à se fixer sur un substrat, sont nombreuses et difficilement testables en milieu naturel. La vitesse du développement est un premier point à considérer avec attention puisqu'elle détermine la durée de la phase pélagique (PLD) connue pour être un facteur clé modulant les taux de mortalité (Fiksen et al., 2007; Rumrill, 1990). Les interactions entre la physiologie des larves de *P. margaritifera* et leur

environnement sont complexes et peu documentés. Aussi, l'utilisation de seuils comme un âge ou une taille est généralement employée pour décrire les transitions entre les stades de développement, notamment la métamorphose vers le stade post-larve où les individus cherchent à se fixer sur un substrat. Cependant, l'application de tels proxys reste hasardeuse compte tenu du fait qu'ils ne tiennent pas compte notamment de la variabilité interindividuelle des performances physiologiques face à des conditions environnementales variées. Enfin, l'influence du comportement de nage des larves de *P. margaritifera* sur leur transport est peu étudiée et communément décrite par une migration nychtémérale, où les individus se déplacent alternativement entre la surface la nuit et les profondeurs le jour (Thomas et al., 2014).

Conditions environnementales et reproduction

Les travaux menés dans ce projet tendent à renforcer l'hypothèse d'une stratégie de reproduction opportuniste. Tout d'abord l'analyse des données acquises sur l'effort de reproduction *in situ* dans le cadre de cette thèse n'ont pas permis d'établir de relation claire entre les conditions environnementales mesurées (concentration en nourriture, température, vitesse des courants ou hauteur de houle) et les évènements de ponte identifiés. La représentation d'une stratégie opportuniste au sein du modèle bioénergétique DEB (avec pour seules variables forçantes la concentration en nourriture et la température) permet de décrire au mieux 12% des variations de taux de remplissage des gonades dans les cohortes suivies. Toutefois les patrons de variation moyens simulés et observés suivent des dynamiques similaires ce qui sous-entend qu'une part non négligeable du déterminisme de la reproduction est assurée par les conditions environnementales, notamment en dirigeant la capacité des huîtres à maturer de façon synchrone. La part de variabilité non expliquée par cette approche déterministe laisse ouverte la question de l'action conjointe ou spécifique de facteurs endogènes ou exogènes non identifiés ici mais précédemment observés, tels que la réduction de la salinité, l'agitation hydrodynamique, la manipulation ou l'exposition à l'air (Arjarasirikoon et al., 2004 ; Pouvreau et al., 2000a ; Tranter, 1958), dans le déterminisme de la reproduction.

L'analyse du comportement du modèle DEB face à des scénarios de variations environnementales théoriques vient également renforcer l'hypothèse d'un effort de reproduction largement modulé par les conditions environnementales. En particulier, l'augmentation de la vitesse de remplissage des gonades induite par les températures élevées confirme les observations empiriques d'un effort reproducteur accru lors des périodes chaudes. Les variations de concentration en nourriture et notamment la difficulté rencontrée par les huîtres à se reproduire, suite à un épisode de disette, soutient également la nécessité de considérer les conditions trophiques dans l'étude des capacités reproductrices de l'huître perlière. En effet l'analyse des simulations montre que l'effort de reproduction est important avec des pontes régulières en conditions environnementales constantes mais que des huîtres ayant accès

à la même quantité de nourriture moyenne au cours du temps mais distribuée en alternance avec des périodes de nourrissage *ad libitum* et de carence ont un effort de reproduction diminué en raison des périodes de récupération post-disette. Ces résultats sont en accord avec les différences entre observations terrain et expérimentales montrant en laboratoire (à environnement constant) des huîtres capables de produire des gamètes matures en trois ou quatre semaines alors que les observations des gonades d'individus prélevés *in situ* suggèrent entre trois et cinq pontes par an (Le Moullac et al., 2013, 2012).

Cette influence de l'environnement sur la reproduction à l'échelle individuelle se confirme lorsqu'elle est étudiée à l'échelle d'une population d'huîtres perlières d'un même lagon. En effet, lors du suivi terrain réalisé ici sur l'atoll de Ahe, la différence des conditions trophiques enregistrées entre deux stations géographiquement distantes conduit à des pontes asynchrones. Ces observations sont également confirmées pas nos simulations historiques de l'effort de reproduction (année 2007, cf. PARTIE III), réalisées à l'échelle du lagon dans un environnement hétérogène et variable, avec une prédiction de pontes asynchrones reproduisant les schémas observés. L'ensemble de ces éléments issus de nos observations et de notre approche par modélisation confirment ainsi le rôle majeur de la variabilité spatiale et temporelle des conditions environnementales sur l'effort de reproduction, avec une part importante associée à la synchronisation des pontes.

Transition de la reproduction à la phase larvaire

L'évaluation du succès de la reproduction, caractérisé par le nombre de larves initiales issue d'un évènement reproducteur, est rendu particulièrement difficile par les contraintes techniques liées à son observation *in situ*. Deux facteurs ont ainsi été introduits dans le modèle pour décrire et moduler cette transition afin de reproduire au mieux les quantités de larves observées in-situ : la synchronisation de la ponte entre les géniteurs et le succès de la fertilisation des ovocytes par les spermatozoïdes (succès de la reproduction = % synchronisation × % fertilisation). La pertinence de la valeur calibrée du succès de reproduction, évalué dans cette étude à 1 %, ne peut toutefois être validée avec certitude et s'appuie sur les résultats issus de rares observations effectuées sur des invertébrés benthiques (Fournier et al., 2012b ; Levitan, 1988).

Bien que les observations en laboratoire rapportent un synchronisme de la reproduction favorisé par le fait que la ponte des femelles semble stimulée par la présence de gamètes mâle et un taux de fertilisation supérieur à 90%, l'ensemble de ces processus restent inobservés en milieu naturel. Cependant, cette étude a permis de tester les propositions issues de la littérature et les résultats suggèrent un fort taux de synchronisation entre les géniteurs et un faible taux de fertilisation. En effet, minimiser l'erreur dans la reproduction des patrons de densités larvaires observés lors d'une ponte massive au sein du lagon de Ahe en 2007 a nécessité de fixer la valeur du succès de la reproduction à 1% ce qui concorde avec les taux de synchronisation et de fertilisation suggérés par les rares données disponibles,

respectivement de 60 et 15% (données personnelles, Levitan, 1988), ce qui aboutit à un succès de quelques pourcents. La valeur calibrée ici reste donc raisonnable dans la mesure où elle représente hypothétiquement des taux de synchronisation et fertilisation respectivement égaux à 50% et 5%. De plus, elle tend à confirmer l'hypothèse d'une forte mortalité dès les premiers stades de développement (Fiksen et al., 2007; Hjort, 1926; Rumrill, 1990).

Conditions environnementales et phase larvaire

La mesure des taux métaboliques (alimentation et respiration) sous-jacent au processus de croissance et développement larvaire nous a permis de montrer que le développement des œufs fécondés vers le stade de post-larve peut être intégralement décrit par la différence entre la quantité d'énergie acquise via l'alimentation et celle utilisé pour satisfaire l'ensemble des besoins physiologiques (i.e. taux de respiration). Par ailleurs, nous avons identifié que les transitions entre les différents stades larvaires sont marquées par des arrêts de l'alimentation et la fixation des post-larves par un changement de dynamique brutal du rapport entre l'énergie assimilée et consommée conjoint avec une augmentation soudaine de la croissance. Cette relation entre flux énergétiques et développement larvaire confirme l'intérêt d'utiliser la théorie de la dynamique du budget énergétique pour décrire les interactions entre la physiologie des larves et leur environnement. En effet, ces résultats indiquent une forte influence de la condition trophique sur la durée du développement larvaire et la taille des individus au moment de la fixation (i.e. les individus mal nourris ont une taille plus faible et un âge plus avancé que les individus bien nourris au moment de la fixation). Cette influence marquée de l'environnement sur le développement des individus et leurs caractéristiques notamment au moment de la métamorphose, permet de mettre en évidence la limite à utiliser des proxys tel que la taille ou l'âge pour décrire la maturité des larves. Par ailleurs, en conditions environnementales favorables, la durée de développement larvaire est réduite, ce qui limite les risques de mortalité associés à cette phase (Rumrill, 1990). Dans ces conditions, les individus fixés présentent des réserves optimales et une taille supérieure, susceptibles de leur conférer un avantage sélectif pour la survie et un potentiel avantage compétitif pour l'accès à la nourriture avoisinante (Holland and Spencer, 1973 ; Troost et al., 2009). Ces implications renforcent la théorie de la fenêtre optimale proposée par Cury and Roy (1989), qui stipule que le succès de la phase larvaire est largement dépendant du moment de la ponte et plus particulièrement des conditions environnementales à ce moment précis.

Les simulations DEB à l'échelle individuelle forcées par des niveaux trophiques théorique contrastés, ainsi que la modélisation en conditions réalistes du développement larvaire à l'échelle du lagon, montrent que les variations spatiotemporelles de l'environnement, observées à l'échelle de quelques jours, ne semblent pas jouer un rôle majeur dans le déterminisme des performances larvaires. Ces observations sont contradictoires avec les résultats obtenus en laboratoire où de très faibles

croissances sont observées à faible densité alimentaire. Ainsi, la bonne capacité des larves à exploiter leur environnement grâce à leur comportement de nage et leur capacité de filtration élevée comparée à d'autres bivalves (Thomas, 2009) semblent leur permettre d'optimiser leur développement dans un environnement spatialement hétérogène.

Déterminisme physique de l'hétérogénéité du recrutement

Nos résultats confirment l'identification du secteur le long du récif au sud comme privilégié pour le collectage (Thomas et al., 2016a, 2014, 2012) de par son accumulation de fortes concentrations en larves au terme de leur développement. Cependant, la différence manifeste entre le potentiel de recrutement simulé a l'issue de de la modélisation des phases de vie précédemment décrites et les observations réelles de collectage suggère que les patrons quantitatifs de recrutement à l'échelle lagonaire, ne sont pas restreints à des secteurs sources-puits bien définis et constants dans le temps. En effet, les patrons de recrutement pourraient être définis par une spatialisation des processus affectant les sous-populations du lagon sous influence environnementale, tel que le timing et le succès de reproduction. Cette spatialisation oriente par conséquent le secteur de fixation en déterminant les conditions environnementales (nourriture, température et hydrodynamisme) expérimentées pendant la PLD. L'incomplétude du modèle qui n'intègre pas encore plusieurs processus relatif à la fixation comme la recherche active d'un substrat, la compétition inter et intra spécifique ou encore la mortalité post-fixation (Southgate and Lucas, 2011), souligne l'intérêt de continuer la description *in situ* des processus clés du cycle de vie de l'huître perlière ainsi que l'influence de l'environnement sur ces derniers pour évaluer l'ensemble des facteurs a l'origine des variations du succès de recrutement.

Limites et perspectives du modèle développé

Malgré les difficultés inhérentes à l'observation des différents processus en milieu naturel, la question de l'applicabilité des connaissances acquises sur le cycle de vie de *P. margaritifera* et de l'importance de bien appréhender les facteurs et processus qui vont impacter chaque stade de vie ainsi que la dynamique des populations est un axe majeur des recherches actuelles. Aussi, les avancées proposées dans la présente étude doivent d'être continuellement testées et reformulées afin de statuer plus fermement sur les interactions entre l'huitre perlière et son environnement et, *in fine,* évaluer les risques et optimiser la production des systèmes perlicoles. Les perspectives d'amélioration inhérentes à ces contraintes sont détaillées ci-après.

Description environnementale vers le développement de modèles biogéochimiques

La première limite rencontrée dans le cadre de l'approche par modélisation développée ici se situe dans la difficulté du modèle DEB à reproduire avec précision les variations de poids de chair et

taux de remplissage des gonades. Une cause probable à cela réside dans l'utilisation de la chlorophylle-a totale *in-vivo* comme proxy de la nourriture. Déjà mis en évidence par Alunno-Bruscia et al. (2011) et Fournier (2011), l'utilisation de proxys comme descripteurs des processus relatifs à l'alimentation représente un point crucial de la description des flux énergétiques dans la mesure où ils régulent la quantité d'énergie totale en circulation dans l'organisme. Ainsi, raffiner la description des variations spatiotemporelles de l'abondance des populations planctoniques, conjointement avec leur potentiel nutritionnel pour les huîtres perlières, représente une perspective d'amélioration pour améliorer la description des flux énergétiques au sein de l'organisme, et ce, tous stades de vie confondus.

L'amélioration de la description des interactions entre l'huître perlière et son environnement trophique ouvrent la porte vers de nouvelles investigations bioénergétiques, telles que l'influence des blooms ou de la modification des communautés phytoplanctoniques induite par la pression de broutage des communautés filtrantes dans les zones perlicoles (Hulot et al., 2018), ou encore l'influence des paramètre physicochimiques (salinité, pollution…) sur les cheptels d'huître perlières (Gardon et al., 2018 ; Gueguen et al., 2017). Toutefois, le développement de ce nouveaux descripteur trophique nécessite d'intenses efforts de mesures en laboratoire (e.g., étude de la réponse physiologique de l'huître perlière nourrie avec différentes communautés planctoniques) et *in situ* (e.g., description et quantification des communautés planctoniques en lagon) (Doroudi et al., 2003 ; Martínez-Fernández et al., 2006 ; Martínez-Fernández and Southgate, 2007). Aussi, le développement de modèles biogéochimiques uniquement forcés par les conditions météorologiques et capables de décrire la dynamique des structures de tailles et abondances des communautés phytoplanctoniques *in situ* (Armstrong, 1999) apparait comme primordial pour l'applicabilité de ce descripteur à grande échelle spatiotemporelle. Une telle amélioration ouvre la possibilité d'étudier des scénarios sur les pontes et les larves lors de leur transport, de la ponte à la fixation et y associer les processus biogéochimiques qui sous-tendent la dynamique des communautés planctoniques. La validation d'un tel achèvement nécessite des études trophodynamiques pour évaluer la dynamique de la structure hétérogène voir discontinue des communautés planctoniques.

Déterminisme de la dynamique de dispersion larvaire et le challenge d'un échantillonnage adaptatif

La seconde limite majeure rencontrée par notre modèle intégratif réside dans la difficulté d'examiner et estimer conjointement la contribution des différents facteurs mécaniques (e.g., ponte, transport larvaire, processus de fixation) pouvant expliquer la variabilité des patrons de distribution larvaire. L'évaluation du potentiel de collectage qui en découle traduit un manque de connaissance généralisé sur l'ensemble de ces processus. Compte tenu des difficultés de mesure de ces processus en milieu naturel, plusieurs questions restent en suspens : les connaissances acquises expérimentalement ou numériquement sur le cycle de vie de *P. margaritifera,* de la gamétogénèse au développement

larvaires, sont-elles transférables à l'environnement naturel ? Les informations sur le développement des larves dépendent-elles des méthodes de mesure utilisées ? Dans quelle mesure les facteurs environnementaux affectent-ils les processus de recrutement ? La liste est longue, mais un effort d'échantillonnage accru et adapté reste une étape incontournable à l'acquisition de nouvelle connaissances relatives à ces questions. De plus, le challenge représenté par de telles observations *in situ* permettant une meilleure compréhension de ces processus, comme par exemple la façon dont l'hétérogénéité spatiotemporelle des pontes influencent la dispersion, impose la mesure de proxys de processus plutôt que les processus eux même. Le test, notamment à l'aide du modèle intégratif, des hypothèses sous-jacentes aux proxys définis n'est pas à négliger. De cette manière, les connaissances générales et compétences des modèles peuvent être évaluées et améliorées grâce à un processus itératif d'observation et de modélisation. Bien que les défis soient très importants, nous soulignons que de solides estimations empiriques de chacun de des processus d'intérêt sont nécessaires pour orienter les futures études de terrain et la modélisation numérique. Sans quoi, les développements théoriques et la modélisation des processus spatiotemporels de la connectivité peuvent s'avérer inutiles du fait de leur caractère spéculatif.

Une grande partie de la difficulté d'observation en milieu naturel provient du fait que l'on ignore les intervalles de temps entre lesquels les processus expliquant la variabilité des patrons de distribution larvaire de *P. margaritifera* se produisent. Les pics marqués dans les séries temporelles de fixation et les études sur le transport des larves par l'hydrodynamisme suggèrent que le transport peut être sporadique, la distribution des larves discontinue, ou les deux (Pineda et al., 2009 ; PARTIE III). Les mesures en série temporelle de l'hydrodynamique et de la distribution larvaire pendant le transport sont d'une utilité limitée lorsqu'elles ne peuvent pas être prises avec la résolution spatiotemporelle nécessaire à la description détaillée des processus. De plus, les campagnes terrain effectuées au cours des programmes de recherche, planifiées à l'avance, ne garantissent pas l'observation des processus d'intérêt au bon moment (e.g. manque de connaissances sur le déterminisme de la ponte).

L'échantillonnage adaptatif, défini comme l'échantillonnage en réponse à un événement, semble une réponse adaptée à ces problèmes mais reste un défi, car il repose sur des hypothèses fortes. Par exemple, pour l'étude de *P. margaritifera* dans son environnement naturel la campagne d'échantillonnage peut être lancée en réponse à un changement en temps réel d'une variable environnementale, susceptible de déclencher une ponte massive. C'est donc un test d'hypothèse rigoureux, car si la ponte ne se produit pas comme prévu (e.g. pas de ponte ou ponte de bivalves autre que *P. margaritifera*), l'hypothèse peut être rejetée ou confirmée à tort. Il est donc utile que des systèmes d'échantillonnage à distance mis en place en réponse à des événements puissent être construits avec du matériel standard et de nouvelles technologies en cours de développement, telles que la détection moléculaire *in situ* des larves (Thomas et al., 2011a) ou le suivi valvométrique de la reproduction *in situ*

(Bernard et al., 2016). Ainsi, à l'instar des limites imposées par la modélisation du transport larvaire, l'échantillonnage adaptatif est limité en partie par la technologie et en partie par le développement d'hypothèses mécanistes testables.

Fixation et comportement natatoire

Les pics de recrutement résultent de la présence de fortes densités de larves prêtes à se fixer dans des zones d'habitats adéquats (Pineda et al., 2009). Cependant, il ressort de nos simulations une inadéquation entre les observations de recrutement et les simulations (cf PARTIE III). L'évaluation des processus relatifs à la survie et la mortalité des larves et des juvéniles n'est pas à négliger et pourrait être envisagé par un suivi temporel du collectage i.e. prélèvements différés dans le temps de collecteurs immergés simultanément en un point géographique défini. Malgré les incertitudes associées à nos résultats qui impliquent de rester prudent sur les conclusions, nous pouvons également envisager que certains processus associés au comportement des larves puissent être intégrés pour mieux représenter la phase de fixation. Ainsi, considérer avec attention l'influence du comportement natatoire sur les patrons de recrutement parait incontournable.

L'intégration du comportement natatoire des larves dans les équations du transport larvaire nécessite encore plusieurs avancées importantes. Premièrement, des hypothèses sur le rôle du comportement dans le transport doivent être développées et testées. Peu d'étude ont été réalisées pour *P. margaritifera* mais la conclusion que les larves ne sont pas transportées uniquement de manière passive est certaine (Thomas et al., 2014). Cette approche doit toutefois être élargie pour tirer profit des progrès de la modélisation ainsi que des études sur le terrain et en laboratoire. Les hypothèses comportementales issues d'études en laboratoire sont intéressantes, car la quantification de l'hydrodynamique et du comportement est réalisable, mais ces hypothèses doivent également être testées et validées sur le terrain. Ainsi comme mis en évidence par Hare et al. (1999) ou Titelman and Fiksen (2004) des règles simples de compromis entre alimentation et prédation ou la prise en compte de la variabilité inter individuelle entraînent des réponses verticales et potentiellement horizontales à diverses échelles. Bien que l'importance des facteurs de transports associés au comportement comme la migration nycthémérale, ou aux processus hydrodynamiques soient reconnues pour *P. margaritifera*, il existe peu voire pas d'informations sur le comportement à fine échelle en réponse à des caractéristiques physiques et/ou biologiques transitoires. Les brèves observations de migration nycthémérale observées supposent une réponse à des facteurs similaire à ceux mis en évidence chez d'autres bivalves tels que la lumière, la température, la turbulence, la pression et la disponibilité de la nourriture (Boehlert and Mundy, 1988 ; DiBacco et al., 2001). Intégrer notre maigre compréhension du comportement natatoire dans le modèle par l'amélioration des procédés de nage vers une approche déterministe associée à des tropismes, tel que la recherche active de nourriture, ou des interaction interindividuelles comme le

comportement grégaire (Burke, 1986 ; Deneubourg et al., 1990) permettra probablement de mieux évaluer les rôles combinés de l'advection, de la diffusion et du comportement des larves sur leur dynamique de transport. La validation d'une telle avancée est envisageable par identification de l'origine des larves, par exemple avec des marquages naturelles ou artificielles de larves ou la distance et la structure génétiques des sous-populations (Reisser et al. *en préparation*), puis comparaison des observations aux simulations du modèle amélioré.

Perspectives pour et avec la perliculture

Comme pour toutes les espèces exploitées avec une phase larvaire planctonique libre, étudier la connectivité des populations de *P. margaritifera* reste un défi pour la gestion durable de la ressource. En perliculture, l'approvisionnement en huîtres perlières est exclusivement fondé sur le collectage naturel de naissains sur des supports artificiels. Ainsi, la compréhension des facteurs à l'origine de la variabilité du recrutement est primordiale pour la pérennité de l'activité. Le développement du modèle intégratif, de par sa capacité à décrire la dynamique de reproduction des cheptels d'huîtres perlières et la dispersion des larves jusqu'à leur métamorphose, fournit une base nouvelle pour le développement d'outils de « gestion du collectage ». Le gain progressif de connaissances reste un frein à l'applicabilité des résultats obtenus mais, le raffinement des connaissances peut être envisagé en collaboration avec le gouvernement de la Polynésie française et les professionnels, dans un but d'amélioration des pratiques culturales.

Tout d'abord, nos résultats rendent envisageable la modélisation des populations d'huîtres perlières en temps réel. Pour y parvenir, le forçage du modèle DEB nécessite la mise en place d'un réseau de suivi continu des paramètres hydro-biologiques (sondes multiparamètres avec a minima : température & chlorophylle-a *in vivo* ou mesures satellitaires). Les résultats des simulations en temps réel permettront le suivi spatiotemporel de pontes et de cohortes larvaires afin d'identifier les périodes et secteurs privilégiés pour le captage. De plus, après raffinement de la description de la valeur nutritionnelle des différentes communautés phytoplanctoniques (voir ci-dessus) ce suivi pourra être complété par des analyses plus fines, comme par exemple, l'identification et quantification des communautés phytoplanctoniques lors d'évènements de forte ou faible concentration en chl-a totale rapportés par les sondes multiparamètres. Ces observations permettront de mieux comprendre les épisodes de forte mortalité ou arrêt du collectage précédemment observés dans certains lagons polynésiens et susceptible d'être induits par des blooms phytoplanctoniques ou des dérèglement des paramètres physico-chimiques du lagon (Andréfouët et al., 2015 ; Rodier et al., 2019).

Ensuite, un suivi du succès de collectage, sous réserve d'une étroite collaboration avec les perliculteurs, se conformerait à un d'échantillonnage adaptatif et permettrait de valider ou infirmer les hypothèses et supposition émises pour les besoins du modèle développé ici. Ce suivi demande une

logistique restreinte. Par ailleurs, l'archivage systématique des données biologiques et environnementales d'intérêt scientifique et fondamental, tel qu'initié en 2017 par la Direction des Ressources Marines de Polynésie française (DRM) sur les données environnementales, constituerait une base de première importance permettant l'analyse des tendances à long terme ainsi que des données de validation supplémentaires pour les modèles de dynamique des populations. Enfin, la mise à disposition des informations aux décideurs institutionnels (DRM), en temps réel permettrait d'optimiser les pratiques de collectage en limitant le déploiement des lignes de collecteurs sur les zones privilégiées identifiées.

A terme, l'outil de gestion développé pourra être amélioré par le développement de modèles biogéochimiques forcés en premier lieu par des données météorologiques permettant l'ajout d'un caractère prédictif, en vue d'optimiser les pratiques de collectage. Par exemple, il est connu que les post-larves ne se fixent sur les collecteurs que lorsque ceux-ci présentent à leur surface un film microbien propice à la fixation (environ 3 semaines après immersion) (Southgate and Lucas, 2011). Le choix du moment pour le déploiement des lignes de collectage semble donc essentiel pour offrir un maximum de substrat disponible aux post-larves de *P. margaritifera* et minimiser le sur-captage d'autres espèces comme *P. maculata*. De plus, la compréhension fine des processus sous-jacents au collectage ouvre de nouvelles perspectives de gestion des zones exploitées. Par exemple, le déplacement des lignes de collectage chargées en naissain vers des zones propices à leur croissance permettrait de libérer de l'espace pour de nouvelles lignes dans les régions propices au collectage. Ainsi, le suivi des tendances à long terme réalisable à l'issu du couplage du modèle développé ici avec un modèle biogéochimique, autorise une évolution des pratiques perlicoles qui, comme déjà proposé par Thomas (2009), viserait à créer des zones de stockage ou zones « sanctuaires », avec des animaux adultes âgés présentant une proportion de femelles importantes, en vue de favoriser la production d'une grande quantité de larves susceptibles de se fixer dans des secteurs connus.

Aujourd'hui, les atolls de Ahe et Takaroa semblent des sites d'intérêt pour le développement d'outils de « gestion du collectage », du fait de l'importance de l'activité de captage qu'ils accueillent (cf. Introduction générale), de la bonne connaissance des stocks d'huîtres perlières sauvages et élevées (Andréfouët et al., 2016) et du récent développement de modèles physiques capables de décrire la circulation hydrodynamique dans ces lagons (Le Gendre et al. *en préparation*).

Liste des figures et tableaux

Liste des figures

FIGURE 1 LOCALISATION DE LA POLYNESIE FRANÇAISE, DES ARCHIPELS DE LA SOCIETE ET DES TUAMOTU-GAMBIER. 8
FIGURE 2 SCHEMA DE LA FORMATION D'UN ATOLL (A) (D'APRES : HTTP://PUBS.USGS.GOV/FS/2002/FS025-02/). SCHEMA DE LA MORPHOLOGIE D'UN ATOLL (B) (BATTISTINI ET AL., 1975). 1 : VEGETATION, 2 : CONGLOMERAT, 3 : DEBRIS CORALLIENS, 4 : MOTU, 5 : PLATIER INTERTIDAL, 6 : DEBRIS CORALLIENS INTERTIDAUX, 7 : CONGLOMERATS INTERTIDAUX, 8 : CHENAL RESIDUEL, 9 : EAUX PROFONDES, 10 : CHENAUX (*HOA*), 11 : PLATIER, 12 : LAGUNE FERMEE. 9
FIGURE 3 REPARTITION DES EXPLOITATIONS PERLICOLES AUTORISEES EN POLYNESIE FRANÇAISE (DRM 2018). 10
FIGURE 4 COLLECTEURS IMMERGES SUR LIGNE DE COLLECTAGE. 10
FIGURE 5 LOCALISATION DE L'ATOLL DE AHE ET BATHYMETRIE DE SON LAGON. 12
FIGURE 6 ANATOMIE DE L'HUITRE PERLIERE *P. MARGARITIFERA* (D'APRES : HTTPS://WWW.PINTEREST.DE). 13
FIGURE 7 CYCLE DE DEVELOPPEMENT DE L'HUITRE PERLIERE *P. MARGARITIFERA*. APRES UNE FECONDATION EXTERNE, LE DEVELOPPEMENT DE *P. MARGARITIFERA* SE DIVISE EN 3 PHASES : LA PHASE LARVAIRE PELAGIQUE DURANT 3 SEMAINES, LA PHASE JUVENILE MARQUEE PAR LA METAMORPHOSE ET LA FIXATION AU SUBSTRAT, ET LA PHASE ADULTE BENTHIQUE (SCHEMA : LINARD, 2010). 15
FIGURE 8 PROPORTION DES HUITRES PERLIERES DE SEXE FEMELLE (*PINCTADA MARGARITIFERA*) EN FONCTION DE L'AGE ET DE LA TAILLE. DONNEES OBTENUES A PARTIR DE DIFFERENTES POPULATIONS NATURELLES ET D'ELEVAGE EN POLYNESIE FRANÇAISE. (CHAVEZ-VILLALBA ET AL., 2011). 18
FIGURE 9 CYCLE DE VIE DE L'HUITRE PERLIERE SELON LES GAMMES D'ABONDANCE ET DE DUREE DES DIFFERENTES PHASES. LES FACTEURS A INFLUENCE DIRECTE SUR LE RECRUTEMENT SONT REPRESENTES EN ROUGE ET CEUX INDIRECTS PRECISES DANS DES ACCOLADES (SCHEMA INSPIRE DE BERNARD, 2011). 24
FIGURE 10 ÉCHELLES SPATIO-TEMPORELLES : CHAQUE NIVEAU D'ORGANISATION POSSEDE UN DOMAINE CARACTERISTIQUE D'ECHELLES SPATIO-TEMPORELLES (SCHEMA : FANTINE JOLLY) 28
FIGURE 11 EXPERIMENTAL DESIGN USED TO ALLOW CONTINUOUS ALGAE SUPPLY AT THE FOUR CONCENTRATIONS, IN A FLOW-THROUGH LARVAL REARING SYSTEM. 42
FIGURE 12 (A) EVOLUTION OF THE PERCENTAGE OF DEAD OYSTERS ACROSS TIME UNDER DIFFERENT FEEDING CONDITIONS. (B) MEAN AGE AT SETTLEMENT ACCORDING TO FOOD CONCENTRATION. THE CONTINUOUS CURVES ARE PREDICTIONS FROM THE MODELS THAT WERE FITTED TO THE OBSERVATIONS (SYMBOLS), WITH THE STANDARD ERRORS (VERTICAL LINES). THE VERTICAL DOTTED LINES MARK THE AGE AT SETTLEMENT FOR EACH TROPHIC LEVEL. 46
FIGURE 13 OYSTER GROWTH (LOG SCALE) OVER TIME FOR THE DIFFERENT FOOD CONDITIONS. THE CONTINUOUS CURVES SHOW PREDICTIONS FROM THE LINEAR MIXED MODELS THAT WERE FITTED TO THE OBSERVATIONS (SYMBOLS) WITH THE STANDARD ERROR (VERTICAL LINES), FOR EACH FOOD CONDITION. 48
FIGURE 14 OYSTER ALGAE CONSUMPTION PER HOUR AS A FUNCTION OF AGE FOR DIFFERENT FOOD CONDITIONS. THE FEEDING RATE IS SCALED BY UNIT OF LENGTH. THE CONTINUOUS CURVES SHOW PREDICTIONS FROM THE LINEAR MIXED MODELS THAT WERE FITTED TO THE OBSERVATIONS (SYMBOLS) WITH THE STANDARD ERROR (VERTICAL LINES). VERTICAL DOTTED LINES REPRESENT THE AGE AT SETTLEMENT FOR EACH TROPHIC LEVEL. THE VALUES AFTER SETTLEMENT ARE NOT TAKEN INTO ACCOUNT IN THE MODELS. ..49
FIGURE 15 OYSTER RESPIRATION RATE ACCORDING TO THEIR AGE UNDER DIFFERENT FEEDING CONDITIONS. THE RESPIRATION RATE IS SCALED BY UNIT OF LENGTH. THE CONTINUOUS CURVES SHOW PREDICTIONS FROM THE LINEAR MIXED MODELS THAT WERE FITTED TO THE OBSERVATIONS (SYMBOLS) WITH THE STANDARD ERROR (VERTICAL LINES). VERTICAL DOTTED LINES REPRESENT THE AGE AT SETTLEMENT FOR EACH TROPHIC LEVEL. THE VALUES AFTER SETTLEMENT ARE NOT TAKEN INTO ACCOUNT IN THE MODELS. ..50
FIGURE 16 (A) ENERGY BALANCE BETWEEN FOOD INTAKE AND RESPIRATION OVER TIME, VERTICAL DOTTED LINES REPRESENT THE AGE AT SETTLEMENT FOR EACH TROPHIC LEVEL. (B) CUMULATED ENERGY CONSUMED AT METAMORPHOSIS AGAINST FOOD CONCENTRATION. THE CONTINUOUS CURVE SHOWS A HOLLING TYPE II FUNCTIONAL RESPONSE FITTED AGAINST THE OBSERVATIONS. VERTICAL BARS ARE STANDARD ERRORS (A & B). 51
FIGURE 17 LOCATION OF AHE ATOLL AND LOCATION OF EXPERIMENTAL SAMPLING STATIONS IN THE LAGOON. 65
FIGURE 18 SCHEMATIC REPRESENTATION OF A DYNAMIC ENERGY BUDGET OF BLACK-LIPPED PEARL OYSTER. 67
FIGURE 19 DEFINITION OF THE DIFFERENT LIFE STAGES IN THE DEB MODEL. BETWEEN CONCEPTION ($E_H = 0$) AND BIRTH ($E_H = E_H^B$) THERE IS NO EXTERNAL ASSIMILATION. ASSIMILATION IS SWITCHED ON AFTER BIRTH. AFTER BIRTH AT MATURITY LEVEL $E_H = E_H^S$ THE ORGANISM METAMORPHOSIS AND STARTS METABOLIC ACCELERATION WHICH ENDS AT JUVENILE STAGE ($E_H = E_H^J$). AFTER PUBERTY ($E_H = E_H^P$), I.E. THE ADULT STAGE, ALLOCATION TOWARDS MATURATION STOPS AND ALLOCATION TOWARDS REPRODUCTION STARTS (MODIFY FROM AUGUSTINE ET AL., 2014). 68
FIGURE 20 COMPARISON OF OBSERVED (POINTS ± STANDARD DEVIATION) AND SIMULATED (LINE) LARVAL SHELL GROWTH OF *P. MARGARITIFERA*: (A) REARING IN AN OPEN CIRCUIT WITH CULTURED ALGAE AS A FOOD SUPPLY (X_K= 0.60 $MG_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$), (B) REARING IN AN OPEN CIRCUIT WITH WATER FROM THE AHE LAGOON (X_K= 0.20 $MG_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$), (C) REARING IN A MICROCOSM IN THE AHE LAGOON (X_K= 0.20 $MG_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$), (D) COHORT IDENTIFIED *IN SITU*, IN THE AHE LAGOON (X_K= 0.20 $MG_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$). 75

FIGURE 21 GROWTH IN DRY WEIGHT FOR AGE GROUP 1 (A), 2 (B) AND 3 (C) OF PEARL OYSTERS (OBSERVED MEAN ± STANDARD DEVIATION = SYMBOLS; INDIVIDUAL SIMULATIONS = THIN LINES) IN TAKAPOTO ATOLL LAGOON DURING 365 DAYS. THE BOLD LINES REPRESENT THE MEAN VALUE OF THE INDIVIDUAL SIMULATIONS (N = 30), THE BRACES REFERS TO THE SIMULATION BASED SPAWNING PERIODS AND ARROWS REFER TO SPAWNING EVENTS IDENTIFIED BY POUVREAU ET AL., 2000A. 76
FIGURE 22 EVOLUTION OF FLESH DRY MASS (A) AND SHELL LENGTH (B) IN GAMBIER ISLANDS. POINTS AND BARS REPRESENT THE OBSERVED MEAN ± STANDARD DEVIATION; THIN LINES REFER TO INDIVIDUAL SIMULATIONS AND THE BOLD LINES REPRESENT THE MEAN VALUE OF THE INDIVIDUAL SIMULATIONS. ARROWS REFER TO SPAWNING EVENTS RECORDED BY LE MOULLAC ET AL., 2012. 77
FIGURE 23 VARIATION OF TEMPERATURE (DASHED LINE) AND CHLOROPHYLL-A CONCENTRATION FROM FOURIER SERIES (SOLID LINE) COMPUTED FROM IN SITU MEASUREMENTS (POINTS) AT THE STATION 1 (A) AND 3 (B). COMPARISON OF OBSERVED MEAN *GAMSI* ± STANDARD DEVIATION (POINTS) AND INDIVIDUAL SIMULATIONS (THIN LINES) AT THE SAMPLING STATIONS 1 (C) AND 3 (D); BOLD SOLID LINES REPRESENT THE MEAN VALUE OF THE INDIVIDUAL SIMULATIONS. INDIVIDUAL SPAWNING EVENTS CORRESPOND TO DROPS IN THE THIN LINES AND ARROWS REFER TO POTENTIAL SPAWNING EVENTS. 78
FIGURE 24 SHELL LENGTH EVOLUTION OF THE MEAN OBSERVED VALUES AT SAMPLING STATION 1 (DIAMONDS) AND 3 (CIRCLES) AND SIMULATIONS AT SAMPLING STATION 1 (SOLID LINES) AND 3 (DOTTED LINES) FOR TWO CLASSES OF SIZES IN THE LAGOON OF AHE IN 2017. 79
FIGURE 25 THEORETICAL SIMULATIONS ILLUSTRATING THE INFLUENCE OF MEAN TEMPERATURE AN FOOD CONDITIONS ON LIFE-HISTORY TRAITS: (A) PELAGIC LARVAL DURATION (X_K = 0.6 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$), (B) YEARLY REPRODUCTIVE EFFORT (NUMBER OF SPAWNING EVENTS) FOR A 13 CM SHELL LENGTH INDIVIDUAL (X_K = 0.2 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$) AND (C) TIME REQUIRED TO REACH COMMERCIAL SIZE FOR A YOUNG COLLECTED SPAT (X_K = 0.2 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$). RECTANGLES ENCAPSULATE THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS OBSERVED IN FRENCH POLYNESIAN ATOLL LAGOONS. 80
FIGURE 26 INFLUENCE OF YEARLY TEMPERATURE AMPLITUDE AND YEARLY MEAN TEMPERATURE ON (A) THE TIME REQUIRED TO REACH COMMERCIAL SIZE FOR A YOUNG COLLECTED SPAT (B) REPRODUCTIVE EFFORT (NUMBER OF SPAWNS) OF A 13 CM SHELL LENGTH INDIVIDUAL WITHIN A YEAR. SIMULATION WITH CONSTANT FOOD OF 0.2 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$ AND X_K = 0.2 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$. RECTANGLES ENCAPSULATE THE ENVIRONMENTAL CONDITIONS OBSERVED IN FRENCH POLYNESIAN ATOLL LAGOONS. 81
FIGURE 27 INFLUENCE OF STABILITY OF PHYTOPLANKTON BIOMASS REPRESENTED BY THE CHL-A CYCLE AMPLITUDE (Y-AXIS) AND THE OSCILLATION PERIOD OF CHL-A CYCLES (X-AXIS) ON (A) TIME REQUIRED TO REACH COMMERCIAL SIZE FOR A YOUNG COLLECTED SPAT AND (B) REPRODUCTIVE EFFORT (NUMBER OF SPAWNS) OF A 13 CM SHELL LENGTH INDIVIDUAL WITHIN A YEAR. DOTTED LINES REFER TO THE REFERENCE VALUE AROUND WHICH FOOD VARIATIONS (I.E. CYCLE AMPLITUDES FROM 0.1 TO 1 $\mu G_{CHL\text{-}A}\ L^{-1}$) OSCILLATE. 82
FIGURE 28 LOCALISATION DE L'ATOLL DE AHE, DES CONCESSIONS D'ELEVAGE D'HUITRES PERLIERES (RECTANGLES ROUGE ; DENSITE = 12 000 IND HA^{-1}) ET DES STATIONS D'ECHANTILLONNAGE EXPERIMENTAL (THOMAS ET AL., 2012) DANS LE LAGON (L01-L12). LA DENSITE DU STOCK SAUVAGE EST REPRESENTEE PAR LE DEGRADE DE COULEURS AU SEIN DU LAGON. 93
FIGURE 29 SCHEMA DE MODELISATION DES PROCESSUS BIOLOGIQUES ET PHYSIQUES. LE MODELE BIOENERGETIQUE (DEB) FORCE PAR LES CONDITIONS DE TEMPERATURE ET CONCENTRATION EN CHL-A DECRIT LA CROISSANCE ET LA REPRODUCTION DES HUITRES PERLIERES TOUT AU LONG DE LEUR CYCLE DE VIE. LE MODELE HYDRODYNAMIQUE FORCE PAR LE VENT, LA MAREE ET LES VAGUES EST COMPLETE PAR UN MODELE DE NAGE VERTICALE ET DECRIT LA DISPERSION DES LARVES AU SEIN DU LAGON. 94
FIGURE 30 IDENTIFICATION DES DATES DE PONTE SIMULEES POUR LES STOCKS DE *P. MARGARITIFERA* EN ELEVAGE, REPRESENTES PAR LES CONCESSIONS D'ELEVAGE. 102
FIGURE 31 IDENTIFICATION DES DATES DE PONTE SIMULEES POUR LE STOCK SAUVAGE DE *P. MARGARITIFERA* DU « LAGON SUD » (A) ET « GRAND LAGON NORD » (B). 102
FIGURE 32 VARIATIONS DU POURCENTAGE D'ERREUR RELATIVES MOYENNE AUX 12 STATIONS SUR TOUTE LA PERIODE D'ECHANTILLONNAGE (ISOCLINES) EN FONCTION DES VALEURS DES PARAMETRES *EM*, REPRESENTATIVES DU POURCENTAGE D'OVOCYTES PRODUITS ACCEDANT AU STADE LARVAIRE ET M, TAUX DE MORTALITE JOURNALIERE DES LARVES. 103
FIGURE 33 DIFFERENCE DE POURCENTAGE RELATIVE (RPD) ENTRE LES CONCENTRATIONS LARVAIRES SIMULEES ET OBSERVEES A CHAQUE STATION D'ECHANTILLONNAGE. LES VALEURS NEGATIVES CORRESPONDENT A DES DENSITES DE LARVES SIMULEES SURESTIMEES ET INVERSEMENT POUR LES VALEURS POSITIVES. 105
FIGURE 34 CONCENTRATIONS EN LARVES ISSUES DE L'INTERPOLATION SPATIALE (SPLINE BIHARMONIQUE) SUR LES STATIONS D'ECHANTILLONNAGE REELLES OBSERVEES (A) ET SIMULEES EN CONDITIONS REALISTE (B) AU SEIN DU LAGON DE AHE LE 8 MAI 2007. 105
FIGURE 35 DIFFERENCES DE POURCENTAGE RELATIVE ENTRE LES TAILLES MEDIANES LARVAIRES SIMULEES ET OBSERVEES A CHAQUE STATION D'ECHANTILLONNAGE. 106
FIGURE 36 INTERPOLATION SPATIALE (SPLINE BIHARMONIQUE) SUR LES STATIONS D'ECHANTILLONNAGE DES GAMMES DE TAILLES MEDIANES DE LARVES REELLES OBSERVEES (A) ET SIMULEES (+10 µM) EN CONDITIONS REALISTE (B) AU SEIN DU LAGON DE AHE LE 8 MAI 2007. 107

FIGURE 37 POURCENTAGE D'ERREUR ENTRE SIMULATIONS ET OBSERVATIONS (RPD) DE DENSITE LARVAIRES, MOYENNEE SUR LES 12 STATIONS D'ECHANTILLONNAGE, A CHAQUE DATE D'ECHANTILLONNAGE. AFIN DE MINIMISER L'ECHELLE DE L'AXE DES ORDONNEES ET CONSERVER LA LISIBILITE DU GRAPHIQUE LES ECARTS-TYPES NE SONT PAS REPRESENTES. 108
FIGURE 38 DIAGRAMMES EN BARRES DE L'ERREUR DE PREDICTION DU MODELE (RPD EN VALEUR ABSOLUE) MOYENNEE AU COURS DU TEMPS POUR CHAQUE STATION D'ECHANTILLONNAGE POUR LES DENSITE LARVAIRE (A) ET TAILLES MEDIANES (B). 109
FIGURE 39 TEMPERATURE PROFILE ACROSS TIME FOR EACH FEEDING CONDITION. 153
FIGURE 40 TEMPERATURE CORRECTION FACTOR FOR METABOLIC RATES. 157

Liste des tableaux

TABLE 1 SIMULTANEOUS TESTS FOR GENERAL LINEAR HYPOTHESES WITH TUKEY CONTRASTS MULTIPLE COMPARISONS OF MEANS, FITTED ON LINEAR MIXED MODELS OF FOOD CONCENTRATION AND TIME EFFECT ON LARVAL SIZE, RESPIRATION, FEEDING AND MORTALITY AND THE ANOVA RELATING THE FOOD CONCENTRATION EFFECT ON THE AGE AT SETTLEMENT. 45
TABLE 2 SUMMARY OF RANDOM INTERCEPT AND SLOPE LINEAR MIXED MODELS FITTED ON LARVAL PERFORMANCE MEASUREMENTS RECORDED FROM BIRTH UNTIL SETTLEMENT. 47
TABLE 3 DATASETS USED FOR MODEL VALIDATION 70
TABLE 4 SYMBOLS AND PARAMETERS VALUES AT THE REFERENCE TEMPERATURE T_{REF} = 293.15 °K. VALUES ANNOTATED BY A LETTER HAVE BEEN CALIBRATED DIRECTLY USING LITERATURE DATA, OTHER VALUES WERE CALIBRATED THANKS TO THE *AMP* PROCEDURE (MARQUES ET AL., 2018). 74
TABLEAU 5 ÉVALUATION DE LA QUALITE DES SIMULATIONS DE DENSITES LARVAIRES A L'ECHELLE DU LAGON EN FONCTION DE LA SUPERFICIE DES STATIONS D'ECHANTILLONNAGE NUMERIQUE. 104

Références bibliographiques

Bibliographie

Acosta-Salmón, H., 2004. Broodstock management and egg quality of the pearl oysters Pinctada margaritifera and Pinctada fucata.

Adjeroud, M., Andréfouët, S., Payri, C., Orempüller, J., 2000. Physical factors of differentiation in macrobenthic communities between atoll lagoons in the Central Tuamotu Archipelago (French Polynesia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 25–38. https://doi.org/10.3354/meps196025

Alunno-Bruscia, M., Bourlès, Y., Maurer, D., Robert, S., Mazurié, J., Gangnery, A., Goulletquer, P., Pouvreau, S., 2011. A single bio-energetics growth and reproduction model for the oyster Crassostrea gigas in six Atlantic ecosystems. J. Sea Res. 66, 340–348. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2011.07.008

Andréfouët, S., Charpy, L., Lo-Yat, A., Lo, C., 2012. Recent research for pearl oyster aquaculture management in French Polynesia.

Andréfouët, S., Dutheil, C., Menkes, C.E., Bador, M., Lengaigne, M., 2015. Mass mortality events in atoll lagoons: environmental control and increased future vulnerability. Glob. Chang. Biol. 21, 195–205. https://doi.org/10.1111/gcb.12699

Andréfouët, S., Pagès, J., Tartinville, B., 2001. Water renewal time for classification of atoll lagoons in the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). Coral Reefs 20, 399–408. https://doi.org/10.1007/s00338-001-0190-9

Andréfouët, S., Thomas, Y., Dumas, F., Lo, C., 2016. Revisiting wild stocks of black lip oyster Pinctada margaritifera in the Tuamotu Archipelago: The case of Ahe and Takaroa atolls and implications for the cultured pearl industry. Estuar. Coast. Shelf Sci. 182, 243–253. https://doi.org/10.1016/J.ECSS.2016.06.013

Andréfouët, S., Van Wynsberge, S., Kabbadj, L., Wabnitz, C.C.C., Menkes, C., Tamata, T., Pahuatini, M., Tetairekie, I., Teaka, I., Scha, T.A., Teaka, T., Remoissenet, G., 2018. Adaptive management for the sustainable exploitation of lagoon resources in remote islands: lessons from a massive El Niño-induced giant clam bleaching event in the Tuamotu atolls (French Polynesia). Environ. Conserv. 45, 30–40. https://doi.org/10.1017/s0376892917000212

Arjarasirikoon, U., Kruatrachue, M., Sretarugsa, P., Chitramvong, Y., Jantataeme, S., Upatham, E.S., 2004. Gametogenic processes in the pearl oyster, Pteria penguin (Roding, 1798)(Bivalvia, Mollusca). J. Shellfish Res. 23, 403–410.

Armstrong, R.A., 1999. Stable model structures for representing biogeochemical diversity and size spectra in plankton communities. J. Plankton Res. 21.

Asmani, K., Petton, B., Le Grand, J., Mounier, J., Robert, R., Nicolas, J.-L., 2017. Determination of stocking density limits for Crassostrea gigas larvae reared in flow-through and recirculating aquaculture systems and interaction between larval density and biofilm formation. Aquat. Living Resour. 30, 29.

Atkinson, M., Smith, S. V., Stroup, E.D., 1981. Circulation in Enewetak Atoll lagoon1. Limnol. Oceanogr. 26, 1074–1083. https://doi.org/10.4319/lo.1981.26.6.1074

Augustine, S., Jaspers, C., Kooijman, S.A.L.M., Carlotti, F., Poggiale, J.-C., Freitas, V., van der Veer, H., van Walraven, L., 2014. Mechanisms behind the metabolic flexibility of an invasive comb jelly. J. Sea Res. 94, 156–165. https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.09.005

Babcock, R.C., Mundy, C.N., 1992. Reproductive biology, spawning and field fertilization rates of Acanthatser planci. Mar. Freshw. Res. 43, 525–533.

Bacher, C., Gangnery, A., 2006. Use of dynamic energy budget and individual based models to simulate the dynamics of cultivated oyster populations. J. Sea Res. 56, 140–155. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2006.03.004

Bates, D., Bolker, B., Walker, S., Singmann, H., Dai, B., Scheipl, F., Grothendiech, G., Green, P., 2017. Package 'lme4.' https://doi.org/10.2307/2533043>

Battistini, R., Bourrouilh, F., Chevalier, J.P., Coudray, J., Denizot, M., Faure, G., Fisher, J.C., Guilcher, A., Harmelin-Vivien, M., Jaubert, J., 1975. Elements de terminologie recifale indopacifique.

Bayne, B.L., 1976. Marine Mussels: Their Ecology and Physiology. Cambridge University Press.

Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs, in: The Mollusca, Volume 4. Elsevier, pp. 407–515.

Bell, J.D., Ganachaud, A., Gehrke, P.C., Griffiths, S.P., Hobday, A.J., Hoegh-Guldberg, O., Johnson, J.E., Le Borgne, R., Lehodey, P., Lough, J.M., 2013. Mixed responses of tropical Pacific fisheries and aquaculture to climate change. Nat. Clim. Chang. 3, 591.

Bentley, M.G., Olive, P.J.W., Last, K., 2001. Sexual satellites, moonlight and the nuptial dances of worms: the influence of the moon on the reproduction of marine animals, in: Earth-Moon Relationships. Springer, pp. 67–84.

Bernard, I., 2011. Écologie de la reproduction de l'huître creuse, Crassostrea gigas, sur les côtes atlantiques françaises: vers une explication de la variabilité du captage.

Bernard, I., de Kermoysan, G., Pouvreau, S., 2011. Effect of phytoplankton and temperature on the reproduction of the Pacific oyster Crassostrea gigas: Investigation through DEB theory. J. Sea Res. 66, 349–360. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2011.07.009

Bernard, I., Massabuau, J.C., Ciret, P., Sow, M., Sottolichio, A., Pouvreau, S., Tran, D., 2016. In situ spawning in a marine broadcast spawner, the Pacific oyster Crassostrea gigas: Timing and environmental triggers. Limnol. Oceanogr. 61, 635–647. https://doi.org/10.1002/lno.10240

Björn, K., 1994. Chapter 1 Coastal Lagoons. Elsevier Oceanogr. Ser. 60, 1–8. https://doi.org/10.1016/S0422-9894(08)70006-0

Boehlert, G.W., Mundy, B.C., 1988. Roles of behavioral and physical factors in larval and juvenile fish recruitment to estuarine nursery areas, in: American Fisheries Society Symposium. pp. 1–67.

Bourlès, Y., Alunno-Bruscia, M., Pouvreau, S., Tollu, G., Leguay, D., Arnaud, C., Goulletquer, P., Kooijman, S.A.L.M., 2009. Modelling growth and reproduction of the Pacific oyster Crassostrea gigas: Advances in the oyster-DEB model through application to a coastal pond. J. Sea Res. 62, 62–71. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2009.03.002

Buestel, D., Pouvreau, S., 2000. La matiere particulaire des eaux du lagon de Takapoto: Nourriture potentielle pour les elevages d'huitres perlieres. Oceanol. Acta 23, 193–210. https://doi.org/10.1016/S0399-1784(00)00111-0

Burke, R.D., 1986. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae. Bull. Mar. Sci. 39, 323–331.

Butler, M., Paris, C., Goldstein, J., Matsuda, H., Cowen, R., 2011. Behavior constrains the dispersal of long-lived spiny lobster larvae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 422, 223–237. https://doi.org/10.3354/meps08878

Charpy, L., Charpy-Roubaud, C.J., 1991. Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 71, 53–63. https://doi.org/10.3354/meps071053

Charpy, L., Dufour, P., Garcia, N., 1997. Particulate organic matter in sixteen Tuamotu atoll lagoons (French Polynesia). Mar. Ecol. Prog. Ser. 55–65.

Chávez-Villalba, J., Soyez, C., Aurentz, H., Le Moullac, G., 2013. Physiological responses of female

and male black-lip pearl oysters (Pinctada margaritifera) to different temperatures and concentrations of food. Aquat. Living Resour. 26, 263–271.

Chávez-Villalba, J., Soyez, C., Huvet, A., Gueguen, Y., Lo, C., Moullac, G. Le, 2011. Determination of Gender in the Pearl Oyster Pinctada margaritifera. J. Shellfish Res. 30, 231–240. https://doi.org/10.2983/035.030.0206

Coeroli, M., De Gaillande, D., Landret, J.P., AQUACOP (D. Coatanea), 1984. Recent innovations in cultivation of molluscs in French Polynesia. Aquaculture 39, 45–67. https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90258-8

Cole, H.A., 1938. The fate of the larval organs in the metamorphosis of Ostrea edulis. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 22, 469–484.

Cole, H.A., 1937. Metamorphosis of the larva of Ostrea edulis. Nature 139, 413.

Coma, R., Lasker, H.R., 1997. Effects of spatial distribution and reproductive biology on in situ fertilization rates of a broadcast-spawning invertebrate. Biol. Bull. 193, 20–29.

Connolly, S.R., Baird, A.H., 2010. Estimating dispersal potential for marine larvae: dynamic models applied to scleractinian corals. Ecology 91, 3572–3583. https://doi.org/10.1890/10-0143.1

Cury, P., Roy, C., 1989. Optimal environmental window and pelagic fish recruitment success in upwelling areas. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46, 670–680.

Debreu, L., Vouland, C., Blayo, E., 2008. AGRIF: Adaptive grid refinement in Fortran. Comput. Geosci. 34, 8–13.

Delesalle, B., Sakka, A., Legendre, L., Pagès, J., Charpy, L., Loret, P., 2001. The phytoplankton of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia): time and space variability of biomass, primary production and composition over 24 years. Aquat. Living Resour. 14, 175–182. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(00)01098-6

Delesalle, B., Sournia, A., 1992. Residence time of water and phytoplankton biomass in coral reef lagoons. Cont. Shelf Res. 12, 939–949. https://doi.org/10.1016/0278-4343(92)90053-M

Deneubourg, J.-L., Grégoire, J.-C., Le Fort, E., 1990. Kinetics of larval gregarious behavior in the bark beetleDendroctonus micans (Coleoptera: Scolytidae). J. Insect Behav. 3, 169–182.

Desforges, J.-P.W., Sonne, C., Dietz, R., 2017. Using energy budgets to combine ecology and

toxicology in a mammalian sentinel species. Sci. Rep. 7, 46267. https://doi.org/10.1038/srep46267

DiBacco, C., Sutton, D., McConnico, L., 2001. Vertical migration behavior and horizontal distribution of brachyuran larvae in a low-inflow estuary: implications for bay-ocean exchange. Mar. Ecol. Prog. Ser. 217, 191–206.

Doroudi, M., Southgate, P., Mayer, R., 1999a. The combined effects of temperature and salinity on embryos and larvae of the black-lip pearl oyster, Pinctada margaritifera (L.). Aquac. Res. 30, 271–277. https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1999.00324.x

Doroudi, M.S., Southgate, P., Mayer, R., 1999b. Growth and survival of blackslip pearl oyster larvae fed different densities of microalgae. Aquac. Int. 7, 179–187.

Doroudi, M.S., Southgate, P.C., 2003. Embryonic and larval development of Pinctada margaritifera (Linnaeus, 1758). Molluscan Res. 23, 101–107.

Doroudi, M.S., Southgate, P.C., 2000. The influence of algal ration and larval density on growth and survival of blacklip pearl oyster Pinctada margaritifera (L.) larvae. Aquac. Res. 31, 621–626.

Doroudi, M.S., Southgate, P.C., Lucas, J.S., 2003. Variation in clearance and ingestion rates by larvae of the black-lip pearl oyster (Pinctada margaritifera, L.) feeding on various microalgae. Aquac. Nutr. 9, 11–16.

Dubois, D.M., 1975. A model of patchiness for prey—predator plankton populations. Ecol. Modell. 1, 67–80. https://doi.org/10.1016/0304-3800(75)90006-X

Dufour, P., Charpy, L., Bonnet, S., Garcia, N., 1999. Phytoplankton nutrient control in the oligotrophic South Pacific subtropical gyre (Tuamotu Archipelago). Mar. Ecol. Prog. Ser. 179, 285–290. https://doi.org/10.3354/meps179285

Dumas, F., Le Gendre, R., Thomas, Y., Andréfouët, S., 2012. Tidal flushing and wind driven circulation of Ahe atoll lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) from in situ observations and numerical modelling. Mar. Pollut. Bull. 65, 425–440. https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2012.05.041

Eckert, G.L., 2003. Effects of the planktonic period on marine population fluctuations. Ecology 84, 372–383.

Ehteshami, F., Christianus, A., Rameshi, H., Harmin, S.A., Saad, C.R., 2011. The effects of dietary supplements of polyunsaturated fatty acid on pearl oyster, Pinctada margaritifera L., gonad

composition and reproductive output. Aquac. Res. 42, 613–622.

Fiksen, Ø., Jørgensen, C., Kristiansen, T., Vikebø, F., Huse, G., 2007. Linking behavioural ecology and oceanography: larval behaviour determines growth, mortality and dispersal. Mar. Ecol. Prog. Ser. 347, 195–205. https://doi.org/10.3354/meps06978

Fougerouse, A., Herbaut, C., 1994. Atlas Anatomique de l'huître perlière: Pinctada margaritifera. Etablissement pour la Valorisation des Activités Aquacoles et Maritimes.

Fournier, J., 2011. Alimentation et déterminisme environnemental de la reproduction des huîtres perlières P. margaritifera sur l'atoll d'Ahe (Archipel des Tuamotu, Polynésie française), Diet and environmental déterminism of reproduction of pearl oysters P. margaritifera on A.

Fournier, J., Dupuy, C., Bouvy, M., Couraudon-Réale, M., Charpy, L., Pouvreau, S., Le Moullac, G., Le Pennec, M., Cochard, J.-C., 2012a. Pearl oysters Pinctada margaritifera grazing on natural plankton in Ahe atoll lagoon (Tuamotu archipelago, French Polynesia). Mar. Pollut. Bull. 65, 490–499.

Fournier, J., Levesque, E., Pouvreau, S., Le Pennec, M., Le Moullac, G., 2012b. Influence of plankton concentration on gametogenesis and spawning of the black lip pearl oyster Pinctada margaritifera in Ahe atoll lagoon (Tuamotu archipelago, French polynesia). Mar. Pollut. Bull. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.03.027

Fox, J., Weisberg, S., Adler, D., Bates, D., Baud-Bovy, G., Ellison, S., Firth, D., Friendly, M., Gorjanc, G., Graves, S., 2012. Package 'car.' Vienna R Found. Stat. Comput.

Galtsoff, P.S., 1933. Pearl and Hermes Reef, Hawaii, hydrographical and biological observations.

Gardon, T., Reisser, C., Soyez, C., Quillien, V., Le Moullac, G., 2018. Microplastics Affect Energy Balance and Gametogenesis in the Pearl Oyster Pinctada margaritifera. Environ. Sci. Technol. 52, 5277–5286. https://doi.org/10.1021/acs.est.8b00168

Garland, E.D., Zimmer, C.A., Lentz, S.J., 2002. Larval distributions in inner-shelf waters: The roles of wind-driven cross-shelf currents and diel vertical migrations. Limnol. Oceanogr. 47, 803–817. https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.3.0803

Gerdes, D., 1983. The Pacific oyster Crassostrea gigas: Part II. Oxygen consumption of larvae and adults. Aquaculture 31, 221–231.

Gervis, M.H., Sims, N.A., 1992. The biology and culture of pearl oysters (Bivalvia pteriidae). Overseas

Development Administration of the United Kingdom.

Gnaiger, E., 1983. Heat dissipation and energetic efficiency in animal anoxibiosis: economy contra power. J. Exp. Zool. 228, 471–490.

González-Araya, R., Quéau, I., Quéré, C., Moal, J., Robert, R., 2011. A physiological and biochemical approach to selecting the ideal diet for Ostrea edulis (L.) broodstock conditioning (part A). Aquac. Res. 42, 710–726.

Grand, Hauti, 1993. L'aquaculture nacrière et perlière : planches 89-90.

Grosberg, R.K., Levitan, D.R., 1992. For adults only? Supply-side ecology and the history of larval biology. Trends Ecol. Evol. 7, 130–133.

Gueguen, Y., Denis, S., Adrien, S., Kevin, M., Pierre, G., Solène, B., Marine, N., Patrick, B., Herehia, H., Serge, P., Gilles, L.M., 2017. Response of the pearl oyster Pinctada margaritifera to cadmium and chromium: Identification of molecular biomarkers. Mar. Pollut. Bull. 118, 420–426. https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2017.03.012

Gurney, W.S.C., Middleton, D.A.J., Nisbet, R.M., McCauley, E., Murdoch, W.W., DeRoos, A., 1996. Individual Energetics and the Equilibrium Demography of Structured Populations. Theor. Popul. Biol. 49, 344–368. https://doi.org/10.1006/TPBI.1996.0017

Hamburger, K., Møhlenberg, F., Randløv, A., Riisgård, H.U., 1983. Size, oxygen consumption and growth in the mussel Mytilus edulis. Mar. Biol. 75, 303–306.

Hare, J.A., Quinlan, J.A., Werner, F.E., Blanton, B.O., Govoni, J.J., Forward, R.B., Settle, L.R., Hoss, D.E., 1999. Larval transport during winter in the SABRE study area: results of a coupled vertical larval behaviour-three-dimensional circulation model. Fish. Oceanogr. 8, 57–76.

Hatcher, B.G., 1997. Coral reef ecosystems: how much greater is the whole than the sum of the parts? Coral Reefs 16, S77–S91. https://doi.org/10.1007/s003380050244

Helm, M.M., 2004. Hatchery culture of bivalves: a practical manual. FAO.

Hjort, J., 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. ICES J. Mar. Sci. 1, 5–38.

Hofmann, E., Bushek, D., Ford, S., Guo, X., Haidvogel, D., Hedgecock, D., Klinck, J., Milbury, C., Narvaez, D., Powell, E., Wang, Y., Wang, Z., Wilkin, J., Zhang, L., 2009. Understanding how disease and environment combine to structure resistance in estuarine bivalve populations.

Oceanography 22, 212–231.

Holland, D.L., Spencer, B.E., 1973. Biochemical changes in fed and starved oysters, Ostrea edulis L. during larval development, metamorphosis and early spat growth. J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom 53, 287–298.

Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P., Heiberger, R.M., Schuetzenmeister, A., Scheibe, S., Hothorn, M.T., 2017. Package 'multcomp.' Obtenido de http://cran. statsfu. ca/web/packages/multcomp/multcomp.

Hulot, V., Saulnier, D., Lafabrie, C., Gaertner-Mazouni, N., 2018. Shellfish culture: a complex driver of planktonic communities. Rev. Aquac. https://doi.org/10.1111/raq.12303

Hynd, J.S., 1955. A Revision of the Australian Pearl-shells, Genus Pinctada (Lamelli-branchia). Mar. Freshw. Res. 6, 98–138.

Intès, A., 1984. L'huitre nacriere et perliere en Polynesie Francaise: mutation de l'exploitation. Pêche Marit. 1272, 161–166.

ISPF, 2016. Le bilan de la perles en 2016. [WWW Document]. URL http://www.ispf.pf/docs/default-source/publi-pf-bilans-et-etudes/pf-bilan-perle-2016.pdf?sfvrsn=6

Jager, T., Vandenbrouck, T., Baas, J., De Coen, W.M., Kooijman, S.A.L.M., 2010. A biology-based approach for mixture toxicity of multiple endpoints over the life cycle. Ecotoxicology 19, 351–361.

Jager, T., Zimmer, E.I., 2012. Simplified dynamic energy budget model for analysing ecotoxicity data. Ecol. Modell. 225, 74–81.

Joubert, C., Linard, C., Le Moullac, G., Soyez, C., Saulnier, D., Teaniniuraitemoana, V., Ky, C.L., Gueguen, Y., 2014. Temperature and Food Influence Shell Growth and Mantle Gene Expression of Shell Matrix Proteins in the Pearl Oyster Pinctada margaritifera. PLoS One 9, e103944. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0103944

Kooijman, S.A.L.M., 2010. Dynamic energy budget theory for metabolic organisation. Cambridge university press.

Kooijman, S.A.L.M., 2014. Metabolic acceleration in animal ontogeny: An evolutionary perspective. J. Sea Res. 94, 128–137. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2014.06.005

Kooijman, S.A.L.M., 2013. Waste to hurry: dynamic energy budgets explain the need of wasting to fully exploit blooming resources. Oikos 122, 348–357. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00098.x

Kooijman, S.A.L.M., Pecquerie, L., Augustine, S., Jusup, M., 2011. Scenarios for acceleration in fish development and the role of metamorphosis. J. Sea Res. 66, 419–423. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2011.04.016

Kraeuter, J.N., Buckner, S., Powell, E.N., 2005. A note on a spawner—recruit relationship for a heavily exploited bivalve: the case of northern quahogs (hard clams), mercenaria mercenaria in great south bay new york. J. Shellfish Res. 24, 1043–1053.

Lamprell, K.L., Healy, J.M., 1998. A revision of the Scaphopoda from Australian waters (Mollusca). Rec. MUSEUM-SUPPLEMENT-.

Lazure, P., Dumas, F., 2008. An external–internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). Adv. Water Resour. 31, 233–250.

Le Moullac, G., Goyard, E., Saulnier, D., Haffner, P., Thouard, E., Nedelec, G., Goguenheim, J., Rouxel, C., Cuzon, G., 2003. Recent improvements in broodstock management and larviculture in marine species in Polynesia and New Caledonia: genetic and health approaches. Aquaculture 227, 89–106.

Le Moullac, G., Soyez, C., Latchere, O., Vidal-Dupiol, J., Fremery, J., Saulnier, D., Lo Yat, A., Belliard, C., Mazouni-Gaertner, N., Gueguen, Y., 2016. Pinctada margaritifera responses to temperature and pH: Acclimation capabilities and physiological limits. Estuar. Coast. Shelf Sci. 182, 261–269. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.04.011

Le Moullac, G., Soyez, C., Sham-Koua, M., Levy, P., Moriceau, J., Vonau, V., Maihota, M., Cochard, J.C., 2013. Feeding the pearl oyster Pinctada margaritifera during reproductive conditioning. Aquac. Res. 44, 404–411.

Le Moullac, G., Tiapari, J., Teissier, H., Martinez, E., Cochard, J.-C., 2012. Growth and gonad development of the tropical black-lip pearl oyster, Pinctada margaritifera (L.), in the Gambier archipelago (French Polynesia). Aquac. Int. 20, 305–315.

Le Pennec, M., 2010. Huître perlière et perle de Tahiti. Université de la Polynésie française.

Le Pennec, M.L., 1981. Les méthodes expérimentales induisant la ponte des mollusques bivalves marins.

Lefebvre, S., Claquin, P., Orvain, F., Véron, B., Charpy, L., 2012. Spatial and temporal dynamics of size-structured photosynthetic parameters (PAM) and primary production (13C) of pico- and nano-phytoplankton in an atoll lagoon. Mar. Pollut. Bull. 65, 478–489. https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2012.04.011

Lemer, S., Planes, S., 2012. Translocation of wild populations: Conservation implications for the genetic diversity of the black-lipped pearl oyster Pinctada margaritifera. Mol. Ecol. 21, 2949–2962. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05588.x

Lenth, R. V, 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. J. Stat. Softw. 69, 1–33.

Levin, L.A., 2006. Recent progress in understanding larval dispersal: new directions and digressions. Integr. Comp. Biol. 46, 282–297.

Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. Ecology 73, 1943–1967. https://doi.org/10.2307/1941447

Levitan, D.R., 1988. Asynchronous spawning and aggregative behavior in the sea urchin Diadema antillarum (Philippi). Echinoderm Biol. 181–186.

Lika, K., Kearney, M.R., Freitas, V., van der Veer, H.W., van der Meer, J., Wijsman, J.W.M., Pecquerie, L., Kooijman, S.A.L.M., 2011. The "covariation method" for estimating the parameters of the standard Dynamic Energy Budget model I: Philosophy and approach. J. Sea Res. 66, 270–277.

Linard, C., 2011. Ecophysiologie et dynamique de la croissance coquillère de l'huître perlière, Pinctada margaritifera (L.): Analyses moléculaires et microstructurales.

Linard, C., Gueguen, Y., Moriceau, J., Soyez, C., Hui, B., Raoux, A., Cuif, J.P., Cochard, J.-C., Le Pennec, M., Le Moullac, G., 2011. Calcein staining of calcified structures in pearl oyster Pinctada margaritifera and the effect of food resource level on shell growth. Aquaculture 313, 149–155. https://doi.org/10.1016/J.AQUACULTURE.2011.01.008

Long KY, C., Le Moullac, G., 2017. Shell Growth Performance of Hatchery Produced Pinctada margaritifera: Family Effect and Relation with Cultured Pearl Weight. J. Aquac. Res. Dev. 08, 1–6. https://doi.org/10.4172/2155-9546.1000480

Loret, P., Pastoureaud, A., Bacher, C., Delesalle, B., 2000. Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster Pinctada margaritifera in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia):in situ study using optical microscopy and HPLC pigment analysis. Mar. Ecol. Prog. Ser. 199, 55–67. https://doi.org/10.3354/meps199055

Lüdecke, D., Lüdecke, M.D., 2015. Package 'sjPlot.'

Marques, G.M., Augustine, S., Lika, K., Pecquerie, L., Domingos, T., Kooijman, S.A.L.M., 2018. The AmP project: Comparing species on the basis of dynamic energy budget parameters. PLOS Comput. Biol. 14, e1006100. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006100

Marshall, D.J., Styan, C., McQuaid, C.D., 2009. Larval supply and dispersal, in: Marine Hard Bottom Communities. Springer, pp. 165–176.

Martínez-Fernández, E., Acosta-Salmón, H., Southgate, P.C., 2006. The nutritional value of seven species of tropical microalgae for black-lip pearl oyster (Pinctada margaritifera, L.) larvae. Aquaculture 257, 491–503.

Martínez-Fernández, E., Southgate, P.C., 2007. Use of tropical microalgae as food for larvae of the black-lip pearl oyster Pinctada margaritifera. Aquaculture 263, 220–226.

Menge, B.A., Chan, F., Nielsen, K.J., Lorenzo, E. Di, Lubchenco, J., 2009. Climatic variation alters supply-side ecology: impact of climate patterns on phytoplankton and mussel recruitment. Ecol. Monogr. 79, 379–395.

Metaxas, A., Saunders, M., 2009. Quantifying the "bio-" components in biophysical models of larval transport in marine benthic invertebrates: advances and pitfalls. Biol. Bull. 216, 257–272.

Molnár, P.K., Derocher, A.E., Klanjscek, T., Lewis, M.A., 2011. Predicting climate change impacts on polar bear litter size. Nat. Commun. 2, 186. https://doi.org/10.1038/ncomms1183

Moran, A.L., Manahan, D.T., 2004. Physiological recovery from prolonged 'starvation'in larvae of the Pacific oyster Crassostrea gigas. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 306, 17–36.

Muller, E.B., Lika, K., Nisbet, R.M., Schultz, I.R., Casas, J., Gergs, A., Murphy, C.A., Nacci, D., Watanabe, K.H., 2019. Regulation of reproductive processes with dynamic energy budgets. Funct. Ecol. https://doi.org/10.1111/1365-2435.13298

Nasr, D.H., 1984. Feeding and growth of the pearl oyster Pinctada margaritifera (L.) in Dongonab Bay, Red Sea, in: Limnology and Marine Biology in the Sudan. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 241–245. https://doi.org/10.1007/978-94-009-6557-7_27

Niquil, N., Pouvreau, S., Sakka, A., Legendre, L., Addessi, L., Borgne, R. Le, Charpy, L., Delesalle, B., 2001. Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). Aquat. Living Resour. 14, 165–174. https://doi.org/10.1016/S0990-7440(01)01114-7

Nisbet, R.M., McCauley, E., Gurney, W.S.C., Murdoch, W.W., Wood, S.N., 2004. FORMULATING AND TESTING A PARTIALLY SPECIFIED DYNAMIC ENERGY BUDGET MODEL. Ecology 85, 3132–3139. https://doi.org/10.1890/03-0429

Nisbet, R.M., Muller, E.B., Lika, K., Kooijman, S.A.L.M., 2000. From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models. J. Anim. Ecol. 69, 913–926. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2000.00448.x

Nixon, S.W., Oviatt, C.A., Frithsen, J., Sullivan, B., 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. J. Limnol. Soc. South. Africa 12, 43–71. https://doi.org/10.1080/03779688.1986.9639398

O'Connor, M.I., Bruno, J.F., Gaines, S.D., Halpern, B.S., Lester, S.E., Kinlan, B.P., Weiss, J.M., 2007. Temperature control of larval dispersal and the implications for marine ecology, evolution, and conservation. Proc. Natl. Acad. Sci. 104, 1266–1271.

Olson, R.R., Olson, M.H., 1989. Food limitation of planktotrophic marine invertebrate larvae: does it control recruitment success? Annu. Rev. Ecol. Syst. 20, 225–247.

Pace, D.A., Marsh, A.G., Leong, P., Green, A., Hedgecock, D., Manahan, D.T., 2006. Physiological bases of genetically determined variation in growth of bivalve larvae (Crassostrea gigas). J. Shellfish Res. 25.

Pagano, M., Rodier, M., Guillaumot, C., Thomas, Y., Henry, K., Andréfouët, S., 2017. Ocean-lagoon water and plankton exchanges in a semi-closed pearl farming atoll lagoon (Ahe, Tuamotu archipelago, French Polynesia). Estuar. Coast. Shelf Sci. 191, 60–73.

Pechenik, J.A., 1990. Delayed metamorphosis by larvae of benthic marine invertebrates: does it occur? Is there a price to pay? Ophelia 32, 63–94.

Pennington, J.T., 1985. The ecology of fertilization of echinoid eggs: the consequences of sperm dilution, adult aggregation, and synchronous spawning. Biol. Bull. 169, 417–430.

Pethybridge, H., Roos, D., Loizeau, V., Pecquerie, L., Bacher, C., 2013. Responses of European anchovy vital rates and population growth to environmental fluctuations: An individual-based modeling approach. Ecol. Modell. 250, 370–383. https://doi.org/10.1016/J.ECOLMODEL.2012.11.017

Philippart, C.J.M., Amaral, A., Asmus, R., van Bleijswijk, J., Bremner, J., Buchholz, F., Cabanellas-Reboredo, M., Catarino, D., Cattrijsse, A., Charles, F., Comtet, T., Cunha, A., Deudero, S.,

Duchêne, J.C., Fraschetti, S., Gentil, F., Gittenberger, A., Guizien, K., Gonçalves, J.M., Guarnieri, G., Hendriks, I., Hussel, B., Vieira, R.P., Reijnen, B.T., Sampaio, I., Serrao, E., Pinto, I.S., Thiebaut, E., Viard, F., Zuur, A.F., 2012. Spatial synchronies in the seasonal occurrence of larvae of oysters (Crassostrea gigas) and mussels (Mytilus edulis/galloprovincialis) in European coastal waters. Estuar. Coast. Shelf Sci. 108, 52–63. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.05.014

Philippart, C.J.M., van Aken, H.M., Beukema, J.J., Bos, O.G., Cadée, G.C., Dekker, R., 2003. Climate-related changes in recruitment of the bivalve Macoma balthica. Limnol. Oceanogr. 48, 2171–2185.

Picoche, C., Le Gendre, R., Flye-Sainte-Marie, J., Françoise, S., Maheux, F., Simon, B., Gangnery, A., 2014. Towards the Determination of Mytilus edulis Food Preferences Using the Dynamic Energy Budget (DEB) Theory. PLoS One 9, e109796. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0109796

Pineda, J., Hare, J.A., Sponaugle, S.U., 2007. Larval transport and dispersal in the coastal ocean and consequences for population connectivity. Oceanography 20, 22–39.

Pineda, J., Reyns, N.B., Starczak, V.R., 2009. Complexity and simplification in understanding recruitment in benthic populations. Popul. Ecol. 51, 17–32.

Pouvreau, S., Bacher, C., Héral, M., 2000a. Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, Pinctada margaritifera: Potential applications for pearl farming in French Polynesia. Aquaculture 186, 117–144. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00373-7

Pouvreau, S., Bodoy, A., Buestel, D., 2000b. In situ suspension feeding behaviour of the pearl oyster, Pinctada margaritifera: combined effects of body size and weather-related seston composition. Aquaculture 181, 91–113.

Pouvreau, S., Bourles, Y., Lefebvre, S., Gangnery, A., Alunno-Bruscia, M., 2006. Application of a dynamic energy budget model to the Pacific oyster, Crassostrea gigas, reared under various environmental conditions. J. Sea Res. 56, 156–167.

Pouvreau, S., Gangnery, A., Tiapari, J., Lagarde, F., Garnier, M., Bodoy, A., 2000c. Gametogenic cycle and reproductive effort of the tropical blacklip pearl oyster, Pinctada margaritifera (Bivalvia: Pteriidae), cultivated in Takapoto atoll (French Polynesia). Aquat. Living Resour. 13, 37–48.

Pouvreau, S., Jonquières, G., Buestel, D., 1999. Filtration by the pearl oyster, Pinctada margaritifera, under conditions of low seston load and small particle size in a tropical lagoon habitat. Aquaculture 176, 295–314. https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00102-7

Pouvreau, S., Prasil, V., 2001. Growth of the black-lip pearl oyster, Pinctada margaritifera, at nine

culture sites of French Polynesia: synthesis of several sampling designs conducted between 1994 and 1999. Aquat. Living Resour. 14, 155–163.

Pouvreau, S., Tiapari, J., Gangnery, A., Lagarde, F., Garnier, M., Teissier, H., Haumani, G., Buestel, D., Bodoy, A., 2000d. Growth of the black-lip pearl oyster, Pinctada margaritifera, in suspended culture under hydrobiological conditions of Takapoto lagoon (French Polynesia). Aquaculture 184, 133–154.

Powell, E.N., Bochenek, E.A., Klinck, J.M., Hofmann, E.E., 2002. Influence of food quality and quantity on the growth and development of Crassostrea gigas larvae: a modeling approach. Aquaculture 210, 89–117.

Priester, A.P., 2016. Effects of Salinity on Settlement and Metamorphosis of the Eastern Oyster (Crassostrea virginica).

Pyke, G.H., Pulliam, H.R., Charnov, E.L., 1977. Optimal Foraging: A Selective Review of Theory and Tests. Q. Rev. Biol. 52, 137–154. https://doi.org/10.1086/409852

Ram, J.L., Fong, P.P., Garton, D.W., 1996. Physiological aspects of zebra mussel reproduction: maturation, spawning, and fertilization. Am. Zool. 36, 326–338.

Reed, W., 1966. Cultivation of the black-lipped pearl oyster Pinctada margaritifera (L.). J. Conchol. 26, 26–32.

Rico-Villa, B., Bernard, I., Robert, R., Pouvreau, S., 2010. A Dynamic Energy Budget (DEB) growth model for Pacific oyster larvae, Crassostrea gigas. Aquaculture 305, 84–94.

Rico-Villa, B., Pouvreau, S., Robert, R., 2009. Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, Crassostrea gigas. Aquaculture 287, 395–401.

Ripley, B., Venables, B., Bates, D.M., Hornik, K., Gebhardt, A., Firth, D., Ripley, M.B., 2013. Package 'mass.' CRAN Repos. Httpcran R-Proj. OrgwebpackagesMASSMASS Pdf.

Rodier, M., Longo, S., Henry, K., Ung, A., Lo-Yat, A., Darius, H., Viallon, J., Beker, B., Delesalle, B., Chinain, M., 2019. Diversity and toxic potential of algal bloom-forming species from Takaroa lagoon (Tuamotu, French Polynesia): a field and mesocosm study. Aquat. Microb. Ecol. 83, 15–34. https://doi.org/10.3354/ame01900

Ruiz, C., Abad, M., Sedano, F., Garcia-Martin, L.O., López, J.L.S., 1992. Influence of seasonal environmental changes on the gamete production and biochemical composition of Crassostrea

gigas (Thunberg) in suspended culture in El Grove, Galicia, Spain. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 155, 249–262. https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90066-J

Rumrill, S.S., 1990. Natural mortality of marine invertebrate larvae. Ophelia 32, 163–198. https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422030

Sakka, A., Legendre, L., Gosselin, M., LeBlanc, B., Delesalle, B., Price, N., 1999. Nitrate, phosphate, and iron limitation of the phytoplankton assemblage in the lagoon of Takapoto Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). Aquat. Microb. Ecol. 19, 149–161. https://doi.org/10.3354/ame019149

Sangare, N., Lo-Yat, A., Le Moullac, G., Pecquerie, L., Thomas, Y., Beliaeff, B., Andréfouët, S., 2019. Estimation of physical and physiological performances of blacklip pearl oyster larvae in view of DEB modeling and recruitment assessment. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 512, 42–50. https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2018.12.008

Sauriau, P.-G., Kang, C.-K., 2000. Stable isotope evidence of benthic microalgae-based growth and secondary production in the suspension feeder Cerastoderma edule (Mollusca, Bivalvia) in the Marennes-Oléron Bay, in: Island, Ocean and Deep-Sea Biology. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 317–329. https://doi.org/10.1007/978-94-017-1982-7_29

Scheffer, M., Baveco, J.M., DeAngelis, D.L., Rose, K.A., van Nes, E.H., 1995. Super-individuals a simple solution for modelling large populations on an individual basis. Ecol. Modell. 80, 161–170. https://doi.org/10.1016/0304-3800(94)00055-M

Southgate, P., Lucas, J., 2011. The pearl oyster. Elsevier.

Strugnell, J.M., Southgate, P.C., 2003. Changes in tissue composition during larval development of the blacklip pearl oyster, Pinctada margaritifera (L.). Molluscan Res. 23, 179–183.

Swinebroad, J., MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 2007. The Theory of Island Biogeography. J. Wildl. Manage. 33, 1046. https://doi.org/10.2307/3799353

Teaniniuraitemoana, V., 2014. Reproduction de l'huître perlière Pinctada margaritifera: étude des déterminants du sexe femelle chez l'adulte.

Thielley, M., 1993. Etude cytologique de la gamétogenèse, de la sex-ratio et du cycle de reproduction chez l'huître perlière Pinctada margaritifera (L) var. cumingii (Jameson), (mollusques, bivalves). Comparaison avec le cycle de Pinctada maculata (Gould).

Thomas, Y., 2009. Écologie larvaire de l'huître perlière (Pinctada margaritifera L.), croissance et dispersion dans un lagon d'atoll polynésien.

Thomas, Y., Belliard, C., Garen, P., Gueguen, Y., Montagnani, C., 2011a. Development of in situ hybridisation using 16S rRNA gene to monitor black-lip pearl oyster, Pinctada margaritifera, larvae in plankton samples. Aquat. Living Resour. 24, 27–34.

Thomas, Y., Dumas, F., Andréfouët, S., 2016a. Larval connectivity of pearl oyster through biophysical modelling; evidence of food limitation and broodstock effect. Estuar. Coast. Shelf Sci. 182, 283–293.

Thomas, Y., Dumas, F., Andréfouët, S., 2014. Larval dispersal modeling of pearl oyster pinctada margaritifera following realistic environmental and biological forcing in ahe atoll lagoon. PLoS One 9, e95050. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0095050

Thomas, Y., Garen, P., Bennett, A., Le Pennec, M., Clavier, J., 2012. Multi-scale distribution and dynamics of bivalve larvae in a deep atoll lagoon (Ahe, French Polynesia). Mar. Pollut. Bull. 65, 453–462.

Thomas, Y., Garen, P., Courties, C., Charpy, L., 2010. Spatial and temporal variability of the pico-and nanophytoplankton and bacterioplankton in a deep Polynesian atoll lagoon. Aquat. Microb. Ecol. 59, 89–101.

Thomas, Y., Garen, P., Pouvreau, S., 2011b. Application of a bioenergetic growth model to larvae of the pearl oyster Pinctada margaritifera L. J. sea Res. 66, 331–339.

Thomas, Y., Le Gendre, R., Garen, P., Dumas, F., Andréfouët, S., 2012. Bivalve larvae transport and connectivity within the Ahe atoll lagoon (Tuamotu Archipelago), with application to pearl oyster aquaculture management. Mar. Pollut. Bull. 65, 441–452. https://doi.org/10.1016/J.MARPOLBUL.2011.12.027

Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., Gernez, P., 2016b. Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (Crassostrea gigas) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. J. Biogeogr. 43, 568–579.

Thompson, R.J., 1984. Production, reproductive effort, reproductive value and reproductive cost in a population of the blue mussel Mytilus edulis from a subarctic environment, Marine Ecology Progress Series.

Thorson, G., 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates. Biol. Rev. 25, 1–

45.

Titelman, J., Fiksen, Ø., 2004. Ontogenetic vertical distribution patterns in small copepods: field observations and model predictions. Mar. Ecol. Prog. Ser. 284, 49–63.

Torréton, J., Dufour, P., 1996. Temporal and spatial stability of bacterioplankton biomass and productivity in an atoll lagoon. Aquat. Microb. Ecol. 11, 251–261. https://doi.org/10.3354/ame011251

Torréton, J., Pagès, J., Talbot, V., 2002. Relationships between bacterioplankton and phytoplankton biomass, production and turnover rate in Tuamotu atoll lagoons. Aquat. Microb. Ecol. 28, 267–277. https://doi.org/10.3354/ame028267

Tranter, D.J., 1958. Reproduction in Australian Pearl Oysters (Lamellibranchia). Aust. J. Mar. Freshw. Res. 4, 509–525.

Troost, K., Stamhuis, E.J., van Duren, L.A., Wolff, W.J., 2009. Feeding current characteristics of three morphologically different bivalve suspension feeders, Crassostrea gigas, Mytilus edulis and Cerastoderma edule, in relation to food competition. Mar. Biol. 156, 355–372.

Troost, K., Veldhuizen, R., Stamhuis, E.J., Wolff, W.J., 2008. Can bivalve veligers escape feeding currents of adult bivalves? J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 358, 185–196. https://doi.org/10.1016/J.JEMBE.2008.02.009

Underwood, A.J., Fairweather, P.G., 1989. Supply-side ecology and benthic marine assemblages. Trends Ecol. Evol. 4, 16–20.

van der Meer, J., 2006. An introduction to Dynamic Energy Budget (DEB) models with special emphasis on parameter estimation. J. Sea Res. 56, 85–102. https://doi.org/10.1016/J.SEARES.2006.03.001

Von Bertalanffy, L., 1968. General system theory. New York 41973, 40.

Welschmeyer, N.A., 1994. Fluorometric analysis of chlorophyll a in the presence of chlorophyll b and pheopigments. Limnol. Oceanogr. 39, 1985–1992. https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.8.1985

Wickham, H., 2010. ggplot2: elegant graphics for data analysis. J Stat Softw.

Widdows, J., 1991. Physiological ecology of mussel larvae. Aquaculture 94, 147–163.

Yukihira, H., Klumpp, D., Lucas, J., 1998. Effects of body size on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters Pinctada margaritifera and P. maxima. Mar. Ecol. Prog. Ser. 170, 119–

130. https://doi.org/10.3354/meps170119

Yukihira, H., Klumpp, D.W., Lucas, J.S., 1999. Feeding adaptations of the pearl oysters Pinctada margaritifera and P. maxima to variations in natural particulates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 182, 161–173.

Yukihira, H., Lucas, J., Klumpp, D., 2000a. Comparative effects of temperature on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters Pinctada margaritifera and P. maxima. Mar. Ecol. Prog. Ser. 195, 179–188. https://doi.org/10.3354/meps195179

Yukihira, H., Lucas, J.S., Klumpp, D.W., 2000b. Comparative effects of temperature on suspension feeding and energy budgets of the pearl oysters Pinctada margaritifera and P. maxima. Mar. Ecol. Prog. Ser. 195, 179–188.

Yund, P.O., 2000. How severe is sperm limitation in natural populations of marine free-spawners? Trends Ecol. Evol. 15, 10–13.

Zhang, B., Sukhatme, G.S., Requicha, A.A., 2004. Adaptive sampling for marine microorganism monitoring, in: 2004 IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems (IROS)(IEEE Cat. No. 04CH37566). IEEE, pp. 1115–1122.

Annexe A

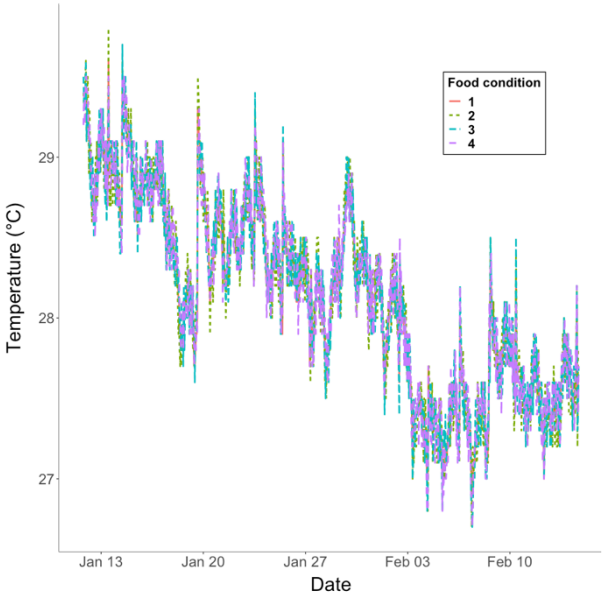


Figure 39 Temperature profile across time for each feeding condition.

Annexe B

Model formulation

The following notations and symbols are from Kooijman (2010). Quantities that are expressed per unit of structural volume have square brackets [ ], quantities per unit of surface area of the structural body volume with braces { } and all rates have dots, indicating the dimension per time.

The feeding rate $\dot{p}_X$ is proportional to the surface area of the structural body volume $V^{2/3}$ and the food concentration X ($\mu g_{\text{Chl-a}}\, l^{-1}$) in the environment by a Holling type II functional response:

$$\dot{p}_X = \{\dot{p}_{Xm}\} \cdot f \cdot V^{2/3}; \quad \text{with } f = \frac{X}{X+X_K} \quad (1)$$

with $\{\dot{p}_{Xm}\}$ the maximum ingestion rate per unit of surface area and f the dimensionless functional response included between 0 and 1. The half saturation coefficient X_K differs between larvae and juvenile/adult stage leading to different f (Table 1). Its precise value depends on the oyster diet.

The assimilation rate $\dot{p}_A$ is given as:

$$\dot{p}_A = \dot{p}_X \cdot \kappa_x \cdot s_M \quad (2)$$

where κ_x is digestion efficiency of food to reserve. s_M is the acceleration factor, its value depends of the maturity level E_H and the length at settlement (l_s), juvenile (l_j) and current stage (l) and is calculated as follow:

$$s_M = \begin{cases} 1, & E_H < E_{Hs} \\ l/l_s, & E_{Hs} \le E_H < E_{Hj} \\ l_j/l_s, & E_{Hj} \le E_H \end{cases} \quad \textbf{(3)}$$

Assimilation rate $\dot{p}_A$ contributes to the reserve dynamics according to the following state equation:

$$\frac{d}{dt}E = \dot{p}_A - \dot{p}_C \quad (4)$$

with $\dot{p}_C$ the utilisation rate of the reserve compartment described as:

$$\dot{p}_C = E \cdot \left(\frac{[E_G] \cdot \dot{v} \cdot V^{2/3} \cdot s_M + \dot{p}_M}{\kappa \cdot E + [E_G] \cdot V} \right) \quad \textbf{(5)}$$

$[E_G]$ denotes the volume-specific costs for structure and $\dot{p}_M$ the maintenance rate proportional to the structural volume V, defined as:

$$\dot{p}_M = [\dot{p}_M] \cdot V \quad (6)$$

The parameter $\dot{v}$ refers to the energy conductance, κ the fraction of energy allocated to soma and s_M the acceleration factor for the given f and life stage (Table 1). Therefore, the flow allocated to the structural growth $\dot{p}_G$.can be defined by:

$$\dot{p}_G = \kappa \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_M \qquad (7)$$

and the structural body volume V changes according to the state equation:

$$\frac{d}{dt}V = \frac{\dot{p}_G}{[E_G]} \qquad (8)$$

The κ rule states that the maturity maintenance does not increase after reaching puberty, thus $\dot{p}_J$ can be written as:

$$\dot{p}_J = k_J \cdot E_H \qquad (9)$$

with k_J the maturity maintenance rate coefficient and E_H the maturity level.

The dynamics for energy allocated first to maturation E_H and then to the reproduction buffer E_R in adults is defined before puberty ($E_H < E_H^p$) by the following states equations:

$$\frac{d}{dt}E_H = (1-\kappa) \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_J \qquad (10)$$

$$\frac{d}{dt}E_R = 0 \qquad (11)$$

According to the kappa rule when the sexual maturity is reach ($E_H = E_H^p$) the flow allocated to maturation is redirected to reproduction thus the states equations become:

$$\frac{d}{dt}E_H = 0 \qquad (12)$$

$$\frac{d}{dt}E_R = (1-\kappa) \cdot \dot{p}_C - \dot{p}_J \qquad (13)$$

Physiological processes such as assimilation, maintenance and structural growth in the DEB model, depend on the body temperature. This relates a decrease of motion and thermal kinetic energy of molecules as it gets cold, and protein denaturation in high temperature conditions. Thus, within a species-specific temperature tolerance range, physiological rates vary with temperature, as described by the Arrhenius relation:

$$C_T = exp\left\{\frac{T_A}{T_{ref}} - \frac{T_A}{T}\right\} \cdot \left(1 + exp\left\{\frac{T_{AL}}{T_{ref}} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T_{ref}}\right\}\right) \cdot \left(1 + exp\left\{\frac{T_{AL}}{T} - \frac{T_{AL}}{T_L}\right\} + exp\left\{\frac{T_{AH}}{T_H} - \frac{T_{AH}}{T}\right\}\right)^{-1} \qquad (14)$$

As *P. margaritifera* is an ectothermic organism C_T is a physiological rate at ambient temperature T (°K) similar for all physiological rates of an animal. T_{ref} is the reference temperature, T_A the Arrhenius temperature, T_H and T_L respectively the upper and lower boundary of tolerance range. In addition, T_{AH} and T_{AL} refer to the Arrhenius temperature for rate of decrease at upper and lower boundary.

Annexe C

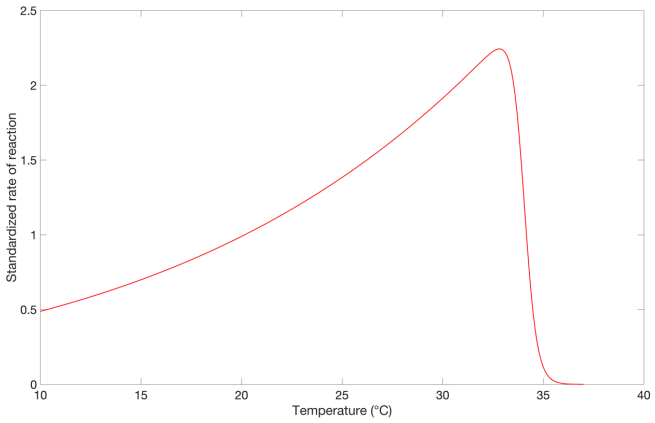


Figure 40 Temperature correction factor for metabolic rates.