

Titre

Tolérance thermique et adaptation physiologique de l'huître dans un environnement changeant.

Acronyme

BODY

Unité de recherche et équipe d'accueil

Laboratoire de Physiologie des Invertébrés – Ifremer Brest

LEMAR UMR6539 CNRS/UBO/IRD/IFREMER Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin, Equipe

Encadrement, et contacts

Directeur de Thèse : [Dr Fabrice Pernet](#)

- Fonction et spécialité : Cadre de Recherche Ifremer.

Spécialités : Écophysiologie des organismes marins : adaptation et acclimatation du métabolisme lipidique aux changements de l'environnement.

- Diplôme le plus élevé obtenu : HDR 2016

- École doctorale de rattachement : EDSML

- Adresse : Technopole Iroise - CS 10070 29280 PLOUZANE

- Unité de recherche/Laboratoire :

[LPI](#) : Laboratoire de Physiologie des Invertébrés

[LEMAR](#) UMR6539 CNRS/UBO/IRD/IFREMER Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin,

- Tél. : 02 98 22 46 37

- Mail : fabrice.pernet@ifremer.fr

Encadrant scientifique : [Dr Elodie Fleury](#)

- Fonction et spécialité : Cadre de recherche Ifremer.

Spécialités : physiologie des mollusques, biologie moléculaire, transcriptomique – Coordinatrice du réseau ECOSCOPA (avec Stéphane Pouvreau)

- Diplôme le plus élevé obtenu : Doctorat en biologie

- Centre Ifremer de Bretagne

- Département : RBE Ressources Biologiques et Environnement

- Unité de recherche/Laboratoire :

[LPI](#) : Laboratoire de Physiologie des Invertébrés

[LEMAR](#) UMR6539 CNRS/UBO/IRD/IFREMER Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin,

- Tél. : 02 98 22 42 31

- Mail : efleury@ifremer.fr

Co-encadrant scientifique : [Dr Charlotte Corporeau](#)

- Fonction et spécialité à l'Ifremer : Cadre de recherche Ifremer. Spécialités : Physiologie, biochimie et métabolisme

- Diplôme le plus élevé obtenu : Doctorat en biologie

- Centre Ifremer de Bretagne

- Département : RBE Ressources Biologiques et Environnement

- Unité de recherche/Laboratoire :

[LPI](#) : Laboratoire de Physiologie des Invertébrés

[LEMAR](#) UMR6539 CNRS/UBO/IRD/IFREMER Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin,

- Tél. : 02 98 22 47 64

- Mail : charlotte.corporeau@ifremer.fr

Résumé du projet

Les études climatologiques de ces dernières décennies ont mis en évidence une élévation des températures usuellement mesurées dans l'eau et l'air, et par une augmentation du niveau de la mer. Dans ce contexte, il apparaît crucial d'évaluer les capacités d'acclimatation des espèces intertidales aux conditions climatiques locales, et en particulier aux variations thermiques de grandes amplitudes qu'elles subissent entre les périodes d'immersion et d'exondation. En effet, la nature de l'habitat et la hauteur sur estran des espèces intertidales va déterminer l'amplitude des températures qu'elles subissent lorsqu'elles sont émergées. Or, les populations vivant à leur limite maximale de tolérance thermique pourraient être plus vulnérables aux changements climatiques.

L'objectif principal de ce projet de thèse consiste à étudier les traits de vie et les capacités d'acclimatation d'un mollusque bivalve intertidal en fonction de l'altitude et de la latitude. Cette étude porte principalement sur l'huître creuse *Crassostrea gigas*. Plus précisément, les objectifs sont i) d'analyser *in situ* avec des capteurs électroniques endogènes comment la température corporelle de cette espèce varie en fonction de l'habitat, de l'origine des individus (populations sauvages vs élevages), des temps d'exondation et des conditions hydro-climatiques, ii) de caractériser les mécanismes physiologiques de l'acclimatation (synthèse de protéines de choc thermique, adaptation homéovisqueuse des membranes cellulaires, dépression métabolique par exemple) chez cette espèce en lien avec les variations temporelles de la température corporelle, iii) de modéliser, à partir des données endogènes collectées, l'allocation aux différentes fonctions physiologiques lors des conditions d'émersion, selon les gradients bathymétriques. Ces travaux vont permettre d'analyser les mécanismes de tolérance thermique de ce mollusque bivalve durant les phases d'exondation, et les conséquences du changement de température endogène sur ses caractères physiologiques et anatomiques. L'évaluation de la plasticité des individus selon ces conditions constituera une condition préalable fondamentale pour faire des prédictions sur les aires de répartition des huîtres dans le contexte des changements climatiques, et de ses capacités de colonisation des côtes nord européennes.

Abstract

Climatological studies over the last few decades have shown a rise in the temperatures usually measured in water and air, and by a rise in sea level. In this context, it appears crucial to assess the acclimatization capacities of intertidal species to local climatic conditions, and in particular to the large amplitude thermal variations they encounter between periods of immersion and exoneration. Indeed, the nature of the habitat and the foreshore height of intertidal species will determine the amplitude of the temperatures they experience when they emerge. However, populations living at their maximum thermal tolerance limit may be more vulnerable to climate change.

The main objective of this thesis project is to study the life traits and acclimatization capacities of an intertidal bivalve mollusc as a function of altitude and latitude. This study focuses on the cupped oyster *Crassostrea gigas*. More specifically, the objectives are i) to analyze *in situ* with endogenous electronic sensors how the body temperature of this species varies according to the habitat, the origin of the individuals (wild vs. farmed animals), the shoreline exposure and the hydro-climatic conditions, ii) to characterize the physiological mechanisms of acclimatization (synthesis of heat shock proteins, homeoviscous adaptation of cell membranes, metabolic depression for example) in this species in relation to temporal variations in body temperature, iii) to use mechanistic modelling, from the endogenous data collected, to investigate the allocation to the different physiological functions during emergence conditions, according to bathymetric gradients. This work will be useful to analyze the mechanisms of thermal tolerance of this bivalve mollusc during the phases of shoreline exposure, and the consequences of endogenous temperature change on its physiological and anatomical characteristics. The evaluation of the plasticity of individuals under these conditions will be a fundamental prerequisite for making predictions on the oyster's distribution ranges in the context of climate change, and on its ability to colonize the northern European coasts.

Contexte, objectifs et intérêts scientifiques Contexte scientifique et technologique

Les zones côtières marines sont particulièrement exposées à l'impact croissant du changement global avec de nombreux épisodes au cours desquels plusieurs paramètres biotiques et abiotiques varient subitement et fortement (IPCC, 2014). Les organismes vivant dans ces zones côtières doivent s'acclimater à ces environnements changeants tout en optimisant leurs performances physiologiques en termes de fitness et de métabolisme énergétique (Parker et al., 2017). La compréhension des réponses adaptatives individuelles en termes de caractères physiologiques (reproduction, croissance, survie, *i.e.* Hamdoun et al., 2003) ou anatomiques (taille, couleur ou épaisseur de la coquille ; Zardi et al., 2016) et l'intégration de leurs conséquences à l'échelle des populations est nécessaire pour essayer de prédire l'évolution de ces espèces en réponse aux changements globaux (Denny et al., 2011 ; Tomanek 2012, Chui et al., 2017).

Dans ce contexte, nous proposons d'étudier la dynamique et l'amplitude des variations de la température corporelle d'un organisme intertidal, l'huître creuse *Crassostrea gigas*, soumis à de fortes variations thermiques en lien avec sa durée d'exondation définie par sa position sur l'estran et son mode d'élevage (en poche ou naturellement fixée sur la roche), et selon, un gradient latitudinal. Ce mollusque bivalve se développe exclusivement sur l'estran, zone de balancement des marées, et est de ce fait régulièrement soumis à de fortes variations de température, de salinité, d'irradiation solaire ou encore d'oxygène (Chapman et al., 2011). Sa répartition sur l'estran peut varier : les huîtres sont fixées soit sur des roches pour les bancs sauvages, soit élevées sur des filières, des pearls-nets, au sol ou dans des poches sur l'estran ou en eau profonde. Selon sa position sur estran, l'huître (élevée ou naturelle) va être exposée à des températures très diverses de l'eau ou de l'air de son environnement proche, et à des durées d'exondation très variables. La température subie par les organes de l'huître va donc être considérablement variable selon le microenvironnement de l'animal. Lorsque les huîtres sont immergées, il est déjà bien connu que la température de l'eau de mer va directement influencer le métabolisme de l'huître creuse, bloquer les processus d'infection virale (Delisle et al., 2018) et augmenter les taux de survie face aux mortalités liées au virus OshV-1 (Pernet et al. 2012, Petton et al. 2013, Pernet et al., 2015, Renault et al., 2014) ou aux bactéries du genre *Vibrio* (Le Roux et al., 2016, Petton et al., 2015). Cependant, lors de l'exondation, il n'existe que très peu de données sur les températures directement mesurées dans l'huître vivante et leur influence sur le métabolisme énergétique et la survie face aux pathogènes. De récentes études ont mis en évidence, via l'utilisation de « robot » enregistrant les conditions environnementales proches des moules lors d'un cycle de marée complet, que les expérimentations de laboratoire avaient largement sous-estimé la tolérance thermique et les fréquences cardiaques atteintes par ces individus *in situ* en réponse aux variations de températures de l'eau (Tagliarolo & McQuaid, 2016). De même, des mesures de température enregistrées au sein de coquilles vides d'huîtres *Crassostrea virginica* déployées sur le terrain pendant des cycles de marée ont permis d'obtenir des premières informations sur températures naturellement rencontrées dans l'animal (Malek, J. C., 2010). Mais ces mesures ne sont pas réelles et ne prennent pas en compte les régulations internes mises en œuvre par l'animal vivant, par exemple les écartements valvaires, qui influenceraient la dynamique de sa température endogène (Fitzhenry et al., 2003). L'intérêt de notre projet de thèse est de suivre, pour la première fois, la dynamique de la température endogène réelle directement dans l'animal vivant *in situ* (bio-logging) en fonction de l'altitude et de la latitude, pour pouvoir modéliser l'impact des changements de température endogène sur les performances physiologiques des animaux en fonction de son niveau bathymétrique.

En effet, les relations entre les variations de température endogène de l'huître creuse durant l'exondation et ses performances physiologiques (survie, reproduction et croissance) restent encore aujourd'hui largement méconnus. Plus précisément, les seuils de tolérance thermique de l'huître, ses capacités d'acclimatation aux températures locales variant au rythme des marées, et les impacts directs de ces variations sur les performances physiologiques et sur les caractères morpho-

anatomiques nécessitent d'être approfondis. Accroître nos connaissances sur les seuils de tolérance thermique de l'huître et ses capacités d'adaptation au maximum réel de température rencontrée durant l'exondation reste fondamental afin de faire des prédictions à long terme sur les aires de répartition des huîtres selon les différents scénarios proposés du changement climatique (Susarellu et al., 2013, Thomas et al., 2015). Ces connaissances permettront également d'estimer de la capacité de l'huître à survivre dans un contexte de réchauffement climatique, sachant que les populations vivant à leur limite maximale de tolérance thermique pourraient être plus vulnérables aux changements climatiques (Scanes et al., 2017).

Ce sujet de thèse s'appuie sur le développement technologique de capteurs électroniques de température endogène (miniaturisés et autonomes), les capteurs BODY, développés pour la première fois pour une espèce intertidale sessile (bio-logging). Le projet BODY financé par le LabexMER en 2018 sur la thématique « Emergence », a permis le développement des capteurs BODY intégrables à l'huître *in situ*. Ces capteurs permettront d'acquérir les données de température corporelle de l'huître dans son milieu naturel au cours des saisons et sur plusieurs années (une donnée par minute ou dans des mésocosmes simulant les marées naturelles). Cette avancée technologique permettra d'acquérir un jeu de données unique sur les variations de températures internes de l'huître creuse, selon différents modes de croissance (cultivée *versus* sauvage) et de positionnement sur la bande littorale, ou selon différents facteurs contrôlés en mésocosmes. Le professeur Brian Helmuth du Marine Science Center (Northeastern University) ; co-porteur du projet BODY LabexMER, fera l'objet d'un dossier pour professeur invité en 2021 en tant qu'expert international sur cette thématique. Nous avons également obtenu son accord pour que le (la) futur(e) étudiant(e) soit accueilli au sein de son laboratoire dans le cadre d'échanges internationaux.

Positionnement stratégique

Le sujet scientifique proposé s'inscrit dans une démarche qui vise à comprendre et mesurer la capacité des organismes marins à répondre aux contraintes de leur milieu dans un environnement changeant. Les travaux réalisés au cours de cette thèse contribueront à étudier les réponses mises en œuvre par les organismes face aux contraintes environnementales qui sollicitent la régulation de nombreux processus, y compris le métabolisme énergétique, impliqués dans différentes fonctions physiologiques. En effet, la complexité des réponses s'explique par la nécessité qu'ont les organismes de hiérarchiser leurs fonctions physiologiques en fonction des conditions environnementales.

Une meilleure connaissance de la nature des compromis fonctionnels sous-jacents, des contraintes énergétiques et de leurs conséquences en termes de fitness est indispensable afin de mieux appréhender la capacité des organismes et des populations à répondre aux contraintes du milieu, qu'elles soient naturelles ou d'origine anthropique. Dans ce contexte, en s'appuyant sur la diversité des expertises en physiologie, le laboratoire se propose d'acquérir des données permettant de mieux appréhender les caractéristiques phénotypiques de cet organisme, selon l'altitude et la latitude. Nous proposons donc de contribuer à l'apport de connaissances de la tolérance thermique de l'huître via, i) le suivi *in situ* avec des capteurs électroniques endogènes de la température corporelle de cette espèce selon l'habitat, l'origine des individus (populations sauvages vs élevages), des temps d'exondation et des conditions hydro-climatiques, ii) la caractérisation des mécanismes et des trades-off physiologiques induits chez cette espèce en lien avec ces paramètres iii) la modélisation de l'allocation aux différentes fonctions physiologiques lors des conditions d'émersion, selon les gradients bathymétriques.

Originalité et caractère innovant

L'originalité du sujet est de caractériser le lien entre l'adaptation thermique de l'huître à l'exondation *in situ* en termes de mécanismes physiologiques (reproduction, croissance, survie) et des caractères morpho-anatomiques « originaux » de l'huître, tels que l'épaisseur et la couleur de la coquille, ou encore la taille des palpes, qui varie selon la turbidité de l'environnement (Dutertre et al., 2009). En effet, il n'existe à ce jour que peu d'études ayant couplé des approches de variations de caractères physiologiques et anatomiques. Ce sujet de thèse repose sur la maîtrise et l'intégration d'une large gamme d'approches méthodologiques (suivi de température endogène, performances écophysiologicals et comportementales, caractères morpho-anatomiques, modélisation) au travers d'études *in situ* et en milieu contrôlé.

Le caractère innovant du sujet résulte également de l'utilisation de capteurs endogènes BODY autonomes et miniaturisés développés à l'Ifremer qui permettront d'obtenir des jeux de données uniques sur les variations thermiques endogènes réelles de l'huître lors de l'exondation dans son milieu naturel dans le temps (en fonction des saisons), dans l'espace (en fonction de la position bathymétrique), et selon un gradient latitudinal. Aujourd'hui, il n'existe aucune donnée de température endogène de l'huître, et il n'existe actuellement que très peu de données physiologiques sur l'huître creuse *Crassostrea gigas* face aux événements de stress thermique pendant l'émersion (respiration, rythme cardiaque, métabolisme) (Scanes et al., 2017). Le rôle de l'acclimatation microclimatique dans la définition des limites de tolérance thermique a été récemment étudié sur d'autres espèces d'intérêt écologique et économique majeur, tels que la moule *Mytilus californianus* (Helmuth, 1998 ; Helmuth and Hofmann, 2001 ; Helmuth et al. 2002, 2016 ; Denny et al., 2011), la moule *Perna perna* (Tagliarolo & McQuaid, 2016), la patelle *Patella vulgata* (Chapperon et al., 2016) ou plus récemment l'huître australienne *Saccostrea glomerata* (Parker et al., 2017). Les travaux du Pr. Helmuth indiquent qu'aujourd'hui, les espèces intertidales semblent réparties dans le monde à leur limite extrême de tolérance thermique (Helmuth et al., 2016). Il démontre ainsi que le changement climatique pourrait induire des impacts forts en certains points du globe où les espèces intertidales dépasseraient leur tolérance thermique. Il sera par conséquent intéressant d'étudier où se situe l'huître creuse dans ce contexte de changement climatique.

Approches méthodologiques

Dans ce contexte scientifique et technologique, le premier objectif de la thèse sera d'analyser comment la température corporelle de l'huître varie dans le milieu naturel en fonction de l'altitude et de la latitude. Il s'agira de mesurer les variations de température internes atteintes par les huîtres en fonction d'un gradient bathymétrique (haut, milieu, bas d'estran), qui fera varier les temps d'exondation et d'immersion, ainsi que sur différents sites dispersés sur la façade Atlantique. Les variations de la température corporelle des animaux seront mesurées *in situ*, à l'aide des capteurs endogènes BODY, en parallèle des conditions météorologiques proches des animaux susceptibles d'influencer ces variations, telles que la température de l'air (exondation), de l'eau (immersion), l'ensoleillement, l'humidité, le vent, la pluviométrie ou encore le rythme des marées (jour comme nuit). L'analyse de ces données permettra d'estimer dans quelles mesures l'altitude et la latitude influencent la température interne de l'animal et donnera les limites hautes et basses des températures endogènes naturellement rencontrées par l'animal dans son milieu, selon son mode de vie. La plupart de ces données seront acquises dans le cadre du projet ECOSCOPIA. La thèse pourra en effet s'adosser aux différents sites ateliers de cet observatoire national. Les expérimentations d'estran pourront ainsi être menées sur 4 sites contrastés : en Normandie, en rade de Brest, en Pays de Loire et dans le bassin d'Arcachon, afin d'étudier 4 écosystèmes contrastés de la façade atlantique.

Le second objectif de la thèse consistera à évaluer, via des prélèvements effectués simultanément sur les animaux lors du suivi *in situ*, les mécanismes physiologiques de l'acclimatation chez cette espèce en lien avec les variations temporelles de la température corporelle. Pour ce faire, différents descripteurs physiologiques tels que le taux de croissance, le développement gonadique, et le taux de survie seront mesurés en parallèle de mesures physiologiques (*i.e.* synthèse de protéines de choc thermique, adaptation homéovisqueuse des membranes cellulaires, dépression métabolique) et de certains caractères morfo-anatomiques (*i.e.* couleur, épaisseur de la coquille, taille des palpes).

Le troisième objectif consistera à participer, à partir des données de température interne et externes collectées, au développement de modèles éco-physiologiques de type DEB en lien avec des modélisateurs du laboratoire. L'allocation aux différentes fonctions physiologiques selon l'altitude et la latitude sera analysée. Ces travaux pourront permettre de déterminer les conditions (position sur l'estran, amplitude de marée, météo) propices pour obtenir les meilleures performances physiologiques de l'huître dans son environnement, et plus particulièrement la position optimale sur l'estran pour le meilleur ratio croissance / survie / reproduction. Enfin, à terme, ces travaux de modélisation devraient permettre de tester, en fonction des différents scénarios de réchauffement climatique, si la distribution des bancs sauvages est susceptible d'évoluer, et d'estimer les capacités d'adaptation nécessaires à l'huître pour compenser les effets du changement climatique.

Résultats attendus et valorisation

- i) Valider une méthodologie permettant de mesurer l'étendue du répertoire thermique de l'huître creuse *in situ* ;
- ii) Obtention d'un jeu de données unique sur les variations de températures internes de l'huître creuse, selon différents modes de croissance (cultivée versus sauvage) et de positionnement sur la bande littorale ;
- iii) Examiner l'étendue de la variabilité interindividuelle selon l'altitude, de la latitude et l'habitat
- iv) Caractériser les mécanismes physiologiques de l'acclimatation chez cette espèce en lien avec les variations temporelles de la température corporelle,
- v) Participer à la modélisation, à partir des données endogènes collectées, de l'allocation aux différentes fonctions physiologiques selon les facteurs étudiés.

Partenariats

Collaborations externes :

- Pr. Brian Helmuth, Department of Marine and Environmental Sciences and School of Public Policy and Urban Affairs, Northeastern University, Boston, USA. (voir lettre de soutien pour collaboration) - Pr. Fernando Lima Departamento de Biologia, Faculdade de Ciências da Universidade do Porto, Porto, Portugal.

Collaborations internes :

LEMAR IRD

ODE/UL

DYNECO/LEBCO

REM/RDT

Bibliographie

- Chapman, R. W., Mancía, A., Beal, M., Veloso, A., Rathburn, C., Blair, A., Holland, A.F., Warr G.W., Didinato, G. Sokolova I.M & Wirth, E. F. (2011). The transcriptomic responses of the eastern oyster, *Crassostrea virginica*, to environmental conditions. *Molecular Ecology*, 20(7), 1431-1449.
- Chapperon, C., Volkenborn, N., Clavier, J., Séité, S., Seabra, R., & Lima, F. P. (2016). Exposure to solar radiation drives organismal vulnerability to climate: Evidence from an intertidal limpet. *Journal of thermal biology*, 57, 92-100.
- Chui, A. P. Y., & Ang Jr, P. (2017). High tolerance to temperature and salinity change should enable scleractinian coral *Platygyra acuta* from marginal environments to persist under future climate change. *PloS one*, 12(6), e0179423.
- Clarke, A. P., Mill, P. J., & Grahame, J. (2000). The nature of heat coma in *Littorina littorea* (Mollusca: Gastropoda). *Marine Biology*, 137(3), 447-451.
- Delisle, L., Petton, B., Burguin, J. F., Morga, B., Corporeau, C., & Pernet, F. (2018). Temperature modulate disease susceptibility of the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and virulence of the Ostreid herpesvirus type 1. *Fish & shellfish immunology*, 80, 71-79.
- Denny, M. W., Dowd, W. W., Bilir, L., & Mach, K. J. (2011). Spreading the risk: small-scale body temperature variation among intertidal organisms and its implications for species persistence. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 400(1), 175-190.
- Dutertre, M., Barillé, L., Beninger, P. G., Rosa, P., & Gruet, Y. (2009). Variations in the pallial organ sizes of the invasive oyster, *Crassostrea gigas*, along an extreme turbidity gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), 431-436.
- Evans, R. G. (1948). The lethal temperatures of some common British littoral molluscs. *The Journal of Animal Ecology*, 165-173.
- Fitzhenry, T., Halpin, P. M., & Helmuth, B. (2004). Testing the effects of wave exposure, site, and behavior on intertidal mussel body temperatures: applications and limits of temperature logger design. *Marine Biology*, 145(2), 339-349.
- Green, T. J., Vergnes, A., Montagnani, C., & Lorget, J. (2016). Distinct immune responses of juvenile and adult oysters (*Crassostrea gigas*) to viral and bacterial infections. *Veterinary research*, 47(1), 72.
- Hamdoun, A. M., Cheney, D. P., & Cherr, G. N. (2003). Phenotypic plasticity of HSP70 and HSP70 gene expression in the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*): implications for thermal limits and induction of thermal tolerance. *The Biological Bulletin*, 205(2), 160-169.
- Helmuth, B. S. (1998). Intertidal mussel microclimates: predicting the body temperature of a sessile invertebrate. *Ecological Monographs*, 68(1), 51-74.
- Helmuth, B. S., & Hofmann, G. E. (2001). Microhabitats, thermal heterogeneity, and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *The Biological Bulletin*, 201(3), 374-384.
- Helmuth, B., Harley, C. D., Halpin, P. M., O'donnell, M., Hofmann, G. E., & Blanchette, C. A. (2002). Climate change and latitudinal patterns of intertidal thermal stress. *Science*, 298(5595), 1015-1017.

Helmuth, B., Choi, F., Matzelle, A., Torossian, J. L., Morello, S. L., Mislán, K. A. S., ... & Tockstein, A. (2016). Long-term, high frequency in situ measurements of intertidal mussel bed temperatures using biomimetic sensors. *Scientific data*, 3, 160087.

IPCC, 2014: Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Summaries, Frequently Asked Questions, and Cross-Chapter Boxes. A Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Field, C.B., V.R. Barros, D.J. Dokken, K.J. Mach, M.D. Mastrandrea, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland, 190 pp.

Le Moullac, G., Bacca, H., Huvet, A., Moal, J., Pouvreau, S., & Van Wormhoudt, A. (2007). Transcriptional regulation of pyruvate kinase and phosphoenolpyruvate carboxykinase in the adductor muscle of the oyster *Crassostrea gigas* during prolonged hypoxia. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 307(7), 371-382.

Le Roux, F., Wegner, K. M., & Polz, M. F. (2016). Oysters and vibrios as a model for disease dynamics in wild animals. *Trends in microbiology*, 24(7), 568-580.

Malek, J. C. (2010). The effects of intertidal exposure on disease, mortality, and growth of the eastern oyster, *Crassostrea virginica* (Master thesis). University of Maryland, College Park, Maryland, U.S.A. Retrieved from <http://drum.lib.umd.edu/handle/1903/11105>

Parker, L. M., Scanes, E., O'Connor, W. A., Coleman, R. A., Byrne, M., Pörtner, H. O., & Ross, P. M. (2017). Ocean acidification narrows the acute thermal and salinity tolerance of the Sydney rock oyster *Saccostrea glomerata*. *Marine Pollution Bulletin*, 122(1-2), 263-271.

Pernet, F., Tremblay, R., Redjah, I., Sévigny, J. M., & Gionet, C. (2008). Physiological and biochemical traits correlate with differences in growth rate and temperature adaptation among groups of the eastern oyster *Crassostrea virginica*. *Journal of Experimental Biology*, 211(6), 969-977.

Pernet, F., Barret, J., Le Gall, P., Corporeau, C., Degremont, L., Lagarde, F., Pepin J.F., & Keck, N. (2012). Mass mortalities of Pacific oysters *Crassostrea gigas* reflect infectious diseases and vary with farming practices in the Mediterranean Thau lagoon, France. *Aquaculture Environment Interactions*, 2(3), 215-237.

Pernet, F., Tamayo, D., & Petton, B. (2015). Influence of low temperatures on the survival of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) infected with ostreid herpes virus type 1. *Aquaculture*, 445, 57-62.

Petton, B., Pernet, F., Robert, R., & Boudry, P. (2013). Temperature influence on pathogen transmission and subsequent mortalities in juvenile Pacific oysters *Crassostrea gigas*. *Aquaculture environment interactions*, 3, 257-273.

Petton, B., Bruto, M., James, A., Labreuche, Y., Alunno-Bruscia, M., & Le Roux, F. (2015). *Crassostrea gigas* mortality in France: the usual suspect, a herpes virus, may not be the killer in this polymicrobial opportunistic disease. *Frontiers in microbiology*, 6.

Renault, T., Bouquet, A. L., Maurice, J. T., Lupo, C., & Blachier, P. (2014). Ostreid herpesvirus 1 infection among Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) spat: relevance of water temperature to virus replication and circulation prior to the onset of mortality. *Applied and environmental microbiology*, 80(17), 5419-5426.

Scanes, E., Parker, L. M., O'Connor, W. A., Stapp, L. S., & Ross, P. M. (2017). Intertidal oysters reach their physiological limit in a future high-CO₂ world. *Journal of Experimental Biology*, 220(5), 765-774.

Stillman, J., & Somero, G. (1996). Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution. *Journal of Experimental Biology*, 199(8), 1845-1855.

Sussarellu, R., Huvet, A., Lapègue, S., Quillen, V., Lelong, C., Cornette, F., ... & Boudry, P. (2015). Additive transcriptomic variation associated with reproductive traits suggest local adaptation in a recently settled population of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Bmc Genomics*, 16(1), 808.

Tagliarolo, M., & McQuaid, C. D. (2016). Field measurements indicate unexpected, serious underestimation of mussel heart rates and thermal tolerance by laboratory studies. *PLoS one*, 11(2), e0146341.

Thomas, Y., Pouvreau, S., Alunno-Bruscia, M., Barillé, L., Gohin, F., Bryère, P., & Gernez, P. (2016). Global change and climate-driven invasion of the Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) along European coasts: a bioenergetics modelling approach. *Journal of biogeography*, 43(3), 568-579.

Tomanek, L. (2012). Environmental proteomics of the mussel *Mytilus*: implications for tolerance to stress and change in limits of biogeographic ranges in response to climate change.

Zardi, G. I., Nicastro, K. R., McQuaid, C. D., Ng, T. P. T., Lathlean, J., & Seuront, L. (2016). Enemies with benefits: parasitic endoliths protect mussels against heat stress. *Scientific reports*, 6.