



Université du Québec  
à Rimouski

**ÉCHEC DE RECRUTEMENT CHEZ UNE ESPÈCE  
FONDATRICE DE BIVALVE, L'HUÎTRE CREUSE  
(*CRASSOSTREA GIGAS*), LIÉ À DES CHANGEMENTS  
TROPHIQUES CAUSÉS PAR UN ÉPISODE DE VAGUE DE  
CHALEUR EN MILIEU LAGUNAIRE**

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie  
en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences (M. Sc.)

PAR

©ALANA CORREIA-MARTINS

**Décembre 2022**

**Composition du jury :**

**Christian Nozais, président du jury, Université du Québec à Rimouski**

**Réjean Tremblay, directeur de recherche, Institut des sciences de la mer de Rimouski**

**Franck Lagarde, codirecteur de recherche, UMR Marbec - Ifremer**

**Thomas Guyondet, examinateur externe, Pêches et Océans Canada**

Dépôt initial le 11 août 2022

Dépôt final le 19 décembre 2022

## UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI

### Service de la bibliothèque

#### Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.



À toi, mon oncle adoré, qui m'a  
souhaité tout le bonheur du monde  
avant ton départ.

## REMERCIEMENTS

Un énorme merci à mes directeurs de recherche Franck Lagarde et Réjean Tremblay. Je vous remercie pour la confiance que vous m'avez donnée il y a de cela près de six ans. C'était pour moi le début d'une belle série d'aventures malgré les obstacles que j'aurai rencontré sur mon chemin. En plus de m'avoir donné de l'expérience de travail, cela m'aura forgée en la femme que je suis devenue aujourd'hui. Merci aussi pour votre présence et votre complicité, mais tout particulièrement pour votre soutien, votre patience et votre compréhension au cours des 18 derniers mois.

Je tiens aussi à remercier toutes les personnes que j'ai côtoyées à la station d'Ifremer à Sète. Vous avez agréementé mes deux séjours en France de souvenirs magiques. Merci pour votre accueil et votre hospitalité qui m'ont fait chaud au cœur malgré les presque 6 000 km qui me séparaient de ma famille et de mes ami.es au Québec. Merci entre autres à Lucas Viols et Axelle Menard pour les pauses-café et les petites folies au bureau, à Marie Ioti *et alizé* Bouriat pour les belles soirées et les beaux weekends. Merci aussi à toute la gang de la station marine pour la belle cohabitation de 2017, les bons repas communs, les belles escapades et les belles baignades dans la lagune après les chaudes journées de travail.

Je remercie aussi toutes les personnes qui m'ont aidée avec l'échantillonnage sur le terrain et les analyses au laboratoire, soit Anaïs Crottier, Hervé Violette, Camille Gianaroli, Serge Mortreux, Clarisse Hubert, Nabila Guenineche, Gabriel Devique, Elise Hatey, Grégory Messiaen, Nathalie Gauthier et Hélène Cochet. Votre aide a été énorme.

Merci aux financements pour la réalisation de cette étude offerts par le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG - Subvention à la découverte via Réjean T.), le Réseau de recherche Ressources Aquatiques Québec (Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies) et le réseau VELYGER. Merci à MITACS pour la bourse ayant rendu possible mon séjour de 2019 en France.

Pour finir, un énorme merci à mes précieuses amies qui m'ont soutenue dans ce parcours, qui se sont fait du souci pour moi et qui m'ont apportée l'aide nécessaire, soit Marie-Pier Boulanger, Valérie De Carufel, Catherine Marcil et Jade Paradis-Hautcœur. Je ne le dis pas assez, mais merci infiniment du plus profond de mon cœur pour tout ce que vous avez fait pour moi. Un gros merci à

tout le reste de mon entourage de Rimouski et de la région de Montréal. Vous vous reconnaîtrez. Un autre gros merci à ma famille adorée, dont ma mère, mon père et ma sœur Éliisa qui n'ont pas cessés de croire en moi, de m'encourager dans mes études et de me préparer des cafés et des bons repas réconfortants pour passer au travers de mes grosses séances d'analyses de données et de rédaction. Je ne me serais jamais rendue aussi loin dans mon parcours scolaire sans vous. Désolée maman pour toutes les fois que je ne t'appelais pas assez à ton goût pour te donner de mes nouvelles.

C'est avec le cœur plein de reconnaissance à vous toutes et tous, que je débute ce nouveau chapitre de ma vie en toute sérénité.

- Alana

## AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été réalisé dans le cadre d'une maîtrise en océanographie à l'Institut des sciences de la mer de Rimouski (ISMER) débutée en mai 2018 sous la direction de Réjean Tremblay et la codirection de Franck Lagarde. Cette maîtrise fait suite à un projet de recherche réalisé en 2017 pour le cours d'Introduction à la recherche du baccalauréat en biologie à l'Université du Québec à Rimouski (UQAR). Ce projet, qui s'inscrivait dans le cadre d'une entente conjointe entre l'Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer et Pêches et Océans Canada (GDRI RECHAGLO) ainsi que la Japanese Fisheries Research Agency, portait sur la variabilité spatiale du recrutement larvaire *in situ* (développement, qualité larvaire et distribution spatiale) de l'huître creuse en milieu lagunaire et avait pour but d'acquérir une meilleure compréhension du fonctionnement écologique du développement larvaire sous contrainte de l'oligotrophisation. Alors que la filière conchylicole de la méditerranée française démontrait un intérêt envers le développement d'une activité de captage de naissains d'huîtres dans la lagune de Thau, des fluctuations du taux de recrutement de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) à l'échelle micro-géographique y étaient observées depuis quelques années. Ainsi, le suivi d'un événement de ponte majeur avait été réalisé en 2017 dans six sites de captage expérimental et a permis d'établir des liens entre le succès du recrutement, la taille à la métamorphose (reflétant potentiellement un délai de métamorphose) et l'état de la ressource trophique et des réserves énergétiques des larves pédivéligères dans un contexte d'oligotrophisation. Dans le but d'étudier le délai de métamorphose, une seconde expérience avait alors été prévue pour 2019 dans le cadre de ma maîtrise. Malgré l'apparition d'un événement de ponte majeur, le captage a connu un échec et pourrait être relié à un événement de canicule extrême et au contexte hydroclimatique exceptionnel de 2018 (fortes précipitations hivernales et printanières). Mon projet a alors changé de direction. Il a pour objectif d'acquérir une compréhension plus détaillée des interactions existant entre l'huître à la fin de son développement larvaire sur le plan énergétique et son milieu, et d'identifier les moteurs trophiques et environnementaux agissant sur l'échec du recrutement larvaire dans un contexte de vague de chaleur extrême. Cela contribuera à la compréhension générale des mécanismes écologiques et physiologiques de fixation et de recrutement lors d'un événement hydroclimatique extrême. Ce mémoire est composé d'une introduction générale en français, suivi d'un article scientifique en anglais qui constitue le chapitre central, puis d'une conclusion générale en français. Cet article, intitulé « *Failure of bivalve foundation species recruitment related to trophic changes during an extreme heat wave event* », a été accepté pour publication dans sa version finale en 2022 par les éditeurs de la revue *Marine Ecology Progress Series*.



## RÉSUMÉ

Les bivalves sont d'importants régulateurs des lagunes côtières fournissant un large éventail de services écosystémiques. Cependant, les lagunes sont des écosystèmes sensibles aux changements climatiques. En raison de leur faible profondeur et de leurs échanges limités, mais néanmoins variables avec l'océan, les lagunes sont particulièrement sensibles aux changements d'état trophique, soit les processus d'eutrophisation ou d'oligotrophisation, et aux événements météorologiques extrêmes tels que les canicules. L'objectif de cette étude était d'identifier et de décrire les facteurs qui ont induit une série d'événements écologiques s'étant produits pendant une vague de chaleur estivale et qui ont entraîné l'échec du recrutement de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans la lagune de Thau en méditerranée française. Deux années contrastées (2017 et 2019) en termes de température de l'eau (moyenne respective de  $24,3 \pm 0,8$  et  $27,1 \pm 1,3^\circ\text{C}$ ) au cours des périodes de recrutement larvaire (de juillet à août) ont été suivies sur quatre sites puis comparées. Les résultats obtenus semblent confirmer l'hypothèse que la vague de chaleur, induisant une température et une salinité très élevées dans la lagune, a un impact négatif sur le recrutement des huîtres en perturbant les apports trophiques des larves en raison du changement de diversité du plancton. Les résultats montrent que les températures et salinités élevées provoquent un déplacement de la structure de la communauté phytoplanctonique vers des taxons plus petits, avec une diminution en diatomées et nanophytoplancton qui sont connus comme étant des déclencheurs trophiques de fixation (Lagarde *et al.*, 2017, 2018). Ces changements trophiques n'ont pas affecté la composition en acides gras des larves pédivéligères compétentes, mais ont affecté le succès de la post-métamorphose avec jusqu'à 24 % moins de jeunes postlarves métamorphosées à certains sites et aucun développement de juvéniles à tous les sites. Nous suggérons que l'échec de métamorphose est lié à une mauvaise condition trophique liée aux petites espèces picoplanctoniques mal retenues par les branchies nouvellement développées chez les postlarves. Le développement en 2019 d'un ver tubicole opportuniste (*Ficopomatus enigmaticus*) a aussi contribué à l'échec de recrutement en ayant agi comme espèce compétitrice trophique et spatiale plus adaptée à l'ingestion de petites particules. Cette série de changements induits par la vague de chaleur dans le milieu a provoqué une série de stress chez les larves d'huîtres. L'exposition prolongée à divers facteurs de stress pourrait aussi expliquer la diminution de croissance des larves et l'échec à la métamorphose. Ces connaissances suggèrent que dans le contexte des canicules marines, les limites écologiques des larves d'huîtres sont plus étroites que leurs limites physiologiques de tolérance à la température et la salinité. Les effets des changements climatiques, notamment le réchauffement des eaux des bassins semi-fermés, induiront certainement des risques dans la pratique de la récolte des larves d'huîtres dans un futur proche. Les nouvelles connaissances acquises avec cette étude devraient contribuer à la gestion de l'ostréiculture dans le futur sous l'influence des changements climatiques.

*Mots clés* : Changement climatique, Phénologie, Vague de chaleur extrême, Bivalves, Huître creuse, *Crassostrea gigas*, Reproduction, Écologie larvaire, Cascade d'effets environnementaux, Changements trophiques.

## ABSTRACT

Bivalves are important regulators of coastal lagoons providing a wide range of ecosystem services, but these environments are very sensitive to climate change. Due to their shallow depth and their limited but nonetheless variable exchanges with the ocean, lagoons are particularly sensitive to changes in trophic states, i.e. eutrophication or oligotrophication processes, and to extreme weather events such as heatwaves. The aim of this study was to identify and describe the drivers of the cascade of ecological events that occurred during a summer heatwave and which resulted in recruitment failure of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in the Thau lagoon in the French Mediterranean. We compared two contrasting years (2017: no heatwave with an average of  $24.3 \pm 0.8$  °C, and 2019: occurrence of a heatwave with an average of  $27.1 \pm 1.3$ °C) at four sites during larval recruitment periods (July to August). The results obtained seem to confirm the hypothesis; heatwaves, characterized by high temperatures and high salinity, have a negative impact on oyster recruitment due to poor larval feeding conditions caused by changes in plankton diversity. The results show that elevated temperatures and salinity caused a shift in planktonic food availability toward smaller taxa, with a decrease in diatoms and nanophytoplankton which are known to be trophic settlement triggers (Lagarde *et al.*, 2017, 2018). These trophic changes did not affect food accumulation by oyster larvae or their fatty acid composition but did affect post-metamorphosis success, with up to 24% fewer young metamorphosed postlarvae at some sites and no development of juveniles at all sites. We suggest that metamorphosis failure is related to poor trophic condition related to small picoplankton species poorly retained by the newly developed gills of postlarvae. The development in 2019 of an opportunistic tubeworm (*Ficopomatus enigmaticus*), more adapted to the ingestion of small particles, also contributed to the recruitment failure as a territorial and trophic competitor of oyster larvae. This series of heatwave have induced environmental changes that acted as stressors for oyster larvae. Prolonged exposure to various stressors could also explain the reduced growth of larvae and the failure of metamorphosis. This knowledge suggests that, in the context of marine heatwaves, the ecological limits of oyster larvae are narrower than their physiological limits of tolerance to temperature and salinity. The effects of climate change, in particular the warming of the waters of semi-enclosed basins, will certainly induce risks in the practice of oyster larvae harvesting in the near futures. The new knowledge of this study should contribute to the management of the oyster aquaculture in the future under the influence of climate change.

*Keywords:* Climate change, Phenology, Extreme Heatwave, Bivalves, Pacific Oyster, *Crassostrea gigas*, Reproduction, Larval Ecology, Cascade of Environmental Effects, Trophic Changes.

## TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vi
AVANT-PROPOS.....	viii
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	x
TABLE DES MATIÈRES.....	xi
LISTE DES FIGURES.....	xii
INTRODUCTION ET DISCUSSION GENERALE.....	XII
ARTICLE.....	XIII
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xiv
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
CHANGEMENTS STRUCTURELS DES COMMUNAUTES PLANCTONIQUES.....	4
CYCLE DE VIE DE L’HUITRE.....	6
STRESS.....	11
LIMITES PHYSIOLOGIQUES.....	13
LIMITES TROPHIQUES ET RESERVES ENERGETIQUES.....	14
OBJECTIFS ET HYPOTHESES.....	17
ARTICLE: FAILURE OF BIVALVE FOUNDATION SPECIES RECRUITMENT RELATED TO TROPHIC CHANGES DURING AN EXTREME HEATWAVE EVENT.....	18
1. INTRODUCTION.....	19
2. MATERIALS AND METHODS.....	20
2.1. Experimental design.....	20
2.2. Oyster analyses.....	21
2.3. Environmental measurements.....	23
2.4. Territorial competition.....	25
2.5. Statistical analyses.....	25
3. RESULTS.....	26
3.1. Oyster recruitment.....	26
3.2. Physicochemical parameters.....	28
3.3. Potential food for oyster larvae.....	28
3.4. Territorial competition by worms.....	34
4. DISCUSSION.....	34
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	38
INFORMATIONS SUPPLÉMENTAIRES.....	47
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	54

## LISTE DES FIGURES

### INTRODUCTION ET CONCLUSION GÉNÉRALE

<b>Figure 1.</b> Les services écosystémiques associés aux bancs et récifs d'huîtres sauvages (tirée de Pouvreau <i>et al.</i> , 2021).....	1
<b>Figure 2.</b> Représentation schématique des principaux facteurs influençant l'hydrologie des lagunes (tirée de Behrens <i>et al.</i> , 2015). .....	2
<b>Figure 3.</b> Interactions entre le climat, les écosystèmes (incluant leur biodiversité) et la société humaine (tirée de Pörtner <i>et al.</i> , 2022). .....	3
<b>Figure 4.</b> Schéma conceptuel illustrant les divers facteurs environnementaux et écologiques externes et internes contrôlant la croissance, l'accumulation (sous forme de proliférations) et le devenir des cyanobactéries dans les écosystèmes aquatiques (tirée et adaptée de Paerl, 2014). .....	5
<b>Figure 5.</b> Stades larvaires de l'huître creuse ( <i>Crassostrea gigas</i> ). La durée des étapes est donnée à titre indicatif, car elle est fonction de la température et de la concentration en nourriture (adaptée d'après Lagarde <i>et al.</i> , 2015). .....	8
<b>Figure 6.</b> Facteurs biotiques et abiotiques impactant le développement larvaire, la fixation et la métamorphose chez les invertébrés marins benthiques. ....	9
<b>Figure 7.</b> Représentation schématique des hypothèses concernant le retard de métamorphose (extrait de Bishop <i>et al.</i> 2006 et traduit par Toupoint, 2012). .....	10
<b>Figure 8.</b> Représentations schématiques des effets de type révélateurs/amplificateurs (sous facteurs de stress modérés) et masquants/atténuants (sous facteurs de stress sévères) selon les relations existantes entre les réponses physiologiques et les réponses comportementales (tirée de Killen <i>et al.</i> , 2013). .....	12
<b>Figure 9.</b> Réponses physiologiques aux facteurs de stress chez des poissons en conditions de contentions (tirée de Barton <i>et al.</i> , 2002). .....	13
<b>Figure 10.</b> Relation entre la quantité de particules dans l'eau ( $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ ), la taille des particule ( $\mu\text{m}$ ) et l'efficacité de rétention chez <i>Crassostrea gigas</i> (tirée de Barillé <i>et al.</i> , 1993). .....	15
<b>Figure 11.</b> Schéma conceptuel des événements ayant mené à l'échec de recrutement chez <i>C. gigas</i> lors de la vague de chaleur estivale en 2019.....	39

**ARTICLE**

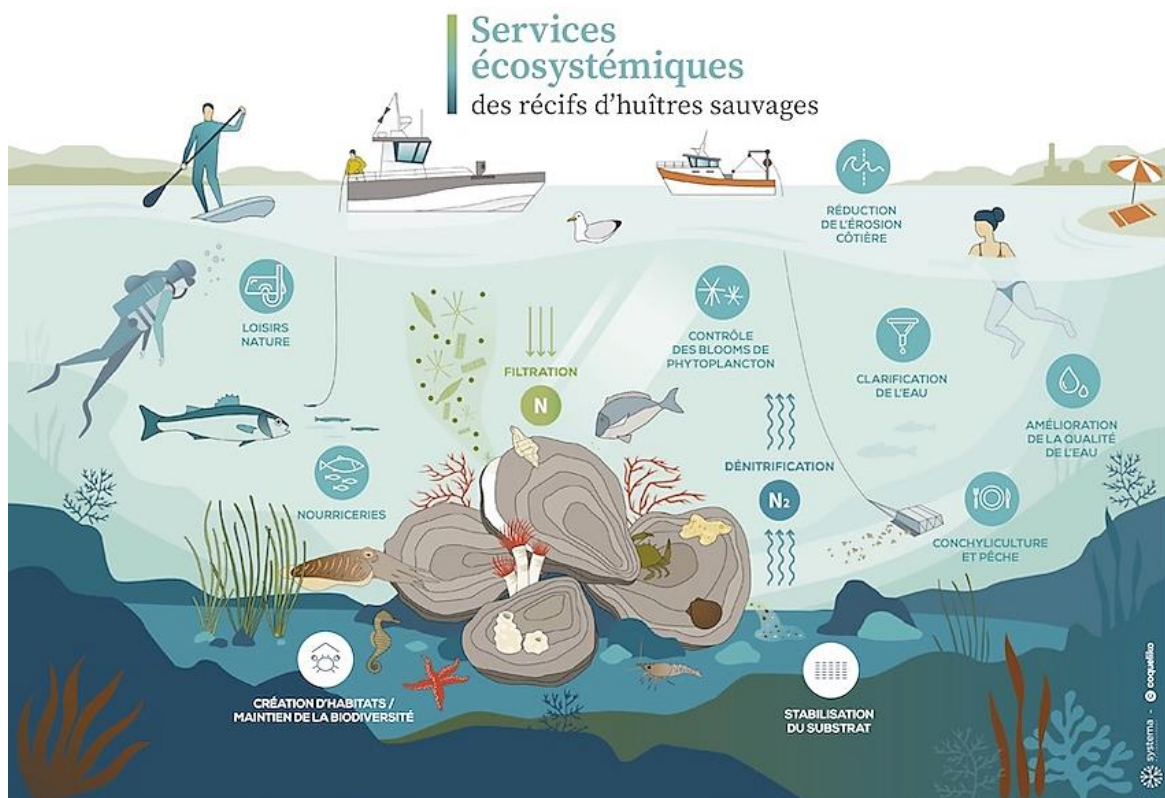
<b>Fig. 1.</b> Stations d'échantillonnage dans la lagune de Thau.. .....	21
<b>Fig. 2.</b> Variabilité du recrutement des juvéniles et taille à la métamorphose estimée sur la base de la longueur du prodissoconque II. ....	27
<b>Fig. 3.</b> Suivi des paramètres physico-chimiques (température, salinité et concentration en oxygène dissous). ....	29
<b>Fig. 4.</b> Concentrations des matières totale, organique et inorganique particulières, et de la chlorophylle a. ....	31
<b>Fig. 5.</b> Abondances en picoeucaryotes, picocyanobactéries, picophytoplancton, nanophytoplancton et bactéries. ....	32
<b>Fig. 6.</b> Abondances des diatomées et des dinoflagellés par genre. ....	33

**LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES**

<b>AA</b>	Acide arachidonique, 20:4 $\omega$ 6 ( <i>Arachidonic acid</i> )
<b>Chl-a</b>	Chlorophylle <i>a</i> ( <i>Chlorophyll a</i> )
<b>Chl-b</b>	Chlorophylle <i>b</i> ( <i>Chlorophyll b</i> )
<b>Chl-c</b>	Chlorophylle <i>c</i> ( <i>Chlorophyll c</i> )
<b>DHA</b>	Acide docosahexaénoïque, 22:6 $\omega$ 3 ( <i>Docosahexaenoic acid</i> )
<b>EFA</b>	Acide gras essentiel ( <i>Essential fatty acid</i> )
<b>EPA</b>	Acide eicosapentaénoïque, 20:5 $\omega$ 3 ( <i>Eicosapentaenoic acid</i> )
<b>FA</b>	Acide gras ( <i>Fatty acid</i> )
<b>FAME</b>	Ester méthylique d'acide gras ( <i>Fatty acid methyl ester</i> )
<b>MHW</b>	Vague de chaleur marine ( <i>Marine heatwaves</i> )
<b>MTFA</b>	Poids du contenu en acides gras du seston ( <i>Mass of total fatty acids in the seston</i> )
<b>PII</b>	Prodissoconque II ( <i>Prodissoconch II</i> )
<b>PIM</b>	Matière inorganique particulaire ( <i>Inorganic particulate matter</i> )
<b>POM</b>	Matière organique particulaire ( <i>Organic particulate matter</i> )
<b>TFA</b>	Acide gras total ( <i>Total fatty acid</i> )
<b>TPM</b>	Matière totale particulaire ( <i>Total suspended particulate matter</i> )

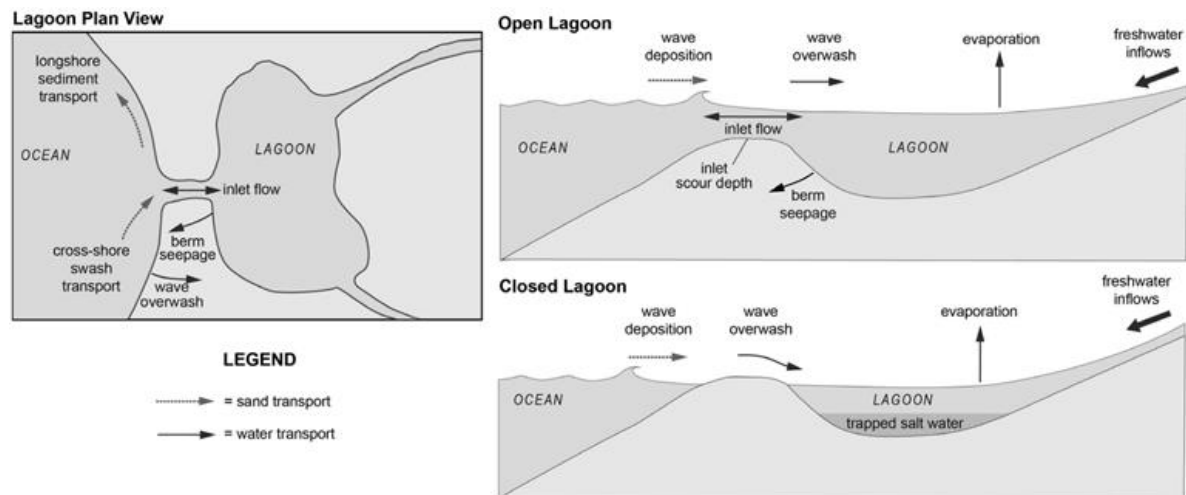
## INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les milieux côtiers semi-fermés, tels que les lagunes, sont des écosystèmes marins hautement productifs fournissant un large éventail de services écosystémiques (Chapman, 2012; Kermagoret *et al.*, 2019; Villamagna *et al.*, 2013). Les lagunes sont d'ailleurs essentielles pour l'économie locale de certaines régions, car elles soutiennent une grande biomasse de différentes espèces, dont certaines, telles que les bivalves, supportent des intérêts commerciaux importants. Certains bivalves sont des espèces dites fondatrices et ingénieuses de leur environnement, car leurs activités modifient physiquement l'environnement en favorisant le développement d'habitats qui profitent à d'autres organismes (Dayton, 1971, 1975; Figure 1). Ces organismes filtreurs ont aussi une fonction régulatrice importante dans un écosystème par leur capacité à extraire des particules permettant d'améliorer la qualité de l'eau, à régénérer et à emmagasiner des nutriments (Guyondet *et al.*, 2022), et par la formation de récifs coquilliers offrant un habitat favorable au développement de la biodiversité (Smaal *et al.*, 2019).



**Figure 1.** Les services écosystémiques associés aux bancs et récifs d'huîtres sauvages (tirée de Pouvreau *et al.*, 2021).

Cependant, les changements globaux affectent le fonctionnement des écosystèmes (Durrieu de Madron *et al.*, 2011; Lejeusne *et al.*, 2010; Sonier *et al.*, 2016). En raison de leur faible profondeur et de leurs échanges limités mais néanmoins variables avec l'océan, les lagunes (Figure 2) sont particulièrement sensibles aux changements d'états trophiques soit les processus d'eutrophisation ou d'oligotrophisation (Collos *et al.*, 2009; Derolez *et al.*, 2020a; Derolez *et al.*, 2020b), aux événements météorologiques extrêmes tels que les canicules, à l'hypoxie, à l'acidification, aux maladies et aux changements de salinité (Lloret *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2018; Thomas *et al.*, 2018). Les conséquences ultimes de ces perturbations se traduisent par une augmentation des événements de mortalité massive de coquillages (Olabarria *et al.*, 2016; Polsenaere *et al.*, 2017; Soon et Zheng, 2019; Thomas et Bacher, 2018). Thomas *et al.* (2018) suggèrent que ces événements de mortalité pourraient devenir la norme vers 2035 même si le réchauffement climatique est sous les 2°C à l'horizon 2100 par rapport aux niveaux préindustriels tel que visé par le scénario d'émission de changement climatique RCP2.6 du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC). Le dernier rapport du GIEC conclut qu'il existe encore une fenêtre d'opportunité face au changement climatique, mais que celle-ci se rétrécit rapidement (Figure 3; Pörtner *et al.*, 2022). Ainsi, des adaptations des stratégies de gestion seront nécessaires pour maintenir la pêche et l'aquaculture dans les lagunes (Sonier *et al.*, 2016; Steeves *et al.*, 2018).



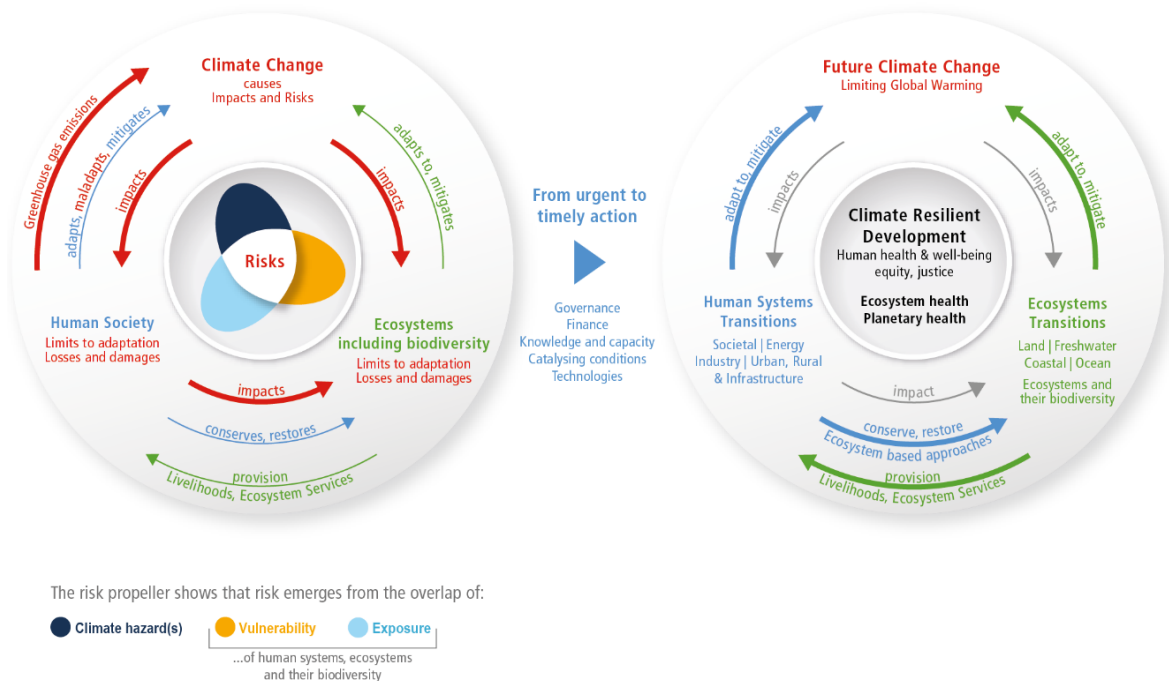
**Figure 2.** Représentation schématique des principaux facteurs influençant l'hydrologie des lagunes (tirée de Behrens *et al.*, 2015).



### From climate risk to climate resilient development: climate, ecosystems (including biodiversity) and human society as coupled systems

(a) Main interactions and trends

(b) Options to reduce climate risks and establish resilience

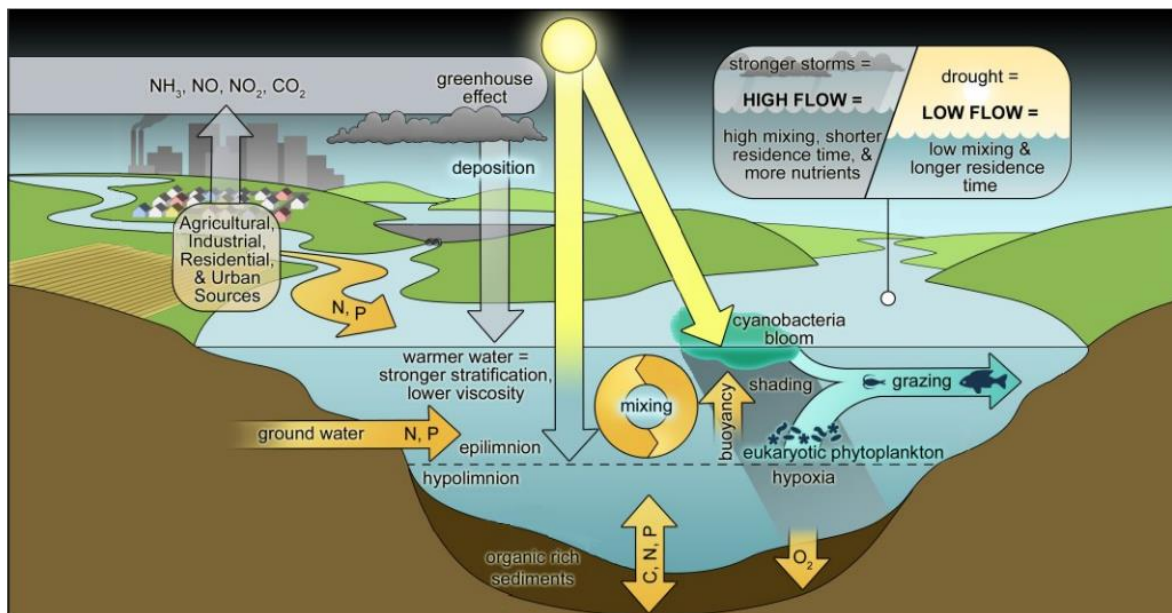


**Figure 3.** Interactions entre le climat, les écosystèmes (incluant leur biodiversité) et la société humaine. Ces interactions sont à la base des risques émergents liés au changement climatique, à la dégradation des écosystèmes et à la perte de biodiversité, tout en offrant à la fois des opportunités pour l'avenir. (a) La société humaine est à l'origine du changement climatique qui, à travers les aléas, l'exposition et la vulnérabilité, génère des impacts et des risques qui peuvent dépasser les limites de l'adaptation et entraîner des pertes et des dommages. Elle peut s'adapter, ne pas s'adapter ou atténuer les changements climatiques, et les écosystèmes peuvent s'adapter et atténuer les changements dans certaines limites. La société humaine a aussi un impact direct sur les écosystèmes et peut les restaurer et les conserver. (b) Pour atteindre les objectifs d'un développement résilient au changement climatique, soutenant ainsi la santé humaine et celle des écosystèmes, la société et les écosystèmes doivent passer (transition) à un état plus résilient. La reconnaissance des risques climatiques peut renforcer les actions d'adaptation et d'atténuation et les transitions qui réduisent les risques. L'action est rendue possible par la gouvernance, le financement, le renforcement des connaissances et des capacités, des actions catalytiques et la technologie. Les couleurs des flèches représentent les principales interactions de la société humaine (bleu), les interactions de l'écosystème (vert), les impacts du changement climatique et des activités humaines (rouge), et les impacts réduits du changement climatique et des activités humaines (gris) (tirée de Pörtner *et al.*, 2022).

## CHANGEMENTS STRUCTURELS DES COMMUNAUTÉS PLANCTONIQUES

Le réchauffement climatique affecte entre autres les patrons de précipitation et de sécheresse, affectant par le fait même le cycle hydrologique d'un écosystème (Paerl et Huisman, 2009; Soto-Navarro *et al.*, 2020)). Une perturbation des conditions hydroclimatiques (par exemple : charge élevée en nutriments, hausse de la température et de la salinité, et stratification et temps de résidence accrus; Figure 4) peut modifier la structure et l'activité des réseaux trophiques et, par conséquent, occasionner une cascade de changements dans le cycle des éléments nutritifs (Beardall et Raven, 2004; Beisner *et al.*, 1997; Caron et Hutchins, 2013). Des observations effectuées par l'analyse de données de terrain et d'études expérimentales, de mésocosmes et de modélisation suggèrent que les changements globaux bousculent les communautés planctoniques et leurs valeurs nutritionnelles en affectant l'abondance, la taille, la diversité des producteurs primaires, ainsi que l'intensité des efflorescences nuisibles (Klauschies *et al.*, 2012; Sommer *et al.*, 2012; Trombetta *et al.*, 2019). Par exemple, une étude menée en mésocosme sous des conditions oligotrophiques a montré une augmentation de la biomasse chlorophyllienne suivant une hausse de la température de l'eau de 3°C (Rasconi *et al.*, 2015). Les auteurs suggèrent que cette hausse de productivité était directement associée à une assimilation photosynthétique accrue du carbone et à des taux métaboliques plus élevés du picophytoplancton photosynthétique (<3µm). En effet, une hausse du taux de croissance du phytoplancton peut suivre une hausse de température lorsque celle-ci demeure à l'intérieur des limites de tolérance de l'espèce ou de l'écotype, et lorsque la disponibilité en nutriments n'est pas limitée, en raison de l'augmentation du taux métabolique (Finkel *et al.*, 2010). Toutefois, une hausse de température a généralement un effet important sur la taille moyenne des cellules phytoplanctoniques avec un remplacement des espèces de grande taille, telles que les diatomées, par une dominance de plus petites espèces pouvant aller jusqu'au picophytoplancton (<3 µm) et aux cyanobactéries (< 1 µm) (Bec *et al.*, 2005, 2011; Trombetta *et al.*, 2019). Certaines études démontrent que la proportion de taxons de petite taille dans la communauté phytoplanctonique des écosystèmes côtiers a augmenté depuis les deux dernières décennies en réponse au réchauffement climatique, au détriment des cellules plus grosses comme les diatomées (Daufresne *et al.*, 2009; Mousing *et al.*, 2014; Pinckney *et al.*, 2015). La dominance des petites cellules phytoplanctoniques a aussi été observée en milieu oligotrophe (Bec *et al.*, 2011; Irwin *et al.*, 2006). Les résultats de l'étude multi-saisonnière en mésocosme de Rasconi *et al.* (2015) suggèrent que le réseau trophique planctonique d'un écosystème oligotrophe subissant une hausse de 3°C devienne davantage dominé par des espèces ayant une

stratégie r (c.-à-d. de petites tailles et à développement rapide). En raison de leur rapport surface/volume plus élevé, les cellules plus petites ont des taux d'absorption de nutriments plus élevés par unité de biomasse (Hein *et al.*, 1995). Sous des conditions oligotrophes, les cellules plus petites présentent donc des avantages compétitifs pour l'absorption des nutriments qui est d'autant plus meilleure en eaux plus chaudes (Finkel *et al.*, 2010).



**Figure 4.** Schéma conceptuel illustrant les divers facteurs environnementaux et écologiques externes et internes contrôlant la croissance, l'accumulation (sous forme de proliférations) et le devenir des cyanobactéries dans les écosystèmes aquatiques. Les facteurs peuvent agir individuellement ou de manière combinée (synergique, antagoniste). Ils comprennent les apports de nutriments atmosphériques, le mélange et la circulation, les apports d'eau douce, le temps de résidence, la lumière, la température, le broutage, ainsi que de nombreuses rétroactions au sein du système, telles que la stratification et l'hypoxie induite par la matière organique, la régénération des nutriments et l'ombrage léger causée par les efflorescences de phytoplancton. Enfin, le forçage physique, tel que le mélange vertical entraîné par le vent, peut entraîner la remise en suspension des sédiments, ayant un impact sur la disponibilité en lumière et en nutriments (tirée et adaptée de Paerl, 2014).

C'est le cas des picocyanobactéries dont le taux de croissance et l'abondance augmentent considérablement avec la température de l'eau (Bec *et al.*, 2005, 2011; Collos *et al.*, 2009; Kosten *et al.*, 2012). Des pics de picocyanobactéries (compris entre  $2,8$  et  $2,95 \cdot 10^8$  cellules  $L^{-1}$ ) observés en Méditerranée française en milieu oligotrophe dans la lagune de Thau ont été associés à des

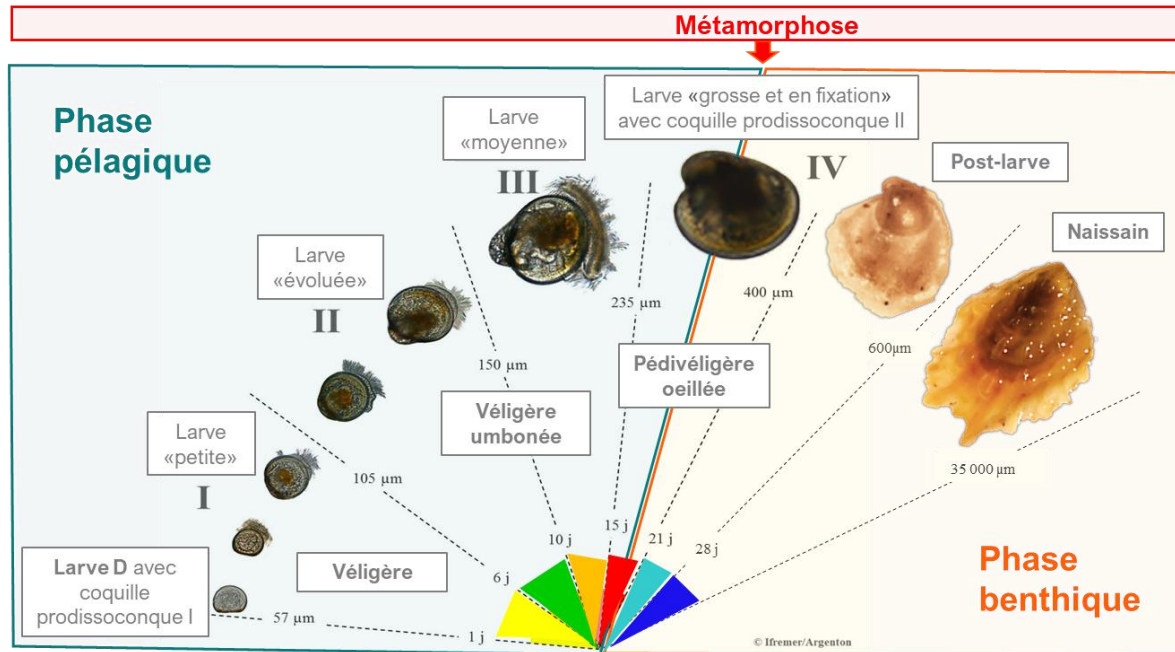
températures supérieures à 25,6°C (Derolez *et al.*, 2020a). Cette tendance a été observée dans d'autres parties du monde avec des augmentations de fréquence et de durée de floraison de cyanobactéries et sont attribuées en partie au réchauffement climatique (Flombaum *et al.*, 2013; Jöhnk, Klaus *et al.*, 2008; Markensten *et al.*, 2010; Slim *et al.*, 2014). La dominance des cyanobactéries a été associée à une perte progressive de la diversité phytoplanctonique dans les lacs, principalement chez les diatomées et les chlorophytes (Rasconi *et al.*, 2015). Des études tendent à démontrer que les cyanobactéries ont un optimum de température pour leur croissance plus élevé que les eucaryotes, se trouvant souvent au-dessus de 25°C (Paerl et Huisman, 2008; Visser *et al.*, 2016). Les diatomées sont souvent décrites comme des espèces d'eau froide et dominant généralement les milieux tempérés à froid avec des croissances ayant lieu au début du printemps à des températures plus basses (Anderson, 2000; Finkel *et al.*, 2010).

Les changements au niveau de la composition taxonomique, de la structure de taille et de la composition élémentaire des communautés phytoplanctoniques causés par le réchauffement climatique peuvent affecter la production primaire. Ces changements peuvent avoir une incidence sur la proportion de matière organique transférée vers la boucle microbienne et entraîner au passage une transition du réseau trophique vers un réseau caractérisée par un cycle rapide du carbone par la boucle microbienne associé à une dominance de picoplancton à croissance rapide (Finkel *et al.*, 2010). D'ailleurs, Rasconi *et al.* (2015) ont aussi constaté que la croissance des bactéries hétérotrophes dans les milieux oligotrophes d'eau douce est favorisée par une augmentation de la température de l'eau de 3°C. L'activité bactérienne est stimulée dans des eaux plus chaudes, ainsi que le flux de la matière organique à l'intérieur de la boucle microbienne et le taux de reminéralisation de différents nutriments (Bidle *et al.*, 2002; Wohlers-Zöllner *et al.*, 2012). L'augmentation en apport de matières organiques allochtones, associée à une hausse significative de la température de l'eau, peut modifier l'équilibre métabolique des écosystèmes aquatiques (Yvon-Durocher *et al.*, 2010). Ces changements au sein du réseau trophique pourraient entraîner des modifications positives ou négatives des conditions nutritionnelles des bivalves selon les espèces (Leal *et al.*, 2022).

## **CYCLE DE VIE DE L'HUÎTRE**

Alors que le stade adulte est épibenthique, l'huître débute son cycle de vie avec un mode de vie pélagique dit méroplanctonique, dont la durée dépendra surtout de la température de l'eau avec

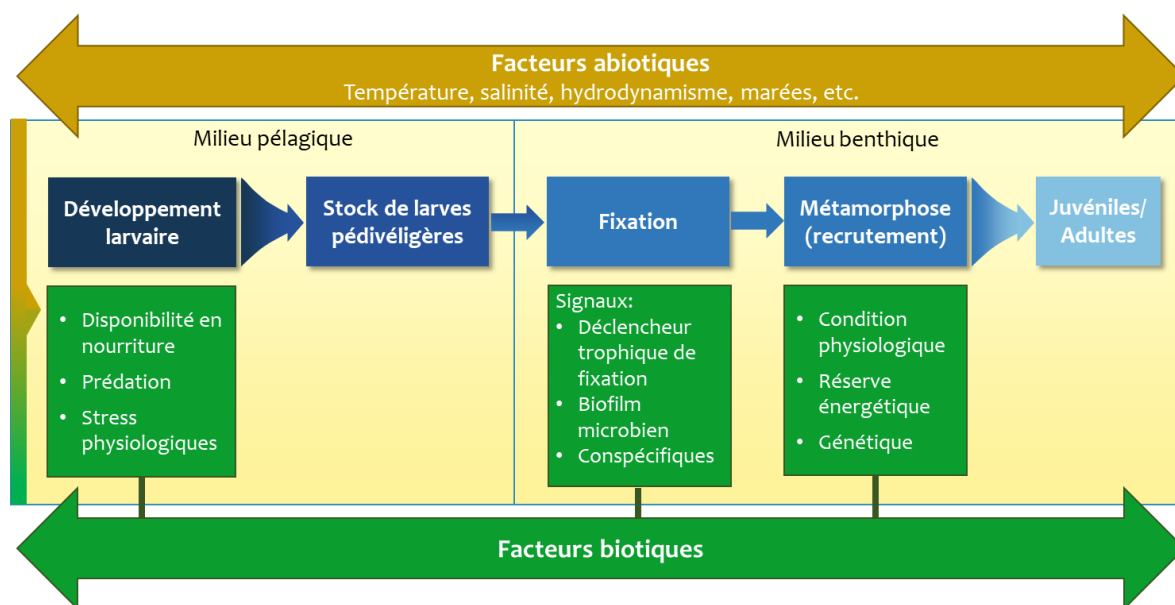
une moyenne autour de 20 jours (Figure 5). Le premier stade de vie correspond au stade trochophore, une larve ciliée. Après environ seulement 24 heures, la larve développe une première coquille d'aragonite, dite prodissoconque I, composée de deux valves, ainsi que d'un velum lui permettant de se déplacer dans la colonne d'eau et de capter la nourriture en suspension. Ce stade est dit larve D en raison de la forme de la coquille. La larve D passe ensuite au stade de larve véligère. Le velum sera complètement formé et la coquille larvaire se transforme avec la formation d'un umbo (protubérance bombée située à proximité de la charnière) et l'apparition de stries de croissance. La coquille est dite alors prodissoconque II. Finalement, la larve pédivéligère est le dernier stade pélagique. Un pied se développe à côté du velum et un organe sensoriel apparaît, laissant paraître sur la coquille une tache noire (larve œillée) annonciatrice de la métamorphose. Avant d'entamer la métamorphose, la larve pédivéligère œillée, ayant acquis une compétence de fixation, adoptera un comportement d'exploration d'habitats à la recherche d'un support en se laissant tomber au fond de l'eau puis en rampant sur le substrat à l'aide de son pied. Les larves compétentes sont sensibles à plusieurs types de stimulus qui leur permettent d'évaluer la qualité d'un habitat. En absence de signaux environnementaux chimiques et/ou physiques indiquant la présence d'un habitat convenable, la larve se remet à nager en se laissant transporter vers un autre habitat avant de trouver un support adapté pour s'y fixer définitivement à l'aide d'un ciment sécrété par le pied. Une fois fixée, la larve débutera son mode de vie benthique en subissant une série de transformations. Elle se métamorphose en juvénile, ou communément appelé naissain en aquaculture : des branchies apparaissent alors que le velum se résorbe, le pied disparaît et une nouvelle coquille à base de calcite nommée dissoconque se forme (Figure 5). Le naissain se développera jusqu'à devenir une huître adulte. La durée avant l'atteinte de la taille de reproduction est dépendante des conditions environnementales et trophiques (Bayne 2017). Ce mode de vie biphasique de l'huître a un impact majeur sur la structure des populations, dont le recrutement est régi par le développement larvaire en milieu pélagique et l'établissement des juvéniles en milieu benthique. Selon la définition de Hunt et Scheibling (1997), « le recrutement est un terme opérationnel plutôt qu'un événement biologique ». Certains auteurs vont même considérer le recrutement comme étant l'ajout de nouveaux individus aux populations adultes reproductrices (Caley *et al.*, 1996).



**Figure 5.** Stades larvaires de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*). La durée des étapes est donnée à titre indicatif, car elle est fonction de la température et de la concentration en nourriture (adaptée d'après Lagarde *et al.*, 2015).

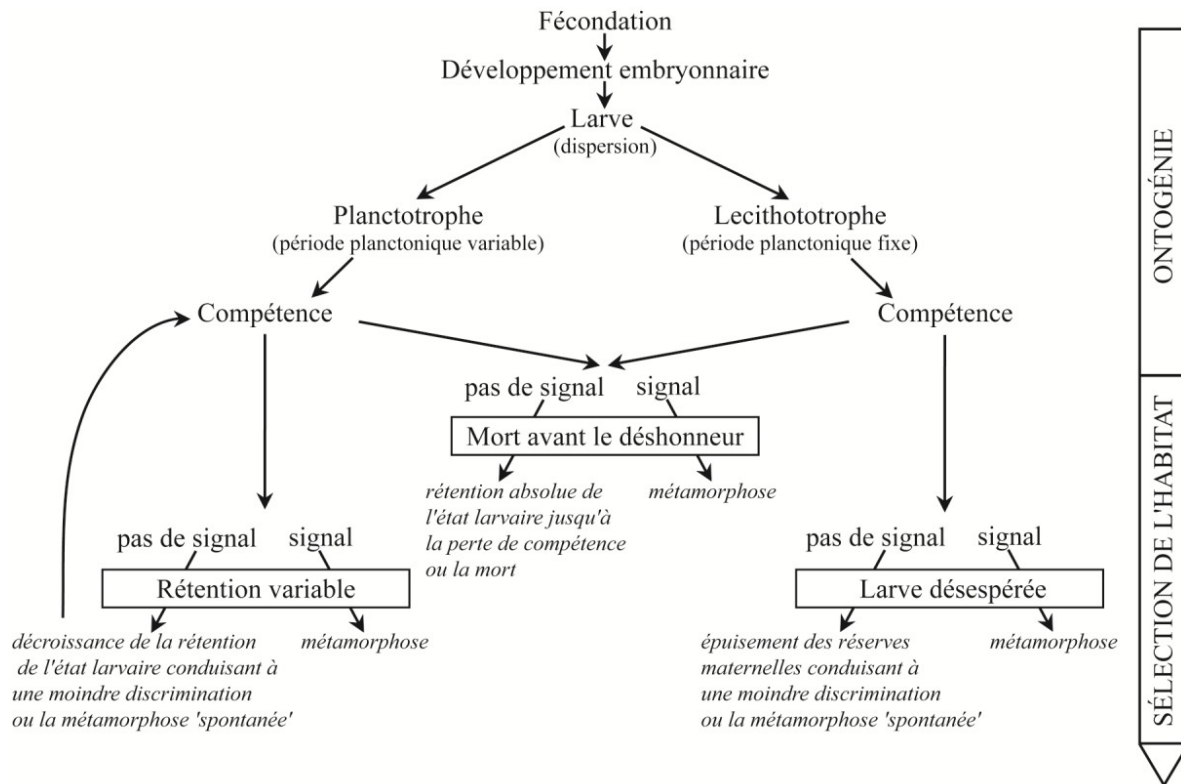
Plusieurs facteurs endogènes et exogènes agissent sur le développement et la survie larvaire. Des facteurs physiques, tels que des températures et des salinités extrêmes, et biologiques comme la prédation et les maladies, sont des causes de mortalités chez les bivalves, particulièrement chez les larves, soit le stade le plus sensible (Gosling, 2003). Au cours de leur croissance, le taux de mortalité des larves diminue, mais non pas de manière constante en raison des fluctuations et perturbations environnementales aléatoires (Gosling, 2003). Les stades larvaires permettent une importante dispersion, mais ont un taux de survie estimé à moins de 10% (Pedersen *et al.* 2008). Ainsi, seule une faible proportion des millions de larves D formées lors d'une ponte majeure atteint le stade pédivéligère et passe le cap de la métamorphose. La diminution de l'abondance larvaire est donc un facteur limitant au recrutement (Armsworth, 2002; Cruz et Harrison, 2017). Comprendre comment l'établissement benthique, suite à la fixation, détermine le recrutement, et donc la distribution et l'abondance des adultes, est un thème central en écologie (Connell, 1985). La dynamique de fixation des invertébrés ayant un cycle benthopélagique a fait l'objet d'études approfondies au cours des dernières décennies permettant d'identifier une vaste gamme de facteurs l'influençant, comme la présence d'un biofilm microbien sur le substrat, la présence de conspécifiques, la condition

physiologique des larves, la diversité génétique ainsi que les conditions trophiques pouvant servir de déclencheur du bon moment de fixation (Figure 6; Hadfield, 2011; Lagarde *et al.*, 2017; Le Tourneux et Bourget, 1988; Toupoint *et al.*, 2012). Le succès du recrutement dépend de l'apparition d'une fenêtre environnementale optimale du recrutement. Celle-ci correspond au meilleur compromis entre les facteurs biotiques et abiotiques permettant la meilleure survie (Pineda *et al.* 2006; Cury et Roy 1989; Arnold et Steneck 2011).



**Figure 6.** Facteurs biotiques et abiotiques impactant le développement larvaire, la fixation et la métamorphose chez les invertébrés marins benthiques.

Si la larve ne reçoit pas de signaux stimulant sa fixation, elle peut retarder sa fixation et donc sa métamorphose jusqu'à plusieurs semaines chez certaines espèces de bivalve, comme la moule *Mytilus edulis* (A. L. Martel *et al.*, 2014). Cette capacité à retarder sa métamorphose est variable selon les espèces, les facteurs environnementaux et les conditions physiologiques (Pechenik, 1990). Bishop *et al.* (2006) proposent de regrouper en trois grandes hypothèses les différents comportements larvaires et issus potentiels en l'absence de signaux favorisant la métamorphose: i) le maintien variable du stade compétent (rétention variable), ii) la larve désespérée et iii) la mort avant le déshonneur, qui sont décrits à la Figure 7.



**Figure 7.** Représentation schématique des hypothèses concernant le retard de métamorphose (extrait de Bishop *et al.* 2006 et traduit par Toupoint, 2012).

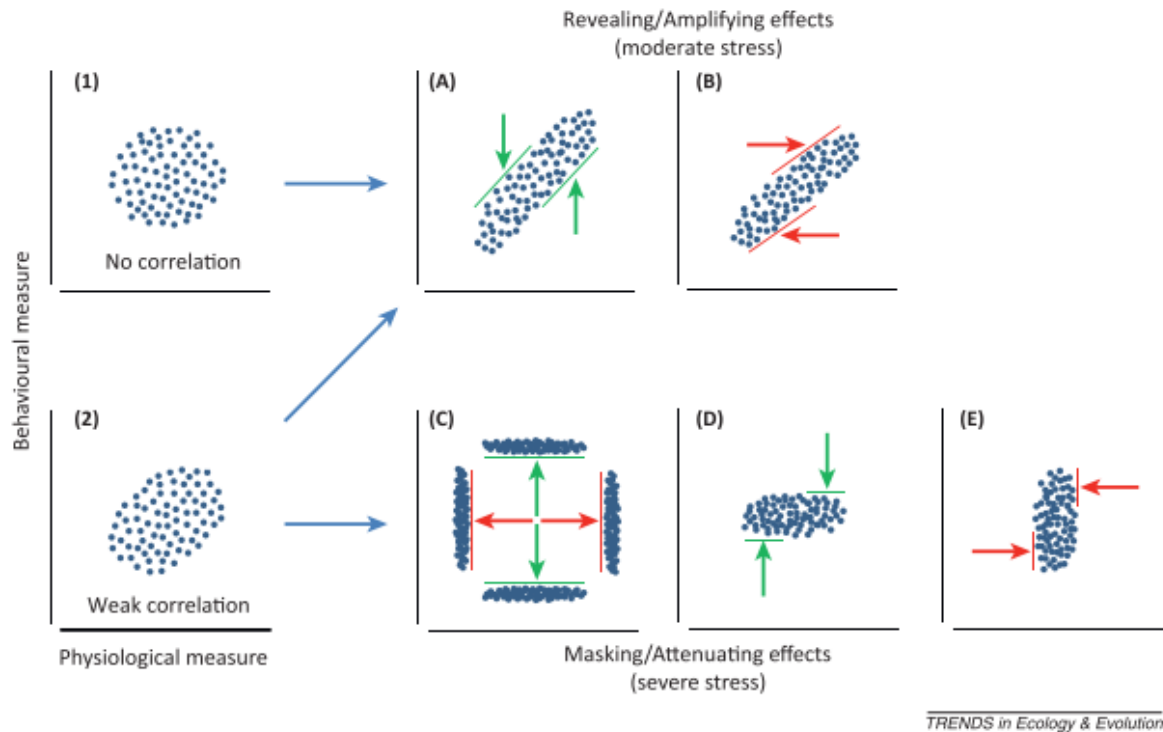
Le début de la vie benthique est une période d'extrême vulnérabilité pour les invertébrés marins (Gosselin et Qian, 1997; Hunt et Scheibling, 1997). Des recherches portant sur la croissance larvaire d'huître creuse (*Crassostrea gigas*) ont démontré l'importance d'un régime alimentaire riche en lipides (Powell *et al.*, 2002). L'accumulation suffisante de réserves lipidiques est nécessaire pour pallier les coûts énergétiques associés à la métamorphose (Haws, 1993; Labarta *et al.*, 1999) qui implique une transformation radicale. En effet, d'importantes réorganisations tissulaires permettent la transition vers le mode de vie benthique au cours desquelles les structures larvaires sont perdues et le corps adulte commence à se former (Cannuel et Beninger, 2007; Pawlik, 1992; Veniot *et al.*, 2003). Des études portant sur le pétoncle géant (*Placopecten magellanicus*) ont d'ailleurs montré que les taux de mortalité les plus élevés chez les stades pédivéligères avaient lieu au moment de la métamorphose (Pernet *et al.*, 2003, 2006; Pernet et Tremblay, 2004). Un facteur primordial pouvant accroître leur succès de survie est donc la quantité d'énergie accumulée par les larves au moment de la fixation (Phillips, 2002; Rayssac *et al.*, 2010; Tremblay *et al.*, 2007). Toutefois, bien qu'il s'agisse



d'une transition tissulaire importante, « la métamorphose n'est pas un nouveau départ » et l'historique larvaire influence fortement la performance des juvéniles par la suite (Pechenik *et al.*, 1998). Cette manifestation écologique latente est également appelée « héritage larvaire » (Allen et Marshall, 2010).

## **STRESS**

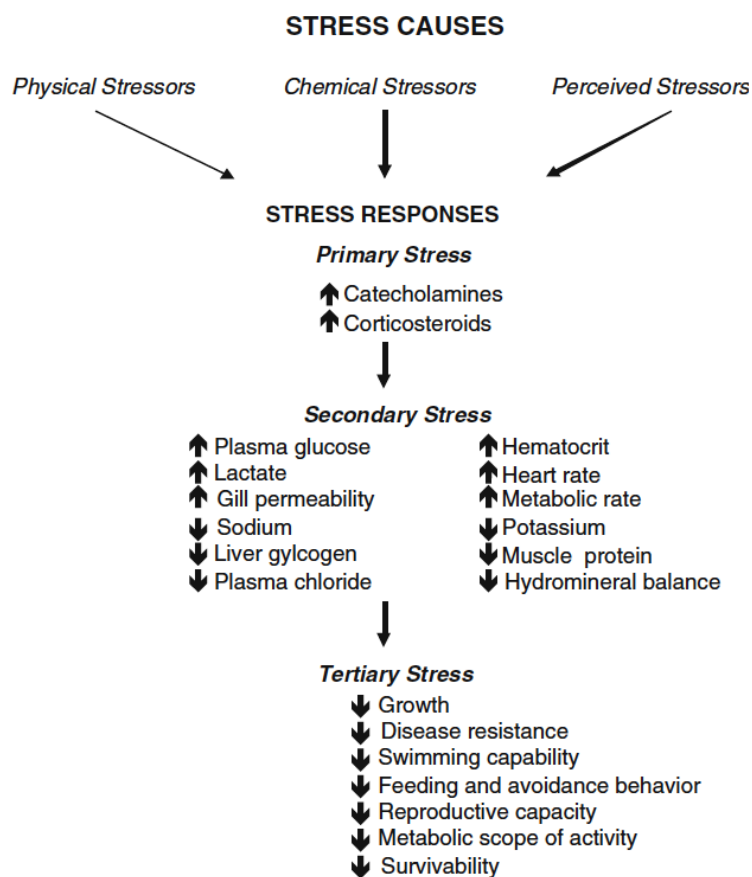
Par définition, un facteur de stress est un facteur, intrinsèque ou extrinsèque, auquel un individu doit faire face en ajustant son comportement ou par acclimatation physiologique. Un facteur de stress peut être abiotique, tel qu'un changement important de température ou de salinité, ou une faible disponibilité en oxygène, ou biotique, tel que la présence de prédateurs, une compétition territoriale ou trophique accrue, ou encore une inadéquation du bol alimentaire (Killen *et al.*, 2013). Face aux stress, les organismes sont forcés d'exécuter certaines fonctions d'acclimatation afin de rétablir l'homéostasie, par des mécanismes d'ajustement moléculaire, biochimique, physiologique ou comportemental, et survivre. Par contraste, l'adaptation correspond à un processus évolutif génétique à l'échelle de la population dans laquelle les organismes sélectionnés possèdent le ou les gènes leur permettant de survivre (Sanford et Kelly, 2011). Certaines sources de stress requièrent des exigences physiologiques au-delà des niveaux seuils d'acclimatation physiologiques et entraînent des effets délétères, comme un affaiblissement immunitaire, une croissance diminuée, des performances de déplacement ou de reproduction réduites (Portz *et al.*, 2006). Les études portant sur le stress montrent qu'il peut exister un lien entre les réponses physiologiques et les réponses comportementales chez les animaux face au stress (Figure 8). Par exemple, les individus qui présentent des réponses au stress physiologiques plus importantes, comme des taux plus élevés d'hormones de stress, ont tendance à être moins audacieux dans leur comportement (Atwell *et al.*, 2012; Øverli *et al.*, 2005). L'exposition à une source chronique ou aiguë de stress, comme des périodes prolongées de privation de nourriture ou une courte exposition à des températures extrêmes ou à des substances toxiques à forte dose, peut entraîner une panoplie d'effets physiologiques indésirables. Ces effets, peuvent consister notamment en une altération de la fonction métabolique et une diminution des performances aérobiques et neuromusculaires. Cependant, un événement majeur comme la métamorphose chez les invertébrés marins benthiques implique une augmentation temporaire importante de la demande énergétique, et augmente par le fait même la sensibilité aux facteurs de stress externes (Killen *et al.*, 2013).



**Figure 8.** Représentations schématiques des effets de type révélateurs/amplificateurs (sous facteurs de stress modérés) et masquants/atténuants (sous facteurs de stress sévères) selon les relations existantes entre les réponses physiologiques et les réponses comportementales. Dans chaque panel, chaque point de données représente un individu théorique. Les panneaux à l'extrême gauche représentent les corrélations entre les réponses physiologiques et les réponses comportementales mesurés dans des conditions relativement peu stressantes, dans lesquelles la corrélation est inexistante (panneau 1) ou faible (panneau 2). L'ampleur de la corrélation peut changer une fois que les individus sont exposés à un facteur de stress, révélant ou amplifiant la relation (rangée du haut) ou masquant ou atténuant la relation (rangée du bas). Les facteurs de stress plus légers devraient être plus susceptibles de renforcer les associations observées entre les traits physiologiques et comportementaux (rangée du haut), tandis que les facteurs de stress plus graves peuvent diminuer ou éliminer ces relations (rangée du bas) (tirée de Killen *et al.*, 2013).

Les réponses au stress se décomposent en plusieurs phases, soit les réponses primaires, secondaires et tertiaires (Figure 9). La réponse primaire est de nature hormonale et rapide, alors que la réponse secondaire apparaît après quelques minutes et peut persister pour aider les individus à mobiliser des réserves énergétiques afin de répondre à des besoins métaboliques accrus. Finalement, la réponse tertiaire inclut un taux de croissance et une capacité métabolique réduits, des diminutions de la résistance aux maladies et de la capacité de reproduction, ainsi qu'une modification du comportement et de la capacité de survie (Barton *et al.*, 2002). L'ampleur de la réponse tertiaire est

directement liée à l'intensité et à la durée du facteur de stress (Portz *et al.*, 2006). Un stress chronique persistant sur une longue période, même à de faibles niveaux, peut altérer les performances en détournant des ressources énergétiques qui pourraient autrement être utilisées pour les activités de routine, de croissance, de fonction immunitaire et/ou de reproduction.



**Figure 9.** Réponses physiologiques aux facteurs de stress chez des poissons en conditions de contentions (tirée de Barton *et al.*, 2002).

## LIMITES PHYSIOLOGIQUES

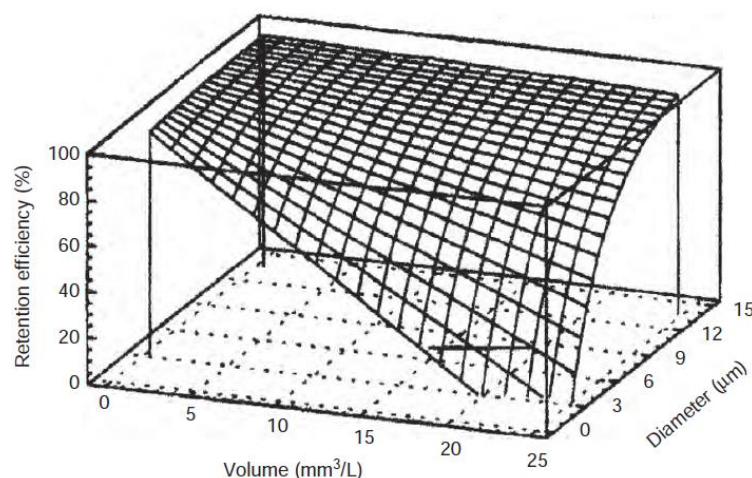
Bien que *C. gigas* soit un organisme estuarien tolérant à une grande fenêtre de températures et de salinités, peu d'informations sur la tolérance thermique et la tolérance de salinité du stade larvaire provenant d'études réalisées en milieu naturel sont disponibles. Toutefois, en milieu contrôlé, Helm et Millican (1977) et Rico-Villa *et al.* (2009) ont démontré leur large tolérance à des conditions

environnementales. Après cinq semaines d'exposition à 25°C, Petes *et al.* (2012) ont rapporté ~20–30% de mortalités à 25 et 33 de salinité chez le stade adulte. Peu d'études ont été conduites spécifiquement sur la limite de tolérance supérieure de salinité des larves de *C. gigas*. L'optimum de salinité proposé pour les cultures de larves et de post-larves de *C. gigas* varie entre 20 et 25 (Helm *et al.*, 2004). Nell et Holliday (1988) ont observé que l'optimum de salinité pour la croissance des larves-D se situait entre 19 et 27 (la température n'était toutefois pas précisée) avec une réduction marquée de la croissance suivant une exposition de 6 jours à des salinités entre 31 et 39, sans observer d'effet significatif sur la survie. Helm et Millican (1977) ont aussi rapporté une diminution marquée du taux de croissance à partir de 30 de salinité (salinités testées : 15, 20, 25, 30 et 30-34). Tout le cycle larvaire de *C. gigas*, incluant le stade de métamorphose, a montré une grande tolérance à des températures allant de 17°C à 32°C et des salinités de 34, avec de faibles taux de mortalité ( $\leq 10\%$ ) et des taux de croissance maximum observés à 32°C (Rico-Villa *et al.*, 2009). Ces résultats suivent les observations faites par His *et al.* (1989) lors d'une expérience en laboratoire menée sur des larves-D âgées de 1 à 7 jours. Ils ont observé que les larves exposées à 30°C (température maximale testée), et 30 et 35 de salinité (salinité maximale testée) présentaient les meilleurs taux de croissance (His *et al.*, 1989). Comparativement à l'alimentation et à la température, la salinité n'avait cependant qu'un petit effet sur le développement larvaire. D'autres études réalisées en environnement contrôlé suggèrent plutôt que 32°C se situe près de la limite physiologique supérieure des larves puisque de faibles taux de croissance et des mortalités allant jusqu'à 40% ont été observés chez les larves de stade D (Helm et Millican, 1977). Des résultats similaires ont été notés chez les juvéniles qui présentaient des taux de survie inférieures à 50% après 5 semaines d'exposition (Flores-Vergara *et al.*, 2004, salinité non précisée). Toutefois, même si la température de l'eau est maintenue à l'intérieur de la plage thermique de l'espèce, une température élevée, combinée à d'autres facteurs tels que la salinité ou les variations en termes de quantité et de qualité de la nourriture, peut produire des effets synergiques ou antagonistes nuisibles pour les bivalves (Filgueira *et al.*, 2016).

## **LIMITES TROPHIQUES ET RÉSERVES ÉNERGÉTIQUES**

Les bivalves adultes, comme les moules et les huîtres, ont la capacité d'exploiter les cellules picophytoplanctoniques pour leur croissance (Sonier *et al.*, 2016, 2017). Or, comme leur efficacité de capture liée à la morphologie des branchies est largement inférieure à celle des particules plus grosses (Rosa *et al.* 2018), une limitation de la nourriture pourrait être plus facilement observée durant

les périodes où les ressources trophiques sont dominées par le picoplancton. Sonier *et al.* (2017) ont démontré la capacité des huîtres américaines (*Crassostrea virginica*) d'ingérer et de digérer une espèce de picoplancton (*Nannochloropsis oculata*) par l'utilisation de cellules enrichies en  $^{13}\text{C}$ , bien que d'autres travaux suggèrent une incapacité pour *C. gigas* d'ingérer du picoplancton (Dupuy *et al.*, 2000). L'efficacité de rétention des petites particules est généralement considérée comme similaire entre les espèces d'huître, mais inférieure à d'autres espèces comme la moule bleue (Wright *et al.*, 1982). Une explication possible aux résultats divergents sur la capacité des huîtres à retenir les petites particules est leur capacité de rétention diminuant avec la concentration en seston (Barillé *et al.*, 1993). Ces auteurs ont développé un modèle (Figure 10) démontrant qu'à des concentrations de seston (particule en suspension) de  $65 \text{ mg L}^{-1}$ , *C. gigas*, perd sa capacité à retenir et filtrer des particules plus petites que  $3.5 \mu\text{m}$ . D'autres facteurs peuvent également expliquer les variations observées dans la littérature sur la capacité de rétention du picoplancton par les huîtres. Par exemple, les travaux de Strohmeier *et al.* (2012) sur la moule *M. edulis* afin d'évaluer la stabilité des résultats de sélection de particules entre 1 et  $35 \mu\text{m}$  en fonction de la saison, de la taille des individus et des variations naturelles de la qualité du seston concluent que l'efficacité de rétention pour différentes tailles de particules n'est pas constante, car elle varie au niveau spatial et entre les saisons en réponse, semble-t-il, aux changements de la qualité du seston.



**Figure 10.** Relation entre la quantité de particules dans l'eau ( $\text{mm}^3 \text{ L}^{-1}$ ), la taille des particule ( $\mu\text{m}$ ) et l'efficacité de rétention chez *Crassostrea gigas* (tirée de Barillé *et al.*, 1993).

Chez les larves planctotrophes comme les huîtres, l'apport énergétique fourni par la mère n'est pas suffisant et elles doivent s'alimenter dans le milieu environnemental (exotrophie) dès le stade de la larve-D. Les larves doivent accumuler des réserves suffisantes pour répondre aux demandes énergétiques associées au processus de métamorphose et ainsi assurer leur survie (Haws, 1993; Labarta *et al.*, 1999). Bien que la capture des particules soit assurée par le velum, moins sélectif que les branchies chez le stade adulte, une sélectivité potentielle est possible à la jonction entre la bouche et l'œsophage (Bower et Meyer, 1990). Robert (1998) a également signalé que *Nannochloris atomus* et *Stichococcus bacillaris*, deux espèces picophytoplanctoniques, étaient ingérées par les larves d'huîtres mais qu'elles étaient mal digérées causant un mauvais développement larvaire. De plus, une hausse de la température de l'eau provoque une hausse des taux métaboliques et des besoins énergétiques chez les animaux (Finkel *et al.*, 2010) qui doivent alors compenser par une consommation alimentaire ou une utilisation des réserves énergétiques plus importantes (Filgueira *et al.*, 2016; Thomas et Bacher, 2018). Des expériences en laboratoire ont démontré que la croissance lors du développement larvaire augmente considérablement avec la température à l'intérieur d'une plage modérée d'augmentation de température (Abdel-Hamid *et al.*, 1992; Helm et Millican, 1977; His *et al.*, 1989). Ces auteurs montrent que cette croissance est due à une augmentation de l'activité digestive, suggérant une stratégie d'acclimatation à la température afin de répondre aux besoins énergétiques associés (Rico-Villa *et al.*, 2009). Toutefois, même si des conditions optimales en termes de température et de salinité sont satisfaites, l'apport alimentaire peut ne pas suffire (Flores-Vergara *et al.*, 2004; Helm et Millican, 1977; His *et al.*, 1989).

Plusieurs espèces marines de phytoplancton sont d'importants producteurs d'acides gras essentiels polyinsaturés à longue chaîne (AGE). Ces acides gras (acide docosahexaénoïque (DHA : 22:6n-3), acide eicosapentaénoïque (EPA : 20:5n-3) et acide arachidonique (AA : 20:4n-6) sont dits essentiels pour leur rôle primordial assurant la survie et la croissance des autres niveaux trophiques, comme les invertébrés et les poissons (Glencross, 2009). Ils doivent provenir des aliments puisqu'ils sont mal biosynthétisés par les animaux marins (da Costa *et al.*, 2015; Glencross, 2009). En plus de leur rôle énergétique pour les bivalves (du stade larvaire à l'adulte), le phytoplancton fournit du DHA et du EPA contribuant au maintien de l'intégrité structurelle et fonctionnelle des membranes biologiques puisqu'ils sont incorporés dans les phospholipides membranaires afin de leur fournir la fluidité nécessaire face aux températures froides (Hazel, 1995). Le phytoplancton fournit aussi du AA et du EPA servant de précurseurs des eicosanoïdes, un groupe d'hormones hautement actives

biologiquement (Howard et Stanley, 1999). L'AA a également un rôle important dans la structuration des cellules immunitaires (Delaporte *et al.*, 2006). Toutefois, il est suggéré que ces acides gras essentiels diminueront en raison du réchauffement des océans (Colombo *et al.*, 2017; Hixson et Arts, 2016). Au sujet des picocyanobactéries, une étude conduite sur les moules bleues a montré que les acides gras présents dans *Synechococcus* spp. étaient pauvrement assimilés par les larves pédivéligères (Jolivet *et al.*, 2016). Inversement, les larves pédivéligères ingéraient et assimilaient le picophytoplancton *Nannochloropsis oculata*. Dans ce cas, les espèces de picoplancton impliquées dans le régime alimentaire des larves pédivéligères agissent comme déclencheur trophique pour la fixation (Jolivet *et al.*, 2016). À ce jour, il existe peu de littérature portée sur le lien trophique entre le picophytoplancton et les larves d'huîtres en milieu naturel.

## **OBJECTIFS ET HYPOTHÈSES**

L'objectif global de cette étude est d'identifier les facteurs environnementaux et trophiques agissant sur le déclin du recrutement des huîtres du Pacifique, *Crassostrea gigas*, associé à un événement caniculaire. Deux années contrastées (2017 et 2019) en termes de température de l'eau (moyenne respective de  $24,3 \pm 0,8$  et  $27,1 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$ ) au cours des périodes de recrutement larvaire (de juillet à août) dans la lagune de Thau (France) ont été comparées. L'échelle micro-géographique du recrutement des huîtres a été intégrée aux analyses afin d'évaluer la présence de zones refuge potentielles dans quatre stations d'étude dues à l'hétérogénéité écologique de cette lagune oligotrophe (Lagarde *et al.*, 2017, 2019). L'objectif spécifique de cette étude est de caractériser les conditions environnementales et trophiques aux niveaux spatial et interannuel, et leur impact sur l'état des larves compétentes et le recrutement des juvéniles d'huîtres. Nous émettons l'hypothèse qu'une vague de chaleur, induisant une température et une salinité élevée de l'eau de la lagune, a un impact négatif sur le recrutement des huîtres en perturbant les apports trophiques des larves en raison du changement de diversité du phytoplancton et en modifiant les déclencheurs écologiques de métamorphose.

**ARTICLE: FAILURE OF BIVALVE FOUNDATION SPECIES  
RECRUITMENT RELATED TO TROPHIC CHANGES DURING AN  
EXTREME HEATWAVE EVENT**

Alana Correia-Martins<sup>1</sup>, Réjean Tremblay<sup>1</sup>, Béatrice Bec<sup>2</sup>, Cécile Roques<sup>2</sup>, Ariane Atteia<sup>3</sup>,  
Angélique Gobet<sup>3</sup>, Marion Richard<sup>3</sup>, Masami Hamaguchi<sup>4</sup>, Toshihiro Miyajima<sup>5</sup>, Masakazu  
Hori<sup>4</sup>, Gilles Miron<sup>6</sup>, Stéphane Pouvreau<sup>7</sup>, Franck Lagarde<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Institut des sciences de la mer, Université du Québec à Rimouski, 310 allée des Ursulines,  
Rimouski, QC G5L 3A1, Canada

<sup>2</sup> MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34095 Montpellier, France

<sup>3</sup> MARBEC, Université de Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34200 Sète, France

<sup>4</sup> National Research Institute of Fisheries and Environment of Inland Sea, Fisheries Research  
Agency, Maruishi 2-17-5, Hatsukaichi, Hiroshima 739-0452, Japan

<sup>5</sup> Marine Biogeochemistry Group, Atmosphere and Ocean Research Institute, University of Tokyo,  
Kashiwanoha 5-1-5, Kashiwa, Chiba 277-8564, Japan

<sup>6</sup> Département de biologie, Université de Moncton, 18 avenue Antonine-Maillet, Moncton, NB E1A  
3E9, Canada

<sup>7</sup> LEMAR, Ifremer, CNRS, IRD, UBO, 29840 Argenton en Landunvez, France

Correia-Martins, A., Tremblay R., Bec B., Roques C., Atteia A., Gobet A., Richard M., Hamaguchi M., Miyajima T., Hori M., Miron G., Pouvreau S. & Lagarde F. (2022). Failure of bivalve foundation species recruitment related to trophic changes during an extreme heatwave event. *Marine Ecology Progress Series*, 691:69-82. <https://doi.org/10.3354/meps14060>



## 1. INTRODUCTION

Coastal lagoons provide a wide range of ecosystem services (Kermagoret *et al.*, 2019; van der Schatte Olivier *et al.*, 2020; Villamagna *et al.*, 2013) associated with biodiversity, including bivalves that are of great ecological interest and high commercial value. Bivalves also have important regulatory functions in the ecosystem thanks to their capacity to extract particles, to regenerate and store nutrients, and to form hard biogenic structures (Smaal *et al.*, 2019). However, because coastal lagoons are shallow and exchange with the ocean is limited, they are highly sensitive to eutrophication, heatwaves, hypoxia and acidification, as well as to the effects of global climate change (Lloret *et al.*, 2008; Lu *et al.*, 2018; Thomas *et al.*, 2018). An atmospheric heatwave is defined as five consecutive days with a maximum temperature 5°C above the 1976–2005 normal (Jouzel *et al.*, 2014). Summer 2019 was characterized by two heatwaves of exceptional intensity in France, including in the Thau Basin, one lasting from June 24 to July 7, and the other from July 21 to 27. The absolute heat record for France (46°C) was measured in Vérargues in the Hérault administrative department (Météo-France, 2019), which includes the Thau Basin. A 13 day period of temperature stress between June 24 and July 13 was recorded, with water temperatures >27.5°C in the Thau lagoon (Lagarde *et al.*, 2021; Messiaen *et al.*, 2022). Marine heatwaves (MHWs) are extreme events defined as abrupt but prolonged periods of high sea-surface temperatures that can occur anywhere, at any time (Hobday *et al.*, 2018; Scannell *et al.*, 2016; Schlegel *et al.*, 2017). More specifically, an abnormally warm event is considered to be a MHW if it lasts for five or more days, with temperatures higher than the 90<sup>th</sup> percentile based on a 30 year historical baseline period (Hobday *et al.*, 2016). High water temperatures increase the metabolic requirements of bivalves (Filgueira *et al.*, 2016; Thomas & Bacher, 2018). Even if temperatures remain within the species' thermal range, high temperatures combined with variations in salinity and/or food availability can negatively impact the life cycle of bivalves (Filgueira *et al.*, 2016; Scanes *et al.*, 2020; Vázquez *et al.*, 2021).

The development of planktonic larvae of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* underlies their complex life history strategy (Byrne & Przeslawski, 2013; Dineshram *et al.*, 2016; Ko *et al.*, 2014). The context of hydroclimatic stress provides a range of environmental possibilities that need to be described in order to better understand the larval development. Several studies suggest that global changes are disrupting plankton communities and their nutritional values by affecting the abundance, size and diversity of primary producers (Klauschies *et al.*, 2012; Sommer *et al.*, 2012; Trombetta *et al.*, 2019). Generally, elevated temperatures affect phytoplankton cell size, with a shift from larger to

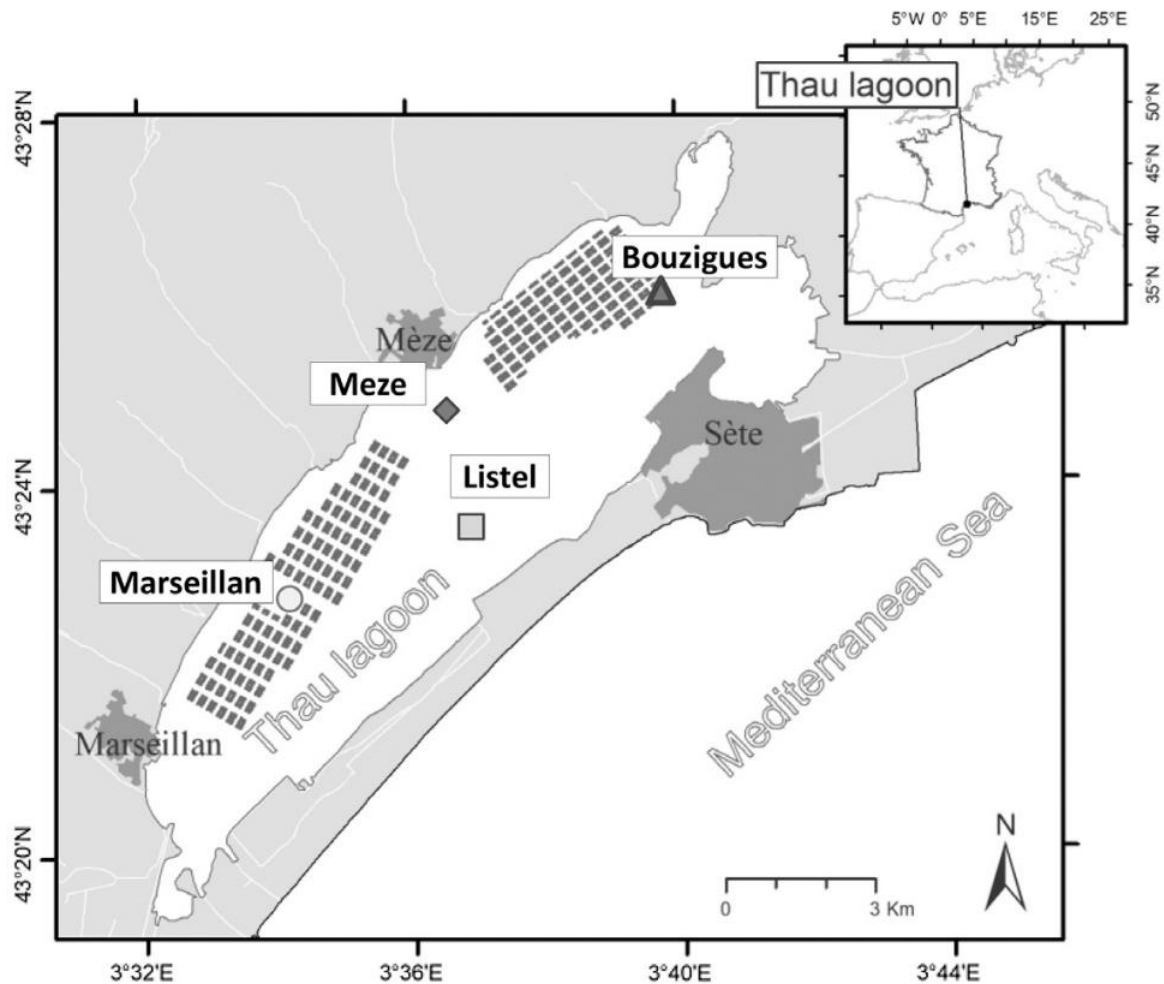
smaller species (Bec *et al.*, 2005; Trombetta *et al.*, 2019). Adult bivalves can assimilate small phytoplanktonic particles (Sonier *et al.*, 2016). However, the efficiency of capture is regulated by the morphology of their gills, and efficiency is generally low when small particles such as picoplankton are present (Rosa *et al.*, 2018). Larvae feed through a less selective velum (Bower & Meyer, 1990). Marine phytoplankton species are major producers of long-chain polyunsaturated essential fatty acids (EFAs), but are now predicted to decrease due to ocean warming (Colombo *et al.*, 2017; Hixson & Arts, 2016). The fatty acids (FAs) docosahexaenoic acid (22:6 $\omega$ 3; DHA), eicosapentaenoic acid (20:5 $\omega$ 3; EPA) and arachidonic acid (AA) are essential for the growth and survival of marine invertebrates, particularly during their metamorphosis from pelagic larvae to benthic juveniles and ultimately their recruitment success (Bassim *et al.*, 2015; Gagné *et al.*, 2010). Since EFAs are poorly biosynthesized by marine animals, their intake depends on their food (da Costa *et al.*, 2015; Glencross, 2009). Thus, both the right size of larval food and the right FcA composition are essential for the recruitment success of bivalves.

The aim of this study was to identify the environmental factors and trophic conditions associated with the recruitment failure of the Pacific oyster *C. gigas* during a heatwave. We compared two contrasting years (2017: no heatwave, and 2019: occurrence of a heatwave) at four sites in the Thau lagoon, France (see Fig. 1). We hypothesize that heatwaves, characterized by high temperatures and high salinity, have a negative impact on oyster recruitment due to poor larval feeding conditions caused by changes in plankton diversity.

## **2. MATERIALS AND METHODS**

### **2.1. Experimental design**

Annual oyster recruitment was monitored at four experimental sites in the Thau lagoon (Southern France; Fig. 1) on the same dates, i.e. between July 24 and August 21 in 2017, and between July 2 and July 29 in 2019. The average depth of the Thau lagoon is 4 m, and the lagoon covers an area of 7500 ha (19  $\times$  4.5 km), of which 20% is used for shellfish culture (oysters and mussels). The lagoon is connected to the Mediterranean Sea via a network of channels through Sète Harbor (Fiandrino *et al.*, 2017). Two experimental sites were located inside shellfish farming areas (Marseillan and Bouzigues) and the other two outside the shellfish farming areas (Meze and Listel) (Fig. 1).



**Fig. 1.** The four sampling sites in the Thau lagoon. Marseillan and Bouzigues are located within and Meze and Listel are located outside shellfish farming areas (cross-hatched areas).

## 2.2. Oyster analyses

Three sets of oyster collectors were submerged vertically 2 m below the surface at each of the four study sites in the Thau lagoon (Figure S1). Three different oyster settler stages (Table S1) were used to estimate benthic abundances: (1) pre-settled pediveliger larvae, (2) young metamorphosed postlarvae and (3) juveniles (Arakawa, 1990; Lagarde *et al.*, 2017). The sums of abundances of pediveligers and postlarvae are listed under ‘young settlers’ in Table S1. The collectors were installed once the oyster’s larval supply reached a density of 10000 larvae m<sup>-3</sup> (Pouvreau *et al.*, 2021). The collectors located inside the shellfish culture areas were suspended from existing farming structures. Those outside the area were suspended using a tailored mooring system (Lagarde *et al.*,

2017, 2019). Each collector was made of 44 white PVC plastic plates (15 cm in diameter; surface area: 250 cm<sup>2</sup>) stacked on a 110 cm long tube. Two weeks after their immersion, three plates collector<sup>-1</sup> were harvested (at the top [i.e. the 5<sup>th</sup> from the top of the collector], in the middle [the 22<sup>nd</sup>] and at the bottom [the 39<sup>th</sup>]) and data were pooled to assess the abundance of young settlers and FA content (µg larva<sup>-1</sup>). A similar sampling procedure was used four weeks after the collectors were immersed to assess the abundance of juveniles.

The abundance of young settlers and juveniles was assessed on the upper surface of each plate using standard 15 cm<sup>2</sup> sub-units. Depending on abundance, 3 to 12 sub-units were randomly selected for counting and the resulting replicates were averaged to obtain the total number of individuals per plate. Recruitment was evaluated from the abundance of juveniles and metamorphosis from the ratio of juvenile to young-settler abundances. Size at metamorphosis was estimated by measuring the prodissoconch II (PII) (Martel *et al.*, 1995). Maximum 60 juveniles were removed from each plate sampled after the fourth week after immersion, and placed on a plasticine flange fixed on a microscope blade. Observations were made under the wide-range zoom lens of a high-resolution digital microscope Keyence (VHX 2000E, 1 µm resolution, HDR images), and the maximum dorsoventral axis was measured. This measurement corresponds to the distance between the umbo and the most distant part of the clear demarcation formed by a growth line delimiting the PII from the dissoconch shell.

The FA composition of young settlers was determined using a pool of 77–212 ind. replicate<sup>-1</sup> (2–3 replicates site<sup>-1</sup> depending on pediveliger abundances). Samples were preserved in vials filled with 3 ml of dichloromethane methanol (CH<sub>2</sub>Cl<sub>2</sub>:MeOH, 2:1 v:v), closed with a Teflon-lined cap under nitrogen atmosphere and stored at –80°C until analysis. Lipids were extracted by grinding in dichloromethane methanol using a modified Folch procedure (Parrish, 1999). FA methyl esters (FAMES) were prepared using sulfuric acid and methanol (2:98 v:v) heated at 100°C for 10 min and using 19:0 as internal standard (Lepage & Roy, 1984). Samples were purified on an activated silica gel with 1 ml of hexane ethyl acetate (v:v) to eliminate free sterols. FAMES were analyzed in the full scan mode (ionic range: 50–650 m:z) on a Polaris Q ion trap coupled with a Trace GC Ultra gas chromatograph (Thermo Scientific) equipped with a TriPlus autosampler, a PTV injector and an ITQ900 mass detector (Thermo Scientific). An Omegawax 250 (Supelco) capillary column was used for separation using high-purity helium. Xcalibur v.2.1 software (Thermo Scientific) was used for FAME identification and quantification with the standard reference solution (Supelco 37 Component

FAME Mix and Supelco menhaden oil). Unknown peaks were identified according to their mass spectra with emphasis on FA trophic makers.

### 2.3. Environmental measurements

Environmental factors were measured once a week (Figure S1, Table S2) starting just after the collectors were immersed and continuing until all the plates were harvested, i.e. a total of five weeks. Temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinity and dissolved oxygen concentrations ( $\text{mg l}^{-1}$ ) were measured at a depth of 1 m and at the bottom of the water column with an Oxi1970i WTW oximeter and an LF 197-S WTW conductivity meter.

Potential food for oysters is expressed as the concentration of total suspended particulate matter varying in size from 0.7 to 20  $\mu\text{m}$  ( $\text{TPM}_{0.7-20\mu\text{m}}$ ,  $\text{mg l}^{-1}$ ). It consisted of particulate inorganic matter ( $\text{PIM}_{0.7-20\mu\text{m}}$ ,  $\text{mg l}^{-1}$ ) and particulate organic matter ( $\text{POM}_{0.7-20\mu\text{m}}$ ,  $\text{mg l}^{-1}$ ). Once a week, three replicate water samples were collected at a depth of 1 m using a Ruttner Standard Water Sampler (Hydro-Bios Apparatebau) and stored at  $4^{\circ}\text{C}$  for  $<2$  hours before filtration to measure the concentrations ( $\text{mg ml}^{-1}$ ) of pico- and nano-seston. In 2017, 500 ml subsamples of 1 l samples were used for filtration, while in 2019, 1 l subsamples of 2 l samples were used. Water samples were first filtered by gravity through a Nuclepore membrane (20  $\mu\text{m}$  pore size). Fractionated water samples were then filtered using a vacuum pressure pump (0.3 bar) on pre-weighed (Mettler Toledo XP6 microbalance) pre-combusted (at  $500^{\circ}\text{C}$ ) Whatman 25 mm GF/F filters (0.7  $\mu\text{m}$  pore size). The GF/F filters were rinsed with an isotonic seawater solution of ammonium formate (38  $\text{g l}^{-1}$  distilled water) to eliminate salt deposits and stored in Millipore<sup>TM</sup> PetriSlide<sup>TM</sup> containers at  $-25^{\circ}\text{C}$ . The filters were dried at  $70^{\circ}\text{C}$  for 24 h, weighed and the concentration of  $\text{TPM}_{0.7-20\mu\text{m}}$  was determined. The filters were then combusted at  $500^{\circ}\text{C}$  for 5 h and weighed again to determine the concentration of  $\text{PIM}_{0.7-20\mu\text{m}}$  ( $\text{mg l}^{-1}$ ). The concentration of  $\text{POM}_{0.7-20\mu\text{m}}$  ( $\text{mg l}^{-1}$ ) is the difference in weight between the dried and the combusted filter. To determine the FA content of the pico- and nano-seston ( $\mu\text{g mg}^{-1} \text{TPM}_{0.7-20\mu\text{m}}$ ), 1 l water samples collected in 2017 and 2 l water samples collected in 2019 were filtered as described above without addition of ammonium formate solution. GF/F filters were stored in 3 ml of  $\text{CH}_2\text{Cl}_2:\text{MeOH}$  (2:1 v:v) under a nitrogen atmosphere in vials closed with a Teflon-lined cap and stored at  $-80^{\circ}\text{C}$ . The mass of total fatty acids (TFAs;  $\mu\text{g mg}^{-1} \text{POM}$ ) in the seston and its composition (% FAs) were obtained as described for oysters (Section 2.2), with lipid extraction carried out by sonification rather than grinding.

Plankton diversity was measured in 1 l samples collected in 2017 and in 2 l samples collected weekly in 2019 with a Ruttner Standard Water Sampler (Hydro-Bios Apparatebau) at each sampling site. This sampling strategy enabled 40 observations (4 sites  $\times$  5 weeks  $\times$  2 years). Phytoplankton was characterized using the standard Utermöhl method (Utermöhl, 1931), in 10 ml seawater samples. Abundances of 52 diatom taxa and 38 dinoflagellate taxa are expressed as  $\text{ind l}^{-1}$ . Chlorophyll *a* (chl *a*), *b* (chl *b*) and *c* (chl *c*) biomasses were evaluated in 200 ml seawater samples filtered on Whatman GF/F membranes (0.7  $\mu\text{m}$  pore size) with a vacuum pressure pump ( $<10$  cm Hg) (Bec *et al.*, 2005, 2011). Filters were stored in glass tubes at  $-20^{\circ}\text{C}$  until analysis. To determine the contribution of pico- ( $<3$   $\mu\text{m}$ ), nano- (3–20  $\mu\text{m}$ ) and microphytoplankton ( $>20$   $\mu\text{m}$ ), two out of three samples were size-fractionated beforehand by gravity through Nuclepore membranes (3 and 20  $\mu\text{m}$  pore size). Filters were ground in acetone (90%) and extracted at  $4^{\circ}\text{C}$  for 24 h in the dark. Pigment contents were measured with a spectrofluorometer (Perkin-Elmer LS50b) (Neveux & Lantoiné, 1993) and are expressed in  $\mu\text{g chl } a \text{ l}^{-1}$ . Concentrations of picocyanobacteria ( $<1$   $\mu\text{m}$ ), autotrophic picoeukaryotes ( $<3$   $\mu\text{m}$ ), nanophytoplankton (3–20  $\mu\text{m}$ ) and bacteria were estimated using a FACSCalibur flow cytometer according to flow cytometry methods (Bec *et al.*, 2011; Marie *et al.*, 1997). Seawater samples (1 ml) were analyzed; abundances are expressed in cells per liter. Total picophytoplankton abundances were assessed by summing picocyanobacteria and photosynthetic picoeukaryote abundances. Fluorescent beads (0.94  $\mu\text{m}$ ; 2 and 3  $\mu\text{m}$ , Polysciences) were added to each sample to calibrate for cell size of phytoplankton in terms of equivalent spherical diameter. To measure bacterial abundances, seawater samples were fixed with prefiltered (0.2  $\mu\text{m}$ ) buffered formaldehyde (2% final concentration) and stored in liquid nitrogen. The procedure was slightly modified as higher concentrations of fluorochromes (SYBR Green I) were used (Bouvy *et al.*, 2016). The fixed samples were incubated with SYBR Green I (Molecular Probes) at a final concentration of 1/375 at  $4^{\circ}\text{C}$  for 15 min in the dark. Stained bacterial cells excited at 488 nm were determined according to their side-scattered light and green fluorescence collected using a 530/30 nm filter. Fluorescent beads (0.94  $\mu\text{m}$ ; Polysciences) were added to each sample as size reference beads.

Protozooplankton (heterotrophic flagellates) abundances were determined using the standard Utermöhl method (Utermöhl 1931), and are expressed in  $\text{cells l}^{-1}$ . Until used for heterotrophic flagellate analysis, 30 ml seawater samples were preserved with 2.5 ml of prefiltered (0.2  $\mu\text{m}$ ) formaldehyde and kept at  $4^{\circ}\text{C}$  in the dark. Before counting, 10 ml subsamples were stained with 4',6-diamidino-2-phenylindole (DAPI) to reach a final concentration of 2.5  $\mu\text{g ml}^{-1}$ . Heterotrophic

flagellates were counted by size class (2–5, 5–10 and >10  $\mu\text{m}$ ) under an epifluorescence microscope (Olympus AX70) with UV illumination (Sherr *et al.*, 1993).

## 2.4. Territorial competition

The percent cover of tubeworms *Ficopomatus enigmaticus* on six plates site<sup>-1</sup> sampled in the fourth week after immersion was estimated to assess territorial competition with oyster juveniles, but only during the 2019 sampling season, as no tubeworms were observed in 2017. In 2017, each plate used for oyster sampling was checked for the presence of potential competitors, which was when the absence tubeworms was noted. Photographs of each plate were taken with a GoPro HERO4 Silver camera equipped with a macro pro filter, and in 2019, the % of tubeworms recovered on the plate was estimated using Image-Pro Insight 9.1 software (MediaCybernetics).

## 2.5. Statistical analyses

All PERMANOVA analyses were performed with Primer 7 and Permanova+1 (v. 7.0.13) software. A two-way PERMANOVA (n perm.: 9999) was conducted using a Euclidian distance matrix to test the effect of year (2 fixed levels) and sampling site (4 fixed levels) on size at metamorphosis, TFA and EFA contents in young settlers, and on all the environmental variables measured, except oxygen level, which was added as a third factor (depth) in the analysis. Homogeneity was evaluated using the permutation analysis of multivariate dispersion (PERMDISP). When significant PERMANOVAs were observed, post hoc multiple comparison tests were carried out. Multivariate analyses of TFA composition in young settlers and in seston, including *a posteriori* pairwise comparison, were done using distance-based permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, 9999 permutations) based on Euclidian dissimilarities, with year (2 fixed levels) and sampling site (4 fixed levels) as sources of variation. Variations in FA composition, expressed in percentages, were visualized using non-metric multidimensional scaling (n-MDS). The similarity percentage (SIMPER) procedure was performed on untransformed data to identify the FAs that explained the most dissimilarity between significantly different levels.

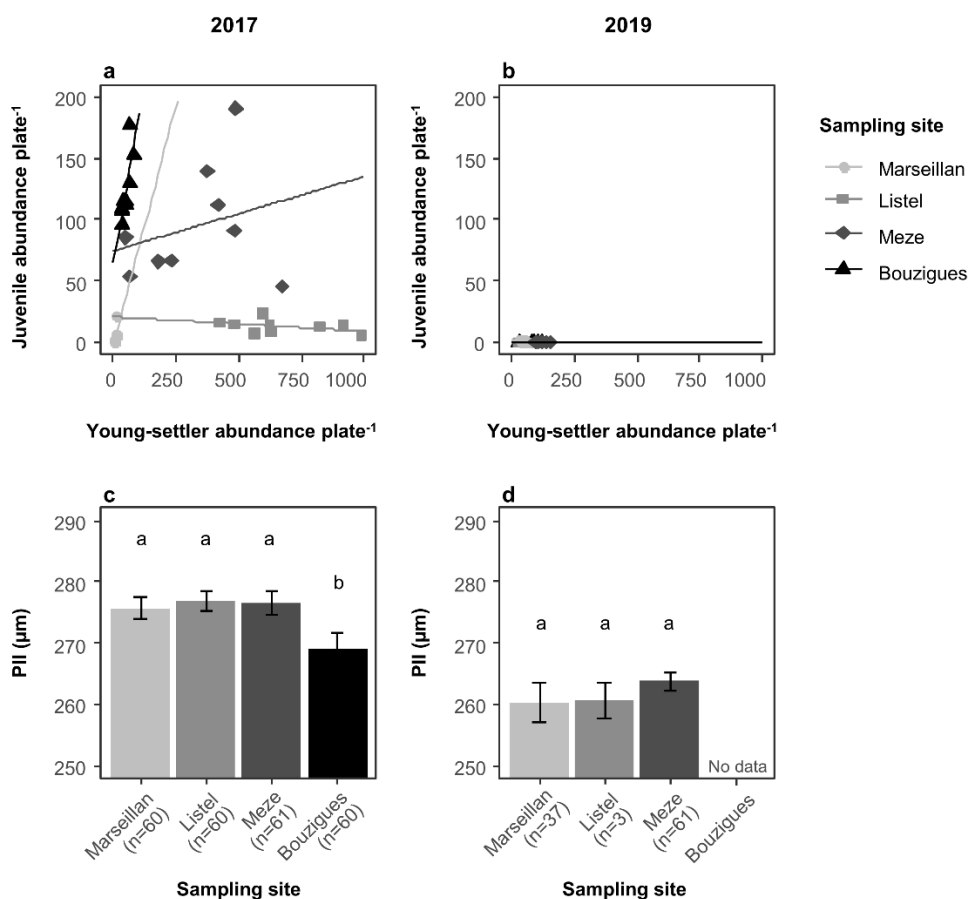
### 3. RESULTS

#### 3.1. Oyster recruitment

Recruitment numbers showed dramatic annual variability, with great success at some sites in 2017 but an overall near-zero recruitment level at all sites in 2019 (Fig. 2a,b). In 2017, the metamorphosis survival rate, expressed as the ratio of juvenile to young settler abundances per plate, also showed marked spatial variability (Fig. 2a). The ratio of juvenile ( $123 \pm 9$  ind. plate<sup>-1</sup>) to young-settler abundances per plate ( $49 \pm 6$  ind. plate<sup>-1</sup>) was 2.5 in Bouzigues. However, at the other sites, the level of recruitment was lower by 24% ( $94 \pm 16$  juveniles plate<sup>-1</sup>) in Meze, 90% ( $13 \pm 2$  juveniles plate<sup>-1</sup>) in Listel and 97% ( $4 \pm 2$  juveniles plate<sup>-1</sup>) in Marseillan. A smaller supply of larvae ( $6 \pm 2$  young settlers plate<sup>-1</sup>) was observed in Marseillan, but the metamorphosis survival rate was 0.6. However, in Meze and Listel, the low recruitment rates were not linked to the supply of larvae, as young settler abundances were higher in Meze ( $328 \pm 71$  young settlers plate<sup>-1</sup>, with a metamorphosis survival rate of 0.3) and in Listel ( $670 \pm 65$  young settlers plate<sup>-1</sup>, with a metamorphosis survival rate of 0.02) than in Bouzigues. Failure characterized the 2019 oyster recruitment season: low abundances of young settlers were observed in Meze ( $116 \pm 5$  ind. plate<sup>-1</sup>) and in Listel ( $31 \pm 2$  ind. plate<sup>-1</sup>), with almost 3 and 22 times fewer individuals than in 2017, respectively. This trend was not observed in Bouzigues ( $84 \pm 9$  ind. plate<sup>-1</sup>) or in Marseillan ( $45 \pm 3$  ind. plate<sup>-1</sup>) in 2019. Instead, young settlers were respectively 2 and 7 times higher in 2019 than in 2017. However, two weeks later, almost no juveniles were observed on the plates (average:  $0.14 \pm 0.06$  ind. plate<sup>-1</sup>), regardless of the sites, pointing to a general oyster recruitment failure in 2019.

The size of the juveniles at metamorphosis (PII length) was established in all samples except from Bouzigues in 2019 (Fig. 2c,d), in which no metamorphosis of young settlers to juveniles was observed. PII individuals sampled in 2019 were 5.1% smaller (mean:  $262 \pm 1$   $\mu$ m) than those sampled in 2017 (mean:  $276 \pm 1$   $\mu$ m). Differences among sites were only observed in 2017, when PII sizes in Bouzigues were 2.7% smaller than those in Meze ( $p = 0.02$ ), Listel ( $p = 0.01$ ) and Marseillan ( $p = 0.03$ ).





**Fig. 2.** Variability of *Crassostrea gigas* (a,b) recruitment performance with young settlers (pediveligers + post-larvae) and juvenile abundance per collector plate observed at the four sampling sites during summer recruitment events, and (c,d) size at metamorphosis estimated based on length of prodissoconch II (PII) shell ( $\pm$ SE) of juveniles sampled, in (a,c) 2017 (no heatwave) and (b,d) 2019 (heatwave). Different letters: significant differences between sites (post hoc multiple comparison tests after PERMANOVA).

No significant differences in TFA contents were observed in the young settlers at the four sites and in the two years ( $p > 0.05$ ). The overall TFA average was  $51 \pm 19$  ng larva<sup>-1</sup>. The sum of EFAs corresponded to about 10% of TFA, with an effect of year  $\times$  site (pseudo- $F_{3,19} = 6.47$ ,  $p = 0.007$ ), as individuals in Listel ( $p = 0.02$ ) and Marseillan ( $p = 0.006$ ) had 5 times lower EFA contents in 2017 than in 2019. The FA composition of young settlers varied with the year  $\times$  site interaction (pseudo- $F_{3,19} = 2.34$ ,  $p = 0.017$ ), as individuals sampled in Listel ( $p = 0.047$ ) and Marseillan ( $p = 0.044$ ) had different profiles between the two years (Figure S2). According to a SIMPER analysis, the interannual differences observed at these two sites were linked to DHA (22:6n3), EPA (20:5n3),

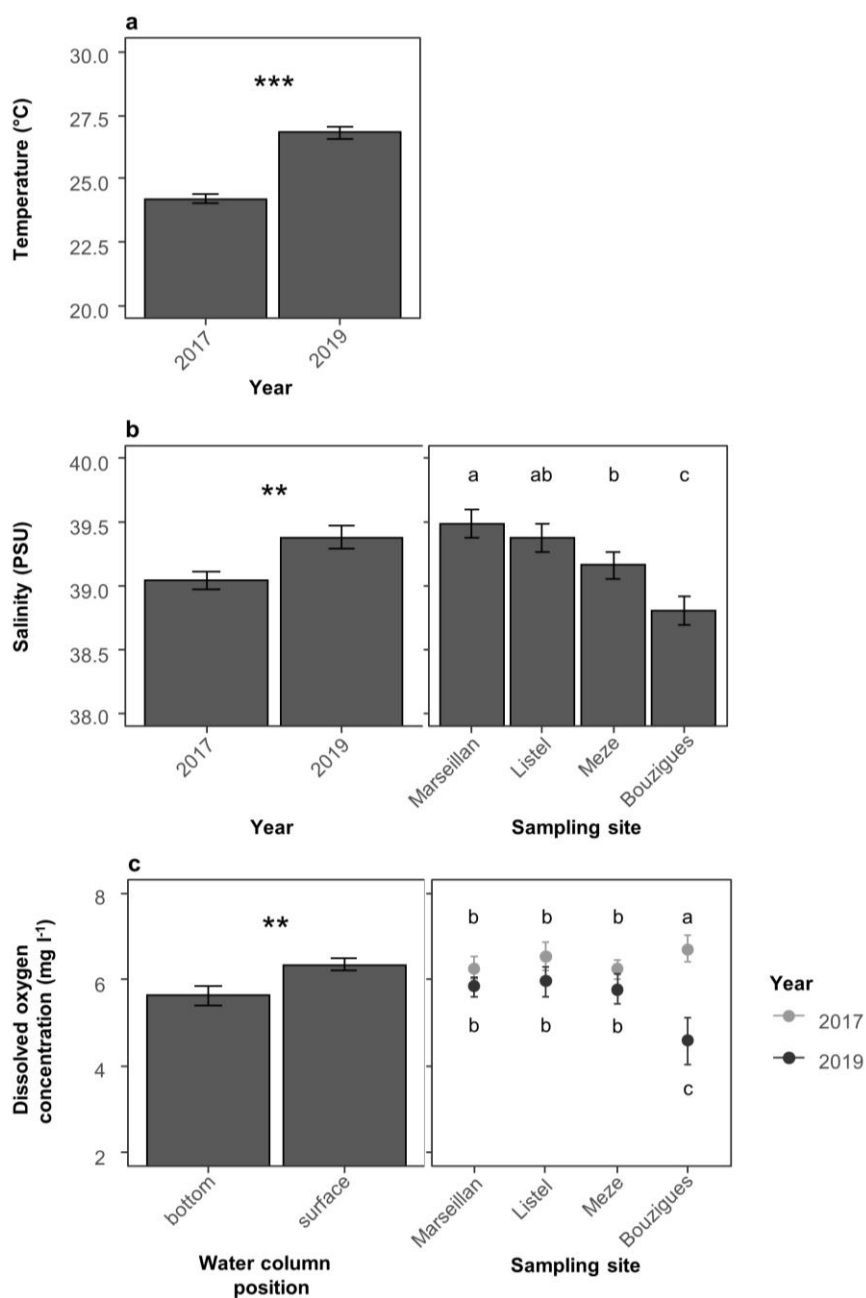
AA (20:4n6), 18:2n6, 18:0 and 16:0 and explained >83% of the average dissimilarity in the FA profiles. DHA, EPA and AA levels in young settlers sampled in 2019 were twice higher than in 2017, while the levels of 18:2n6 were five times lower in 2019 than in 2017, except at the Meze and Bouzigues sites ( $p > 0.09$ ).

### 3.2. Physicochemical parameters

Average water temperatures were 2.6°C higher in 2019 than in 2017, respectively, at 26.8°C (the maximum temperature measured at the surface in Marseillan was on August 7, 2019, at 29.7°C) and 24.2°C. Similarly, salinity was 0.3 units higher (39.3 in 2019 and 39.0 in 2017) (Fig. 3a,b, Table S3 & Table S4). A site effect was also observed for salinity in the Thau lagoon. On average over the 2 years, observed salinity increased from east to west: mean salinity (39.5) in Marseillan was 0.68 units higher than in Bouzigues (38.8). Conversely, no significant difference in temperature was observed among sites, although the averages varied from 23.8°C in Bouzigues to 24.5°C in Marseillan in 2017, and from 26.3 to 27.2°C, respectively, in 2019. There was a site  $\times$  year interaction effect on oxygen concentration (Table S5). No significant difference was observed among sites in 2017, with oxygen concentrations ranging between 6.23 and 6.53 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> (Fig. 3c). The lowest mean oxygen concentrations, 5.64 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> at the surface of the lagoon and 3.52 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> at the bottom, were observed in Bouzigues in 2019 during the heatwave ( $p = 0.001$ ). Oxygen concentrations varied with water depth; lower values were generally observed near the bottom (Fig. 3c). Minimum concentrations of oxygen, i.e. <2 mg l<sup>-1</sup>, were recorded as early as July 8, 2019 at the bottom of the lagoon in Bouzigues.

### 3.3. Potential food for oyster larvae

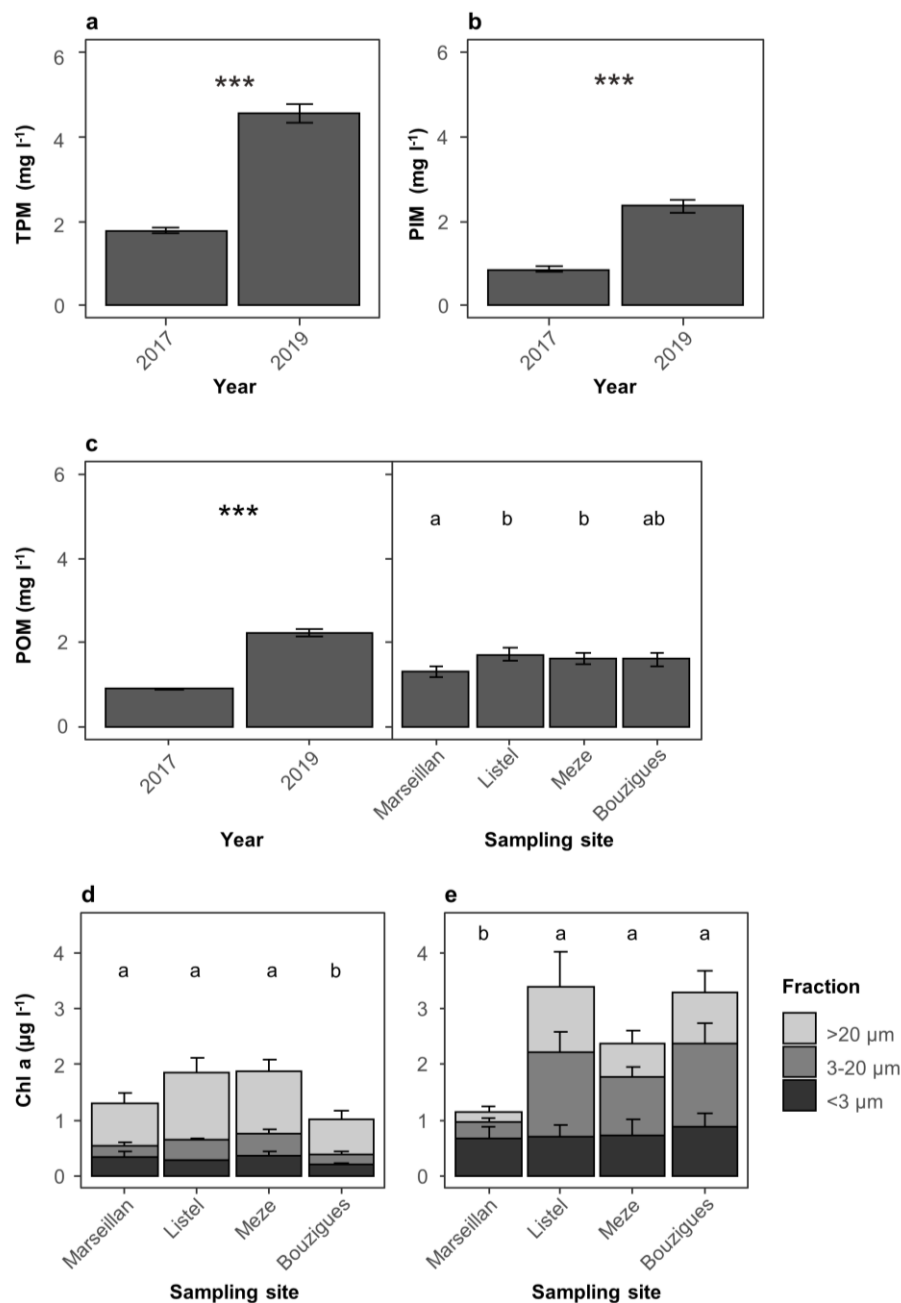
Concentrations of TPM<sub>0.7–20µm</sub>, PIM<sub>0.7–20µm</sub> and POM<sub>0.7–20µm</sub> were more than twice higher in 2019 than in 2017 (Fig. 4a–c, Table S6 Table S7 & Table S8). Significant differences among the four sites were only observed in the concentrations of POM<sub>0.7–20µm</sub>. For both years, POM<sub>0.7–20µm</sub> concentrations in Marseillan were 0.7 and 0.8 times lower than in Listel and Meze ( $p = 0.01$  and 0.03, respectively). An effect of year  $\times$  chl *a* biomass fraction was observed (Table S9). Mean nano- and picophytoplankton biomasses ( $p = 0.0001$  and  $p = 0.0004$  respectively) were 3 times higher in 2019 than in 2017 (Fig. 4d,e).



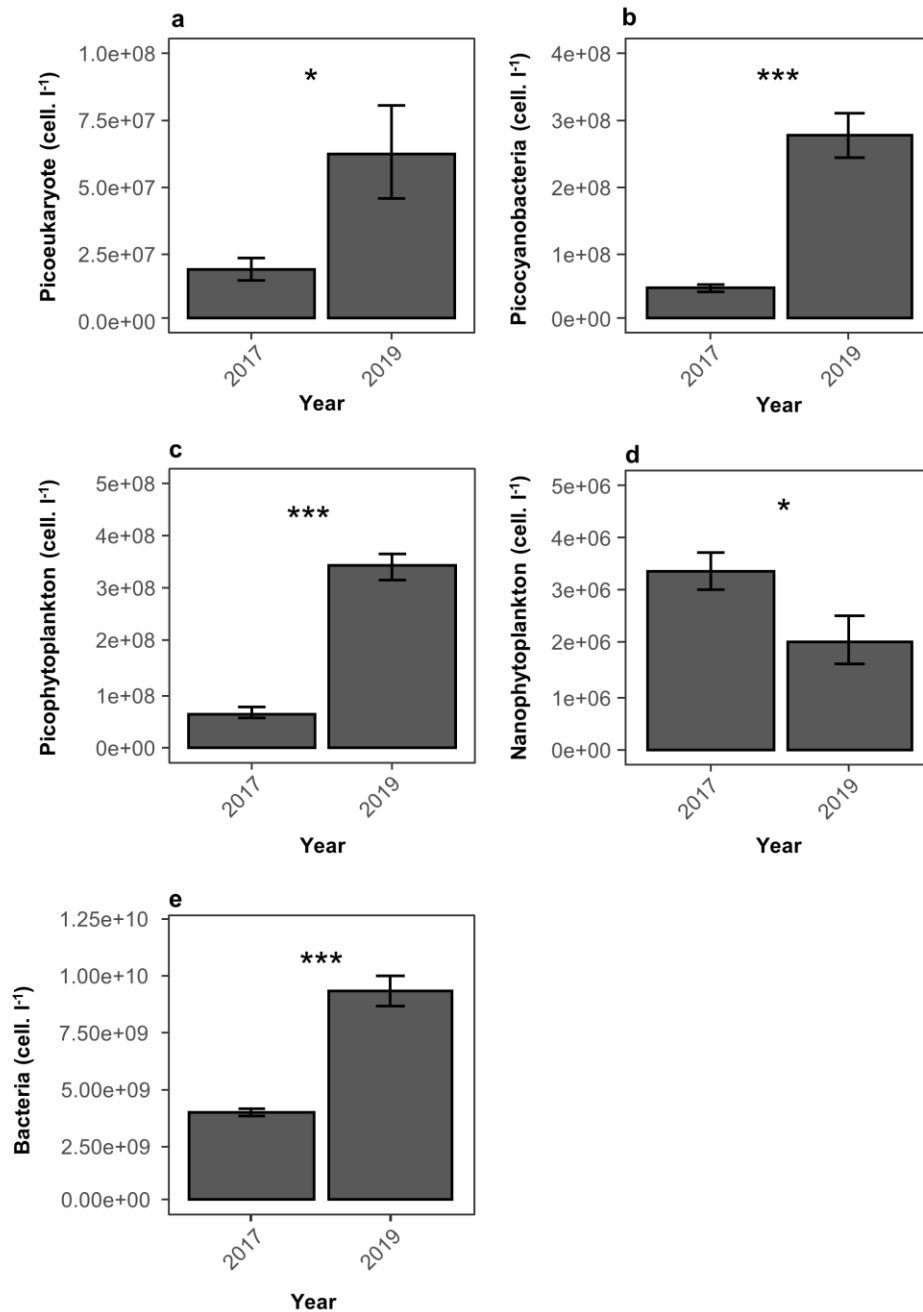
**Fig. 3.** Physicochemical monitoring in 2017 (no heatwave) and 2019 (heatwave): (a) mean temperature ( $\pm$ SE) by year ( $n = 40$ ), (b) mean salinity ( $\pm$ SE) by year ( $n = 40$ ) and sampling site ( $n = 20$ ) and (c) mean dissolved oxygen concentration ( $\pm$ SE) by position of the sample in the water column ( $n = 40$ ) and by year and sampling site ( $n = 10$ ). Significant differences in average parameters by year: \*\* $p \leq 0.01$ , \*\*\* $p \leq 0.001$ . Different letters: significant differences between sites (post hoc multiple comparison tests after PERMANOVA).

A site  $\times$  year effect was also observed; chl *a* biomass values were 45% lower in Bouzigues than in Listel ( $p = 0.01$ ) and Meze ( $p = 0.004$ ) in 2017. In 2019, the biomass in Marseillan was 62% lower than at the other sites ( $p < 0.02$ ). Interannual variability in chl *a* biomass in Bouzigues was found to be 3 times higher in 2019 ( $p = 0.0007$ ) than in 2017. Similar patterns were observed for chl *b* and chl *c* biomass, with twice as much chl *b* in the samples collected in 2019 than in 2017 ( $0.069$  versus  $0.026 \mu\text{g l}^{-1}$ ;  $p = 0.0001$ ), and a more than 2-fold increase in chl *c* ( $0.103$  versus  $0.046 \mu\text{g l}^{-1}$ ), particularly in Listel ( $p = 0.039$ ) and Bouzigues ( $p = 0.0003$ ).

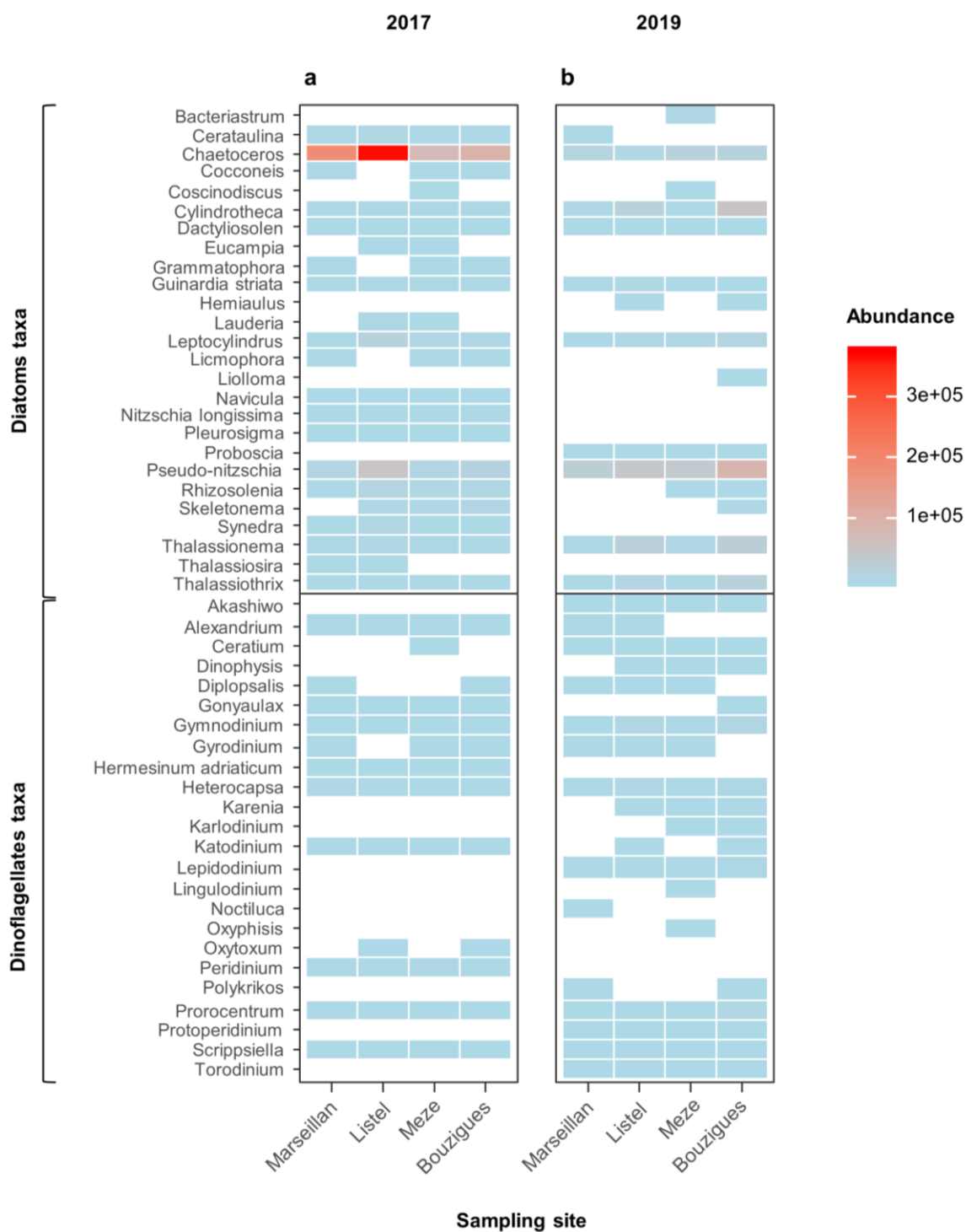
Oysters feed primarily on nano- and microphytoplankton based on diatoms and dinoflagellates, both of which decreased in 2019 relative to 2017 in favor of picoplankton. Flow cytometry data showed an effect of year on cells smaller than  $3 \mu\text{m}$  (Fig. 5). Abundances of picoeukaryotes ( $<3 \mu\text{m}$ ) (Table S10), picocyanobacteria ( $<1 \mu\text{m}$ ) (Table S11) and bacteria (Table S13) were higher in 2019 than in 2017. However, nanophytoplankton ( $3\text{--}20 \mu\text{m}$ ) abundances decreased by 39% in 2019 (Table S14). The abundance of total heterotrophic flagellates did not vary significantly among sites or between years, the mean value being  $2866 \pm 291 \text{ cell ml}^{-1}$ . Dinoflagellate and diatom abundances were affected by year (pseudo- $F_{1,35} = 5.64$ ,  $p = 0.023$ ); total values decreased by 60% in 2019 compared to 2017. These variations were linked to a 93% decrease in *Chaetoceros* abundance, from  $184715 \pm 66846$  to  $12483 \pm 3540 \text{ cells l}^{-1}$  (SIMPER contribution: 77%, pseudo- $F_{1,35} = 8.73$ ,  $p = 0.0001$ ), and the disappearance of *Skeletonema* in Listel and Meze between 2017 and 2019. Diatom taxa were fewer in number at all sites sampled in 2019, with a maximum of 13 identified compared to 21 taxa identified in 2017. A marked increase in *Pseudo-nitzschia* ( $19920 \pm 10513$  to  $50562 \pm 13652 \text{ cells l}^{-1}$ , with a SIMPER contribution of 8% and pseudo- $F_{1,35} = 8.73$ ,  $p = 0.0001$ ), *Leptocylindrus* (SIMPER contribution: 7%), *Thalassionema*, and *Cylindrotheca* ( $1837 \pm 222$  to  $18712 \pm 12010 \text{ cells l}^{-1}$ ) was observed in 2019 compared to 2017. This trend was particularly clear in Bouzigues (Fig. 6). This result also reflects the higher diversity of dinoflagellate taxa observed in 2019 (16 taxa) than in 2017 (12 taxa).



**Fig. 4.** Hydrobiological monitoring in 2017 (no heatwave) and 2019 (heatwave): mean concentrations ( $\pm$ SE) of (a) total particulate matter (TPM), (b) particulate inorganic matter (PIM), (c) particulate organic matter (POM) by year and sampling site ( $n = 5$  per sampling site and year) and (d,e) chl *a* found in the pico- ( $<3 \mu\text{m}$ ), nano- ( $3\text{--}20 \mu\text{m}$ ) and microphytoplankton ( $>20 \mu\text{m}$ ) fractions by year and sampling site ( $n = 5$  per sampling site, year and phytoplankton fraction) in (d) 2017 and (e) 2019. Significant differences in average parameters by year: \*\*\* $p \leq 0.001$ . Different letters: significant differences between sites (post hoc multiple comparison tests after PERMANOVA).



**Fig. 5.** Monitoring of picophytoplankton population in 2017 (no heatwave) and 2019 (heatwave): average abundances (±SE) for all sites of (a) photosynthetic picoeukaryotes, (b) picocyanobacteria, (c) picophytoplankton, (d) nanophytoplankton and (e) bacteria by year (n = 20). Significant differences in average parameters by year: \*p ≤ 0.05, \*\*\*p ≤ 0.001.



**Fig. 6.** Heatmap of microphytoplankton genera with changes in average abundance (cells l<sup>-1</sup>) by taxon and sampling site in (a) 2017 (no heatwave) (n = 5) and (b) 2019 (heatwave) (n = 4).

TFA contents in the TPM<sub>0.7-20µm</sub> samples were twice as high in 2019 (19.2 µg mg<sup>-1</sup> TPM<sub>0.7-20µm</sub>) than in 2017 (9.9 µg mg<sup>-1</sup> TPM<sub>0.7-20µm</sub>; pseudo- $F_{1,61} = 17.1$ ,  $p = 0.0002$ ) with no differences among sites and year  $\times$  site effects. The FA composition of the TPM<sub>0.7-20µm</sub> samples differed between years (pseudo- $F_{3,76} = 3.08$ ,  $p = 0.0001$ ) and, as determined by SIMPER analysis, explained 97% of the differences in the levels of 18:1n9, 18:0, 16:1, 18:2n6, 16:0, 14:0, 20:5n3 and 22:6n3. Twenty-six percent of the difference observed between years was related to 18:1n9, an FA that was twice as abundant in 2017 (up to 24.1% of the TFA) than in 2019. The dissimilarity in the FA profiles observed between years was also explained by higher values of 18:2n6 (representing up to 10.8% of TFA), and EPA (7%) in 2017. 18:2n6 and EPA were, respectively, 11.3 and 5% higher in 2017 than in 2019. The most abundant FAs in the TPM<sub>0.7-20µm</sub> samples in 2019 were 16:1 and DHA, which explained, respectively, 13 and 4.3% of the dissimilarity revealed by SIMPER analysis.

### 3.4. Territorial competition by worms

The percent cover of tubeworms *Ficopomatus enigmaticus* on the plates in 2019 showed a marked increase in this species. Differences were observed among the sites (pseudo- $F_{3,33} = 157$ ,  $p = 0.0001$ ). Results showed a similar percent cover of tubeworms ( $93.6 \pm 1.5\%$ ) in Listel and Bouzigues and a lower percent cover in Meze ( $83.2 \pm 2.6\%$ ) ( $p < 0.032$ ) and in Marseillan ( $23.6 \pm 3.7\%$ ) ( $p < 0.0001$ ).

## 4. DISCUSSION

The aim of this study was to identify the environmental and trophic drivers of the decline in the recruitment of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* associated with a heatwave. Our hypothesis that a heatwave has a negative effect on oyster recruitment by altering plankton diversity is supported by our results. The year 2017 is a reference year from a hydroclimatic point of view with known ecological functioning of larval development of oysters (Lagarde *et al.*, 2017, 2019). The larval developments led to different metamorphosis rates in the study areas that are linked to environmental cues such as the abundance of nanophytoplankton (Lagarde *et al.*, 2017, 2018). If there are more spat than larvae, we assume 100% successful metamorphosis by competent larvae and the arrival of competent larvae from elsewhere between the two observation periods, i.e. between the 14<sup>th</sup> and 28<sup>th</sup> day after the collectors were installed (Lagarde *et al.*, 2017). While oyster recruitment was normal in



2017, an unprecedented failure was observed in summer 2019 in the Mediterranean Thau lagoon. The atmospheric conditions that prevail during a heatwave have strong direct effects on marine and lagoon environments that normally provide a variety of ecosystem services and host valuable species (Sarà *et al.*, 2021). Temperature and salinity conditions are key ecological and physiological factors for *Crassostrea* larvae (Baldwin & Newell, 1995; Devakie & Ali, 2000; His *et al.*, 1989; Troost *et al.*, 2009). In controlled experimental conditions, the entire larval life of *C. gigas*, including metamorphosis, showed high tolerance to temperatures ranging from 17 to 32°C at a salinity level of 34, with low mortality ( $\leq 10\%$ ) and a maximum growth rate at 32°C (Rico-Villa *et al.*, 2009). The physiological limits of temperature tolerance were therefore not reached in our experimental conditions, where the average temperature was 26.8°C during the heatwave (with a maximum of 29.7°C measured at the surface of the lagoon in Marseillan on August 7, 2019); so in this case, temperature was not the origin of the failure. Salinity did not drop below 38 in the 2017 and 2019 recruitment seasons, and intermittently reached  $>40$  in 2019. *C. gigas* is an estuarine organism that tolerates a wide range of salinity (Nell & Holliday, 1988), but no information is available in the literature on the upper salinity tolerance of the larval stage in real conditions. The high salinity in 2019 may represent the physiological salinity threshold for oyster larvae. Our results showed that at the time of metamorphosis (PII), the larval shell (prodissoconch) was smaller in 2019, suggesting a reduction in larval growth or more rapid achievement of metamorphosis competence in high-salinity years. An optimal salinity range for larval growth up to 27 and very marked reduction in growth has been observed at 31–39 (Nell & Holliday, 1988). The smaller observed PII size could be linked to growth limitation under high salinity. Interestingly, no significant effect of salinity on larval survival between 19 and 39 has been reported, but a marked reduction in larval growth rate has been observed from salinity 30 (Helm & Millican, 1977; Nell & Holliday, 1988). The upper tolerance limits of oysters to high salinity ranging from 35 to 45 should thus be further tested in laboratory conditions, including interactions between high temperatures and different nutritional inputs (His *et al.*, 1989).

Marine bivalve populations are known to be unstable due to causes intrinsic to the population or to extrinsic causes linked to environmental conditions (Reed *et al.*, 2021; Skazina *et al.*, 2013). The heatwave that occurred in 2019 resulted in large quantities of particulate matter and chlorophyll biomass, but their quality appeared to be unfavorable for oyster recruitment. The failure of oyster recruitment in 2019 could thus be linked to the change in phytoplankton communities with low abundance of forage diatoms and high abundance of picoplanktonic prokaryotes and eukaryotes, of

heterotrophic flagellates, as well as of the diatoms *Pseudo-nitzschia* and *Cylindrotheca*. However, the trophic environment was not characterized by a planktonic community poor in FAs; in fact it was richer than in 2017. Pediveliger larvae accumulated the same quantity of FAs in 2017 as in 2019, but metamorphosis failures were observed at all sites. We suggest that this failure may be linked to inappropriate trophic conditions, due to the development of picophytoplankton. These species are poorly retained by the newly developed gills of postlarvae. Our results suggest that the overabundance of small particles (picoplanktonic prokaryotes and eukaryotes) could be critical for larval settlement and metamorphosis. Higher chlorophyll biomass was observed in the nanophytoplankton fraction during the heatwave in 2019 than in 2017 (with no heatwave), indicating changes in the phytoplankton community.

The heatwave was characterized by increasing abundances of picocyanobacteria (Bec *et al.*, 2005; Collos *et al.*, 2009; Derolez *et al.*, 2020b) and decreasing abundances of nanophytoplankton. The oligotrophication trajectory of the Thau lagoon began in the early 2000s (Collos *et al.*, 2009; Derolez *et al.*, 2020a). This process caused a community shift due to a reduction in nutrient loads that had prevailed since the 1970s thanks to improved wastewater treatment in the watershed aimed at halting eutrophication (EC, 1991a, 1991b, 2000). The reduction in nutrient loads has been amplified by a decrease in total rainfall since the 2000s due to climate change (Derolez *et al.*, 2020a). Our results corroborate evidence that the proportion of small taxa such as picoplankton in the phytoplankton community is increasing in coastal, marine and freshwater ecosystems in response to global warming (Daufresne *et al.*, 2009; Mousing *et al.*, 2014; Pinckney *et al.*, 2015). Small phytoplankton cells have been reported to dominate in oligotrophic environments (Irwin *et al.*, 2006).

The 2019 heatwave had a negative impact on oyster larval recruitment by shifting the phytoplankton community towards picoplankton and opening a favorable ecological window for tubeworms that compete for food and land space. In this case, the failure of recruitment seems to be more linked to the ecological conditions at the time of metamorphosis of the larvae than to their physiological limits, which were not reached. We hypothesize that the limitations encountered by oyster larvae are ecological in the sense of the absence of trophic settlement triggers (Androuin *et al.*, 2022; Toupoint, 2012), which are known to be high concentrations of diatoms and high abundance of nanophytoplankton for metamorphosis survival in the Thau lagoon (Lagarde *et al.*, 2017, 2018). Tubeworms are opportunistic ecosystem engineers that play an important role in determining benthic species abundance and composition (Heiman & Micheli, 2010; McQuaid & Griffiths, 2014). In our

case, high temperatures and high salinity coincided with the development of the tubeworm *Ficopomatus enigmaticus*, triggering a shift in benthic community composition that was destructive for oyster recruitment on collectors. The feeding abilities of *F. enigmaticus* make it very efficient for ingesting small particles, with high ingestion rates in the size range 2–16  $\mu\text{m}$ , including diatoms (Bruschetti *et al.*, 2008; Davies *et al.*, 1989), which exert strong top-down trophic control (Pan & Marcoval, 2014). We consequently hypothesize that tubeworms are important territorial competitors and trophic competitors of oyster larvae in shallow water and brackish habitats that develop in the context of heatwaves.

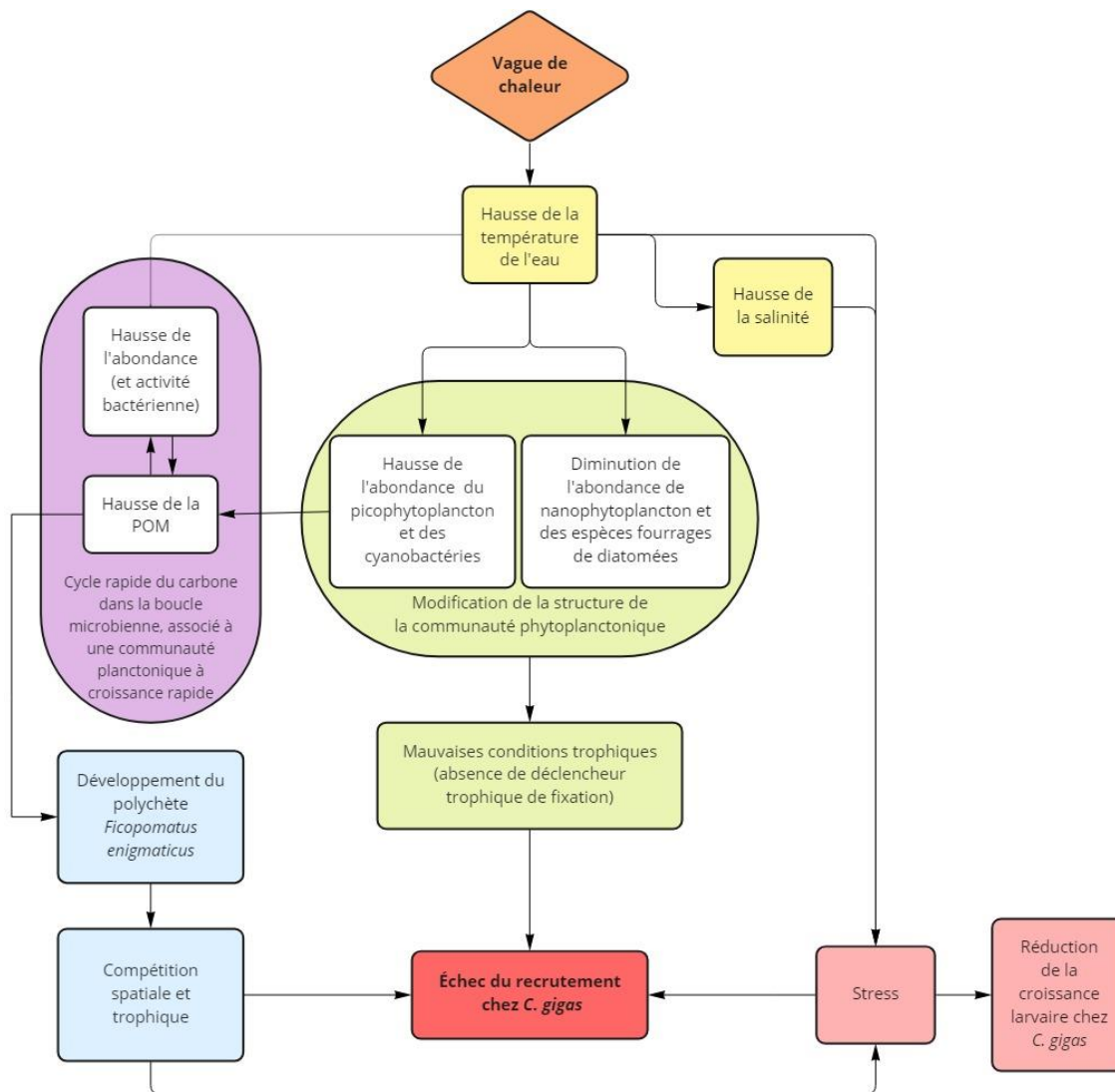
This study demonstrates, for the first time, an ecological process leading to the recruitment failure of Pacific oysters due to an extreme heatwave. The oligotrophication trajectory of our study site combined with the effects of high water temperatures caused a shift in phytoplankton communities towards small species of picophytoplankton including cyanobacteria, but that are likely unfavorable for the successful larval development of oysters until their juvenile metamorphosis (Lagarde *et al.*, 2017). The present study thus reveals the ecological limits of the recruitment process of the Pacific oyster in the context of a heatwave in a Mediterranean lagoon. The heatwave phenomenon observed in 2019 severely disrupted the reproductive cycle of oysters in the Thau lagoon. In this context, the oyster nursery function in an oyster farming ecosystem can only be achieved or maintained when pico-, nano- and microphytoplankton communities are present and abundant and oysters can find favorable areas for larval development and optimize their recruitment. This study provides evidence that, in the conditions created by a heatwave, the ecological limits of Pacific oyster larvae are narrower than their physiological limits. The effects of climate change, particularly the warming of waters in semi-enclosed basins, will certainly lead to problems with larval harvesting in the near future. The information included in this paper should help adapt oyster aquaculture, including husbandry practices, to a future marked by climate change.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude avait pour objectif de caractériser les variations des conditions environnementales et trophiques dans la lagune de Thau (France) aux niveaux spatial et interannuel, et de comprendre leur impact sur l'état des larves compétentes afin d'identifier les facteurs agissant sur le déclin du recrutement des juvéniles de *C. gigas* associé à un événement caniculaire. Une description écologique de la lagune a été réalisée grâce aux suivis de deux périodes de recrutement larvaire ayant eu lieu lors de deux années contrastées en termes de température de l'eau (moyenne de  $24,3 \pm 0,8$  en 2017 et de  $27,1 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$  en 2019 de juillet à août). Un échec sans précédent du recrutement des huîtres dans la lagune de Thau a été observé durant l'été 2019, alors qu'un recrutement normal avait fait l'objet d'un suivi en 2017. Les résultats supportent l'hypothèse voulant qu'un événement caniculaire, induisant une température et une salinité élevées de l'eau, ait un impact négatif sur le recrutement de l'huître en altérant les apports trophiques des larves via des changements au sein de la communauté planctonique. Les conditions atmosphériques occasionnées par une vague de chaleur ont des effets directs sur les milieux marins et lagunaires qui assurent des services écosystémiques et abritent des espèces qui supportent des intérêts commerciaux et écosystémiques importants (Sarà *et al.*, 2021).

Sous des conditions expérimentales contrôlées, tout le cycle de vie larvaire de *C. gigas*, y compris le stade de métamorphose, a montré une tolérance élevée aux températures de l'eau allant de  $17^{\circ}\text{C}$  à  $32^{\circ}\text{C}$  à une salinité de 34, avec une faible mortalité ( $\leq 10\%$ ) et un taux de croissance maximal observés à  $32^{\circ}\text{C}$  (Rico-Villa *et al.*, 2009). Les limites physiologiques de tolérance à la température n'ont donc pas été atteintes dans notre contexte expérimental, et la température ne semble pas être directement à l'origine de l'échec de recrutement observé. Au cours des deux événements de recrutement larvaire, la salinité n'est jamais descendue en dessous de 38, et a même atteint 40 en 2019 lors des deux dernières semaines de suivi. Bien que *C. gigas* soit un organisme estuarien tolérant une large gamme de salinité (Nell et Holliday, 1988), il est possible que la limite physiologique de tolérance à la salinité des larves d'huîtres ait été atteinte en 2019. Nos résultats ont montré que la taille des prodissoconques au moment de la métamorphose (PII) était en moyenne plus petite en 2019 qu'en 2017, suggérant une réduction potentielle de la croissance larvaire causée par l'atteinte des fortes salinités dans la lagune plutôt qu'une atteinte plus rapide de la compétence de métamorphose. Dans leur étude expérimentale, Helm et Millican (1977) ont rapporté que le taux de croissance diminuait

nettement à partir d'une salinité de 30. Nell et Holliday (1988) ont eux aussi observé des réductions de croissance très marquées à 31-39 de salinité. Ils ont aussi observé une plage de salinité optimale pour la croissance larvaire allant jusqu'à 27, sans noter toutefois d'effet significatif sur la survie des larves entre 19 et 39 de salinité. Les limites supérieures de tolérance des huîtres face à une salinité élevée allant de 35 à 45 doivent être testées en laboratoire.



**Figure 11.** Schéma conceptuel des événements ayant mené à l'échec de recrutement chez *C. gigas* lors de la vague de chaleur estivale en 2019.

L'évènement caniculaire de 2019 a induit des quantités plus importantes de particules et de biomasse chlorophyllienne, mais leur qualité semble avoir été défavorable au recrutement des huîtres. Cet échec du recrutement est associé à la faible abondance des diatomées fourragères (*Chaetoceros* et *Skeletonema*) et de nanophytoplancton, ainsi qu'au développement de petits procaryotes et eucaryotes de moins de 3  $\mu\text{m}$ , de dinoflagellés, et des diatomées *Pseudo-Nitzschia* et *Cylindrotheca*. Or, de fortes abondance de diatomées et de nanophytoplancton sont connus comment étant des déclencheurs trophiques de fixation pour les larves d'huîtres dans la lagune de Thau (Lagarde *et al.*, 2017, 2018). L'observation d'une biomasse chlorophyllienne plus élevée dans la fraction du nanophytoplancton en 2019, alors que l'abondance des cellules nanophytoplanctoniques était plus faible, nous indique un changement structurel au sein de la communauté phytoplanctonique. La vague de chaleur a induit une efflorescence picoplanctonique, un phénomène connu dans la lagune de Thau (Bec *et al.*, 2005; Collos *et al.*, 2009), et l'abondance du nanophytoplancton a été inférieure à ce qui est habituellement observé. Nos résultats corroborent les études démontrant que la proportion de taxons de petite taille comme le picoplancton dans la communauté phytoplanctonique des écosystèmes côtiers, marins et d'eau douce augmente en réponse au réchauffement climatique (Daufresne *et al.*, 2009; Mousing *et al.*, 2014; Pinckney *et al.*, 2015). Avec les conditions climatiques prévues dans le futur, la biomasse des espèces picoplanctoniques dominantes contribuera davantage à la production primaire avec une augmentation de leur poids relatif (Flombaum *et al.*, 2013). Les petites cellules phytoplanctoniques sont aussi dominantes en milieu oligotrophe (Irwin *et al.*, 2006), et un déplacement des communautés phytoplanctoniques associé à l'oligotrophisation de la lagune de Thau est déjà observé depuis 2006 (Collos *et al.*, 2009; Derolez *et al.*, 2020a). L'oligotrophisation de la lagune fait suite à un changement de régime dû à la diminution des charges en nutriments grâce aux améliorations du traitement des eaux usées depuis les années 1970 dans le bassin versant (EC, 1991a, 1991b, 2000), et est amplifié par la diminution des précipitations depuis 1990 en raison des changements climatiques (Derolez *et al.*, 2020a). De plus, des données de séries temporelles de 2000 à 2019 ont montré une augmentation de la température annuelle moyenne de l'eau dans la lagune de Thau de 1,6°C et une augmentation des moyennes annuelles de salinités de 2 sur 20 ans (Lagarde *et al.*, 2021). Selon une analyse de l'évolution temporelle (1998-2016) de l'état écologique de la lagune de Thau réalisée par Derolez *et al.* (2020b), les communautés phytoplanctoniques ont connu de nombreux changements. Par exemple, en 2003, l'espèce de diatomées *Skeletonema* spp. a cessé d'être le taxon dominant (excepté en 2006 et 2012), le plus souvent remplacé par *Chaetoceros* spp. ou par *Pseudo-nitzschia* spp., deux autres espèces de diatomées. À partir de 2005, cette dernière est devenue

le deuxième principal contributeur à l'abondance totale de phytoplancton. Certaines espèces d'invertébrés semblent sensibles aux phycotoxines produites par certaines espèces de diatomées et de dinoflagellés au cours de leurs premiers stades de développement. Des études ont démontré la toxicité potentielle des diatomées *Pseudo-Nitzschia* et *Cylindrotheca*. Par exemple, lorsqu'exposées à de l'acide domoïque dissous (une biotoxine produite par l'efflorescence de *Pseudo-Nitzschia spp* et pouvant être accumulée par les espèces de coquillages qui s'en nourrissent), les larves de pétoncle royal (*Pecten maximus*) subissent des effets négatifs sur leur croissance et leur survie (Liu *et al.*, 2007). Une étude portant sur l'oursin *Paracentrotus lividus* a démontré un effet toxigène sur les embryons et les larves lorsque les adultes étaient nourris avec une culture de *Cylindrotheca closterium* pendant la maturation gonadique (Ruocco *et al.*, 2018). Finalement, des auteurs ont rapporté qu'une exposition au dinoflagellé *Karenia brevis*, présent seulement en 2019, induisait une mortalité larvaire chez le pétoncle *Argopecten irradians concentricus* et affectait l'alimentation des juvéniles (Leverone *et al.*, 2006). Les biotoxines produites par les efflorescences algales nuisibles sont l'une des principales causes de mortalité massive chez les cultures de mollusques. Plusieurs espèces de bivalves capturées en milieu naturel peuvent contenir de l'acide domoïque, excédant parfois les limites réglementaires pour la consommation humaine (Gallacher *et al.*, 2001; Hess *et al.*, 2001) et la fréquence et la gravité des proliférations d'algues nuisibles sont en augmentation en raison de la hausse des températures océaniques et de l'eutrophisation croissante des côtes, suggérant un risque mondial pour la santé publique (Visciano *et al.*, 2016). Toutefois, les études menées en laboratoire et sur le terrain donnent parfois des résultats divergents quant aux conditions environnementales propices à la production de biotoxines. Afin de comprendre l'influence de la présence de ces espèces d'algues sur le recrutement de *C. gigas* dans le contexte actuel des changements globaux, il serait intéressant d'étudier l'accumulation de ces phycotoxines chez les larves de *C. gigas* en milieu naturel et les facteurs qui stimulent la production de ces biotoxines en milieu lagunaire.

Les tendances à long terme des communautés de phytoplancton des eaux côtières atlantiques françaises ont révélé une augmentation de l'abondance de *Pseudo-nitzschia* au cours de la période 1992-2011 (Hernández-Farinas *et al.*, 2014). Cette augmentation pourrait avoir été favorisée par l'augmentation de la salinité et de la température observée le long de la côte atlantique française, bien que la niche écologique de *Pseudo-nitzschia* soit aussi caractérisée par de faibles concentrations de nutriments (Bérenghère *et al.*, 2016; Corcoran *et al.*, 2017; Hernández-Farinas *et al.*, 2014). Corcoran *et al.* (2017) suggèrent que les changements au sein des communautés phytoplanctoniques sont le

résultat des effets mixtes de la réduction des apports en nutriments et des variables reliées au climat. La vague de chaleur de 2019 a aussi favorisé le développement des bactéries et des picocyanobactéries. Le taux de croissance et l'abondance des picocyanobactéries augmentent considérablement avec la température de l'eau (Bec *et al.*, 2005, 2011; Rasconi *et al.*, 2015), et des pics antérieurs d'abondance de picocyanobactéries (entre 2,8 et 2,95  $10^8$  cellules  $L^{-1}$ ) dans la lagune de Thau ont été associés à des températures supérieures à 25,6 °C (Derolez *et al.*, 2020a). La dominance des cyanobactéries a été associée à la perte progressive de la diversité du phytoplancton dans certains lacs peu profonds, principalement au niveau des diatomées (Kosten *et al.*, 2012), tel qu'observé dans notre étude en 2019. Les changements structurels des communautés de phytoplancton associé à la dominance de picoplancton à croissance rapide peuvent altérer la production primaire. Une dominance d'espèces planctoniques à croissance rapide, associée à une augmentation de la température de l'eau, peut entraîner le passage du réseau trophique de la colonne d'eau à un cycle plus rapide du carbone avec un déplacement du flux de matière organique vers la boucle microbienne (Finkel *et al.*, 2010; Rasconi *et al.*, 2015). Une hausse de l'apport en matière organique est associée à une augmentation de l'abondance des bactéries hétérotrophes dont l'activité est stimulée par une hausse de la température de l'eau (Laws *et al.*, 2000). Les chaleurs extrêmes peuvent aussi causer la mort des cellules phytoplanctoniques non adaptées à de telles températures (Finkel *et al.*, 2010), fournissant alors un apport accru de matières organiques au milieu. De tels changements dans le réseau peuvent altérer l'équilibre métabolique des écosystèmes aquatiques (Yvon-Durocher *et al.*, 2010) et modifier la composition biochimique du phytoplancton avec une communauté planctonique à croissance rapide moins performante pour maintenir les niveaux trophiques plus élevés (Finkel *et al.*, 2010; Rasconi *et al.*, 2015).

Cependant, le milieu trophique en 2019 n'était pas caractérisé par une communauté planctonique pauvre en acides gras, et était en fait plus riche qu'en 2017. Les larves de pédivéligères ont accumulé la même quantité d'acides gras en 2019 qu'en 2017, mais des échecs de métamorphose ont été observés dans tous les sites en 2019. Nous suggérons que l'échec de métamorphose est lié à une mauvaise condition trophique liée aux petites espèces picoplanctoniques mal retenues par les branchies nouvellement développées chez les jeunes juvéniles. Les bivalves montrent une plus faible efficacité de rétention pour les particules inférieures à 3-4  $\mu m$  (Rosa *et al.*, 2018). Nos résultats suggèrent qu'une abondance trop élevée de petites particules pourrait être critique pour la métamorphose des larves compétentes et la survie des jeunes juvéniles. Toutefois, notre étude ne



permet pas de confirmer un pauvre état des réserves énergétiques des jeunes juvéniles. Selon le modèle développé par Barillé *et al.* (1993, Figure 10), la capacité des huîtres à retenir les petites particules diminue avec la concentration de particules en suspension, et perdent leur capacité à filtrer et retenir des particules plus petites que 3.5  $\mu\text{m}$  à partir de concentrations de 65  $\text{mg L}^{-1}$ . Robert (1998) a également signalé que bien que le picophytoplancton *Picochlorum atomus* était ingéré par les larves d'huîtres, il était toutefois mal digéré, causant alors un mauvais développement larvaire. La présence de cette espèce dans la lagune a été observée en 2019. Pour la première fois, la lagune a été perturbée en 2018 par l'apparition de *Picochlorum* (Lagarde *et al.*, 2021). L'importante efflorescence de *Picochlorum*, connu pour être thermotolérant et halotolérant (Foflonker *et al.*, 2015; Krasovec *et al.*, 2018), a été associé au contexte hydroclimatique changeant du bassin de Thau et a causé un épisode d'eaux vertes avec d'importantes répercussions socio-économiques sur la filière ostréicole. En raison de sa tolérance à une large gamme de conditions environnementales, ce picophytoplancton a une fenêtre environnementale (niche écologique) très large et peut survivre dans des contextes de fortes variations de température et de salinité (Lagarde *et al.*, 2021). De décembre 2018 à avril 2019, la communauté phytoplanctonique de la lagune a été dominée par *Picochlorum*, puis des efflorescences mineures ont eu lieu jusqu'en août 2019 (Lagarde *et al.*, 2021). Il se pourrait que les larves de 2019 aient héritées de certaines conséquences subies par les géniteurs sous ces conditions atypiques.

Finalement, le développement de l'annélide polychète *Ficopomatus enigmaticus*, communément appelé cascaïl, a été stimulé durant l'été de 2019 et a agi comme espèce compétitrice à l'échelle spatiale et trophique pour les huîtres, induisant un changement communautaire destructeur pour le recrutement des juvéniles d'huîtres. Le cascaïl est une espèce opportuniste et invasive d'origine australienne ayant été introduite dans les lagunes méditerranéennes il y a près d'un siècle par les ballasts de bateaux (Pôle relais lagunes méditerranéennes, 2008). Sa prolifération dans les lagunes de la région du Languedoc-Roussillon a des conséquences sur les activités traditionnelles, notamment la détérioration du matériel des pêcheurs et des ostréiculteurs. Ces organismes vivant dans des tubes calcaires peuvent s'agglomérer et coloniser toutes sortes de substrats durs et ainsi couvrir d'importantes surfaces. Le cascaïl a une large distribution mondiale, mais est limité aux zones tempérées et subtropicales, et peut supporter des variations importantes et brusques de salinité et de température. Profitant des déséquilibres trophiques des milieux, leur prolifération est favorisée par de fortes quantités de matières organiques, tel qu'observé en 2019, et est caractéristique des milieux eutrophisés subissant aussi des variations de salinité considérables (Müller et Wilke, 2004; Thorp,

1994). Le cascaïl se nourrit principalement de phytoplancton qu'il capte grâce à son panache branchial (Thorp, 1994). Leur long tube, pouvant atteindre quelques centimètres, est orienté vers la surface de l'eau, ce qui leur confèrent un avantage pour le captage du phytoplancton par rapport aux jeunes huîtres qui se retrouvent à leur base. Les larves d'huîtres sont aussi en concurrence avec les larves de cascaïl pour l'occupation du substrat tel qu'observé en 2019. Une prolifération rapide du cascaïl a été observée sur nos collecteurs, couvrant presque l'entièreté des coupelles dans trois sites à la quatrième semaine suivant leur mise à l'eau. Les cascaïls sont des organismes très résistants aux variations du milieu, et peuvent occuper un espace originellement couvert par d'autres espèces moins résistantes. Des températures élevées permettent aussi la reproduction et la croissance rapide des vers et de leurs tubes. Lors d'une étude ayant eu lieu en 2003 sur la présence et prolifération du cascaïl dans différents milieux aquatiques littoraux du Languedoc-Roussillon (42 sites), aucune manifestation de cascaïl n'avait été observé dans la lagune de Thau en raison d'une salinité élevée et extrêmement stable se rapprochant de celle de la mer (Müller et Wilke, 2004). Selon les auteurs de cette étude, la reproduction et la prolifération de *F. enigmaticus* semble être stimulée par une baisse brusque de la salinité via un apport important d'eau douce dans le milieu au moment de la reproduction. Cette espèce semble avoir besoin d'une salinité assez variable pour sa reproduction. L'année 2018 a d'ailleurs été une année atypique, la lagune ayant subi entre autres une canicule et malaïgue (phénomène entraînant une chute importante de la teneur en oxygène de l'eau) estivales, ainsi que des épisodes printaniers et automnaux de précipitations intenses ayant induits d'importantes variations de salinité et des apports massifs en nutriments azotés et phosphaté (Lagarde *et al.*, 2021). Toutefois, l'année 2019 a été caractérisée par de faibles précipitations de l'hiver à l'été ayant induits une forte augmentation de salinité au cours de cette période jusqu'à l'atteinte de sursalinité au-dessus de 40 (Lagarde *et al.*, 2021). La présence du cascaïl dans la lagune de Thau pourrait donc avoir été stimulée dès 2018.

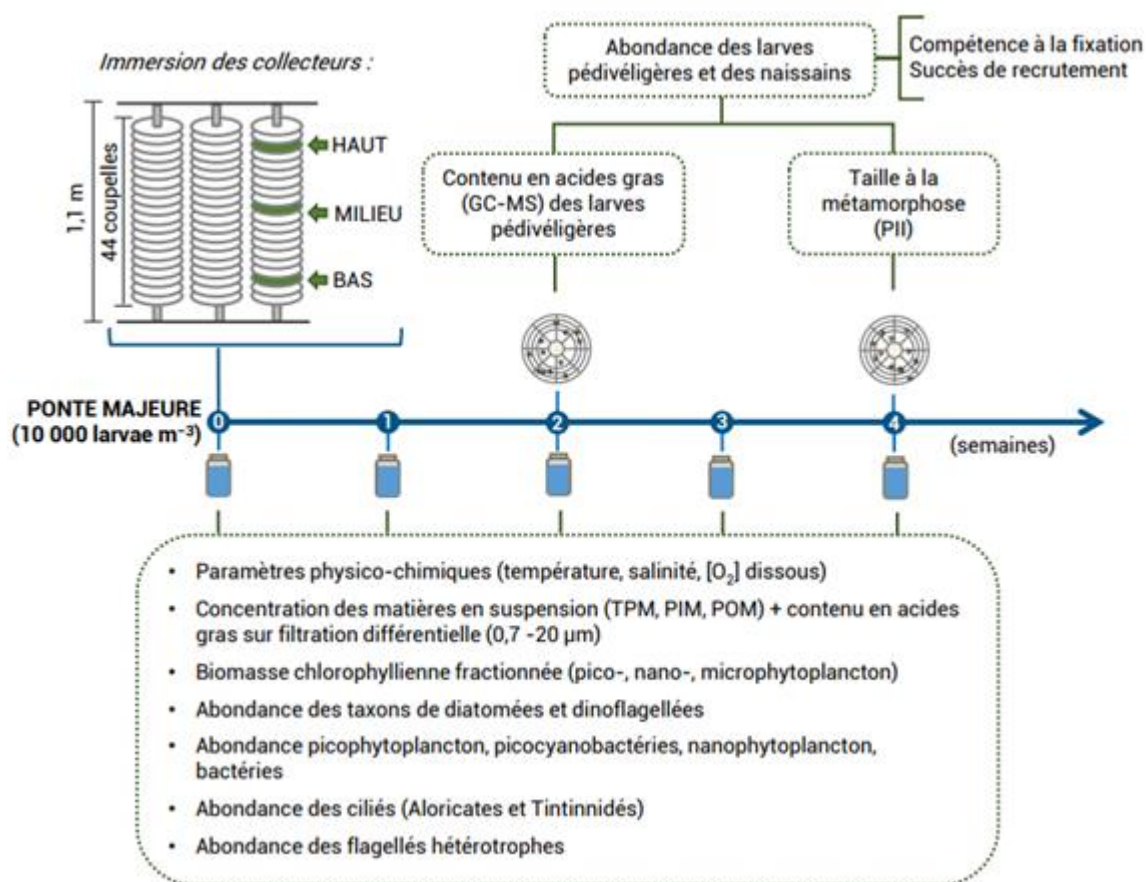
Tous ces changements dans le milieu, soit la composition du réseau trophique planctonique, les fortes températures et salinités, ainsi que la compétition territoriale et trophique par l'annélide *F. enigmaticus* peuvent avoir induit une série de stress physiologiques chez les larves d'huîtres (Killen *et al.*, 2013). Ces changements induits par la vague de chaleur ont été observés pendant les quatre semaines de suivi, correspondant au stade de développement larvaire de l'huître dans son entièreté. Cette exposition prolongée à divers facteurs de stress, même à de faibles niveaux, pourrait avoir entraîné une panoplie d'effets physiologiques indésirables. Ainsi, la diminution de croissance et

l'échec à la métamorphose pourraient avoir constitué une réponse tertiaire des larves (Barton *et al.*, 2002), dont l'ampleur est directement liée à la gravité et à la durée du facteur de stress (Portz *et al.*, 2006). Afin de mieux comprendre l'impact d'une exposition chronique à divers facteurs de stress simultanément sur le développement larvaire des bivalves, des études en laboratoire doivent être menées en utilisant notamment des indicateurs de niveau de stress tels que les hormones de stress. Face au stress, les organismes sont forcés d'exécuter certaines fonctions d'acclimatation afin de rétablir l'homéostasie entre autres par des mécanismes d'ajustement moléculaire ou biochimique. Afin de répondre à des besoins métaboliques accrus, ils peuvent donc être menés à devoir mobiliser et détourner des réserves énergétiques qui pourraient autrement être utilisées pour les activités de routine, de croissance, de fonction immunitaire et/ou de reproduction. Cela peut mener à une altération de la fonction métabolique alors que le stade de métamorphose implique une augmentation temporaire importante de la demande énergétique, et augmente par le fait même la sensibilité aux facteurs de stress externes (Killen *et al.*, 2013). Bien que les lipides soient la principale source d'énergie durant le stade de métamorphose, la viabilité des larves de bivalves n'est pas attribuable à un seul type de molécules (Labarta *et al.*, 1999). Elle peut être limitée par une accumulation insuffisante de protéines (Rodriguez *et al.*, 1990; Whyte *et al.*, 1990) et de glucides (Haws, 1993), et la survie des larves et des jeunes juvéniles peut dépendre de leur capacité à mobiliser plusieurs types de molécules pour répondre aux différents besoins anaboliques et cataboliques. Il serait donc intéressant que de futures recherches en laboratoire se penchent sur leur contenu en protéines et glucides en plus des lipides, ainsi que leur importance chez des larves de bivalves exposés à des événements de stress chronique (persistant sur une longue période, même à de faibles niveaux). Ce genre d'étude contribuerait à mieux comprendre l'impact des changements au sein de la communauté planctonique sur la qualité de leurs apports trophiques dans un contexte de vague de chaleur extrême.

Nous avons mis pour la première fois en évidence un processus écologique conduisant à l'échec du recrutement des huîtres creuses du Pacifique en raison d'une vague de chaleur extrême. Le contexte d'oligotrophisation, combiné aux effets de fortes températures et salinités rencontrées en 2019 ont eu un impact négatif sur les conditions trophiques en favorisant des changements au sein des communautés phytoplanctoniques au profit du picophytoplancton, dont les cyanobactéries et *Picochlorum* qui sont défavorables au bon développement larvaire des huîtres. Cette étude démontre les limites écologiques des processus de reproduction de l'huître creuse dans un contexte de vague de chaleur dans une lagune méditerranéenne. Les phénomènes de canicule, comme celui de 2019,

annihilent le cycle de reproduction des huîtres dans les bassins méditerranéens. Les conditions météorologiques évoluent depuis quelques décennies dans la région méditerranéenne, avec une augmentation de la température moyenne de l'air et de la fréquence des canicules estivales, ainsi qu'une diminution de la fréquence des années humides (Cramer *et al.*, 2018; Jouzel *et al.*, 2014). Selon Collos *et al.* (2009), la faible inertie de la lagune de Thau en termes de température, associée notamment à sa faible profondeur (moyenne de 4 mètres), la rendrait plus sensible aux conditions météorologiques locales (Collos *et al.*, 2009). Par conséquent, le fonctionnement de cet écosystème, et par le fait même la survie et le succès du recrutement des huîtres, sont particulièrement menacés par le réchauffement. Dans ce contexte, le maintien de la fonction écologique de nurserie au sein d'un écosystème ostréicole ne peut passer que par l'observation des communautés pico-, nano- et microphytoplanctoniques et une adaptation géographique pour trouver des zones refuges favorables au développement larvaire et optimiser le recrutement des juvéniles d'huîtres. Ces nouvelles connaissances prouvent que les limites écologiques des larves d'huîtres creuses du Pacifique sont plus étroites que les limites physiologiques dans ce contexte de vagues de chaleur. Les effets des changements climatiques, notamment le réchauffement des eaux des bassins semi-fermés, induiront certainement des risques dans la pratique de la récolte des larves d'huîtres dans un futur proche. Les nouvelles connaissances acquises par cette étude devraient contribuer à la gestion de l'ostréiculture dans le futur sous l'influence des changements climatiques.

## INFORMATIONS SUPPLÉMENTAIRES



**Figure S1.** Variables analysées sur les huîtres récoltées à l'aide de collecteurs et sur les échantillons d'eau récoltés à chaque semaine. La collecte d'échantillon a débuté lors d'une ponte majeure et s'est terminée après quatre semaines.

Le matériel supplémentaire présenté ci-dessous constitue le matériel supplémentaire accompagnant l'article publié.

**Table S1.** Summary of the parameters characterizing the oyster larvae analyzed in this study.

<b>Variables</b>	<b>Description</b>	<b>Unit of measure</b>	<b>Abbreviation</b>
<i>Oyster variables</i>			
Pediveligers	Abundance of pre-settled pediveliger larvae on collector plates	ind. plate <sup>-1</sup>	pediveligers
Metamorphosed postlarvae	Abundance of newly metamorphosed postlarvae on collector plates	ind. plate <sup>-1</sup>	postlarvae
Young settlers	Abundance of pediveligers+ postlarvae on collector plates	ind. plate <sup>-1</sup>	young settlers
Juveniles	Abundance of recruited juveniles on collector plates	ind. plate <sup>-1</sup>	juveniles
Prodissoconch II size	Measurement of prodissoconch maximum shell height along maximal dorsoventral axis of larvae or juvenile Pacific oysters	µm	PII size
Total fatty acids in young settlers	Total fatty acid contents in larvae (young settlers)	ng larvae <sup>-1</sup>	TFA
Essential fatty acids	Sum of essential fatty acids in larvae (docosahexaenoic acid (22:6ω3; DHA), eicosapentaenoic acid (20:5ω3; EPA) and arachidonic acid (AA))	ng larvae <sup>-1</sup>	EFA

**Table S2.** Summary of the parameters characterizing the environment analyzed in this study.

<b>Variables</b>	<b>Description</b>	<b>Unit of measure</b>	<b>Abbreviation</b>
<i>Environmental variables</i>			
Temperature	Discrete measure	°C	-
Salinity	Discrete measure	No unit	-
Oxygen concentration	Discrete measure	mg l <sup>-1</sup>	-
Total particulate matter <sub>0.7-20 μm</sub>	Total particular pelagic material in the 0.7-20 μm fraction	mg l <sup>-1</sup>	TPM <sub>0.7-20μm</sub>
Particulate organic matter <sub>0.7-20μm</sub>	Particulate pelagic material in fraction the 0.7-20 μm fraction	mg l <sup>-1</sup>	POM <sub>0.7-20μm</sub>
Particulate inorganic matter <sub>0.7-20μm</sub>	Particulate inorganic pelagic material in the fraction 0.7-20 μm fraction	mg l <sup>-1</sup>	PIM <sub>0.7-20μm</sub>
TFA content in TPM <sub>0.7-20</sub>	TFA content in TPM <sub>0.7-20</sub>	μg mg TPM <sub>0.7-20</sub> <sup>-1</sup>	
Total chlorophyll a	Total chlorophyll a biomass	μgChla l <sup>-1</sup>	Chloa
Total chlorophyll b	Total chlorophyll b biomass	μgChlb l <sup>-1</sup>	Chlob
Total chlorophyll c	Total chlorophyll c biomass	μgChlc l <sup>-1</sup>	Chloc
Picophytoplankton biomass	Chlorophyll a biomass in the <3 μm fraction (picoeukaryotes)	μgChla l <sup>-1</sup>	pico_Chloa
Nanophytoplankton biomass	Chlorophyll a biomass in the 3-20 μm fraction (nanoeukaryotes)	μgChla l <sup>-1</sup>	nano_Chloa
Picophytoplankton+ nanophytoplankton	Biomass	μgChla l <sup>-1</sup>	nano_total_Chloa
Microphytoplankton > 20 μm	Biomass (microeukaryotes)	μgChla l <sup>-1</sup>	micro_Chloa
Bacteria	Abundance of picocyanobacteria (<1 μm)	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	bacteria
Total picoeukaryotes	Abundance	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	peuk_tot
picoeukaryotes+ cyanophyceae	Abundance	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	pico_tot
Nanophytoplankton	Abundance	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	nano
cryptophyceae	Abundance	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	crypto
Nanophytoplankton + cryptophyceae	Abundance	10 <sup>6</sup> cell. l <sup>-1</sup>	nano_tot
Heterotrophic flagellates	Abundance	cell l <sup>-1</sup>	HF
Ciliates	Abundance	cell l <sup>-1</sup>	ciliates
Tintinnidae	Abundance	cell l <sup>-1</sup>	tinti
Diatoms	Abundance	cell l <sup>-1</sup>	diatom
Dinoflagellates	Abundance	cell l <sup>-1</sup>	dinoflagellate
<i>Territorial competition by worms</i>			
Worm coverage	Percent cover of tubeworms ( <i>Ficopomatus enigmaticus</i> ) on plates	%	-

**Table S3.** Multivariate PERMANOVA investigating site, depth and year effect for temperature.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique Perms	P(MC)
Site	3	7,087	2,3623	1,158	0,3305	9951	0,3335
Year	1	135,72	135,72	66,53	0,0001	9825	0,0001
Position	1	3,2	3,2	1,5686	0,2085	9805	0,2170
Site x Year	3	0,3865	0,12883	0,063154	0,9764	9951	0,9754
Site x Position	3	2,573	0,85767	0,42042	0,7357	9950	0,7371
Year x Position	1	1,1045	1,1045	0,54142	0,4681	9828	0,4730
Site x Year x Position	3	0,0865	0,028833	0,014134	0,9977	9955	0,9977
Res	64	130,56	2,04				
Total	79	280,72					

**Table S4.** Multivariate PERMANOVA investigating site, depth and year effect for salinity.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	5,331	1,777	7,5677	0,0002	9962	0,0004
Year	1	2,2445	2,2445	9,5587	0,0031	9805	0,0034
Position	1	0,072	0,072	0,30663	0,5764	9733	0,5827
Site x Year	3	0,5245	0,17483	0,74457	0,5286	9960	0,5323
Site x Position	3	0,059	0,019667	0,083755	0,9666	9945	0,9679
Year x Position	1	0,1125	0,1125	0,47911	0,4824	9806	0,4966
Site x Year x Position	3	0,0805	0,026833	0,11428	0,9545	9942	0,9503
Res	64	15,028	0,23481				
Total	79	23,452					

**Table S5.** Multivariate PERMANOVA investigating site, depth and year effect for oxygen.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	3,8333	1,2778	1,3099	0,2739	9944	0,2700
Year	1	15,878	15,878	16,277	0,0004	9825	0,0001
Position	1	10,039	10,039	10,292	0,0020	9854	0,0018
Site x Year	3	10,01	3,3366	3,4205	0,0215	9947	0,0217
Site x Position	3	3,8499	1,2833	1,3156	0,2758	9955	0,2805
Year x Position	1	3,3048	3,3048	3,388	0,0708	9812	0,0682
Site x Year x Position	3	1,7959	0,59865	0,6137	0,6012	9955	0,5985
Res	64	62,43	0,97547				
Total	79	111,14					

**Table S6.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for TPM.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	1,493	0,49767	0,28089	0,8424	9962	0,8364
Year	1	207,48	207,48	117,1	0,0001	9839	0,0001
Site x Year	3	2,0244	0,67479	0,38085	0,7691	9958	0,7708
Res	100	177,18	1,7718				
Total	107	388,6					



**Table S7.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for PIM.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	0,11747	0,039156	0,039431	0,9901	9949	0,9904
Year	1	54,939	54,939	55,325	0,0001	9814	0,0001
Site x Year	3	0,33001	0,11	0,11077	0,957	9958	0,9508
Res	100	99,303	0,99303				
Total	107	154,73					

**Table S8.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for POM.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	1,4638	0,48793	2,796	0,0429	9952	0,0407
Year	1	48,888	48,888	280,15	0,0001	9824	0,0001
Site x Year	3	1,193	0,39765	2,2787	0,0834	9952	0,0832
Res	100	17,451	0,17451				
Total	107	69,327					

**Table S9.** Multivariate PERMANOVA investigating site, size and year effect for Chl *a*.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	3,35	1,1167	3,9887	0,0088	9958	0,0088
Year	1	3,6519	3,6519	13,045	0,0003	9848	0,0007
Size	2	1,8257	0,91286	3,2608	0,0401	9953	0,0456
Site x Year	3	2,9083	0,96945	3,4629	0,0167	9953	0,0175
Site x Size	6	1,984	0,33066	1,1811	0,3199	9933	0,3246
Year x Size	2	5,0665	2,5333	9,0488	0,0004	9951	0,0004
Site x Year x Size	6	0,84964	0,14161	0,50582	0,8156	9949	0,8092
Res	96	26,876	0,27995				
Total	119	46,512					

**Table S10.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for picoeukaryotes.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	1,2885E+16	4,2951E+15	1,3441	0,2784	9945	0,2768
Year	1	1,959E+16	1,959E+16	6,1306	0,0155	9835	0,0187
Site x Year	3	2,6684E+15	8,8948E+14	0,27835	0,8512	9952	0,8401
Res	32	1,0226E+17	3,1955E+15				
Total	39	1,374E+17					

**Table S11.** Multivariate PERMANOVA investigating site, size and year effect for cyanobacteria.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	2,552E+16	8,5068E+15	0,7044	0,5664	9949	0,5635
Year	1	5,3384E+17	5,3384E+17	44,205	0,0001	9851	0,0001
Site x Year	3	1,2146E+16	4,0486E+15	0,33524	0,8082	9953	0,797
Res	32	3,8645E+17	1,2077E+16				
Total	39	9,5796E+17					

**Table S12.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for picophytoplankton.

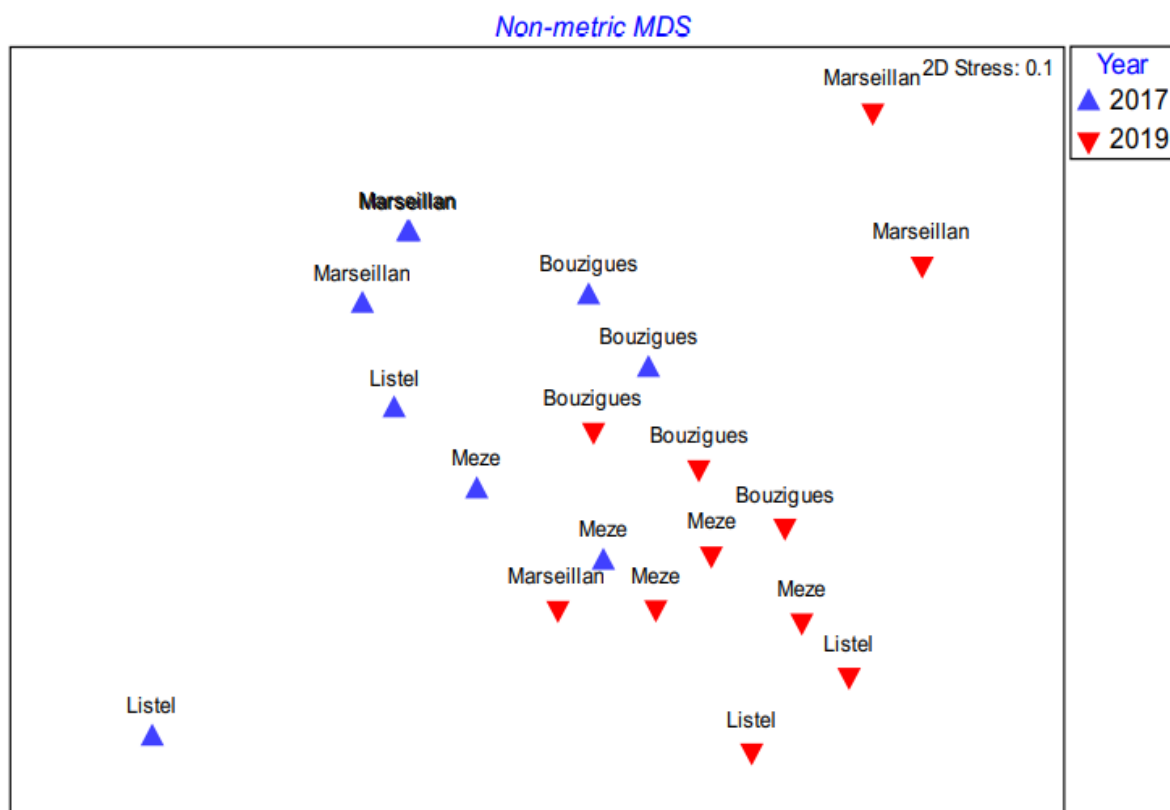
Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	2,3685E+15	7,8951E+14	0,083154	0,9729	9939	0,9697
Year	1	7,5797E+17	7,5797E+17	79,832	0,0001	9841	0,0001
Site x Year	3	3,7254E+15	1,2418E+15	0,13079	0,9431	9944	0,938
Res	32	3,0383E+17	9,4946E+15				
Total	39	1,0679E+18					

**Table S13.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for bacteria.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	1,622E+19	5,4066E+18	0,93657	0,4508	9949	0,4387
Year	1	2,909E+20	2,909E+20	50,392	0,0001	9839	0,0001
Site x Year	3	1,0607E+19	3,5358E+18	0,61249	0,6213	9957	0,6151
Res	32	1,8473E+20	5,7728E+18				
Total	39	5,0246E+20					

**Table S14.** Multivariate PERMANOVA investigating site and year effect for nanophytoplankton.

Source	DF	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)	Unique perms	P(MC)
Site	3	1,2396E+12	4,1319E+11	0,13497	0,9421	9944	0,9377
Year	1	1,7765E+13	1,7765E+13	5,8032	0,0196	9837	0,0175
Site x Year	3	2,0028E+13	6,6759E+12	2,1807	0,1051	9950	0,1082
Res	32	9,7961E+13	3,0613E+12				
Total	39	1,3699E+14					



**Figure S2.** Non-metric multidimensional scaling of the Euclidean similarity matrix based on the relative abundance of fatty acid profiles measured in young settler larvae collected in 2017 and 2019 at each sampling site in the Thau lagoon.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abdel-Hamid, M. E., Mona, M. H. & Khalil, A. M. (1992). Effects of temperature, food and food concentrations on the growth of the larvae and spat of the edible oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of the Marine Biology Association of India*, 34:195–202.
- Allen, R. M. & Marshall, D. J. (2010). The larval legacy: Cascading effects of recruit phenotype on post-recruitment interactions. *Oikos*, 119:1977–1983. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18682.x>
- Anderson, N. J. (2000). Miniview: Diatoms, temperature and climatic change. *European Journal of Phycology*, 35:307–314. <https://doi.org/10.1080/09670260010001735911>
- Androuin, T., Barbier, P., Forêt, M., Meziane, T., Thomas, M., Archambault, P., Winkler, G., Tremblay, R. & Olivier, F. (2022). Pull the trigger: interplay between benthic and pelagic cues driving the early recruitment of a natural bivalve assemblage. *Ecosphere*, 13:e03672. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3672>
- Arakawa, K. Y. (1990). Natural spat collecting in the pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Marine Behaviour and Physiology*, 17:95–128. <https://doi.org/10.1080/10236249009378760>
- Armsworth, P. R. (2002). Recruitment limitation, population regulation, and larval connectivity in reef fish metapopulations. *Ecology*, 83:1092–1104. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1092:RLPRAL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1092:RLPRAL]2.0.CO;2)
- Atwell, J. W., Cardoso, G. C., Whittaker, D. J., Campbell-Nelson, S., Robertson, K. W. & Ketterson, E. D. (2012). Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. *Behavioral Ecology*, 23:960–969. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars059>
- Baldwin, B. S. & Newell, R. I. E. (1995). Feeding rate responses of oyster larvae (*Crassostrea virginica*) to seston quantity and composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 189:77–91. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(95\)00013-H](https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00013-H)
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M. & Bourgrier, S. (1993). No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 171:91–106. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(93\)90142-B](https://doi.org/10.1016/0022-0981(93)90142-B)
- Barton, B. A., Morgan, J. D. & Vijayan, M. M. (2002). Physiological and condition-related indicators of environmental stress in fish. In A. F. Society (Ed.), *Biological Indicators of Aquatic Ecosystem Stress* (pp. 111–148).
- Bassim, S., Chapman, R. W., Tanguy, A., Moraga, D. & Tremblay, R. (2015). Predicting growth and mortality of bivalve larvae using gene expression and supervised machine learning. *Comparative Biochemistry and Physiology - Part D: Genomics and Proteomics*, 16:59–72. <https://doi.org/10.1016/j.cbd.2015.07.004>
- Beardall, J. & Raven, J. A. (2004). The potential effects of global climate change on microalgal photosynthesis, growth and ecology. *Phycologia*, 43:26–40. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-43-1-26.1>

- Bec, B., Collos, Y., Souchu, P., Vaquer, A., Lautier, J., Fiandrino, A., Benau, L., Orsoni, V. & Laugier, T. (2011). Distribution of picophytoplankton and nanophytoplankton along an anthropogenic eutrophication gradient in French Mediterranean coastal lagoons. *Aquatic Microbial Ecology*, 63:29–45. <https://doi.org/10.3354/ame01480>
- Bec, B., Hussein-Ratrema, J., Collos, Y., Souchu, P. & Vaquer, A. (2005). Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picoeukaryote community. *Journal of Plankton Research*, 27:881–894. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi061>
- Behrens, D., Brennan, M. & Battalio, B. (2015). A quantified conceptual model of inlet morphology and associated lagoon hydrology. *Shore and Beach*, 83:33–42.
- Beisner, B. E., McCauley, E. & Wrona, F. J. (1997). The influence of temperature and food chain length on plankton predator-prey dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54:586–595. <https://doi.org/10.1139/cjfas-54-3-586>
- Béringère, H., Hernández-Fariñas, T., Le Gendre, R., Schapira, M. & Chapelle, A. (2016). Two decades of *Pseudo-nitzschia* spp. blooms and king scallop (*Pecten maximus*) contamination by domoic acid along the French Atlantic and English Channel coasts: Seasonal dynamics, spatial heterogeneity and interannual variability. *Harmful Algae*, 51:26–39. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.10.017>
- Bidle, K. D., Manganelli, M. & Azam, F. (2002). Regulation of Oceanic Silicon and Carbon Preservation by Temperature Control on Bacteria. *Science*, 298:1980–1984. <https://doi.org/10.1126/science.1076076>
- Bishop, C. D., Huggett, M. J., Heyland, A., Hodin, J. & Brandhorst, B. P. (2006). Interspecific variation in metamorphic competence in marine invertebrates: The significance for comparative investigations into the timing of metamorphosis. *Integrative and Comparative Biology*, 46:662–682. <https://doi.org/10.1093/icb/icl043>
- Bouvy, M., Got, P., Domaizon, I., Pagano, M., Le Boulanger, C., Bouvier, C., Carré, C., Roques, C. & Dupuy, C. (2016). Plankton communities in the five Iles Eparses (Western Indian Ocean) considered to be pristine ecosystems. *Acta Oecologica*, 72:9–20. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.10.013>
- Bower, S. M. & Meyer, G. R. (1990). Atlas of anatomy and histology of larvae and early juvenile stages of Japanese scallop *Patinopecten yessoensis*. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 111:1–51.
- Bruschetti, M., Luppi, T., Fanjul, E., Rosenthal, A. & Iribarne, O. (2008). Grazing effect of the invasive reef-forming polychaete *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) on phytoplankton biomass in a SW Atlantic coastal lagoon. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 354:212–219. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.11.009>
- Byrne, M. & Przeslawski, R. (2013). Multistressor impacts of warming and acidification of the ocean on marine invertebrates' life histories. *Integrative and Comparative Biology*, 53:582–596. <https://doi.org/10.1093/icb/ict049>
- Caley, M. J., Carr, M. H., Hixon, M. A., Hughes, T. P., Jones, G. P. & Menge, B. A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27:477–500. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.477>

- Cannuel, R. & Beninger, P. G. (2007). Acquisition of particle processing capability in juvenile oyster *Crassostrea gigas*: Ontogeny of gill mucocytes. *Marine Biology*, 151:897–905. <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0526-7>
- Caron, D. A. & Hutchins, D. A. (2013). The effects of changing climate on microzooplankton grazing and community structure: drivers, predictions and knowledge gaps. *Journal of Plankton Research*, 35:235–252. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs091>
- Chapman, P. M. (2012). Management of coastal lagoons under climate change. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 110:32–35. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.01.010>
- Collos, Y., Bec, B., Jauzein, C., Abadie, E., Laugier, T., Lautier, J., Pastoureaud, A., Souchu, P. & Vaquer, A. (2009). Oligotrophication and emergence of picocyanobacteria and a toxic dinoflagellate in Thau lagoon, southern France. *Journal of Sea Research*, 61:68–75. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.05.008>
- Colombo, S. M., Wacker, A., Parrish, C. C., Kainz, M. J. & Arts, M. T. (2017). A fundamental dichotomy in long-chain polyunsaturated fatty acid abundance between and within marine and terrestrial ecosystems. *Environmental Reviews*, 25:163–174. <https://doi.org/10.1139/er-2016-0062>
- Connell, J. H. (1985). The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 93:11–45. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(85\)90146-7](https://doi.org/10.1016/0022-0981(85)90146-7)
- Corcoran, A. A., Wolny, J., Leone, E., Ivey, J. & Murasko, S. (2017). Estuarine, Coastal and Shelf Science Drivers of phytoplankton dynamics in old Tampa Bay, FL (USA), a subestuary lagging in ecosystem recovery. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 185:130–140. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.11.009>
- Cramer, W., Guiot, J., Fader, M., Garrabou, J., Gattuso, J., Iglesias, A., Lange, M. A., Lionello, P., Llasat, M. C., Paz, S., Peñuelas, J., Snoussi, M., Toreti, A., Tsimplis, M. N. & Xoplaki, E. (2018). Climate change and interconnected risks to sustainable development in the Mediterranean. *Nature Climate Change*, 8:972–980. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>
- Cruz, D. W. del. & Harrison, P. L. (2017). Enhanced larval supply and recruitment can replenish reef corals on degraded reefs. *Scientific Reports*, 7:13985. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14546-y>
- da Costa, F., Robert, R., Quéré, C., Wikfors, G. H. & Soudant, P. (2015). Essential fatty acid assimilation and synthesis in larvae of the bivalve *Crassostrea gigas*. *Lipids*, 50:503–511. <https://doi.org/10.1007/s11745-015-4006-z>
- Daufresne, M., Lengfellner, K. & Sommer, U. (2009). Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106:12788–12793. <https://doi.org/10.1073/pnas.0902080106>
- Davies, B. R., Stuart, V. & de Villiers, M. (1989). The filtration activity of a serpulid polychaete population (*Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) and its effects on water quality in a coastal marina. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 29:613–620. [https://doi.org/10.1016/0272-7714\(89\)90014-0](https://doi.org/10.1016/0272-7714(89)90014-0)

- Dayton, P. K. (1971). Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, *41*:351–389. <https://doi.org/10.2307/1948498>
- Dayton, P. K. (1975). Experimental evaluation of ecological dominance in a rocky intertidal algal community. *Ecological Monographs*, *45*:137–159. <https://doi.org/10.2307/1942404>
- Delaporte, M., Soudant, P., Moal, J., Giudicelli, E., Lambert, C., Séguineau, C. & Samain, J.-F. (2006). Impact of 20:4n-6 supplementation on the fatty acid composition and hemocyte parameters of the pacific oyster *Crassostrea gigas*. *Lipids*, *41*:567–576. <https://doi.org/10.1007/s11745-006-5006-9>
- Derolez, V., Malet, N., Fiandrino, A., Lagarde, F., Richard, M., Ouisse, V., Bec, B. & Aliaume, C. (2020a). Fifty years of ecological changes: Regime shifts and drivers in a coastal Mediterranean lagoon during oligotrophication. *Science of the Total Environment*, *732*:139292. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139292>
- Derolez, V., Soudant, D., Malet, N., Chiantella, C., Richard, M., Abadie, E., Aliaume, C. & Bec, B. (2020b). Two decades of oligotrophication: Evidence for a phytoplankton community shift in the coastal lagoon of Thau (Mediterranean Sea, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *241*:106810. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106810>
- Devakie, M. N. & Ali, A. B. (2000). Salinity-temperature and nutritional effects on the setting rate of larvae of the tropical oyster, *Crassostrea iredalei* (Faustino). *Aquaculture*, *184*:105–114. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(99\)00312-9](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(99)00312-9)
- Dineshram, R., Chandramouli, K., Ko, G. W. K., Zhang, H., Qian, P. Y., Ravasi, T. & Thiyagarajan, V. (2016). Quantitative analysis of oyster larval proteome provides new insights into the effects of multiple climate change stressors. *Global Change Biology*, *22*:2054–2068. <https://doi.org/10.1111/gcb.13249>
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam-Hoai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y. & Le Gall, S. (2000). Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology Progress Series*, *205*:171–184. <https://doi.org/10.3354/meps205171>
- Durrieu de Madron, X., Guieu, C., Sempéré, R., Conan, P., Cossa, D., D’Ortenzio, F., Estournel, C., Gazeau, F., Rabouille, C., Stemmann, L., Bonnet, S., Diaz, F., Koubbi, P., Radakovitch, O., Babin, M., Baklouti, M., Bancon-Montigny, C., Belviso, S., Bensoussan, N., ... Verney, R. (2011). Marine ecosystems’ responses to climatic and anthropogenic forcings in the Mediterranean. *Progress in Oceanography*, *91*:97–166. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2011.02.003>
- EC. (1991a). *Council Directive 91/271/EEC Concerning Urban Waste-water Treatment*.
- EC. (1991b). *Council Directive 91/676/EEC of 12 December 1991 Concerning the Protection of Waters against Pollution Caused by Nitrates from Agricultural Sources*.
- EC. (2000). *Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 Establishing a Framework for Community Action in the Field of Water Policy*.
- Fiandrino, A., Ouisse, V., Dumas, F., Lagarde, F., Pete, R., Malet, N., Le Noc, S. & de Wit, R. (2017). Spatial patterns in coastal lagoons related to the hydrodynamics of seawater intrusion. *Marine Pollution Bulletin*, *119*:132–144. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.03.006>

- Filgueira, R., Guyondet, T., Comeau, L. A. & Tremblay, R. (2016). Bivalve aquaculture-environment interactions in the context of climate change. *Global Change Biology*, 22:3901–3913. <https://doi.org/10.1111/gcb.13346>
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V. & Raven, J. A. (2010). Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32:119–137. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbp098>
- Flombaum, P., Gallegos, J. L., Gordillo, R. A., Rincón, J., Zabala, L. L., Jiao, N., Karl, D. M., Li, W. K. W., Lomas, M. W., Veneziano, D., Vera, C. S., Vrugt, J. A. & Martiny, A. C. (2013). Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110:9824–9829. <https://doi.org/10.1073/pnas>
- Flores-Vergara, C., Cordero-Esquivel, B., Cerón-Ortiz, A. N. & Arredondo-Vega, B. O. (2004). Combined effects of temperature and diet on growth and biochemical composition of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) spat. *Aquaculture Research*, 35:1131–1140. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2004.01136.x>
- Foflonker, F., Price, D. C., Qiu, H., Palenik, B., Wang, S. & Bhattacharya, D. (2015). Genome of the halotolerant green alga *Picochlorum* sp. reveals strategies for thriving under fluctuating environmental conditions. *Environmental Microbiology*, 17:412–426. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12541>
- Gagné, R., Tremblay, R., Pernet, F., Miner, P., Samain, J. F. & Olivier, F. (2010). Lipid requirements of the scallop *Pecten maximus* (L.) during larval and post-larval development in relation to addition of *Rhodomonas salina* in diet. *Aquaculture*, 309:212–221. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2010.09.040>
- Gallacher, S., Howard, G., Hess, P., MacDonald, E., Kelly, M. C., Bates, L. A., Brown, N., MacKenzie, M., Gillibrand, P. & Terrell, W. R. (2001). The occurrence of amnesic shellfish poisons in Scottish waters. In G. M. Hallegraeff, S. I. Blackburn, C. J. Bolch & R. J. Lewis (Eds.), *Proceedings of the 9th Conference on Harmful Algal Blooms, Tasmania 6 - 11 February 2000*. (Issue May 2014, pp. 30–33). UNESCO 2021.
- Glencross, B. D. (2009). Exploring the nutritional demand for essential fatty acids by aquaculture species. *Reviews in Aquaculture*, 1:71–124. <https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2009.01006.x>
- Gosling, E. (2003). *Bivalve Molluscs: Biology, Ecology and Culture* (B. Publishing (ed.)).
- Gosselin, L. A. & Qian, P.-Y. (1997). Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 146:265–282. <https://doi.org/10.3354/meps146265>
- Guyondet, T., Filgueira, R., Pearce, C. M., Tremblay, R. & Comeau, L. A. (2022). Nutrient-loading mitigation by shellfish aquaculture in semi-enclosed estuaries. *Frontiers in Marine Science*, 9:909926. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.909926>
- Hadfield, M. G. (2011). Biofilms and marine invertebrate larvae: What bacteria produce that larvae use to choose settlement sites. *Annual Review of Marine Science*, 3:453–470. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142753>
- Haws, M. C. (1993). Survival and biochemical changes during metamorphosis of the American oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin) and the Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). Texas A&M University. 84 p.



- Hazel, J. R. (1995). Thermal adaptation in biological membranes: is homeoviscous adaptation the explanation? *Annual Review of Physiology*, 57:19–42. <https://doi.org/10.1146/annurev.ph.57.030195.000315>
- Heiman, K. W. & Micheli, F. (2010). Non-native ecosystem engineer alters estuarine communities. *Integrative and Comparative Biology*, 50:226–236. <https://doi.org/10.1093/icb/icq036>
- Hein, M., Pedersen, M. F. & Sand-Jensen, K. (1995). Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series*, 118:247–253.
- Helm, M. M., Bourne, N. & Lovatelli, A. (2004). *Hatchery culture of bivalves - A practical manual*. FAO Fisheries Technical Paper (No. 471; ISBN 92-5-105224-7). Food and Agriculture Organization of the United Nations Publishing.
- Helm, M. M. & Millican, P. F. (1977). Experiments in the hatchery rearing of Pacific oyster larvae (*Crassostrea gigas* Thunberg). *Aquaculture*, 11:1–12. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(77\)90149-1](https://doi.org/10.1016/0044-8486(77)90149-1)
- Hernández-Farinas, T., Soudant, D., Barillé, L., Belin, C., Lefebvre, A. & Bacher, C. (2014). Temporal changes in the phytoplankton community along the French coast of the eastern English Channel and the southern Bight of the North Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 71:821–833. <https://doi.org/10.4135/9781412953924.n678>
- Hess, P., Gallacher, S., Bates, L. A. & Brown, N. (2001). Determination and confirmation of the amnesic shellfish poisoning toxin, domoic acid, in shellfish from Scotland by liquid chromatography and mass spectrometry. *Journal of AOAC International*, 84:1657–1667. <https://doi.org/10.1093/jaoac/84.5.1657>
- His, E., Robert, R. & Dinet, A. (1989). Combined effects of temperature and salinity on fed and starved larvae of the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis* and the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. *Marine Biology*, 100:455–463. <https://doi.org/10.1007/BF00394822>
- Hixson, S. M. & Arts, M. T. (2016). Climate warming is predicted to reduce omega-3, long-chain, polyunsaturated fatty acid production in phytoplankton. *Global Change Biology*, 22:2744–2755. <https://doi.org/10.1111/gcb.13295>
- Hobday, A. J., Alexander, L. V., Perkins, S. E., Smale, D. A., Straub, S. C., Oliver, E. C. J., Benthuisen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Feng, M., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Scannell, H. A., Sen Gupta, A. & Wernberg, T. (2016). A hierarchical approach to defining marine heatwaves. *Progress in Oceanography*, 141:227–238. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2015.12.014>
- Hobday, A. J., Oliver, E. C. J., Gupta, A. Sen, Benthuisen, J. A., Burrows, M. T., Donat, M. G., Holbrook, N. J., Moore, P. J., Thomsen, M. S., Wernberg, T. & Smale, D. A. (2018). Categorizing and naming marine heatwaves. *Oceanography*, 31:162–173. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2018.205>
- Howard, R. W. & Stanley, D. W. (1999). The tie that binds: eicosanoids in invertebrate biology. *Annals of the Entomological Society of America*, 92:880–890. <https://doi.org/10.1093/aesa/92.6.880>
- Hunt, H. L. & Scheibling, R. E. (1997). Role of early post-settlement mortality in recruitment of benthic marine invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 155:269–301. <https://doi.org/10.3354/meps155269>

- Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Schofield, O. M. E. & Falkowski, P. G. (2006). Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton communities. *Journal of Plankton Research*, 28:459–471. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbi148>
- Jöhnk, Klaus, D., Huisman, J., Sharples, J., Sommeijer, B., Visser, P. M. & Stroom, J. M. (2008). Summer heatwaves promote blooms of harmful cyanobacteria. *Global Change Biology*, 14:495–512. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01510.x>
- Jolivet, A., Tremblay, R., Olivier, F., Gervaise, C., Sonier, R., Genard, B. & Chauvaud, L. (2016). Validation of trophic and anthropic underwater noise as settlement trigger in blue mussels. *Scientific Reports*, 6:33829. <https://doi.org/10.1038/srep33829>
- Jouzel, J., Ouzeau, G., Déqué, M., Jouini, M., Planton, S. & Vautard, R. (2014). *Le climat de la France au XXIe siècle. Scénarios régionalisés : édition 2014 pour la métropole et les régions d'outre-mer*.
- Kermagoret, C., Claudet, J., Derolez, V., Nugues, M. M., Ouisse, V., Quillien, N., Baulaz, Y., Le Mao, P., Scemama, P., Vaschalde, D., Bailly, D. & Mongruel, R. (2019). How does eutrophication impact bundles of ecosystem services in multiple coastal habitats using state-and-transition models. *Ocean and Coastal Management*, 174:144–153. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.028>
- Killen, S. S., Marras, S., Metcalfe, N. B., McKenzie, D. J. & Domenici, P. (2013). Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends in Ecology & Evolution*, 28:651–658. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.005>
- Klauschies, T., Bauer, B., Aberle-Malzahn, N., Sommer, U. & Gaedke, U. (2012). Climate change effects on phytoplankton depend on cell size and food web structure. *Marine Biology*, 159:2455–2478. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1904-y>
- Ko, G. W. K., Dineshram, R., Campanati, C., Chan, V. B. S., Havenhand, J. & Thiyagarajan, V. (2014). Interactive effects of ocean acidification, elevated temperature, and reduced salinity on early-life stages of the Pacific oyster. *Environmental Science & Technology*, 48:10079–10088. <https://doi.org/10.1021/es501611u>
- Kosten, S., Huszar, V. L. M., Bécares, E., Costa, L. S., van Donk, E., Hansson, L.-A., Jeppesen, E., Kruk, C., Lacerot, G., Mazzeo, N., De Meester, L., Moss, B., Lürling, M., Nöges, T., Romo, S. & Scheffer, M. (2012). Warmer climates boost cyanobacterial dominance in shallow lakes. *Global Change Biology*, 18:118–126. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02488.x>
- Krasovec, M., Vancaester, E., Rombauts, S., Yau, S., Sanchez-brosseau, S., Hemon, C., Lebretonchel, H., Grimsley, N., Moreau, H., Sanchez-Brosseau, S., Vandepoele, K. & Piganeau, G. (2018). Genome analyses of the microalga *Picochlorum* provide insights into the evolution of thermotolerance in the green lineage. *Genome Biology and Evolution*, 10:2347–2365. <https://doi.org/10.1093/gbe/evy167>
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M. J. & Pérez-Camacho, A. (1999). Energy, biochemical substrates and growth in the larval development, metamorphosis and postlarvae of *Ostrea edulis* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 238:225–242. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(98\)00171-3](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00171-3)

- Lagarde, F., Atteia Van Lis, A., Gobet, A., Richard, M., Mostajir, B., Roques, C., Foucault, E., Messiaen, G., Hubert, C., Cimiterra, N., Derolez, V. & Bec, B. (2021). Phénomène d'Eaux Vertes à *Picochlorum* en lagune de Thau pendant les années 2018 et 2019. Observations environnementales. RST.ODE/UL/LERLR 21-15. <https://doi.org/10.13155/80087>
- Lagarde, F., Fiandrino, A., Richard, M. & Bernard, I. (2015). Déterminisme du recrutement larvaire de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) dans la lagune de Thau. ODE/UL/LERLR 2015-26. <https://archimer.ifremer.fr/doc/00279/39054/>
- Lagarde, F., Fiandrino, A., Ubertini, M., D'Orbcastel, E. R., Mortreux, S., Chiantella, C., Bec, B., Bonnet, D., Roques, C., Bernard, I., Richard, M., Guyondet, T., Pouvreau, S. & Lett, C. (2019). Duality of trophic supply and hydrodynamic connectivity drives spatial patterns of Pacific oyster recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 632:81–100. <https://doi.org/10.3354/meps13151>
- Lagarde, F., Richard, M., Bec, B., Roques, C., Mortreux, S., Bernard, I., Chiantella, C., Messiaen, G., Nadalini, J.-B., Hori, M., Hamaguchi, M., Pouvreau, S., Roque d'Orbcastel, E. & Tremblay, R. (2018). Trophic environments influence size at metamorphosis and recruitment performance of Pacific oysters. *Marine Ecology Progress Series*, 602:135–153. <https://doi.org/10.3354/meps12666>
- Lagarde, F., Roque d'orbcastel, E., Ubertini, M., Mortreux, S., Bernard, I., Fiandrino, A., Chiantella, C., Bec, B., Roques, C., Bonnet, D., Miron, G., Richard, M., Pouvreau, S. & Lett, C. (2017). Recruitment of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* in a shellfish-exploited Mediterranean lagoon: discovery, driving factors and a favorable environmental window. *Marine Ecology Progress Series*, 578:1–17. <https://doi.org/10.3354/meps12265>
- Laws, E. A., Falkowski, P. G., Smith, W. O., Ducklow, H. & McCarthy, J. J. (2000). Temperature effects on export production in the open ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 14:1231–1246. <https://doi.org/10.1029/1999GB001229>
- Le Tourneux, F. & Bourget, E. (1988). Importance of physical and biological settlement cues used at different spatial scales by the larvae of *Semibalanus balanoides*. *Marine Biology*, 97:57–66. <https://doi.org/10.1007/BF00391245>
- Leal, I., Tremblay, R. & Flores, A. A. V. (2022). Allochthonous subsidies drive early recruitment of a subtropical foundation species. *Oikos*, 7:e08991. <https://doi.org/10.1111/oik.08991>
- Lejeusne, C., Chevaldonne, P., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C. F. & Pérez, T. (2010). Climate change effects on a miniature ocean: the highly diverse, highly impacted Mediterranean Sea. *Trends in Ecology & Evolution*, 25:250–260. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.009>
- Lepage, G. & Roy, C. C. (1984). Improved recovery of fatty acid through direct transesterification without prior extraction or purification. *Journal of Lipid Research*, 25:1391–1396. [https://doi.org/10.1016/s0022-2275\(20\)34457-6](https://doi.org/10.1016/s0022-2275(20)34457-6)
- Leverone, J. R., Norman, J. B., Pierce, R. H. & Shumway, S. E. (2006). Effects of the dinoflagellate *Karenia brevis* on larval development in three species of bivalve mollusc from Florida. *Toxicon*, 48:75–84. <https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2006.04.012>
- Liu, H., Kelly, M. S., Campbell, D. A., Dong, S. L., Zhu, J. X. & Wang, S. F. (2007). Exposure to domoic acid affects larval development of king scallop *Pecten maximus* (Linnaeus, 1758). *Aquatic Toxicology*, 81:152–158. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.11.012>

- Lloret, J., Marín, A. & Marín-Guirao, L. (2008). Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78:403–412. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.01.003>
- Lu, Y., Yuan, J., Lu, X., Su, C., Zhang, Y., Wang, C., Cao, X., Li, Q., Su, J., Ittekkot, V., Garbutt, R. A., Bush, S., Fletcher, S., Wagey, T., Kachur, A. & Sweijid, N. (2018). Major threats of pollution and climate change to global coastal ecosystems and enhanced management for sustainability. *Environmental Pollution*, 239:670–680. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2018.04.016>
- Marie, D., Partensky, F., Jacquet, S. & Vaulot, D. (1997). Enumeration and cell cycle analysis of natural populations of marine picoplankton by flow cytometry using the nucleic acid stain SYBR Green I. *Applied and Environmental Microbiology*, 63:186–193. <https://doi.org/10.1128/aem.63.1.186-193.1997>
- Markensten, H., Moore, K. & Persson, I. (2010). Simulated lake phytoplankton composition shifts toward cyanobacteria dominance in a future warmer climate. *Ecological Applications*, 20:752–767. <https://doi.org/10.1890/08-2109.1>
- Martel, A., Hynes, T. M. & Buckland-Nicks, J. (1995). Prodissoconch morphology, planktonic shell growth, and size at metamorphosis in *Dreissena polymorpha*. *Canadian Journal of Zoology*, 73:1835–1844. <https://doi.org/10.1139/z95-216>
- Martel, A. L., Tremblay, R., Toupont, N., Olivier, F. & Myrand, B. (2014). Veliger size at metamorphosis and temporal variability in prodissoconch II morphometry in the blue mussel (*Mytilus edulis*): Potential impact on recruitment. *Journal of Shellfish Research*, 33:443–455. <https://doi.org/10.2983/035.033.0213>
- McQuaid, K. A. & Griffiths, C. L. (2014). Alien reef-building polychaete drives long-term changes in invertebrate biomass and diversity in a small, urban estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 138:101–106. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.12.016>
- Messiaen, G., Mortreux, S., Patrik, L. G., Crottier, A. & Lagarde, F. (2022). *Marine environmental station database of Thau lagoon*. SEANOE. <https://doi.org/https://doi.org/10.17882/52404>
- Météo-France. (2019). 46, 0 °C à Vérargues : nouveau record officiel de température observée en France. <http://www.meteofrance.fr/actualites/74345599-c-est-officiel-on-a-atteint-les-46-c-en-france-en-juin>
- Mousing, E. A., Ellegaard, M. & Richardson, K. (2014). Global patterns in phytoplankton community size structure — evidence for a direct temperature effect. *Marine Ecology Progress Series*, 497:25–38. <https://doi.org/10.3354/meps10583>
- Müller, M. & Wilke, M. (2004). Le rôle du cascail (*Ficopomatus enigmaticus*) dans le fonctionnement naturel des étangs littoraux du Languedoc-Roussillon. Pôle-relais lagunes méditerranéennes. 143 p.
- Nell, J. A. & Holliday, J. E. (1988). Effects of salinity on the growth and survival of Sydney rock oyster (*Saccostrea commercialis*) and Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) larvae and spat. *Aquaculture*, 68:39–44. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(88\)90289-X](https://doi.org/10.1016/0044-8486(88)90289-X)
- Neveux, J. & Lantoine, F. (1993). Spectrofluorometric assay of chlorophylls and phaeopigments using the least squares approximation technique. *Deep-Sea Research Part I*, 40:1747–1765. [https://doi.org/10.1016/0967-0637\(93\)90030-7](https://doi.org/10.1016/0967-0637(93)90030-7)

- Olabarria, C., Gestoso, I., Lima, F. P., Vázquez, E., Comeau, L. A., Gomes, F., Seabra, R. & Babarro, J. M. F. (2016). Response of two mytilids to a heatwave: the complex interplay of physiology, behaviour and ecological interactions. *PLoS ONE*, *11*:e0164330. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164330>
- Øverli, Ø., Winberg, S. & Pottinger, T. G. (2005). Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout - A review. *Integrative and Comparative Biology*, *45*:463–474. <https://doi.org/10.1093/icb/45.3.463>
- Paerl, H. W. (2014). Mitigating harmful cyanobacterial blooms in a human- and climatically-impacted world. *Life*, *4*:988–1012. <https://doi.org/10.3390/life4040988>
- Paerl, H. W. & Huisman, J. (2008). Blooms like it hot. *Science*, *320*:57–58. <https://doi.org/10.1126/science.1155398>
- Paerl, H. W. & Huisman, J. (2009). Climate change: A catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environmental Microbiology Reports*, *1*:27–37. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2008.00004.x>
- Pan, J. & Marcoval, M. A. (2014). Top-down effects of an exotic serpulid polychaete on natural plankton assemblage of estuarine and brackish systems in the SW Atlantic. *Journal of Coastal Research*, *298*:1226–1235. <https://doi.org/10.2112/jcoastres-d-12-00163.1>
- Parrish, C. C. (1999). Determination of total lipid, lipid classes, and fatty acids in aquatic samples. In: Arts, M. T. & Wainman, B. C. (eds.), *Lipids in Freshwater Ecosystems*. Springer, New York, NY, p. 4–20. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-0547-0_2)
- Pawlik, J. R. (1992). Chemical ecology of the settlement of benthic marine invertebrates. *Oceanography and Marine Biology*, *30*:273–335.
- 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. <https://doi.org/10.1080/00785236.1990.10422025>
- Pechenik, J. A., Wendt, D. E. & Jarrett, J. N. (1998). Metamorphosis is not a new beginning. *BioScience*, *48*:901–910. <https://doi.org/10.2307/1313294>
- Pernet, F., Bricelj, V. M. & Cartier, S. (2006). Lipid class dynamics during larval ontogeny of sea scallops, *Placopecten magellanicus*, in relation to metamorphic success and response to antibiotics. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *329*:265–280. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.09.008>
- Pernet, F. & Tremblay, R. (2004). Effect of varying levels of dietary essential fatty acid during early ontogeny of the sea scallop *Placopecten magellanicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *310*:73–86. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.04.001>
- Pernet, F., Tremblay, R. & Bourget, E. (2003). Biochemical indicator of sea scallop (*Placopecten magellanicus*) quality based on lipid class composition. Part I: Broodstock conditioning and young larval performance. *Journal of Shellfish Research*, *22*:365–375. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jaci.2012.05.050>
- Petes, L. E., Brown, A. J. & Knight, C. R. (2012). Impacts of upstream drought and water withdrawals on the health and survival of downstream estuarine oyster populations. *Ecology and Evolution*, *2*:1712–1724. <https://doi.org/10.1002/ece3.291>

- Phillips, N. E. (2002). Effects of nutrition-mediated larval condition on juvenile performance in a marine mussel. *Ecology*, 83:2562–2574. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2562:EONMLC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2562:EONMLC]2.0.CO;2)
- Pinckney, J. L., Benitez-Nelson, C. R., Thunell, R. C., Muller-Karger, F., Lorenzoni, L., Troccoli, L. & Varela, R. (2015). Phytoplankton community structure and depth distribution changes in the Cariaco Basin between 1996 and 2010. *Deep-Sea Research I*, 101:27–37. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2015.03.004>
- Pôle relais lagunes méditerranéennes (2008). *Mieux gérer les lagunes méditerranéennes*. 95 p.
- Polsenaere, P., Soletchnik, P., Le Moine, O., Gohin, F., Robert, S., Pépin, J.-F., Stanisière, J.-Y., Dumas, F., Béchemin, C. & Gouletquer, P. (2017). Potential environmental drivers of a regional blue mussel mass mortality event (winter of 2014, Breton Sound, France). *Journal of Sea Research*, 123:39–50. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.03.005>
- Pörtner, H. O., Roberts, D. C., Tignor, M., Poloczanska, E. S., Mintenbeck, K., Alegría, A., Craig, M., Langsdorf, S., Löschke, S. & Möller, V. (2022). Climate Change 2022. Impacts, Adaptation & Vulnerability. Working group contribution to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change.
- Portz, D. E., Woodley, C. M. & Cech, J. J. (2006). Stress-associated impacts of short-term holding on fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 16:125–170. <https://doi.org/10.1007/s11160-006-9012-z>
- Pouvreau, S., Cochet, H., Fabien, A., Arzul, I., Lapègue, S., Gachelin, S. & Salaun, B. (2021). Inventaire, diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d’huitres plates en Bretagne : le projet FOREVER.
- 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. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(01\)00891-2](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(01)00891-2)
- Rasconi, S., Gall, A., Winter, K. & Kainz, M. J. (2015). Increasing water temperature triggers dominance of small freshwater plankton. *PLoS ONE*, 10:e0140449. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140449>
- Rayssac, N., Pernet, F., Lacasse, O. & Tremblay, R. (2010). Temperature effect on survival, growth, and triacylglycerol content during the early ontogeny of *Mytilus edulis* and *M. Trossulus*. *Marine Ecology Progress Series*, 417:183–191. <https://doi.org/10.3354/meps08774>
- Reed, A. J., Godbold, J. A., Solan, M. & Grange, L. J. (2021). Reproductive traits and population dynamics of benthic invertebrates indicate episodic recruitment patterns across an Arctic polar front. *Ecology and Evolution*, 11:6900–6912. <https://doi.org/10.1002/ece3.7539>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.10.054>
- Robert, R. (1998). Nutritional inadequacy of *Nannochloris atomus* and *Stichococcus bacillaris* for the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) larvae. *Haliotis*, 27:29–34.

- Rodríguez, J. L., Sedano, F. J., García-Martín, L. O., Pérez-Camacho, A. & Sánchez, J. L. (1990). Energy metabolism of newly settled *Ostrea edulis* spat during metamorphosis. *Marine Biology*, 106:109–111. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF02114680>
- Rosa, M., Ward, J. E. & Shumway, S. E. (2018). Selective capture and ingestion of particles by suspension-feeding bivalve molluscs: A review. *Journal of Shellfish Research*, 37:727–746. <https://doi.org/10.2983/035.037.0405>
- Ruocco, N., Costantini, S., Zupo, V., Lauritano, C., Caramiello, D., Ianora, A., Budillon, A., Romano, G., Nuzzo, G., D'Ippolito, G., Fontana, A. & Costantini, M. (2018). Toxicogenic effects of two benthic diatoms upon grazing activity of the sea urchin: morphological, metabolomic and de novo transcriptomic analysis. *Scientific Reports*, 8:5622. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-24023-9>
- Sanford, E. & Kelly, M. W. (2011). Local adaptation in marine invertebrates. *Annual Review of Marine Science*, 3:509–535. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-120709-142756>
- Sarà, G., Giommi, C., Giacoletti, A., Conti, E., Mulder, C. & Mangano, M. C. (2021). Multiple climate-driven cascading ecosystem effects after the loss of a foundation species. *Science of the Total Environment*, 770:144749. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.144749>
- Scanes, E., Parker, L. M., O'Connor, W. A., Dove, M. C. & Ross, P. M. (2020). Heatwaves alter survival of the Sydney rock oyster, *Saccostrea glomerata*. *Marine Pollution Bulletin*, 158:111389. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111389>
- Scannell, H. A., Pershing, A. J., Alexander, M. A., Thomas, A. C. & Mills, K. E. (2016). Frequency of marine heatwaves in the North Atlantic and North Pacific since 1950. *Geophysical Research Letters*, 43:2069–2076. <https://doi.org/10.1002/2015GL067308>. Received
- Schlegel, R. W., Oliver, E. C. J., Wernberg, T. & Smit, A. J. (2017). Nearshore and offshore co-occurrence of marine heatwaves and cold-spells. *Progress in Oceanography*, 151:189–205. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2017.01.004>
- Sherr, E. B., Caron, D. A. & Sherr, B. F. (1993). Staining of heterotrophic protists for visualization via epifluorescence microscopy. In P. F. Kemp, B. F. Sherr, E. B. Sherr & J. J. Cole (Eds.), *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*, 1st edn. CRC Press, Boca Raton, FL, p. 213–227.
- Skazina, M., Sofronova, E. & Khaitov, V. (2013). Paving the way for the new generations: *Astarte borealis* population dynamics in the White Sea. *Hydrobiologia*, 706:35–49. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1271-1>
- Slim, K., Fadel, A., Atoui, A., Lemaire, B. J., Vinçon-Leite, B. & Tassin, B. (2014). Global warming as a driving factor for cyanobacterial blooms in Lake Karaoun, Lebanon. *Desalination and Water Treatment*, 52:2094–2101. <https://doi.org/10.1080/19443994.2013.822328>
- Smaal, A. C., Ferreira, J. G., Grant, J., Petersen, J. K. & Strand, Ø. (2019). Goods and Services of Marine Bivalves. *Springer*. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-96776-9\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-96776-9_6)
- Sommer, U., Adrian, R., Bauer, B. & Winder, M. (2012). The response of temperate aquatic ecosystems to global warming: novel insights from a multidisciplinary project. *Marine Biology*, 159:2367–2377. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-2085-4>

- Sonier, R., Filgueira, R., Guyondet, T., Tremblay, R., Olivier, F., Meziane, T., Starr, M., LeBlanc, A. R. & Comeau, L. A. (2016). Picophytoplankton contribution to *Mytilus edulis* growth in an intensive culture environment. *Marine Biology*, *163*:73. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2845-7>
- Sonier, R., Tremblay, R., Olivier, F., Meziane, T. & Comeau, L. A. (2017). Cultured eastern oysters (*Crassostrea virginica*): retention and assimilation of picophytoplankton using a multi-biomarker approach. *Aquatic Living Resources*, *30*:31. <https://doi.org/10.1051/alr/2017031>
- Soon, T. K. & Zheng, H. (2019). Climate Change and Bivalve Mass Mortality in Temperate Regions. In *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* (pp. 109–129). [https://doi.org/10.1007/398\\_2019\\_31](https://doi.org/10.1007/398_2019_31)
- Soto-Navarro, J., Jordá, G., Amores, A., Cabos, W., Somot, S., Sevault, F., Macías, D., Djurdjevic, V., Sannino, G., Li, L. & Sein, D. (2020). Evolution of Mediterranean sea water properties under climate change scenarios in the Med-CORDEX ensemble. *Climate Dynamics*, *54*:2135–2165. <https://doi.org/10.1007/s00382-019-05105-4>
- Steeves, L. E., Filgueira, R., Guyondet, T., Chassé, J. & Comeau, L. (2018). Past, present, and future: performance of two bivalve species under changing environmental conditions. *Frontiers in Marine Science*, *5*:184. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00184>
- Strohmeier, T., Strand, Ø., Alunno-Bruscia, M., Duinker, A. & Cranford, P. J. (2012). Variability in particle retention efficiency by the mussel *Mytilus edulis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *412*:96–102. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.11.006>
- Thomas, Y. & Bacher, C. (2018). Assessing the sensitivity of bivalve populations to global warming using an individual-based modelling approach. *Global Change Biology*, *24*:4581–4597. <https://doi.org/10.1111/gcb.14402>
- Thomas, Y., Cassou, C., Gernez, P. & Pouvreau, S. (2018). Oysters as sentinels of climate variability and climate change in coastal ecosystems. *Environmental Research Letters*, *13*:104009. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aae254>
- Thorp, C. H. (1994). Population variation in *Ficopomatus enigmaticus* (Fauvel) (Polychaeta-Serpulidae), in a brackish water millpond at Emworth, West Sussex, U.K. *Mémoires Du Muséum National d'histoire Naturelle*, *162*:585–591.
- Toupoint, N. (2012). Le succès de recrutement de la moule bleue: influence de la qualité de la ressource trophique. Université du Québec à Rimouski. 215 p. <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cbdv.200490137/abstract>
- Toupoint, N., Gilmore-Solomon, L., Bourque, F., Myrand, B., Pernet, F., Olivier, F. & Tremblay, R. (2012). Match/mismatch between the *Mytilus edulis* larval supply and seston quality: Effect on recruitment. *Ecology*, *93*:1922–1934. <https://doi.org/10.1890/11-1292.1>
- Tremblay, R., Olivier, F., Bourget, E. & Rittschof, D. (2007). Physiological condition of *Balanus amphitrite* cyprid larvae determines habitat selection success. *Marine Ecology Progress Series*, *340*:1–8. <https://doi.org/10.3354/meps340001>
- Trombetta, T., Vidussi, F., Mas, S., Parin, D., Simier, M. & Mostajir, B. (2019). Water temperature drives phytoplankton blooms in coastal waters. *PLoS ONE*, *14*:e0214933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0214933>



- Troost, K., Gelderman, E., Kamermans, P., Smaal, A. C. & Wolff, W. J. (2009). Effects of an increasing filter feeder stock on larval abundance in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Journal of Sea Research*, 61:153–164. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2008.11.006>
- Utermöhl, H. (1931). Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton.(Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.). *Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie*, 5:567–595.
- van der Schatte Olivier, A., Jones, L., Le Vay, L., Christie, M., Wilson, J. & Malham, S. K. (2020). A global review of the ecosystem services provided by bivalve aquaculture. *Reviews in Aquaculture*, 12:3–25. <https://doi.org/10.1111/raq.12301>
- Vázquez, E., Woodin, S. A., Wethey, D. S., Peteiro, L. G. & Olabarria, C. (2021). Reproduction under stress: acute effect of low salinities and heat waves on reproductive cycle of four ecologically and commercially important bivalves. *Frontiers in Marine Science*, 8:685282. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.685282>
- Veniot, A., Bricelj, V. M. & Beninger, P. G. (2003). Ontogenetic changes in gill morphology and potential significance for food acquisition in the scallop *Placopecten magellanicus*. *Marine Biology*, 142:123–131. <https://doi.org/10.1007/s00227-002-0922-6>
- Villamagna, A. M., Angermeier, P. L. & Bennett, E. M. (2013). Capacity, pressure, demand, and flow: A conceptual framework for analyzing ecosystem service provision and delivery. *Ecological Complexity*, 15:114–121. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2013.07.004>
- Visciano, P., Schirone, M., Berti, M., Milandri, A., Tofalo, R. & Suzzi, G. (2016). Marine biotoxins: occurrence, toxicity, regulatory limits and reference methods. *Frontiers in Microbiology*, 7:1051. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01051>
- Visser, P. M., Verspagen, J. M. H., Sandrini, G., Stal, L. J., Matthijs, H. C. P., Davis, T. W., Paerl, H. W. & Huisman, J. (2016). How rising CO<sub>2</sub> and global warming may stimulate harmful cyanobacterial blooms. *Harmful Algae*, 54:145–159. <https://doi.org/10.1016/j.hal.2015.12.006>
- Whyte, J. N. C., Bourne, N. & Ginther, N. G. (1990). Biochemical and energy changes during embryogenesis in the rock scallop *Crassadoma gigantea*. *Marine Biology*, 106:239–244. <https://doi.org/10.1007/BF01314806>
- Wohlers-Zöllner, J., Biermann, A., Engel, A., Dörge, P., Lewandowska, A. M., von Scheibner, M. & Riebesell, U. (2012). Effects of rising temperature on pelagic biogeochemistry in mesocosm systems: a comparative analysis of the AQUASHIFT Kiel experiments. *Marine Biology*, 159:2503–2518. <https://doi.org/10.1007/s00227-012-1958-x>
- Wright, R. T., Coffin, R. B., Ersing, C. P. & Pearson, D. (1982). Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnology and Oceanography*, 27:91–98. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.1.0091>
- Yvon-Durocher, G., Jones, J. I., Trimmer, M., Woodward, G. & Montoya, J. M. (2010). Warming alters the metabolic balance of ecosystems. *Philosophical Transactions of The Royal Society B: Biological Sciences*, 365:2117–2126. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0038>