Rapports Internes de la Direction des Ressources Vivantes de l'IFREMER

1

MODELISATION DE L'ECOSYSTEME DU BASSIN DE MARENNES-OLERON

(RAPPORT 1991)

O. RAILLARD, D. RAZET, J. PROU et M. HERAL





RIDRV-91-07-RA/LA TREMBLADE

INSTITUT FRANCAIS DE RECHERCHE POUR L'EXPLOITATION DE LA MER

Adresse : IFREMER UREA Mus de Loup 17390 LA TREMBLADE Tél. : 46.36.18.41

DIRECTION DES RESSOURCES VIVANTES

DEPARTEMENT RESSOURCES AQUACOLES

STATION/LABORATOIRE LA TREMBLADE

AUTEURS (S):		CODE :
O. RAILLARD, D. RAZET, J. PROU ET M. HERAL		RIDRV-91-07-RA/ LA TREMBLADE
TITRE : MODELISATION DE L'ECOSYSTEME DU BASSIN DE MARENNES-OLERON		Date : Tirage en nombre :
		Nb pages : 179 Nb figures : Nb photos :
CONTRAT (intitulé)		DIFFUSION libre
Convention Région N° Poitou-Charentes 1991		restreinte 🗅 confidentielle

RESUME

Les expérimentations en continu sur le site du Chapus au centre du bassin de Marennes-Oléron pendant le mois de mai 1990 ont permis de déterminer le comportement des huîtres (filtration et ingestion). Dans le bassin de Marennes-Oléron les huîtres sont toujours au-dessus du seuil de production de pseudofeces qui régulent la qualité de nourriture ingérée. Ces résultats démontrent par ailleurs qu'il existe nettement un tri du matériel particulaire en suspension. Les huîtres rejettent préférentiellement le matériel minéral dans les pseudofeces alors que le matériel qui transite dans le tractus digestif est enrichi en matière organique. Un modèle trophique des huîtres a ainsi pu être établi avec de nouvelles lois de tri de la matière particulaire. Parallèlement l'acquisition de longues séries de turbidité des eaux a permis de calibrer un modèle de sédimentation – remise en suspension des vases du bassin.

mots clés: Séries en continu, turbidité, phytoplancton, physiologie huître *Crassostrea gigas*, modèle de croissance, modèle de remise en suspension.

FREMER© IFREMER - Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer, 1991

SOMMAIRE

Expérimentations de suivis en continu des facteurs physiques et biologiques qui contrôlent l'activité nutritionnelle des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron. Expériences mai 1990.

Taux de filtration, biodéposition et tri pré-ingestif chez l'huître *Crassostrea* gigas dans le bassin de Marennes-Oléron.

Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*

Modélisatin de la production ostréicole à Marennes–Oléron : introduction d'une formulation mathématique des échanges particulaires entre l'eau et les sédiments. Pages

60

1

76

135

EXPERIMENTATIONS DE SUIVIS EN CONTINU DES FACTEURS PHYSIQUES ET BIOLOGIQUES QUI CONTROLENT L'ACTIVITE NUTRITIONNELLE DES HUITRES DANS LE BASSIN DE MARENNES-OLERON. EXPERIENCES MAI 1990

A – DISPOSITIF EXPERIMENTAL

Il a pour but d'étudier le comportement trophique de l'huître (*Crassostrea gigas*) en fonction des paramètres physiques (figure 2) et des paramètres biologiques (concentration en phytoplancton, composition systématique du phytoplancton, ...).

- 1 -

Ces expériences sont menées au Chapus, où nous avons créé un circuit d'eau de mer, qui alimente en continu et sans décalage notable tous les bacs où se trouvent les huîtres et les appareils de mesure (figures 2 et 3).

Le circuit principal est composé :

- d'un bac de relevage

- d'un bac (appelé race-way) contenant 50 huîtres

3 circuits sont branchés en dérivation :

- pour un bac à fèces pseudofèces
- pour alimenter les appareils de mesure de l'eau de l'entrée du race-way
- pour alimenter les appareils de mesure de l'eau de sortie du race-way

Les appareils de mesure travaillent en continu, mais l'exploitation des valeurs nécessite parallèlement des prélèvements discrets qui seront analysés afin d'étalonner les enregistrements.

B – MESURES EN CONTINU

1 – Paramètres physiques

a – Température, conductivité, pression

Deux sondes SUBER situées l'une à un mètre du fond et l'autre en surface enregistrent sur mémoire morte une donnée toutes les dix minutes pendant la durée de l'expérience.





A la fin de l'expérience, elles sont vidées sur un micro ordinateur, les données de température sont exprimées en degrés centigrades, de pression en bars et de conductivité en micro-siemens par centimètre.

Le calcul de la salinité à partir de la conductivité après correction de la température est donné en annexe 2.

b – La hauteur d'eau (en mètre)

Un marégraphe à enregistrement papier donne la hauteur d'eau en fonction du temps.

c – Vitesse et direction du courant

Un courantomètre VALPORT BFM 108 est mouillé à environ un mètre du fond et toutes les minutes il donne :

- la direction (en degré par rapport au nord)

- la vitesse (en m.s-1)

Les données sont stockées en continu sur un micro ordinateur portable OLIVETTI M 111 sous forme de fichiers ASCII.

d – La houle et le clapot

Les détecteurs de l'appareil (houlographe) se situent à 2 mètres du fond. Ils enregistrent, toutes les 1 heure et demie, un quart d'heure de données à une fréquence de 2 mesures par seconde. Grâce aux méthodes d'analyse spectrale, la longueur et la hauteur de la houle et du clapot sont déterminées.

e – La turbidité (en NTU)

Deux néphélomètres, l'un à l'entrée et l'autre à la sortie du race-way, mesurent la turbidité.

f – Les débits (en l/h)

A l'entrée du race-way, un compteur d'eau permet d'évaluer le débit. Il sera estimé constant à 600 l/h. Les circuits dérivés (bac à fèces pseudofécès et appareils de mesure à l'entrée et la sortie du race-way) sont maintenus à un débit constant (figure 3). Une vérification est effectuée 2 à 3 fois par jour.

Le débit dans le race-way est de 600 l/h environ pendant toute la manipulation.

Les circuits des appareils de mesure étaient équipés de débimètres réglés à 50 et pour le bac à fécès pseudofécès à 100. Grâce à une abaque, on détermine les débits en ml/min (annexe 3).

Le débit dans les circuits des appareils de mesure (entrée et sortie) est égal à 450 ml/min soit 27 l/h. Celui du bac des fécès pseudofécès est égal à 1000 ml/min soit 60 l/h (cette valeur est approximative par extrapolation de la table de l'annexe 3).

g – Les conditions météorologiques

Les données de direction et de vitesse du vent, de pression atmosphérique et de pluviométrie sont enregistrées à la station I.N.R.A. (Institut National de Recherche Agronomique) de MOEZE à 3 kilomètres du point de prélèvement.

2 – Paramètres biotiques

<u>a – La fluorescence</u>

Deux fluorimètres (un à l'entrée et l'autre à la sortie du race-way) enregistrent la fluorescence.

Les néphélomètres et les fluorimètres sont reliés à une centrale d'acquisition permettant la collecte des données toutes les 3 secondes moyennées sur une minute. Chaque jour le vidage de la mémoire morte sur micro ordinateur OLIVETTI XP1 (386) permet le rapatriement des séries temporelles en fichier ASCII.

C – METHODE D'ETALONNAGE PAR PRELEVEMENTS DISCRETS

1 – Sur l'eau

Ils sont effectués toutes les 2 heures de 9 h 00 à 19 h 00, soit 6 prélèvements par jour, à l'entrée et à la sortie du bac contenant les huîtres (Voir figure 3 pour les lieux exacts de prélèvements). Différentes mesures sont effectuées sur le prélèvement d'un litre ainsi collecté.

a – La chlorophylle a et les phéopigments

- Préfiltration sur 250 μ m d'eau de mer prélevée.
- Filtration sur filtre Whatman GFC diamètre 25 mm de 50 à 100 cm³
 d'eau de mer préfiltrée, en ajoutant environ 1 cm³ de MgCO3 à 10 %
- Mettre le filtre dans un tube à vis à l'aide d'une pince
- Boucher le tube et le placer dans une glacière
- Mettre au congélateur à 30°C à l'obscurité

b – Les sestons

- Préfiltration sur 250 μ m de l'eau de mer prélevée
- Filtration sur filtre Whatman GFC diamètre 47 mm préalablement pesé de 250 à 500 cm³ d'eau de mer préfiltrée
- Rincer le filtre avec environ 50 $\rm cm^3$ d'eau distillée (pour éliminer le sel)
- Mettre le filtre en boite de pétri à l'aide d'une pince
- Stocker à l'étuve à 60 °C

c – Les CHN (carbone, hydrogène, azote)

- Préfiltrer l'eau de mer prélevée sur $250 \ \mu m$
- Filtrer sur filtre whatman GFC diamètre 25 mm, préalablement passé au four à 450 °C pendant 20 minutes, de 50 à 100 cm³ d'eau de mer préfiltrée
- Prélever le filtre à l'aide d'une pince et le passer dans des vapeurs d'HCl (pour éliminer les carbonates présents).
- Mettre en boite de pétri
- Stocker à l'étuve à 45 °C

Les prélèvements seront traités ultérieurement.

d – Taille des particules présentes

– Préfiltrer sur 250 μ m l'eau de mer prélevée

- Remplir un pilulier

- Ajouter environ 0.5 cm^3 de formol

- Placer le pilulier dans une glacière

Les prélèvements seront traités ultérieurement sur coulter-counter 256 canaux.

e – Systématique du phytoplancton

Les prélèvements se font uniquement un jour sur quatre.

- Prélever 1 l d'eau de mer mise dans un flacon

– Ajouter 2 ml de formol

Les prélèvements seront analysés ultérieurement.

2 – Les huîtres

a – Les biodépôts

On prélève toutes les deux heures de 12 h 00 à 18 h 00 les rejets des huîtres, soit 4 fois par jour.

Sur 7 huîtres plus 1 témoin de sédimentation, on prélève séparément pour chaque huître les fèces et les pseudofécès (figure 4), (à l'aide d'une pipette automatique), que l'on stocke dans des tubes. Les tubes sont bouchés mis dans une glacière puis stockés au congélateur à -30 °C.

<u>b – Le temps de transit</u>

On choisit une huître active et une culture de plancton monospécifique qui donne une couleur bien déterminée aux rejets des huîtres.

Figure 4. **HUITRE CREUSE CRASSOSTREA GIGAS** - 8 -+ pseudofeices bouche charniè foie_ palpes estomac intestin cœur fèces anus_ manteau muscle branchies adduct.





L'huître prélevée du race-way est placée dans un récipient contenant la culture de phytoplancton, puis une fois les fécès et les pseudofécès colorés apparus, on la replace dans le race-way. On observe et on note :

- l'heure d'ouverture de l'huître (T 1)

- l'heure d'apparition des pseudofécès colorés (T 2)

- l'heure d'apparition des fèces colorés (T 3)

- l'heure de remise dans le race-way (T 4)

- l'heure d'ouverture de l'huître (T 5)

- l'heure d'apparition des fèces non colorés (T 6)

Le temps de transit (Tt) est égale à Tt = T 6 - T4 lorsque T4 = T5 ou T6 - T5 dans les autres cas.

<u>c – Activité intervalvaire</u>

Toutes les 15 minutes, sur les 50 huîtres présentes dans le race-way, on compte le nombre d'huîtres actives, c'est-à-dire celles dont les valves sont entrouvertes.

d – Temps nécessaire à l'ouverture des huîtres

Au moment de la basse mer, on simule un assec en vidant le race-way pendant deux heures environ (une heure avant et une heure après la basse mer). Puis au moment de la remise en eau du bac (simulation de la marée montante), on compte toutes les minutes le nombre d'huitres ouvertes.

D - TRAITEMENT DES ECHANTILLONS AU LABORATOIRE

1 - Poids sec des huîtres

<u>a – Huîtres du race-way</u>

A la fin de l'expérience, elles sont ouvertes et on récupère la chair. On ne se préoccupera que de la masse totale des 50 huîtres. (de façon à ramener les résultats en gramme de poids sec). Elles sont stockées au congélateur à – 30 °C. Puis les chairs sont passées dans un lyophilisateur pour éliminer l'eau qu'elles contiennent. La pesée est effectuée après 24 heures au dessicateur.

b – Huîtres du bac à fécès et pseudofécès

Elles sont ouvertes, pesées individuellement et mises respectivement dans des boîtes de pétri préalablement pesées puis entreposées dans le congélateur à – 30°C. Après avoir été lyophilisées et passées 24 heures au dessiccateur on les pèse individuellement. Pour avoir leur poids sec on soustrait le poids de la boîte de pétri.

2 – Les sestons

litre.

- Sortir de l'étuve les boites de pétri contenant les filtres.
- Mettre 24 heures au dessiccateur
- Peser le filtre (P2)
- Mettre le filtre au four à 450°C pendant 20 minutes.
- Après refroidissement du four remettre les filtres dans leurs boîtes et dans le dessiccateur pendant 24 heures.
- Peser le filtre (P3).

Les poids des sestons sont obtenus ainsi :

Seston total = P2 -P1) Seston minéral = P3 -P1) en gramme Seston organique = P2 -P3)

Ces masses sont ramenées au même volume d'eau de mer filtré, soit 1

3 - Les chlorophylles a et ses phéopigments.

- Sortir les tubes à hémolyse contenant les filtres du congélateur.
- Broyer le filtre avec une spatule dans le tube à hémolyse à vis avec 5 ml d'acétone à 90 %.
- Laisser cette extrait acétonique de chlorophylle pendant 4 heures au réfrigérateur, tubes bouchés.
- Centrifuger à environ 2 000 tours par minute pendant 10 minutes.

- Récupérer le surnageant dans un tube à hémolyse.

- Lire la fluorescence de la solution recueillie (Fa).

- Ajouter 50 μ l d'acide chlorhydrique molaire, et agiter.

- Relire la fluorescence (Fb).

Pour avoir des lectures correctes de fluorescence, on effectue des dilutions pour éviter la saturation du fluorimètre.

On détermine la concentration en chlorophylle a et en phéopigments après étalonnage du fluorimètre (Voir annexe 4).

La concentration en chlorophylle a (Cc) est égale à :

 $Cc = ((F^*r)/r-1)^*(Fa-Fb)^*(Va^*1000)/Vf$

La concentration en phéopigments (Cp) est égale à :

Cp = ((F*r)/r-1)*(r*Fb-Fa)*(Va*1000)/Vf

avec F : constante du photomultiplicateur (F = $0.26353*10^{-3}$)

r : constante de dosage liée à la lampe (r = 1.3223)

Va : volume d'acétone en ml

Vf : volume d'eau de mer filtré en ml

Fa : fluorescence avant acidification

Fb : fluorescence après acidification

Les deux concentrations sont données en μ g/l d'eau de mer.

E – TRAITEMENT INFORMATIQUE

1 - Entrée des données

Le travail s'effectue avec le logiciel LOTUS 1-2-3.

<u>a – Sestons</u>

- Entrer les poids des filtres avant et après filtration (F1, F2, F3), les volumes d'eau filtrés, dans un fichier nommé CHAPUS/SESTON.

 Calculer les différentes concentrations des sestons en g/l d'eau de mer.

<u>b – fluorescence</u>

- Entrer dans un fichier de nom CHAPUS/CHLORO les fluorescences obtenues (Fa et Fb), les dilutions, les volumes d'eau de mer filtrés et d'acétone.
- Après traitement sur LOTUS, on obtient les concentrations en chlorophylle a et en phéopigments en $\mu g/l$ d'eau de mer.

2 – Nettoyage des valeurs aberrantes

- Création d'un fichier CHAPUS/ETALBRUT où l'on rentre tous les résultats (seston total, minéral, organique, chlorophylle a, phéopigments) sans aucune modification.
- Création d'un fichier CHAPUS/ETANOBR où l'on stocke tous les résultats en supprimant les valeurs aberrantes

Par exemple : - concentration en chlorophylle a négative

- poids de filtre après filtration inférieur au poids du filtre avant la filtration
- taux de sestons organique supérieur à 30%
- ..., etc , ...

Au vue de l'ensemble des résultats (enregistrements continus et étalonnages) qui montrent l'évolution des différents paramètres sur les 18 jours d'acquisition de données, on remarque que pour chacun d'eux, une évolution liée à deux facteurs. Ce sont les cycles des marées et les cycles de vives eaux et mortes eaux (liés aux coefficients des marées).

Du 23 avril au 2 mai ce sont des marées de déchets (coefficients descendants) puis du 2 mai au 10 mai on passe en marées de revif (coefficients montants).

A – ENREGISTREMENTS CONTINUS

Dans le tracé des graphes, chaque point représente une moyenne de 10 minutes, soit 10 points.

1 – Le courant

<u>a – La vitesse</u>

1 – Signal brut entier



figure 5

Sur l'ensemble de l'expérience (figure 5) la vitesse du courant varie de 0 à 1.3 mètre par seconde. Le signal montre une succession périodique de pics (1 à 1.3 m/s) correspondant aux courants de jusant. Alternativement, des pics plus faibles (0.4 à 0.8 m/s) représentent les vitesses du courant de flot. On constate que la vitesse des courants de jusant est plus importante que celle des courants de flot. Ceci est dû à la configuration du bassin. On constate une augmentation des vitesses maximales du courant de jusant pendant l'expérience.

Les vitesses de courant maximales du flot semblent inversement liées au coefficient de marée, donc au marnage.

De plus on note une nette dissymétrie entre flot et jusant. Un courant de jusant plus fort et plus court, s'oppose à un courant de flot plus faible mais plus long. Cette asymétrie est représentative des configurations de chenaux dotés de larges estrans. L'estran joue un rôle de stockage de l'eau. Dans ce type d'estuaire le rapport (volume de stockage sur l'estran/volume des chenaux) est grand par rapport à (amplitude de la marée/hauteur d'eau). De faibles vitesses de flot sur les estrans induisent une propagation plus lente de la marée montante. Au jusant, les estrans vides et les chenaux profonds induisent un échange plus rapide de l'eau (FRIEDRICHS E. T, AUBREY D.G 1988).

2 – Examen de 2 cycles de marées particuliers

Sur un cycle de marée en vives caux du 27 au 28 avril (figure 6) et en mortes eaux du 2 au 3 mai (figure 7) on constate une différence dans les vitesses des courants. Mise à part la variation de leur amplitude, les courants de jusant sont identiques, quelque soit le coefficient de marée. Pour le courant de flot il y a beaucoup plus de variation. En vives eaux la vitesse est rapide (0.7 m/s) et constant, alors qu'en mortes eaux le flot se décompose en deux parties. Avant et après la pleine mer la vitesse du courant est égale à 0.45 m/s. Au moment de la haute mer, il disparaît, sa vitesse devient presque nulle (environ 0.05 m/s). Ce phénomène appelé à MARENNES-OLERON la marée de deux eaux est expliqué par l'antagonisme des masses d'eau de flot entrant dans le bassin par le nord (pertuis d'ANTIOCHE) et le sud (pertuis de MAUMUSSON). En vives eaux le courant de flot venant du nord prend le pas sur celui du sud (courant résiduel vers le sud), en mortes eaux l'influence du courant venant du sud semble se faire plus ressentir ralentissant au moment de la marée haute l'intrusion des masses



Fugure 7 VITESSE DU COURANT en m/s MAREE DE MORIES-EAUX COEFF:45 1.3 1.2 1.1 1 0.9 0.8 · BH 0.7 0.6 0.5 and a fight 0.4 0.3

03/05

0400

TEMPS 03/05 3041 en 6h30.

ВM

01/05 17440

0.2

0.1 -

0 -

ESSE

d'eaux océaniques venant du nord du bassin. Le flot est plus long de 2 heures en mortes eaux.

<u>b – La direction</u>

1 – Signal brut entier





Le signal dans son ensemble représente une succession alternant les courants de jusant (0 ou 360°) et les courants de flot (180°). On n'observe pas de variations significatives en ce qui concerne la direction entre vives eaux et mortes eaux (figure 8). Le courant de flot correspond à la direction sud et le courant de jusant à la direction nord.

Le 2 juin on a mouillé un drogue pour visualiser l'origine des masses d'eau arrivant au point de prélèvement autour de la pleine mer. L'expérience s'est effectuée en courant de flot. On constate effectivement que la drogue se dirige vers le sud sur toute sa trajectoire (figure 8 bis). Lancée au large du banc de LAMOUROUX à 10 heures 15, la drogue se retrouve au niveau de la station de prélèvement à 15 heures. On explique ainsi les pics de turbidité de pleine mer au point de prélèvement. En effet, le front de marée sur les estrans de l'est du bassin engendre une remise en suspension locale transportée par le courant de flot vers le point de prélèvement.

2 – Examen sur deux cycles de marées particuliers

Sur un cycle de marée (figures 9 et 10), la seule variation observée entre les grands coefficients et les petits, c'est la variation de durée des différentes directions (par exemple 7 heures 45 en vives eaux et 9 heures 15 en mortes eaux pour la direction sud)

2 – La température

<u>a – Signaux bruts entiers</u>

La figure 11 et la figure 12 qui représentent respectivement la température de surface et la température du fond, ne montrent pas de variations significatives, sauf sur la fin des signaux (du 2 au 10 mai) où le signal de température est légèrement plus élevé (de 0.5 °C en moyenne) que le signal de température du fond. Ceci montre une bonne homogénéisation de la colonne d'eau en ce point du bassin.

b – Signal sur un cycle particulier

Sur un cycle de marée (figure 13) du 27 à midi au 28 à 2 heures. On observe des variations identiques sur les deux signaux. Cela conforte l'homogénéité de la colonne d'eau sur un cycle de marée. Sauf de 22 heures à 0 heure où l'on constate une augmentation de la température de surface tandis que la température du fond reste stable. Ce phénomène est observé sur les autres jours de la manipulation mais reste sans explication à ce stade du traitement.

3 – La salinité

La salinité a été obtenue par calcul (voir annexe 4).









Figure 13

a – Signaux entiers bruts

La salinité de surface (figure 14) est de l'ordre de 33.5 ‰. Le signal montre une légère augmentation de la salinité de 1 ‰, due vraisemblablement à l'absence de pluie pendant l'expérience. On observe également des variations périodiques en fonction des marées qui sont inférieures à 1 ‰ qui met en évidence l'origine des eaux qui arrivent au point d'expérimentation. La baisse de salinité montre l'arrivée des eaux issues de LA CHARENTE.

Pour la salinité du fond (figure 15), le signal est beaucoup moins "propre" que le précédent. Cela est dû à des problèmes de capteur qui touchait le fond. Mais il nous permet de visualiser la forme générale du signal. On observe également les mêmes variations que sur la figure 14, bien qu'il y est un décalage de 1 ‰ entre les deux signaux (qui doit être due à un décalage d'étalonnage des deux appareils entre eux).

Ceci confirme la bonne homogénéisation de la colonne d'eau.

<u>b – Signaux sur un cycle particulier</u>

Mise à part le décalage entre les deux signaux (figure 16), on observe exactement les mêmes variations, avec une salinité minimale au moment de la pleine mer où la direction du courant est sud et amène l'eau du nord issue de l'estuaire de LA CHARENTE. Tout ceci confirme bien l'absence de stratification des eaux en ce point du bassin.

4 - La pression

Sur l'ensemble de la manipulation, (figure 17) on remarque des variations d'amplitude de la pression au cours du temps. Le signal nous donne la pression totale, c'est-à-dire pression atmosphérique (supposée constante pendant la durée de l'expérience et égale à 1 bar) plus la pression de l'eau qui équivaut à une hauteur d'eau (1 bar pour 10 mètres d'eau).

Les hauteurs d'eau vont de 0.75 à 6 mètres pour le 27 avril (période de vives eaux) et de 2 à 5 mètres pour le 3 mai (période de mortes eaux). A la fin du signal l'amplitude augmente à nouveau, ce qui signifie le retour des vives eaux.





Sur un cycle (figure 18), la pression varie en fonction de la marée. A basse mer, on a la pression minimale (1.1 bar soit 1 mètre d'eau) et à marée haute, la pression est maximale (1.6 bars soit 6 mètres d'eau environ).

5 – La turbidité

a – A l'entrée

Sur le signal total (figure 21), plus le coefficient de marée est grand et plus les variations sont grandes, (par exemple le 27 avril (coefficient 99) on a 1 g/l de variation entre la basse mer et la pleine mer du matin et 0.2 g/l le 5 mai (coefficient 60)). Cette variation s'explique par le balayage de la surface d'estran par le front de la marée. Le pic de turbidité en moyenne est plus fort en vives eaux qu'en mortes eaux. On observe également un décrochage de la turbidité dans la journée du 4 mai, ceci peut s'expliquer par le fait que le coefficient de marée est très petit (coefficient 45) et qu'il n'y a pas de remise en suspension des sédiments. De plus il y a un effet de sédimentation qui se produit par rapport aux jours précédents.

Sur un cycle de marée (figure 22), on constate que les pics de turbidité qui sont égales à 1 250 et 1 350 Unités Turbidités (UT) correspondent aux heures des pleines mers et des basses mers. C'est le moment où les vitesses des courants (flot et jusant) sont les plus élevées. Pour le jusant il s'agit d'une remise en suspension locale liée à la vitesse du courant (friction) et à la faible hauteur d'eau. Pour le flot il y a un transport des sédiments remis en suspension au début du flot sur les estrans situés au nord du point de prélèvement. Le minimum de turbidité (soit 150 UT) correspond au minimum des vitesses de courant de la figure 6.

<u>b – A la sortie</u>

Les figures 23 et 24 montrent les mêmes variations en fonction des marées. On ne peut pas comparer les différents signaux issus des deux appareils car ils n'ont pas été étalonnés entre eux.



6 – La fluorescence

<u>a – A l'entrée</u>

Le signal (figure 25) montre des variations d'amplitude en fonction des marées et du cycle de vives eaux – mortes eaux (en vives eaux les variations sont en moyenne trois fois plus importantes qu'en mortes eaux). En moyenne, le signal de fluorimétrie tend à diminuer avec les marées de déchet (du 23 avril au 2 mai). L'augmentation de la fluorimétrie à partir du 5 mai semble être liée en partie à la remontée des coefficients (marée de revif) mais aussi au début d'un bloom phytoplanctonique. A cette période, on observe un développement de phytoplancton benthique au rejet du circuit d'eau qui pourrait corroborer cette hypothèse.

Sur un cycle de marée, en vives eaux, (figure 26) on a exactement les mêmes variations que sur le cycle d'entrée de la turbidité (figure 22).

<u>b – A la sortie</u>

Les figures 27 et 28 qui représentent la fluorescence totale à la sortie du race-way nous montre les mêmes variations que les figures 25 et 26. La comparaison des signaux entrée et sortie ne pourra s'effectuer que lorsque les étalonnages et le passage des signaux en μ g/l de chlorophylle a + phéopigments seront effectués.

7 - Conclusion

Les enregistrements en continu nous permettent de tirer quelques résultats en ce qui concerne certaines caractéristiques de l'eau du bassin.

Les courants de vitesse relativement élevée (parfois supérieure à un mètre par seconde) et de direction nord sud selon la marée. La température de l'eau varie entre 12 et 18°C, la salinité est égale à environ $33 \pm 1 \%$.

On a constaté aussi que les valeurs et les variations de température et de salinité entre la surface et le fond sont équivalentes, ce qui met en évidence une bonne homogénéisation de la colonne d'eau. La pression mesurée par la



sonde SUBER donne une idée de la hauteur d'eau. Ces données seront à correler avec les enregistrements du marégraphe.

On observe les mêmes variations dans les signaux de fluorimétrie et de turbidimétrie. On peut en déduire qu'une grande part des pigments mesurés en fluorimétrie provienne du phytoplancton benthique et plus certainement des phéopigments issus de la dégradation du phytoplancton pélagique, remis en suspension dans la colonne d'eau à chaque marée lorsque la hauteur d'eau et la vitesse du courant permettent cette remise en suspension par friction.

B – ETALONNAGE

Pour les figures dont l'échelle des temps est en heures, "0 heure" correspond au 27 avril à 9 heures et "320 heures" au 10 mai à 8 heures.

1 – Les sestons

<u>a – A l'entrée</u>

Sur l'ensemble du signal des sestons totaux (figure 30), en vives eaux on note un maximum de 0.20 g/l et un minimum de 0.05 g/l soit une variation de 0.15 g/l. En mortes eaux on note un maximum de 0.07 g/l et un minimum de 0.02 g/l soit une variation 3 fois plus faible qu'en vives eaux.

<u>b – A la sortie</u>

Pour les sestons totaux (figure 32) on observe la disparition de tous les pics qui sont inférieurs à 0.07 g/l et les pics restants diminuent en moyenne de 0.05 g/l par rapport au signal d'entrée. Ceci est dû à la sédimentation et à la consommation des huîtres se trouvant dans le race-way.

La fraction minérale (figure 33) représente 90 % des sestons totaux en vives eaux et 75 à 80 % en mortes eaux et les sestons organiques viennent en complément soit respectivement 10 % et 20 à 25 % en moyenne.



c - Rapport minéral organique

Pour les fractions de sestons minérales et organiques (figure 31), on a le même type de variation que pour les sestons totaux. On constate également, d'après les fichiers numériques traités sur LOTUS (annexe 5), que la fraction minérale représente 90% en vives eaux et 80 % en mortes eaux de la fraction totale en moyenne. La partie organique représente 10 % en vives eaux et 20 % en mortes eaux. La figure 31a montre que les concentrations du seston minéral et organique ne montrent pas de différences significatives entre l'entrée et la sortie du race-way.

La régression linéaire entre seston organique et seston minéral donne les valeurs suivantes :

> SO = 2.48*10-3 + 0.0942*SM R = 0.953 Df (degrés de liberté) = 142

Le seston organique peut être théoriquement décomposé entre une fraction proportionnelle à la concentration en matière minérale et une fraction non liée à la charge sestonique minérale. 2.48 mg/l correspond à l'ordonnée à l'origine. Cette valeur théorique représente la concentration constante de matériel organique présent pendant la durée de l'expérience. La pente est constante et égale à 9.4%. Il s'agit du pourcentage d'organique sur le minéral lié aux phénomènes de resuspension, d'apport ou de transport des sédiments.

2 - La chlorophylle a et les phéopigments

<u>a – A l'entrée</u>

D'après la figure 34, on observe que la quantité de chlorophylle a varie de 1 à 7 μ g/l pendant les vives eaux et de 0 à 1 μ g/l pendant les mortes eaux. A partir de 220 heures (soit le 6 mai) on constate une augmentation de la concentration de la chlorophylle a ce qui annonce le retour des vives eaux mais les coefficients étant encore faibles par rapport au départ on peut supposer le commencement d'un bloom phytoplanctonique.



- 31 -

Lorsque l'on regarde l'évolution des phéopigments (figure 35) on constate les mêmes variations que pour la chlorophylle a, avec des valeurs différentes : de 2 à 10 mg/l en vives eaux et de 0.25 à 2 mg/l en mortes eaux.

La somme des chlorophylles a et des phéopigments (figure 36), permettra une transformation en unités homogènes pour les deux appareils enregistrant la fluorescence à l'entrée et à la sortie du race-way.

<u>b – A la sortie</u>

L'évolution de la chlorophylle a après le passage dans le race-way (figure 37) montre une diminution due à la consommation des huîtres.

L'évolution des phéopigments (figure 38) met en évidence une diminution par rapport à l'entrée, analogue à celle des chlorophylles a.

L'évolution de la somme des chlorophylle a + phéopigments (figure 39) nous servira pour l'étalonnage de l'enregistrement en continu de la fluorescence à la sortie du race-way.

3 – commentaires

A la vue des résultats précédents, il y a trois faits qui apparaissent, et qui font varier les différents signaux : la présence d'un bloom, le phénomène de sédimentation dans les bacs, et la consommation des huîtres.

<u>a – Le bloom phytoplanctonique</u>

On a déjà constaté sur les figures 25 et 34 une remontée de la chlorophylle a à partir du 6 mai qui pourrait correspondre au commencement d'un bloom. Nous allons essayer de vérifier cette hypothèse.

Sur les signaux en continu, nous avons remarqué la dépendance des signaux de fluorimétrie et de turbidité. Une augmentation du rapport de ces deux paramètres nous indiquera une production de pigments chlorophylliens non liée à la remise en suspension.


- 33 -

En fonction du temps, on trace l'évolution du rapport (chlorophylle a + des phéopigments/ sestons totaux) à partir de l'eau d'entrée du race-way (figure 40). On constate que ce rapport diminue avec les coefficients des marées, il passe de $80*10^{-6}$ en vives eaux (coefficient autour de 100) à $40*10^{-6}$ en mortes eaux (coefficient autour de 60). Pour les 200 premières heures d'enregistrement on a une variabilité de $20*10^{-6}$ environ due aux cycles des marées. Mais à partir de la 220ème heure (soit le 6 mai) on constate une augmentation du rapport et de sa variabilité. Les valeurs oscillent entre $60*10^{-6}$ et $240*10^{-6}$ pour des coefficients de marée avoisinant 70. Ceci montre bien une augmentation de la chlorophylle a et des phéopigments par rapport aux sestons totaux (qui eux ne diminuent pas : figure 30). L'eau de mer est donc bien chargée en chlorophylle a + phéopigments à partir du 6 mai.

Avec la figure 41 on met en évidence si c'est la quantité de chlorophylle a ou de phéopigments qui a augmenté. Pour cela on trace l'évolution du rapport chlorophylle a/ pigments totaux. Les 200 premières heures on constate que le signal est relativement constant (mise à part les variations dues aux cycles des marées avec une valeur moyenne de 30 %). Mais à la 220^{ème} heure (soit le 6 mai) on note la présence d'un pic qui représente une montée de chlorophylle a (a environ 80 %) puis le signal redescend au alentour de 35 %, ceci est dû au fait que la chlorophylle a produite se dégrade en phéopigments ce qui nous ramène à l'équilibre de départ, à condition que la quantité de chlorophylle a produite reste stable. Ce qui a l'air d'être le cas puisque le signal ne descent pas en dessous de la valeur moyenne des 30 %.

Ceci nous permet donc de dire qu'il y eut une arrivée d'eau chargée en chlorophylle a, donc de phytoplancton au CHAPUS, ce qui montre la présence d'un commencement d'un bloom phytoplanctonique dans le bassin de MARENNES-OLERON, le 6 mai.

b – Sédimentation, rétention des particules sestoniques par les huîtres

A partir des données d'étalonnage, les relations entre l'entrée et la sortie des sestons organique et minéral sont visualisées dans les figures 43a et 43b.





o - ,

: 11

0.16

0 17

TETAL emin+TEFTAL.sort

C 🛙

0.2

0.24

Les droites de régression sont les suivantes :

$$SMIN = -3.38*10^{-3} + 0.626*EMIN$$

avec R = 0.9486 et Df = 67

$$SORG = -6.40*10-4 + 0.846*EORG$$

avec R = 0.9159 et Df = 68

Les ordonnées à l'origine étant pratiquement nulles, la pente des deux droites montre très nettement que le minéral disparait beaucoup plus nettement que l'organique entre l'entrée et la sortie.

A partir de ces deux équations on peut recalculer des taux de disparition théoriques :

$$TXORG = 100 * (EORG - SORG) / EORG = 15.4 + 0.064 / EORG$$

 $TXMIN = 100 * (EMIN - SMIN) / EMIN = 37.4 + 0.338 / EMIN$

La figure 43c montre l'évolution des pourcentages de disparition de l'organique et du minéral en fonction d'une charge sestonique totale choisie de 0 à 220 mg/l représentatif des conditions du milieu. On y retrouve la différence de valeur de l'assymptote entre les deux pourcentages de disparition 37.4% pour le minéral et 15.4% pour l'organique.

Cette différence est sans doute liée à la sédimentation différente entre organique et minéral dans le race-way. En effet, les pourcentages de rétention des particules sestoniques par les huîtres ne doit pas varier entre l'organique et le minéral.

De plus des tests de sédimentation effectués dans le race-way permettront de dégager la rétention des huîtres.

On peut faire la même chose avec les pigments totaux. La figure 43d visualise la droite de régression obtenue. Son équation est égal à :





Interactive Regression

Soit = _ 0.0522 + 0,4811.Entr





avec R = 0.9075Df = 66

On obtient le pourcentage de disparition suivant (figure 43e) :

TXPIG = 51.886 + 5.222 * EPIG

<u>Remarque</u> : Les droites en pointillé sur les graphes 43x représentent les intervalles de confiance à 95%. On peut ainsi calculer la filtration des mollusques qui est égale à tx * débit / masse de chair sèche.

Par exemple pour les pigments on obtient :

(0.52 * 600) / 83.13 = 3.75 l/h/g(valeur calculée sur l'asymptote)

4 – Conclusion

On a remarqué que les taux de seston minéral et organique fluctuent en fonction des coefficients de marée (ou de la charge totale de l'eau), ceci est dû au fait que le seston minéral sédimente plus rapidement que le seston organique. Les valeurs de sestons totaux fluctuent entre 0.02 à 0.2 g/l pendant la manipulation.

Les chlorophylles a et les phéopigments varient entre 0 et 15 μ g/l avec l'apparition d'un bloom phytoplanctonique qui a été mise en évidence à partir du 6 mai.

C – POSITIONNEMENT DES ETALONNAGES SUR LES ENREGISTRE– MENTS EN CONTINU

A partir des fichiers que nous avons créés (sur les étalonnages et les enregistrements en continu), on effectue des calculs de régression entre les paramètres que l'on désire corréler

1 - Sestons et turbidité

Nous ne ferons pas de calculs de régression sur les données de turbidité-seston car il n'y a pas de régression simple applicable, et également par manque de temps.

a – A l'entrée

La figure 47 nous montre que les résultats entre l'étalonnage et l'enregistrement en continu sont bons, puisque le nuage de points peut être assimilé à une droite.

<u>b – A la sortie</u>

La figure 48 montre qu'il y a eu un problème puisque les points ne mettent pas en évidence de droite.

2 - Chlorophylle a et phéopigments et fluorescence totale

a – A l'entrée

La figure 49 met en évidence la corrélation entre les deux paramètres. Une régression est aussi effectuée :

chl+pheo = FLuo1 * 0.032414 - 12.661

<u>b – A la sortie</u>

La figure 50 vérifie l'équation :

chl+pheo = Fluo2 * 0.028672 - 8.04041

<u>c – Remarque</u>

Ces régressions sont calculées sur la totalité des valeurs d'étalonnage.

En réalité, le calcul de la filtration étant très sensible aux valeurs d'entrée et de sortie, on utilise plutôt des régressions sur des pas de temps plus



courts, en s'assurant de l'homogénéité des coefficients aussi calculés avec ceux obtenus sur la régression générale.

3 - Calage des enregistrements en continu

Grâce aux équations obtenues on recalcule toutes les données des enregistrements en continu de façon à les ramener dans une unité exploitable (le μ g/l pour la fluorescence et le g/l pour la turbidité).

Nous n'effectuerons ce calage que pour la fluorescence d'entrée du race-way, afin de mettre en évidence les variations du signal et ses valeurs extrêmes.

La figure 51 nous montre le résultat obtenu (enregistrement continu recalé). On constate que la concentration en pigments totaux maximale est égale à 14 μ g/l (le 30 avril) et la concentration minimale est de 0 μ g/l (le 3 mai).

D – UTILISATION D'UN CALAGE SUR UN CYCLE DE MAREE : CONSOMMATION DES HUITRES

Sur le cycle du 27 avril de 12 heures au 28 avril à 2 heures, on recale les enregistrements en continu à l'aide des étalonnages (même méthode que pour la totalité de l'enregistrement).

A partir des résultats obtenus en pigments totaux on trace la figure 52 où l'on montre la relation entre la chlorophylle a et les phéopigments de la sortie en fonction de l'entrée du race-way. On constate que la différence entre l'entrée et de la sortie répond à une équation de droite égale à :

(chl+pheo)sortie = -3.86 + 1.16*(chl+pheo)entrée

On fait l'hypothèse que cette perte est due en partie à la consommation des huîtres. Ce taux (Tx_{con}) est égal à :

Txcon =(Entrée – Sortie)/ Entrée

Nous avons voulu savoir si le taux de consommation des huîtres est constant sur un cycle de marée. Pour la marée choisie, on observe des variations



de la chlorophylle a + les phéopigments à l'entrée et à la sortie (figure 53). La concentration totale varie entre 0 et 13.5 mg/l avec des écarts entre les 2 courbes variant de 0 à 4 mg/l avec les plus grand écarts au moment où la concentration est faible.

Sur la figure 54 on visualise le taux de rétention. On constate qu'il fluctue entre 3 et 98 %. On remarque que le taux de consommation est d'autant plus fort que la concentration d'entrée est faible et inversement plus la concentration d'entrée est élevée et plus le taux de consommation est faible. Cela peut provenir du colmatage des branchies des mollusques.

Le taux de rétention est supérieur à 50 % dès que la concentration en chlorophylle a + les phéopigments est inférieure à 6 mg/l.

Le taux de filtration des huîtres est égal à :

FIL = Tx_{con} * débit/poids sec des huîtres soit FIL = Tx_{con} * 600/83.13 FIL = Tx_{con} *7.2

Cette échelle est reportée sur la droite de la figure 54 montre que la filtration varie de 0 à 7.2 l/h/gsec.

Les traitements pour le calcul de ce taux seront traités ultérieurement.

Conclusion

Nous avons mis en évidence le phénomène de colmatage des branchies des huîtres ce qui fait varier le taux de consommation (plus le taux est élevé et plus la concentration en pigments totaux est faible).



.

L'étude menée au CHAPUS a permis de mettre en évidence l'extrême variabilité des paramètres physiques et biotiques du complexe estuarien de MARENNES-OLERON (comme nous le montre le tableau). L'influence de la marée et du cycle de vives eaux-mortes eaux sont les principaux facteurs de variabilité. Le vent ne semble pas avoir eu d'effet pendant la durée de l'expérience. La turbidité est très liée aux conditions hydrodynamiques. Un début de bloom phytoplanctonique à la fin de l'expérience a mis en évidence les différentes sources de matériel chlorophyllien mesuré par fluorimétrie.

/ 1 1 1	4	37	1	1 •	1	• 1	1 .	,	1 . 1	•
Tableau	1 :	- V A	leurs	extremes	des	narametres	nnvsic	mes et	niol	ogiunes
A.MAXAYMA	÷.		TO GET D	01101 011100	u 00	paramonico	prijore	1400 00	~~~~	obrdaop.

	1	FICTION						
Paramètres	Température	Salinite (m *)	Hauteur d'eau	Vitesse de en	m.s ⁻¹	Turbidité en q/1	 Eluorescence en pa/l	
			[(en m) [Jusant Flot				
Valeur menusate	13,5	32.5	. 75	1	0,1	€. 8 2 .	<u>.</u>	
Valeur maximale	18,5	33, 5	- - 6 !	1. 3	े, इ	0, <u>2</u>	15	

En complément de l'expérience effectuée en 1988, le plus grand nombre d'huîtres (50) et le pourcentage d'huîtres actives (90 %) (figure 55) permet une estimation plus fine et plus fidèle de la filtration. De plus, les assecs artificiels provoqués à la fin de l'expérience permettront sans doute de déterminer si l'ouverture des valves correspond systématiquement à un processus de filtration effective. On a mis en évidence des relations linéaires entre l'entrée et la sortie du race-way. La transformation des signaux de fluorescence en concentration pigmentaire chlorophylle a et phéopigments en mg/l d'un fluorimètre avant huître et d'un fluorimètre après huître permet d'obtenir une mesure de filtration comprise entre 0 et 7.2 l/h/g de chair sèche. Lors de la première expérience les résultats obtenus variaient de 0.5 à 8 l/h/g de chair sèche. On obtient donc des résultats analogues.

La filtration calculée à partir du signal de turbidité est plus faible que celle calculée avec les signaux de fluorimétrie (37.4% pour le minéral et 15.4% pour l'organique contre 51.9% pour les pigments). Malgré les problèmes de



sédimentation rencontrés dans le race-way des résultats équivalents ont été trouvés précédemment. Ceci est à mettre en relation avec le fait que l'optimum de taille de rétention de l'huître *C. gigas* est de 7.4 mm pour des eaux turbides. Une adaptation du filtre branchial améliore sa sélectivité dans des eaux peu turbides avec un optimum de taille de rétention qui s'abaisse à 5.6 mm (DESLOUS-PAOLI et al., 1987).

Par ailleurs, pour compléter et affiner le traitement il reste à traiter d'autres signaux : l'étalonnage du turbidimètre de la sortie du race-way, la modélisation des signaux intrajournaliers et sur les cycles vives eaux-mortes eaux, l'analyse systématique du phytoplancton (permet la détermination de l'origine et la qualité du bloom), passage des échantillons au coulter-counter (pour connaître la répartition des particules en fonction de la taille et leur influence sur le taux de filtration), analyses des féces-pseudoféces et des CHN. Dans l'étude de relations trophiques huître-milieu du bassin de MARENNES-OLERON, les charges sestoniques et les pigments chlorophylliens mesurés en continu sont des paramètres primordiaux pour l'explication des croissances des mollusques lamellibranches que ce soit pour les mollusques endogés (palourde GOULLETQUER et BACHER, 1989) ou épigés (huître HERAL et Al., 1984).

Grâce aux études menées (en mai 1988 et 1990), on peut déterminer la filtration des coquillages de façon précise en connaissant les variations des différents paramètres du milieu. Cette estimation de la filtration proche de celle rencontrée dans le milieu naturel est à rapprocher des expériences de physiologie effectuées in vitro.

Le couplage des modèles physiques et biologiques s'appuie sur les données de cette expérience pour parfaire la compréhension de l'influence des populations exploitées sur l'écosystème estuarien de MARENNES-OLERON.

- AMINOT A., 1988. Détermination de la salinité des eaux estuariennes par mesure de leur conductivité absolue. IFREMER Brest, n° DERO 88.29 EL.
- BACHER C. 1984. Echantillonnage du stock d'huîtres du bassin de MARENNES-OLERON. Rapport de D.E.A., Université de PARIS
- DESLOUS-PAOLI J.M., HERAL M, GOULLETQUER P., BOROMTHANARAT W., RAZET D., GARNIER J., PROU J., BARILLE L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans les conditions naturelles. Océanis 13, 4-5: 575-579
- FRIEDRICHS E. T, AUBREY D.G, 1988. Non-linear tidal distortion in shallow well-mixed estuaries : a synthesis. Estuarine, Coastal and Shelf Science 27, 521-545
- HERAL M., RAZET D., DESLOUS-PAOLI J.M., BERTHOME J.P., GARNIER J., 1983. Caractéristiques saisonnières de l'hydrobiologie du complexe estuarien de MARENNES-OLERON, FRANCE. Rev. Tra. Inst. Pêches Marit. 46, 2 : 96-119
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., RAZT D., PROU J., 1984. Essai de mise en évidence in situ des paramètres biotique et abiotique de l'eau et de l'interface eau-sédiment intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas. Océanis* 10,4 : 465-475.
- HERAL M., DESLOUS-PAOLI J.M., PROU J., RAZET D., 1987. Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16, 149-158
- HERAL M., GOULLETQUER P., RAZET D., PROU J., RAVAIL B., MAESTRINI
 S., 1988. Difficulties in sampling for estimation of phytoplankton
 biomass in estuarine conditions : Variabilities and precisions at
 different temporal scales in the scales in the case of the bay of
 MARENNES-OLERON. Poster, Contribution to the GAP'88
 Workshop.

- HERAL M., RAZET D., PROU J., 1989. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuarienne de MARENNES-OLERON pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître Crassostrea gigas. Cons. Intern. pour l'Expl. de la Mer.
- LORENZEN 1967. Determination of chlorophyll and pheophytin spectrophotometric equation. *Limnol océanogr.* 12: 343-346
- Manuel des analyses chimiques en milieu marin. C.N.E.X.O. AMINOT/CHAUSSEPIED : 177-201 p.
- NEVEUX, 1976. Dosage de la chlorophylle a et de la phéophytine a par fluorimétrie. Ann. Inst Oceanogr., 52: 165-174.
- PROU J., HERAL M., RAZET D., 1989. Acquiring of continuous data on the particular matter of the estuarine bay of MARENNES-OLERON during the spring planktonic bloom : effects of physical parameters on the resuspension of the water sediment interface. *Hydrobiologia*

SAUTRIOT D., Recherche sur les produits dérivés de la chlorophylle dans l'eau de mer et les sédiments.

ANNEXES

ţ



PARIS Siège IFREMER

centre

station rattachée

délégation

ANNEXE II

Calcul de la salinité à partir des données de conductivité (en millisiemens par centimètre) et de température.

 $\mathbf{Rt} = (\mathbf{C(S,t)})/(42.924^*(\mathbf{C0} + \mathbf{C1^*t} + \mathbf{C2^*t^2} + \mathbf{C3^*t^3} + \mathbf{C4^*t^4}))$

avec $C_0 = 6.766097*10^{-1}$ $C_1 = 2.00564*10^{-2}$ $C_2 = 1.104259*10^{-4}$ $C_3 = -6.9698*10^{-7}$ $C_4 = 1.0031*10^{-9}$

La salinité est égale à (en %.) :

$$\begin{split} \mathbf{S} &= (\mathbf{a}_0 + \mathbf{a}_1 * \mathrm{Rt}_{0.5+a_2} * \mathrm{Rt}_{3} * \mathrm{Rt}_{1.5+a_4} * \mathrm{Rt}_{2+a_5} * \mathrm{Rt}_{2.5})_+ \\ &\quad (\mathbf{b}_0 + \mathbf{b}_1 * \mathrm{Rt}_{0.5+b_2} * \mathrm{Rt}_{1.5+b_3} * \mathrm{Rt}_{1.5+b_4} * \mathrm{Rt}_{2+b_5} * \mathrm{Rt}_{2.5}) * \\ &\quad ((\mathbf{t}_{-15})/(1 + \mathbf{k} * (\mathbf{t}_{-15}))) \end{split}$$

avec : $a_0 = 0.0080$ $b_0 = 0.0005$ $a_1 = -0.1692$ $b_1 = -0.0056$ $a_2 = 25.3851$ $b_2 = 0.0066$ $a_3 = 14.0941$ $b_3 = -0.0375$ $a_4 = -7.0261$ $b_4 = 0.0636$ $a_5 = 2.7081$ $b_5 = -0.0144$

somme des $a_i = 35$ somme des $b_i = 0$

k = 0.0162

GILMONT Calibration Chart INSTRUMENTS, INC. Flowmeter Catalog No. F1400

Serial No. <u>D-5538</u>

 $D_i = 0.375''$ $W_i = 1.142$ GM $\rho_i = 2.53$ GM/ML

STD*

* Measured and flowing at 1 ATM. and 70* F.

STD*

ATE!

R



SCALE READING AT CENTER OF BALL

ANNEXE IV

DOSAGE DES CHLOROPHYLLES sur filtre whatman GFC diamètre 25

PRINCIPE

La chlorophylle a et ses phéopigments ont la propriété de réémettre une radiation rouge (680 nm) lorsqu'ils sont excités par une lumière bleue (420 nm). L'intensité de ces radiations réémises est proportionnelle à la concentration en pigments photosynthétiques. Cette propriété d'émission de fluorescente permet donc de réaliser le dosage de ces pigments par fluorimétrie. La méthode consiste donc à mesurer la fluorescence observée, due à l'acidification d'un extrait acétonique de pigments sur un fluorimètre à filtre TURNER A 112. La diminution de la fluorescence observée est due à l'acidification qui détruit la chlorophylle a en phéopigments.

ETALONNAGE

Nous avons une solution acétonique de chlorophylle a dont on va connaître assez précisément la concentration en y appliquant la loi de LORENZEN ainsi que la concentration en phéopigments a.

(CHLA) = 26.7*(DO665a - DO665b)/5 (PHEO) = 26.7*(DO665b*1.7 - DO665a)/5

Les concentrations sont en μ g/ml d'acétone. avec DO665a : DO avant acidification

DO665b : DO après acidification avec 100 μ l d'acide chlorhydrique normale.

Cette dernière solution acétonique de chlorophylle a sert aussi à mesurer au fluorimètre après dilution de l'ordre de 10 0 50 fois de façon à obtenir une fluorescence de l'ordre de 90 (aussi proche que possible du maximum qui est égal à 110).

On aura donc Fa : fluorescence avant acidification

et Fb : fluorescence après acidification avec 50 μl d'acide chlorhydrique molaire.

Sachant que :

(CHLA)/Z = ((F*r)/(r-1))*(Fa - Fb)
en μg de chloro a / ml d'acétone
(PHEO)/z = ((F*r)/(r-1))*(r*Fb - Fa)
en μg de phéo a /ml d'acétone
avec F : constante du photomultiplicateur
et r : constante de dosage liée à la lampe

CALCUL DE F ET r

Nous nous permettons d'affirmer que le rapport (CHLA)/(PHEO) est constant quelquesoit le facteur de dilution à savoir (CHLA)/(pheo) = (CHLA)/Z/(PHEO)/Z=Q

Ceci nous permet d'obtenir un système de deux équations à deux inconnues r et F.

 $(F^*r)/(r-1)^*(Fa - Fb) = Q^*(F^*r)/(r-1)^*(r^*Fb - Fa)$ $(Fa-Fb) = Q^*(r^*Fb-Fa)$ $Fa -Fb = Q^*R^*Fb - Q^*Fa$ $Q^*r^*Fb = Q^*Fa + Fa - Fb$ $r = (Fa^*(Q+1) - Fb)/Q^*Fb$

On remplace r par sa valeur dans une des équations (CHLA) ou (PHEO) et on en déduit F.

RESULTATS BRUTS DES ETALONNAGES.

		9	Т	C D	1	1	Ι	G A	1	1	Τ	K	L	X	Ĩ	Τ	0 P	9	R
1	1				EX.	REE		*	ENTREE					SOF	TT B			SORTIE	
13	<u> </u>	DATE	-	CHI DR	IPHRO	ГСН+РН	-	TOTAL.	VINE	ORCA	-[]		CHI A	IPURO	ICH+PH	-8	TOTAL	SESTON	OPCINIOIT
1	JOU	RHEUR	7		AL/1 d'e	au de mer	1	e	A d'eau d	e mer			J	A d'eau	de mer			A d'eau de n	TOROANIYOS
5	27	1		4,800	3,531	8,321]	0,10188	0,09124	0,01064]		3,460	4,304	7,784		0,10473	0,00308	0,01164
ļ.	37	1 11	-	3,897	2,046	5,938	-	0,04900	0,04078	0,00836	-[3	1	1.600	2,832	4,438	-	0,04956	0,03920	0,01036
	27	15	-	7 13	5 381	12.517	-	0,10214	0,13924	0.02016	-[]		1,201	6 331	7 234	-	0 14024	0,08066	0,01168
	87	17	1	3,287	4,101	7,587	1	0,12069	0,10192	0,01877	1	1	0,259	4,368	4,628		0,10123	0,08300	0,01823
10	27	10		2,595	8,765	11,360		0,19398	0,17325	0,02069			4,238	6,425	10,663		0,02298	0,01454	0,00838
11	28		-	2,768	3,088	6,358		0,09723	0,08292	0,01431	-	, ł	1 207	1 924	7,346	-	0,00846	0,07808	0,02038
13	28	13	18	-1,124	2,644	1,519		0,04660	0,03870	0,00790	1	ł	0.292	0,01	0,303	1	0.01740	0,01100	0.00640
14	28	15	18	7,309	4,623	11,931	1	0,16305	0,14825	0,01480]	I	1,600	4,101	5,701]	0,09600	0,08530	0,01070
15	28	17	-	2,553	6,146	8,698		0,10720	0,09510	0,01210	18	1	-1,254	4,379	3,025	-	0,06380	0,05365	0,01016
17	29	1		3 590	9 039	12 628		0 14908	0 19472	0.01590	1	ł	3.546	3 367	6 814	-18	0.07310	0.07878	0,00900
18	29	11		4,238	5,017	9,255	1	0,09240	0,08264	0,00976	1	t	2,811	5,259	8,070	1	0,11696	0,10528	0,01168
10	29	13		0,000	7,722	7,722		0,08508	0,07568	0.00940	1	L	0,735	1,941	2,676		0,07024	0,06220	0,00804
201		15		2,162	11,079	19,248		0.16440	0.15028	0.01412	1	1	-6,795	11,747	5,952		0,09588	0,08572	0,01016
22	- 29	1 10		4,887	8.598	11.485		0,14132	0.13016	0.01116	10	ŀ	0.692	4.131	4.823	1	0.06638	0.05884	0.00758
2	30	9		0,303	8,033	8,335		0.09068	0,08120	0 00948	1	Ľ	0.822	4,656	5,478	1	0,07540	0,06712	0,00828
24	30	11		-0,432	8,280	7,847		0,08916	0,07996	0,00920]	Ľ	0,735	4,682	5,617]	0,06488	0,05700	0,00788
	30	13		0,562	1 4,442	5,004		0.05472	0,04780	0.00692		ŀ	0,735	1,453	2,188		0,03240	0,02648	0,00592
1	30	17		1.297	6,700	6,997		0.08636	0.07628	0.01008			-0,010	2,080	- <u>6,011</u>		0,06160	0,01000	0,00010
28	30	19		-1,946	7,563	5,617		0,07584	0.05704	0.00890		E							
29	1	9		1,730	2,382	4,112		0,04940	0,04280	0,00660		L	0,519	1,614	2,133		0,02928	0,02420	0,00508
1301	1			0,865	1,937	2,802		0,04020	0,03456	0.00554		1	0.432	1,979	2,411		0.02452	0,01996	0,00456
	1	15		0.519	1,892	2.411		0.01838	0.01546	0.00292			0 865	-0.266	0.509		0.02190	0.01708	0.00210
33	1	17		-0,649	3,158	2,509	ŝ	0,04718	0,04280	0.00436	[t	0.000	1,993	1,903		0.02210	0,01888	0,00322
अ	1	19		-0,303	2,519	2,216		0,04286	0.03931	0.00454		L	0.259	1,762	2.021	8	0.02106	0,01800	0,00306
35	-3	9		0,249	1,184	1,438		0,06813	0.05715	0.01098		┝	0.227	0,634	0.861		0.01486	0,01212	0,00274
30	2	11		0.340	0,920	0.763		0.01926	0.01622	0.00322	•	-	0.022	0.003	0.000		0.01094	0.00000	0.00244
38	2	18		0,151	0,573	0,725		0 02010	0,01666	0,00344		1-	0,162	0,270	0,432		0,00938	0,00768	0,00170
39	3	17		0,324	0,369	0,693		0,02056	0 01726	0.00330		Ĺ	0,249	0.089	0,338		0,00032	0,00726	0,00206
40	-2	19		0.378	1,580	1,958		0,07712	0.06720	S66000			0,151	0,765	0.916		0.02052	0,01752	0,00300
12	3	11		0,309	0,757	0.868		0.01940	0.02770	0.00446		┢	0,151	0.195	0.362		0.01010	0.00832	0.00334
43	3	13		0,200	0,473	0,873		0,01200	0.00958	0 00342		F	0,027	0,294	0,267		0.00836	0,00542	0,00294
4	3	15		0,103	0,758	0,861		0,02068	0 01576	0.00488			0.119	0.266	0,385		0.01172	0,00842	0,00330
45		-17		0,146	0,366	0.512	S.	0,01518	0.02150	0.00396			0 049	0.336	0 385		0.00934	0,00644	0,00290
47				0.692	2,465	3.157	ł	0.08956	0.07972	0.00984			0.319	1.237	1.556		0.04488	0.03772	0.00716
48	4	11		0,519	0,845	1,384	1	0,03303	0 02705	0.00598			0.223	0,395	0,618	ା	0,01815	0,01402	0,00412
49	4	13		0,162	0,393	0,554		0,01382	0 01048	0,00334		-	0.096	0,229	0,316	<u> </u>	0,00740	0,00500	0,00240
51	+	17		0,200	0.333	0.592	ł	0.01778	0.01406	0.00120		-		0.317	0.359	ł	0.00838	0.00140	0.00250
52	11	19					Ì		0,01100	0,000.0								0,0000	0,00210
53	5	9		0,811	1,130	1,941	1	0,03360	0.02904	0.00456	24	0	0,157	1,014	1,171		0.01682	0,01322	0,00360
54	5	_11		0,400	1,558	1,958	1	0,04052	0.03510	0.00548	-		0.038	0.906	0.958		0.01560	0,01186	0,00374
56	}	15		0,119	0,535	0,950	ł	0.02090	0.01248	0.00348		-0	065	0.002	0 317	ł	0.00760	0.00490	0.00284
57	5	17		0,259	0,549	0,808	ł	0,01770	0.01390	0.00380	1	Ō	178	0,478	0,657	§†	0,00840	0,00586	0,00254
58	5	19		0,370	0,601	0,871	ſ	0,01584	0 01262	0.00322	ſ	0	114	0,104	0,517	Ĩ	0.00842	0,00598	0,00244
50	•	<u>.</u>		8,238	0,574	3,812	$\left \right $	0,01806	0 01470	0,00336	- }	-0	151	0,312	0,493	}	0.00022	0,00670	S2200,0
61	*	13		0.638	0,336	0.974	ł	0,01958	0.01524	0,00434		-0	487	0.895	1.382	ł	0.00816	0.00492	0.00324
62	6	15		1,287	1,834	5,920	t	0,01686	0 01794	0 00192	1	Ō	103	0.274	0,376	Ľ	0.00494	0,00312	0,00162
8	8	17		0,281	0,993	1,274	L	0,02550	0 02134	0 00416	- F	0	205	0.394	0,599	۱,	0.00890	0,00642	0,00248
1 54 -		18		0,595	0,533	1,127	+	0.01706	0.01384	0.00322	-	0	584	1054	1500	⊦	0,00520	0.00438	0,00182
56	71	Ti l		2,368	3,316	4,683	+	0,05100	0 04084	0 01016	ł			10.71	170/0	1	0,00014	0,00300	00300,0
67	7	13		2.011	2,958	4,969	E	0.02608	0 00032	0.00576		Ō	476	1,117	1,592		0.01234	0,00888	0,00346
68	<u></u>	15		0.951	1,502	2.453	ŀ	0 02405	0 01890	0.00528	F	0	213	0 598	0,842	H	0.00740	0,00474	0,00266
70	++	16		0.865	3,045 1,268	2139	+	0.02194	0.01554	0.00162	ŀ	-0	070	0.641	0.711	+	0.00878	0.00730	0.00244
n -	<u>i</u>	0	- ł	0,389	8,294	8,683	t	0.01634	011270	0 00354	1	0	373	0,528	0,901	t	0,00824	0,006318	0,00286
72	0	11		1,719	9,801	5.520	Ľ	0.05006	001261	0 00743						I.			
73		13	<u>ا</u>	1,708	4,508	6.217	F	0.03578	0 02094	0.00594	-	0.	497	1,789	2,286	1	0,02288	0,01828	0,00460
17-	} 	17	ł	1,145	3.529	4 307	F	0.02970	0 02029	0 00499	+	0	427	1 127	1,010	+	0 01284	0.00928	0.00348
78	š	19	۱.	3,806	2,481	6,286	F	0.02600	0 07204	0 00396	1-	0.1	259 0	0.728	0.988	t	0.00946	0,00690	0,00256
77	9	9	l	0 562	1,152	1,714	F	0.02052	0 01 739	0.00314	1	Ō,	184 (0,534	0,718	-	0,00962	0,00758	0,00204
70	≗	<u><u><u>1</u></u></u>	<u>ا</u>	0.259	1,246	1,505	F	0.02052	0 01690	0 000132	-	0.4	065	789	1847	1-	0.02287	0.01808	0.00475
80		15	<u>ا</u>	0.238	3.526	3,763	+	0.03893	0 01010	0 00760	-	0	146 1	389	1.735	+	0.02020	0.01560	0.00460
01		17	ै।	2,509	3.848	6.356	[0.04298	0 03720	0 00578	F	Ō.	195 1	534	1,728	E	0.01526	0,01160	0,00366
82		19		1,254	2,837	1,091	Γ	0,04273	0,03910	0,00162		0,2	200 1	,067	1,267	ſ	0,01884	0,01524	0,00360

POIDS TOTAL (AVEC LA COQUILLE) ET POIDS SECS DU CHAIRS DES HUÎTRES.

		POIDS TOTAL (g)	POIDS SEC (g)
HUITRES DU RACE-WAY (50)		3906,76	83,13
	1	55,25	1,00
	2	40,65	0,88
huitres du bac	3	60,52	1,46
FECES/PSEUDOFECES	4	36,30	0,94
	5	48,71	0,99
	6	47,39	1,69
	7	48,06	1,05

nnexe

- 59 -

TAUX DE FILTRATION, BIODEPOSITION ET TRI PRE-INGESTIF CHEZ L'HUITRE *CRASSOSTREA GIGAS* DANS LE BASSIN DE MARENNES-OLERON

na fan i Anna Panana anna an I

INTRODUCTION

Le bassin estuarien de Marennes-Oléron présente une grande variabilité hydrologique (Héral et al., 1983; Héral et al., 1987) induisant pour les mollusques qui y sont cultivés des conditions trophiques particulières. Or peu de résultats ont été obtenus sur l'impact de la variabilité des conditions trophiques sur la physiologie des mollusques. Fréchette et Bourget (1987), en donnant expérimentalement une charge alimentaire fluctuante ne trouvent pas d'effet sur le transfert d'énergie entre le matériel particulaire et les moules, le taux de filtration et l'efficacité d'assimilation restant constant. Par ailleurs, dans l'étude des modèles énergétiques réglisés sur le bassin de Marennes-Oléron il est pris comme hypothèse que les biodépôts produits par les mollusques sont intégralement remis en suspension et que la matière organique associée est directement réutilisable par les filtreurs (Bacher et al., 1989). Or il apparait que si les pseudoféces qui sont très peu cohésifs, agglomérés avec du mucus peuvent être facilement remis en suspension, les féces d'huîtres Crassostrea gigas sédimentent rapidement (Kusuki, 1978) même s'ils peuvent être remis ultérieurement en suspension (forts courants, tempêtes, etc...). Comme l'énergie des biodépôts représente 60 % de l'énergie consommée par les huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984) il est important de connaître les relations entre les facteurs du milieu très variables et les productions de féces et de pseudoféces. Ainsi de nombreux auteurs ont démontré une corrélation positive entre teneur de matière en suspension et production de biodépôts (Tenore et Dunstan, 1973 ; Forster Smith, 1975 ; Hildreth, 1980 ; Tsuchiya, 1980 ; Sornin et al., 1983) mais peu de travaux ont été réalisés en séparant les féces des pseudoféces. Ainsi Kiorboe et al. (1980), Kiorboe et Mohlenberg (1981) démontrent que la moule puis neuf autres espèces de bivalves ingèrent préférentiellement le phytoplancton quand les mollusques sont nourris avec un mélange d'algues et d'argile. Par ailleurs Newell et Jordan (1983) trouvent, avec une nourriture naturelle pour une gamme de concentration de 4 à 20 mg.I-1 de charge sestonique que l'huître Crassostrea virginica ingère préférentiellement différents types de matières organiques particulaires et rejette proportionnellement plus de matières minérales dans les pseudoféces. Deslous-Paoli et al. (sous presse) confirment que l'huître Crassostrea gigas trie la matière particulaire, les pseudoféces contenant moins de matière organique et particulièrement de protéines et de lipides.

Dans ce travail, nous voulons mettre en évidence le comportement des huîtres dans un milieu très fluctuant avec des charges sestoniques élevées (> 100 mg.l-1),

- 60 -

déterminer les lois qui contrôlent les productions de biodépôts et vérifier le tri du matériel particulaire généré par la production de pseudoféces.

MATERIELS ET METHODES

La station échantillonnée est située au centre du bassin de Marennes-Oléron dans un secteur représentatif des conditions hydrologiques des parcs ostréicoles (fig. 1) (Héral et al., 1983). Les expérimentations sont réalisées pendant 9 jours en mai 1988.

Les mesures en continu de la chlorophylle et de la turbidité sont réalisées selon le protocole décrit par Prou et al. (1989). Après le passage dans un premier turbidimètre et fluorimètre, 5 huîtres adultes de poids total sec de 4,74 g sont alimentées dans une chambre fermée à débit contrôlé, le flux sortant de la chambre passant dans un deuxième turbidimètre et fluorimètre (fig. 2). Le taux de filtration est calculé par la formule suivante :

	Entrée-Sortie		Débit
Fil =		х	
	Entrée		Poids sec

Les turbidimètres et fluorimètres sont auparavant calibrés et corrigés entre eux, de même ils sont étalonnés en charge sestonique en mg.I-¹ pour les turbidimètres et en chlorophylle-phéopigments en mg.I-¹ pour les fluorimètres avec les étalonnages décrits dans Prou et al. (1989). La filtration est calculée avec les signaux des turbidimètres et ceux des fluorimètres.

Un circuit parallèle alimente un bac contenant 7 huîtres adultes d'une longueur moyenne de 7 cm et de masse de chair sèche de 0,8 g. Pour récupérer séparément les féces et les pseudoféces (fig. 3), les huîtres sont disposées sur une cloison transversale selon un procédé déjà utilisé par Lund (1957) pour séparer les biodépôts. Les pseudoféces et féces sont récoltés individuellement et séparément par pipetage à 11h, 13 h, 15 h, 17 h et 19 h pendant la durée de l'expérience. Les biodépôts sont ensuite congelés. Après homogénéisation, des aliquotes de chaque prélèvement sont recueillis sur différents filtres Whatman GFC pour analyse des caractéristiques des féces et pseudoféces. Le poids sec est déterminé après rinçage à l'eau distillée et séchage à 60°C pendant 24 heures tandis que la fraction minérale est séparée du matériel organique par crémation à 450°C pendant 1 heure. Les filtres recueillant la matière organique pour les dosages du carbone et de l'azote sont passés sur des vapeurs d'acide chlorhydrique puis déshydratés en étuve à 44°C. Les dosages sont réalisés sur appareil Carlo Erba selon le protocole de Bechemin et al. (1989).



<u>Figure 1</u> : Localisation de la station de prélèvement.







Simultanément aux prélèvements des biodépôts, des prélèvements d'eau sont réalisés toutes les 2 heures. La matière particulaire recueillie sur filtre Whatman GFC est analysée avec les mêmes protocoles que pour les fèces et pseudofèces.

Pour mettre en relation la production de biodépôts, en fonction de la charge sestonique, les enregistrements en continu des néphélomètres sont utilisés. En intégrant le signal on obtient la tubidité moyenne pour les 2 heures de production de féces et de pseudoféces. Par régression successive entre charge sestonique et les prélèvements discrets pour analyse de la matière organique, on obtient la concentration moyenne en matière organique, en azote et en carbone particulaire.

RESULTATS

1. Paramètres physiques (fig. 4)

La force du vent est faible pendant la période d'étude tandis que la direction du vent (ouest) est restée relativement constante. L'amplitude de la marée est de 5 mètres au début de l'expérience en marée de vives eaux et de 2,5 mètres en mortes eaux. La direction du courant vient du nord pendant le flot, du sud pendant le jusant. La vitesse du courant montre un cycle marqué en relation avec la marée. Un décalage de 2 heures et demi est observé entre le minimum de hauteur d'eau et le début du flot. La vitesse du courant de jusant est largement supérieure a celle du flot, mais la durée du flot est plus élevée que celle du jusant.

2. Turbidité et fluorescence

L'évolution de la concentration du seston montre l'influence du cycle de marée avec un maximum à basse mer de 170 mg.l-1 et un minimum à haute mer de 25 mg.l-1 (fig. 4). Les facteurs qui influencent principalement la turbidité sont la hauteur d'eau et la vitesse du vent. Une autorégression permet d'expliquer 91 % de la variance (Prou et al., 1989).

où Tu est la turbidité en mg.l-1, Tu (t-1) en mg.l-1 est la turbidité à la même station 10 minutes avant, H est la hauteur d'eau et V est la vitesse du courant. La fluorescence est fortement corrélée à la turbidité ainsi qu'aux concentrations en phéopigments, indiquant que les biomasses fluorescentes correspondent principalement aux remises en suspension du phytobenthos et des biodépôts des huîtres qui sont particulièrement riches en phéopigments (Prou et al., 1989) (fig. 4).

FI = 0,423 Tu + 42,48 r = 0,77

où Fl représente la fluorescence de la colonne d'eau et Tu la turbidité en mg.I-1.



<u>Figure 4</u> : Evolution des différents paramètres physiques et hydrobiologiques du 14 au 24 mai 1988. A : direction du courant en degrés, B : vitesse du courant en ms-1, C : direction du vent en degrés, D : vitesse du vent en m.s-1, E : amplitude de marée en m, F : charge sestonique en mg.I-1, G : fluorescence en unité de fluorescence.

3. Taux de filtration

Le calcul obtenu par analyse des signaux continus de l'entrée et de la sortie de la chambre avec 5 huîtres permet d'obtenir un taux de filtration moyen compris entre 0 et 3 I.h-1.g-1 de chair sèche avec les signaux de turbidité (fig. 5), alors que le calcul obtenu par les signaux de fluorescence donne un taux de filtration compris entre 0,5 et 8 I.h-1g-1 de chair sèche (fig. 5).



<u>Figure 5</u> : Evolution des taux de filtration exprimés en I.h-¹g-¹ de chair sèche (g.c.s.) ; A : calculés à partir des deux turbidimètres, B : calculés à partir des deux fluorimètres.

4. Production de féces et de pseudoféces

La production de féces moyenne des 7 huîtres est relativement constante, fluctuant autour de 22 mg sec.h-1.gcs-1 (fig. 6). Cette production n'est guère dépendante de la charge de particules en suspension. Par contre la variabilité individuelle des huîtres est forte, fonction de l'activité de filtration de chaque huître qui fluctue indépendamment des facteurs du milieu (Héral et al., 1989).

La production de pseudoféces (fig. 6) est beaucoup plus variable dans le temps, mais est fonction de la charge sestonique de l'eau lorsque les huîtres filtrent. Ainsi la production, moyenne des 7 huîtres, est corrélée significativement (r = 0,75 pour 38 degrés de liberté, pente de 0,997) avec la teneur de matière en suspension dans l'eau de mer. Comme pour les féces la variabilité individuelle de production de pseudoféces est grande et s'accentue plus le seston est élevé. Au-dessus de 100 mg.l-1 plus de la moitié des huîtres présente une production de pseudoféces très faible inférieure à 100 mg.h-1.gcs-1. La dispersion des résultats s'explique par la fréquence de fermeture des huîtres pendant les 2 heures de mesure.



Figure 6 : Evolution des productions de biodépôts exprimées en mg.h-1.g-1 de chair sèche (g.c.s.) en fonction de la charge sestonique exprimée en mg.l-1 ; A : fèces : valeurs individuelles □ , valeur moyenne ▲ , B : pseudofèces : valeurs individuelles □ , valeur moyenne ▲ .

Les compositions en matières organiques de la matière particulaire de l'eau, des pseudofèces et des féces sont respectivement de 11,85 %, 9,79 % et 16,23 %. Leur teneur en azote sont de 0,31 %, 0,23 % et 0,31 %, alors que leur teneur en carbone sont de 4,03 %, 4,22 % et 4,72 %. Afin de tester si les différences qui apparaissent pour les pourcentages moyens présentent une signification statistique, le test de Gibbons (1985) sur l'appariement des couples de valeur a été retenu. Le test appliqué aux grands échantillons suit la loi normale (Z) selon la formule :

> S+ - 0,5 - 0,5n Z = -----0,5 n

où S+ est le nombre de différences positives entre les deux séries appariées testées, n est la taille de l'échantillon et 0,5 est la correction de continuité. Il apparait (tableau 1) une différence significative entre les teneurs en matière organique et en azote des pseudoféces et le matériel particulaire en suspension dans la colonne d'eau, mettant en évidence un tri du matériel rejeté par les palpes labiaux proportionnellement apauvri en matière organique. La sélection de la matière organique est différentielle entre l'azote et le carbone, le carbone faisant l'objet d'un tri statistiquement non significatif alors que l'azote est retenu préférentiellement pour enrichir le bol alimentaire.

	s+	n	Z
Matière organique	37	53	2,74
Azote	37	51	3,64
Carbone	39	51	0

<u>Tableau 1</u> : Résultats des paramètres du test de Gibbons pour comparaison des teneurs en matières organiques des pseudoféces et du matériel particulaire de l'eau.

Sur un graphe présentant les taux respectifs des différents constituants, en l'absence de tri les points devraient être situés à proximité d'une droite de pente 1. Pour la matière organique (fig. 7) il apparait un tri pratiquement pour l'ensemble des cas (sauf 4) mais ce tri est accentué pour de fortes valeurs du pourcentage de matière organique dans la colonne d'eau (supérieur à 20 %). Ces forts taux correspondent à de faibles charges sestoniques 11 à 15 mg.I-1 associées à des eaux proportionnellement plus riches en pigments chlorophylliens (0,0017 % contre 0,0008 %). Le même comportement se retrouve pour l'azote (fig. 7) et pour le carbone (fig. 7), alors que le test des signes rejette l'hypothèse d'un tri car la même quantité de points est située de part et d'autre de la droite de pente 1. Il apparait ainsi un tri marqué lorsque le seston est plus faible et proportionnellement plus riche en phytoplancton. Cette relation étroite entre la charge sestonique et le tri peut être représentée par le rapport du taux d'un constituant dans l'eau sur ce même constituant dans les pseudoféces (fig 8). Les courbes suivent une fonction décroissante en 1/x avec une asymptote parallèle à l'axe des x proche de 1 indiquant que pour les fortes charges sestoniques il ne se produit pas de tri. Il
apparait que pour la matière organique le tri entre eau inhalée et pseudofèces est d'un facteur 2 pour la matière organique, de 4 pour l'azote et de 2,5 pour le carbone (fig. 8). Ceci a pour conséquence que quelque soit le taux de matière organique de l'eau inhalée, l'huitre régule la teneur en matière organique des pseudofèces à une moyenne de 12 % avec 0,3 % d'azote et 4 % de carbone (fig. 7).



<u>Figure 7</u> : Taux de matière organique dans les pseudofèces (y), fonction du taux de matière organique dans l'eau (x) ; A : matière organique, B : azote, C : carbone.



<u>Figure 8</u> : Rapport du taux de matière organique dans l'eau sur le taux de matière organique dans les pseudofèces en fonction de la charge sestonique exprimée en mg.I-1 ; A : matière organique, B : azote, C : carbone.

DISCUSSION

Le taux de filtration moyen des huîtres calculé à partir du signal de turbidité est 3 fois plus faible que celui calculé avec le signal de fluorescence. Ceci est à mettre en relation avec le fait que l'optimum de taille de rétention de l'huître *Crassostrea gigas* est de 7,4 mm pour des eaux turbides. Une adaptation du filtre branchial améliore sa sélectivité dans des eaux peu turbides avec un optimum de taille de

- 70 -

rétention qui s'abaisse à 5,6 mm (Deslous-Paoli et al., 1987). Par ailleurs, le spectre des particules en suspension à cette station montre une nette dominance des particules à cette période de l'année entre 1,9 mm et 5 mm (Héral, 1985). Pour cette gamme de taille de particules, l'efficacité de rétention de l'huître varie de 20 % à 50 % (Deslous-Paoli, 1985) ceci explique donc nettement la différence entre les deux estimations du taux de filtration.

Par ailleurs, la tendance nette de l'augmentation du taux moyen de filtration en mortes eaux période où la charge sestonique chute sensiblement en moyenne de 70 mg.I-1 à 30 mg.I-1 laisse penser à une inhibition partielle du taux de filtration pour les fortes charges sestoniques des cycles de vives eaux. En outre, l'huître ayant la possibilité de modifier son spectre de rétention, on peut penser qu'en mortes eaux, elle retient plus de particules de 5 μ m pour lesquelles le pourcentage de nanoplancton est important. L'analyse des résultats en continu des taux de filtration des 5 huîtres permet de montrer que les taux moyens de filtration oscillent entre 2 et 8 l.h-1.gcs-1 sans pouvoir déterminer si les fluctuations du taux de filtration sont liées à un comportement individuel d'une des 5 huîtres ou à une baisse simultanée des huîtres.

L'analyse des taux de filtration individuels calculés à partir des teneurs des biodépôts montre que les taux de filtration varient dans la même gamme de 0 à 8 1.h⁻¹gcs⁻¹ mais précise surtout que la filtration est très variable dans le temps pour une même huître et d'une huître à l'autre sans apparemment suivre de rythme ou de cycle en relation avec les paramètres physiques et biologiques de l'environnement. Les taux de filtration, décrits dans cette étude sont du même ordre de grandeur que ceux trouvés par Gerdes (1983) : 3,8 à 5,8 $I.h^{-1}gcs^{-1}$ et par Deslous-Paoli et al. (1987) : 4,7 I.h-1gcs-1. Cependant il apparait que, contrairement aux études expérimentales qui souvent ne sélectionnent que les individus à forte activité physiologique, le comportement individuel des huîtres, dans un milieu à forte turbidité, est très variable induisant un taux de filtration in situ d'une population sensiblement plus bas que celui des huîtres les plus actives. Ce phénomène est à rapprocher des travaux de Askew (1978) qui, en étudiant la dynamique de population d'huître Crassostrea gigas identifie une tête de lot et une queue de lot représentant chacune 25 % de la population, il serait alors intéressant de coupler l'étude de l'activité physiologique avec la croissance rapide ou lente de ces animaux.

La matière particulaire consommée après avoir été une première fois sélectionnée par le filtre branchial principalement selon un critère de taille (Bayne et al., 1976) est soumise au tri des palpes labiaux qui produisent les pseudofèces permettant de réguler la quantité ingérée, mais aussi la qualité du bol alimentaire. Au-dessus d'une charge sestonique de l'eau de 4,6 mg.1-1, Crassostrea gigas commence à rejeter des pseudoféces (Deslous-Paoli et al., sous presse). Ces mêmes auteurs trouvent, pour des charges sestoniques inférieures à 42 mg.I-1 que les pseudoféces sont proportionnellement plus riches en carbohydrates et au contraire appauvris en protéines et lipides. Kiorboe et al. (1980) démontrent est capable de trier les cellules algales d'un mélange algue-argile de concentration inférieure à 50 ma.I-1 avec un rejet de pseudofèces appauvri en chlorophylle et en carbone. De même Newell et Jordan (1983) avec une nourriture naturelle, pour des teneurs mg.I-1démontrent Crassostrea inférieures à 19 que virainica inaère préférentiellement la matière organique rejetant dans les pseudofèces des particules appauvries en chlorophylle, en azote et à un degré moindre en carbone. Nos résultats démontrent qu'il existe un tri certain de la matière organique, de sa fraction azotée et carbonée, mais ce tri est fonction de la charge sestonique. Ainsi pour des valeurs de seston de $10 - 15 \text{ mg.}l^{-1}$, le facteur de tri peut atteindre 2,5 pour la matière organique, 4 pour l'azote et 2 pour le carbone, valeur proche de celle de Kiorboe et al. (1980) pour la moule. Pour des valeurs de seston supérieures à 20 mg.l-1, le tri s'estompe et disparait au-dessus de 40 mg.l-1. On peut penser à un encombrement du filtre branchial et des palpes labiaux rendant progessivement inefficace les mécanismes en oeuvre dans le tri des particules.

La production de féces atteint une valeur moyenne de 22,2 mg.h-1.gcs-1. Cette teneur est sensiblement plus forte que celles trouvées dans la littérature. Ainsi lto et Imai (1955) citent pour *Crassostrea gigas* une production de fèces de 1,25 mg.h-1gcs-1, pour Arakawa (1970) ces productions varient de 2 à 11,4 mg.h-1.gcs-1 pendant un cycle annuel, Kusuki (1977) dans une autre étude trouve sur un cycle annuel une production de fèces variant de 0,1 à 9 mg.h-1gcs-1. Deslous-Paoli (sous presse) trouve une production moyenne de 9 mg.h-1gcs-1 mais pouvant atteindre 17 mg.h-1gcs-1. Nos résultats élevés peuvent paraître surprenants car le schéma classique est le suivant : en dessous du seuil de production de pseudofèces, la production de fèces est directement proportionnelle à la quantité de nourriture disponible pour une qualité de nourriture constante. Au-dessus de cette concentration le tube digestif est plein et la production de fèces atteint un plateau constant (Deslous-Paoli, sous presse). Cependant plusieurs paramètres peuvent agir sur cette production, le temps de fermeture de l'huître (voir discussion précèdente pour le taux de filtration), la digestibilité du bol alimentaire et la vitesse de transit de la nourriture dans le tube digestif. Ainsi Lesbesnerais (1985) indique que pour l'huître *Crassostrea gigas*, en absence de nourriture, le temps de transit peut être supérieur à 24 heures. Avec une nourriture phytoplanctonique représentant une faible charge sestonique proche de 5 mg.l-1, Le Gall (com. pers) trouve des temps de transit moyens de 4 heures. Dans notre expérience, les temps de transit mesurés par adjonction de phytoplancton cultivé (*Chaetoceros calcitrans* et *Isochrysis sp.*) varient entre 23 minutes et 2 h 19 avec un temps de transit moyen de 1 h 10 (mesure sur 17 huîtres). Il apparait ainsi que la vitesse de transit de la nourriture est directement reliée à la quantité de nourriture ingérée et que, en conséquence, la quantité de féces produite dépendra de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible.

En résumé, ce travail aura montré que dans un bassin estuarien soumis à de fortes charges sestoniques fluctuantes en fonction des courants et des origines des masses d'eau, le comportement de l'huître *Crassostrea gigas* est particulier. Le taux de filtration des huîtres est très variable en relation avec leur temps d'activité. La nourriture ingérée est triée par l'expulsion des pseudoféces moins riches en matière organique que ce soit azotée ou carbonée mais uniquement pour des charges sestoniques inférieures à 40 mg.I-1. La production de féces est élevée lorsque les huîtres sont en activité en relation avec un temps de transit de la nourriture consommée très rapide.

BIBLIOGRAPHIE

- Arakawa K.Y., 1970. Scatological studies of the Bivalvia (Mollusca). *Adv. mar. Biol.*, 8 : 307–436.
- Askew C.G., 1978. A generalized growth and mortality model for assessing the economics of bivalve culture. *Aquaculture*, 14:91–104.
- Bacher C., Héral M., Deslous-Paoli J.M., Razet D., 1990. Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* : sous presse.
- Bayne B.L., Widdows J., Thompson J., 1976. Physiological integrations. In : Marine Mussels : their ecology and physiology. B.L. Bayne Ed., IBP n° 10, Cambridge Univ. Press : 261–291.

- Béchemin C., Delmas D., Garet M.J., 1989. Improvement of Carbon Nitrogen elemental analyser for marine sample collected on glass fiber filter. *J. chromatogr.*, 469 : 399–402.
- Deslous-Paoli J.M., 1985. Assessment of energetic requirements of reared molluscs and of their main competitors. Aquaculture, Shellfish Cultuve development and management. International Seminar in La Rochelle (France) Mars 1985. IFREMER edit. : 319-346.
- Deslous-Paoli J.M. et Héral M., 1984. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea* gigas de 1 an et la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole. *Haliotis*, 14 : 79-90.
- Deslous-Paoli J.M., Héral M., Goulletquer P., Boromthanarat W., Razet D., Garnier J., Prou J., Barillé L., 1987. Evolution saisonnière de la filtration de bivalves intertidaux dans des conditions naturelles. *Océanis* 13, 4–5 : 575–579.
- Deslous-Paoli J.M., Lannou A.M., Geairon P., Bougrier S., Héral M., 1990. The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (molluscs bivalvia) on natural particulate matter biosedimentation. *Hydrobiologia* (sous presse).
- Foster-Smith R.L., 1975. The effects of concentration of suspension on the filtration rate and pseudofaecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* (L.) and *Venerupis pullastra* (Montagu). *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 17 : 1-22.
- Fréchette M., Bourget E., 1987. Significance of small-scale spatio-tempioral heterogeneity in phytoplankton abundance for energy in *Mytilus edulis. Mar. Biol.*, 94, 2 : 231–240.
- Gerdes D., 1983. The pacific oyster Crassostrea gigas I : Feeding and behaviour of larvae and adults. *Aquaculture*, 31 : 195–219.

Gibbons J.D., 1985. Non parametric methods for quantitative analysis. Gibbons edit. 2ème edition American Science Press Inc. Columbus US : 94–99.

- Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of Molluscan Shellfish Ecosystems. Aquaculture Shellfish Culture Development and Management. International Seminar in La Rochelle, mars 1985. IFREMER edit. : 297–318.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M. et Sornin J.M., 1983a. Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole : premières approches. *Océanis*, 9 (3) : 169–194.
- Héral M., Razet D., Deslous-Paoli J.M., Berthomé J.P. et Garnier J., 1983b. Caractéristiques saisonnières de l'hydrologie du complexe estuarien de Marennes-Oléron (France). *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 46 (2) : 97–119.
- Héral M., Deslous-Paoli J.M., Prou J. et Razet D., 1987. Relations entre la nourriture disponible et la production de mollusques en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. *Haliotis*, 16 : 149–158.
- Héral M., Razet D., Prou J. 1987. Acquisition de données en continu sur la matière particulaire de la baie estuarienne de Marennes-Oléron pendant le bloom printanier planctonique : effet sur le taux de filtration de l'huître *Crassostrea gigas. Note au CIEM* Shellfish Comittee K : 34, 14 p.
- Hildreth D.I., 1980. Bioseston próduction by *Mytilus edulis* and its effect in experimental systems. *Mar. Biol.*, 55 : 309–315.
- Ito S., Imai T., 1955. Ecology of oyster bed. I. on the decline of productivity due to repeated cultures. *Tohoku J. agric. Res.*, 5 (4) : 9–10.
- Kiorboe T., Mohlenberg F., Nohr O., 1980. Feeding, particle selection and carbon absorption in *Mytilus edulis* in different mixtures of algae and resuspended bottom material. *Ophelia* 19 (2) : 193–205.
- Kiorboe T., Mohlenberg F., 1981. Particle selection in suspension-feeding bivalves. *Mar. Ecol. Prog. Ser*, 5 : 291–296.
- Kusuki Y., 1977. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds I. Production of faecal materials by the Japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 43 (2) : 163–166.

- Kusuki Y., 1978. Fundamental studies on the deterioration of oyster growing grounds. III. Sinking rates and distance of transport of the faeces of Japanese oyster. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 44 (9) : 971–973.
- Lund E.J., 1957. A quantitative study of clearance of a turbid medium and feeding by the oyster. *Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* 4 (2) : 296–312.
- Lebesnerais C., 1985. Etude de la digestion chez l'huître *Crassostrea gigas*. Thèse 3ème cycle, Université de Caen, 120 p.
- Newell R.I.E., S.J. Jordan, 1983. Preferentiel ingestion of organic material by the American oyster *Crassostrea virginica. Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 13: 47–53.
- Prou J., Héral M., Razet D., 1989. Acquirring of continuous data on the particular matter of the estuarine bay of Marennes–Oleron during the spring planktonic bloom : effects of physical parameters on the resuspension of the water sediment interface. *Estuaries* (sous presse).
- Tenore K.R. and Dunstan W.N., 1973. Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels. *Mar. Biol.*, 21 : 190–195.
- Tsuchiya M., 1980. Biodeposit production by the mussel Mytilus edulis L. on rocky shores. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 47 : 203–222.
- Sornin J.M., Feuillet M., Héral M., Deslous-Paoli J.M., 1983. Effets des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *J. Moll. Stud.*, 12A : 185-197.

MODELISATION DU COMPORTEMENT NUTRITIONNEL ET DE LA CROISSANCE DE L'HUITRE JAPONAISE *CRASSOSTREA GIGAS*.

I. INTRODUCTION

Le modèle énergétique implanté sur le site de Marennes-Oléron (Bacher, 1989) produit des résultats satisfaisants en adéquation quasi-parfaite avec les mesures (fig. 1), mais reste criticable sur le plan de son élaboration. Sa structuration insuffisante, l'empirisme que revêt parfois sa formulation en font un outil de prédiction incomplet et difficilement extrapolable dans des conditions autres que celles observées (Keller, 1989).

L'objectif est de bâtir un modèle qui découle d'une représentation, quoique nécessairement simplifiée, des mécanismes internes qui régissent la nutrition et la croissance de l'huître à l'instar de Bayne et al. sur *Mytilus edulis* (1976). Ce modèle explicatif de la croissance de l'huître sera ensuite intégré à la modélisation du fonctionnement global du bassin ostreicole, l'huître devant être considérée comme une variable d'état du modèle. Les performances de croissance de l'huître sont en effet tributaires des caractéristiques hydrobiologiques du bassin, dépendantes pour certaines de l'activité nutritionnelle du mollusque. Le but final est d'obtenir ainsi un outil de prédiction à la fois plus réaliste et plus fonctionnel que le précédent (Bacher, 1989).

La base expérimentale indispensable à la réalisation de ce projet est fournie en grande partie par les récentes expérimentations de physiologie menées en laboratoire et sur le terrain à La Tremblade (Legall et Raillard, 1988; Héral et al., 1989 ; Piveteau, 1989 ; Razet et al., 1990 ; Prou et al., in press ; Deslous-Paoli et al., soumis)

II. FONCTIONNEMENT TROPHIQUE DES BIVALVES

A. CAPTURE TRI ET PARTAGE DE LA NOURRITURE

1. Modes d'alimentation

Il existe deux modes de prélèvement de la nourriture chez les mollusques bivalves de la famille des lamellibranches :

. Par l'absorption directe de substances dissoutes. Ce mécanisme mis en évidence par de nombreux auteurs (Jorgensen, 1982, 1983 ; Wright, 1982 ; Newell et al., 1983 in Deslous-Paoli, 1987), est localisé au niveau des branchies, des bords du manteau, et concerne les molécules organiques dissoutes telles que les acides aminés, sucres, et acides gras. Quoique représentant généralement 25 % des besoins



fig. 1 . Résultats de l'estimation des paramètres. a). Simulation du poids sec individuel moyen converti en énergie (kJ) (----) et comparaison avec les valeurs observées (+). $F_1 = 24.32$, $F_2 = .602$, $S_0 = 12.22$, $R_0 = 1.746$, R₁=1.3, R₂=.1, $T_0 = 9.14$, $T_1 = 23.80$. b). Régression entre les valeurs simulées et observées du poids sec individuel moyen. Y=aX - b, N=26, p=5 . a=1.055, 0(a)=0.047 . (Bacher, 1990) 5=0.19, ((c)=0.15 .

énergétiques métaboliques (Stephens,) l'apport nutritif qui en découle est le plus souvent négligé dans le bilan énergétique des mollusques (Winberg, 1956 ; Lucas, 1982b ; Holmes et Mc Intyre, 1984)

. Par filtration, à l'aide des organes palléaux (branchies, palpes labiaux). L'animal prélève les particules en suspension dans la masse d'eau (Owen, 1966 ; Bernard, 1974). C'est la principale source d'alimentation du mollusque.

2. Dans la cavité palléale :

Le battement des cils latéraux des branchies provoque une entrée d'eau dans la cavité palléale (POMPAGE) et oriente ce flux perpendiculairement à l'axe des branchies (fig. 2), dont la structure s'apparente à un tamis (Dral, 1967). Les particules en suspension dont la taille est supérieure à l'espacement entre les cils latéraux-frontaux (fig. 3) y sont retenues (RETENTION) et engluées dans du mucus (Bernard, 1974). L'eau et les particules trop fines sont evacuées par le courant exhalant (Deslous-Paoli, 1987). Sur les branchies un transport vertical des aliments est assuré par les cils frontaux, les plus petites particules sont dirigées vers la base des branchies, les plus grosses vers le sillon marginal (fig. 4a et 4b). De là les bandes de mucus sont convoyées vers les palpes labiaux (fig. 2). Une surchage de la surface branchiale peut provoquer l'ejection de particules et de mucus vers le milieu exterieur (PSEUDO-FECES). Sur les palpes labiaux les aliments englués sont soumis à des traitements chimiques (Dwidedy, 1973) et mécaniques (Newel et Jordan, 1983) qui donnent lieu à de nouvelles émissions de pseudo-fécès. La fraction conservée pénètre par la bouche dans l'oesophage (INGESTION).

3. Le tractus digestif (fig. 5)

Les mécanismes digestifs ne prennent véritablement effet que dans l'estomac. Sous l'action combinée de trituration de la tige cristalline et du bouclier gastrique le bol alimentaire est dissocié et mélangé aux enzymes (Lubet, 1978 in Deslous-Paoli, 1987), les fluides et les macromolécules résultant de cette digestion extra-cellulaire pénétrent dans les tubules de la glande digestive pour y être absorbés par pinocytose et digérés par voie intra-cellulaire (fig. 6). Le produit des précédentes digestions parcourt ensuite les intestins (ascendant et descendant), siège d'une nouvelle absorption (Lebesnerais, 1985), pour être finalement évacué par l'anus (FECES). Notons que ces processus digestifs ne concernent pas la totalité de la nourriture présente dans l'estomac : une fraction non négligeable du bol alimentaire,



fig. 2 : Représentation schématique des flux de matières carticulaires dans la cavité palléale. (1) sédimentation des carticules de force densité. (2) passage à travers les ostia. (3) imprésnation les oténidies et transport des bandes de mucus vers les sillons nourriciers. (4) rejet de masses de mucus! (Bernard, 1974)



fig. 3 : Section transversale d'un filament ordinaire de C. virginica fr.c., cils frontaux lf.c., cils latéro-frontaux l.c., cils latéraux o., ostium (Galstoff, 1964)



fig. 4a : Bloc diagramme simplifié illustrant le ròle des "guarding cilia" dans le tri des particules grossières et des particules fines sur un filament branchial (modifié de Atkins, 1973a). (Newell, 1979)



fig. 4b : Bloc diagramme simplifié illustrant l'utilisation des "plicae" et du sillon marginal dans le tri des grosses particules sur une branchies d'Eulamellibranche (modifié d'Atkins, 1973a). (Newell, 1979)



qui n'est qu'en partie ou pas dégradée, se retrouve dans les fécès (Lebesnerais, 1985)

4. Au niveau cellulaire

Le milieu intérieur de l'animal est le siège de réactions anaboliques et cataboliques, les premières se réalisent grâce a l'énergie dégagée par les secondes et débouchent sur la synthèse de molécules organiques. Chez les mollusques bivalves cette synthèse aboutit principalement à la production de tissus somatiques (chair) et gonadiques (oeuf), à la sécrétion de mucus et de la coquille. L'excrétion de substances azotées dissoutes (urine), la consommation d'oxygène et la production d'extra-chaleur témoignent de l'ampleur des dépenses métaboliques (Bayne et Newell, 1983).

B. DESCRIPTION DE L'INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU SUR LA NUTRITION ET LA CROISSANCE DES MOLLUSQUES FILTREURS.

La quantité et la qualité de la nourriture, la température, le poids de l'animal sont des facteurs reconnus de variation de l'activité nutritionnelle et de croissance des mollusques bivalves. La variabilité spatiale et temporelle de ces facteurs enregistrée sur le site du bassin de Marennes-Oléron (Heral et al., 1980, 1983) est susceptible d'induire effectivement une modification dans les réponses biologiques de *Crassostrea gigas*.

1. Impact de la quantité de nourriture disponible

Les mécanismes affectés par ce paramètre varient suivant les auteurs. Pour la filtration, de nombreuses expérimentations en laboratoire révèlent une variation de son niveau d'activité en liaison avec les concentrations particulaires du milieu (Winter, 1973 ; Gerdes, 1983 ; Fiala-Medioni et Copello, 1984). A teneur croissante les phases décrites sont les suivantes : augmentation du taux de filtration jusqu'à une valeur optimale (Navarro et Winter sur Mytilus edulis, 1982 ; Sprung, 1984 in Deslous-paoli, 1987), maintien à un niveau constant sur une gamme de concentrations (Foster-smith, 1975b sur *Venerupis pullastra* et *Cardium edule* ; Navarro et Winter, 1982 ; Fiala-Medioni et Copello, 1984) et diminution aux plus fortes charges (Schulte, 1975 ; Langefoss et Maureer, 1975 ; Epifanio et Ewart, 1977 ; Gerdes, 1983). Ce ralentissement peut aller jusqu'à l'arrêt total du pompage : les cils des branchies englués dans la nourriture consommée cessent leur mouvement (Loosanof et Engle,

1947). Le colmatage est généralement suivi par la fermeture des valves de l'animal qui stoppe ainsi définitivement son alimentation (Aubin, 1979). Les résultats des auteurs sus-mentionnés sont présentés sous forme de graphiques aux figures 7 à 9.

L'ajustement (ou régulation) des taux de filtration sur des concentrations croissantes de nourriture influe directement sur la consommation effective qui augmente dans un premier temps (filtration constante) et tend à se stabiliser par la suite (filtration décroissante) pour demeurer relativement indépendante des teneurs extérieurs (Gerdes, 1983 ; Epifanio et Ewart, 1977 ; Fiala-Medioni et Copello, 1984) en l'absence de colmatage (fig. 10)

D'autres auteurs observent un impact moindre de la concentration particulaire sur les niveaux de pompage, Foster-smith (1975b) note pour Mytilus edulis une constance des taux de filtration sur une gamme étendue de teneurs phytoplanctoniques, fait également observé par Tenore et Dunstan (1973b) sur *Crassostrea virginica* et Deslous-Paoli (sous presse) sur *Crassostrea gigas* avec une nourriture naturelle. La consommation est alors directement reliée aux teneurs du milieu, et son niveau est plus élevé que celui mesuré lorsqu'il y a régulation de la filtration (fig. 11).

Au niveau de la cavité palléale l'intensité de la production de pseudo-fécès s'est avérée dépendante de la concentration de nourriture et donc de la consommation. Aux valeurs les plus faibles l'animal n'émet pas de pseudo-fécès, la totalité des aliments consommés est ingérée (Thompson et Bayne, 1974 ; Gerdes, 1983). Au-delà de ce seuil, une augmentation de la consommation inhérente à celle des teneurs nutritives provoque une surcharge des organes palléaux (branchies et palpes labiaux) et une intensification de la pseudo-egestion. Tenore et Dunstan (1973b) attribuent l'aspect exponentiel de la biodéposition, sur des concentrations croissantes de *Skeletonema costatum,* à l'émission des pseudo-fécés (fig. 13). Foster-smith (1975b) (fig. 13), Langefoss et Maureer (1975) observent une augmentation de la proportion pseudo-égérée du matériel consommé en liaison avec celle des teneurs phytoplanctoniques. Dans ces conditions le taux d'ingestion se stabilise (Valenti et Epifanio, 1981) ou diminue (Wilson, 1983). Sur le plan quantitatif on observe un comportement qui est directement relié à celui adopté lors de la prise de nourriture : si le taux de filtration est régulé d'aprés les teneurs extérieures une proportion plus faible du matériel consommé sera pseudo-égérée que si la filtration reste constante (Foster-smith, 1975b voir fig. 13).



Mytilus edulis : larves de 251 um de long. Interaction entre ingestion et filtration à 12°C. (Sprung. 1984a)



Mytilus edulis : interrelation entre filtration, efficacité d'assimilation et concentration de nourriture. (Navarro et Winter, 1982 in Deslous-Paoli, 1987).



Taux de filtration de C. gigas pour différentes concentrations d'I. galbana. (Gerdes, 1983)

fig. 7 : Régulation du taux de filtration sur des concentrations proissantes de nourriture.



Taux de filtration à 3 niveaux de concentrations de nourriture (C. virginica). (Langefoss et Maureer, 1975)



Taux moyen journalier de filtration (C. virginica) en fonction de la densité d'algues en suspension. (Epifanio et Ewart, 1977)

fig. 3 : Régulation du taux de filtration sur des concentrations croissantes de nourriture.

- 86 -



Fig. 1. Mytilus edulis. Filtration rates per mussel related to various food concentrations of Platymonas suecica. (A) Single mussel in 0.5-1 seawater (each point represents filtration rate of single specimen); (B) 6 mussels in 3.0-1 (each point represents average value of filtration rates of group of 6 specimens); (C) 50 mussels in 25.0-1 (each point represents average value of filtration rates of group of 50 specimens); (D) filtration rates of all three experiments. Calculated regression lines are shown with 95% confidence limits. a: Intercept; b: slope; r: correlation coefficient

Sculte, 1975



Taux de filtration chez Venerupis pullastra pour des concentrations croissantes : A, Isochrysis. B. Phaeodactylum. (Foster-Smith, 1975)

fig. 9 : Régulation du taux de filtration sur des concentrations croissantes de nourriture.

Taux de fi





Ration journalière d'algues filtrées par C.gigas à différentes concentrations (mgPs/j/ind). (Gerdes, 1983

Poids sec d'algues filtréees (par gramme de poids humide d'huitres) en 24 heures en fonction de la densité d'algues en suspension (Epifanio et Ewart, 1977)



Taux de filtration (.) et consommation algale (°) de l'huître C gigas à différentes concentrations de Phaeodactylum tricornutum (Copello, 1984)

fig. 10 : Valeurs de filtration et de consommation mesurées pour des concentrations variables de phytoplancton lorsque le mollusque régule son taux de filtration

- 87 -



Taux de filtration chez Mytilus edulis à des concentrations croissantes de phytoplancton : A. Isochrysis. B. Phaeodactylum (Foster-Smith, 1975)



Mytilus edulis, C. virginica : taux de nutrition et de biodéposition de moules et d'huîtres à différents niveaux de concentration de nourriture. Surface hachurée : nourriture assimilée. a : indice d'origine, b : pente, r : coefficient de corrélation.



Impact de la concentration de seston minéral sur sa consommation par (. gigas. Fait d'après les resultats expérimentaux de Deslous-Paoli et al. (1990)

fig. 11 : Valeurs de filtration et de consommation lorsque le mollusque ne régule pas son niveau de filtration

Sous la présomption d'un équilibrage instantané des flux entrant et sortant du tractus digestif, l'absorption représente une fraction du matériel ingéré et l'efficacité d'absorption le pourcentage absorbé de la nourriture ingérée. Les mécanismes d'excrétion sous forme dissoute étant négligés dans la conceptualisation actuelle du modèle les termes d'absorption et d'assimilation sont équivalents. Comme en témoignent les processus de régulation sus-mentionnés, la quantité de nourriture qui pénètre par la bouche de l'animal dépend de facon complexe de la concentration de nourriture dans l'eau. En conséquence et afin d'étudier le comportement digestif du mollusque face aux variations quantitatives de nourriture, il convient de relier l'assimilation (ou l'efficacité d'assimilation) à l'ingestion et non pas à la concentration particulaire comme il est généralement fait. Selon Langefoss et Maureer (1975), Valenti et Epifanio (1981) et, Fiala-Medioni et Copello (1984) l'efficacité d'assimilation est une constante ou ne varie que trés peu : à concentrations croissantes les flux assimilés augmentent corrélativement à ceux ingérés puis se maintiennent constants aux teneurs les plus élevées lorsque se déclenchent les processus de régulation (diminution de la filtration, émission de pseudo-fécès) qui stabilisent les niveaux d'ingestion.

Les travaux de Thompson et Bayne (1974) et de Widdows (1978) effectués sur une gamme de concentrations du même ordre que les précédentes fournissent des résultats différents qui définissent l'efficacité d'assimilation comme une fonction inverse des quantités ingérées. D'aprés Foster-smith (1975a) cette diminution des facultés digestives a lieu lorsque la quantité d'aliments ingérée dépasse la capacité de la glande digestive : les aliments qui ne pénétrent pas dans les tubules passent directement dans l'intestin et ne sont qu'en partie digérés (Lebesnerais, 1985).

Les dépenses métaboliques, généralement estimées par la mesure de la consommation d'oxygène, englobent les coûts energétiques de la consommation (filtration, production de mucus, etc...), de la digestion, de la croissance et de la maintenance de l'animal (Bayne et al., 1989). Face aux variations extérieures de nourriture, on note 3 niveaux de consommation d'oxygène (Thompson et Bayne, 1972).

Quand l'animal est placé dans un milieu nutritif pauvre, les mécanismes d'alimentation ne sont pas déclenchés, l'animal réduit son activité métabolique aux fonctions essentielles pour assurer sa survie, c'est le niveau métabolique "standard" (Widdows et Bayne, 1971). Si les conditions trophiques s'améliorent, on enregistre une forte augmentation de la consommation d'oxygène, qui correspond à l'activation



Effet de la concentration de seston sur la production de pseudo-fécés de moules de 7cm (Mytilus edulis). Courbe ajustée à l'oeil.

(Widdows et al., 1979)



Effet de la charge sestonique totale sur la production de pseudo-fécès de C. gigas. (Deslous-Paoli, 1990)

fig. 12 : Effet de la concentration particulaire sur la production des pseudo-fécès.



Fourcentage de matériel rejeté avant l'ingestion chez Mytilus edulis (1) et chez Venerupis pullastra (2). A : Isochrysis, B : Phaeodactylum. (Foster-Smith. 1975)



Biodépositions de moules, huitres et clams à différents niveaux de concentrations de nourriture. (Tenore et Dunstan, 1983b)



du mécanisme de filtration : on parle alors de métabolisme "d'activité" (Bayne, 1973 ; Bayne et Scullard, 1977). L'animal s'adapte à une amélioration de ses conditions de vie et, si l'enrichissement dure, le niveau métabolique s'abaisse et se maintient à un niveau dit "de routine". Dans ces conditions l'ajout supplémentaire d'aliments ne provoque qu'une faible augmentation de la respiration (Thompson et Bayne, 1974 ; Fiala-Medioni et Copello, 1984). Cette constance des dépenses métaboliques est à rapprocher de celle des flux assimilés (Bayne et al., 1989).

2. Impact de la qualité de la nourriture

Il existe de multiples critères pour définir la qualité d'un milieu nutritif. Parmi ceux susceptibles d'influer sur le comportement de nutrition et la croissance des mollusques à Marennes-Oléron nous retiendrons la concentration particulaire d'éléments inorganiques (seston minéral) et la nature biochimique du matériel organique en suspension.

a. La nature du matériel organique

Les études qui abordent ce problème font état des variations de comportement induites par les différentes espèces phytoplanctoniques (Tenore et Dunstan, 1973 ; Mathers, 1974 ; Palmer, 1980 ; Shumway et al., 1985). De tels processus ne peuvent être pris en considération par le modèle global de fonctionnement du bassin de Marennes-Oléron dans lequel la représentation du phytoplancton se limite à une seule variable. En contre partie, une distinction sera observée entre les éléments vivants de la matière organique (phytoplancton) et les particules détritiques. Sans qu'il soit fait mention d'un impact véritable sur les mécanismes d'alimentation (filtration, pseudo-egestion, digestion, etc...), il sera tenu compte de la différence de qualité énergétique de chacun de ces compartiments.

b. Le seston minéral

Les fortes charges sestoniques hivernales qui provoquent les colmatages branchiaux (Sornin et al., 1983) et induisent un amaigrissement de l'huître sont le fait des particules minérales à 95 % (Héral et al., 1983b).

Mais l'effet du seston minéral ne se limite pas à ces événements extrêmes, il constitue un facteur permanent de surchage des organes palléaux et intensifie de cette manière la production de pseudo-fécès. A ce niveau, l'animal

semble réagir à la dilution de sa nourriture en éjectant préférentiellemnt les particules minérales. Newell et Jordan (1983) en utilisant un mélange d'algues et de silt, ont enregistré un appauvrissement des pseudo-fécès en chlorophylle. Les mêmes auteurs, utilisant cette fois un substrat nutritif du milieu naturel, ont noté que le contenu énergétique de la nourriture était supérieur à celui des biodépôts. Ces observations viennent confirmer des résultats précédemment obtenus par d'autres biologistes tel que Loosanof (1949) Menzel (1955) in Newell et Jordan (1983), Kiorboe et Mohlenberg (1981) et notamment ceux de Kiorboe et al. (1981) qui indiquent clairement que certains mollusques bivalves suspensivores ont la faculté de trier l'organique de l'inorganique dans la cavité palléale. Cependant Razet et al. (1990) montrent que le tri pré-ingestif chez l'huître Crassostrea gigas n'existe pas pour des charges sestoniques supérieures à 40 mg/l. Enfin,la figure 14, qui relie le pourcentage organique du milieu et celui des pseudo-fécès (Deslous-Paoli, sous presse), indique clairement que l'animal enrichit en matière organique la nourriture qu'il ingère. Il existe cependant des avis contraires sur la question, Foster-smith (1975b) ainsi que Widdows et al. (1979) observant le comportement nutritionnel de Mytilus edulis en présence d'un mélange d'algues et de silt, ne relèvent pas de différences significatives entre les proportions consommées et ingérées de ces deux composants.

Certains auteurs ont tenté d'expliquer ces mécanismes selectifs. Bernard (1974) propose une première selection à l'entrée de la cavité palléale suivant le diamètre et la densité des particules. La différence de section entre l'ouverture inhalante et celle beaucoup plus large constituée par la somme des ostia des branchies (fig. 15), provoque une diminution de la vitesse du fluide et soumet les particules au mécanisme gravitaire. Ce tri basé sur les propriétés physiques des particules expliquerait en partie le rejet préférentiel des éléments minéraux généralement plus denses que ceux de nature organique. Selon Kiorboe et Mohlenberg (1981) une sélection pourrait aussi avoir lieu au niveau des palpes labiaux, mécanisme difficile à admettre à ce niveau quand on sait que les aliments sont enrobés dans du mucus dès qu'ils entrent en contact avec les branchies (Bernard, 1974; Foster-smith, 1975b). Newell et Jordan (1983) suggèrent alors que l'action des cils des palpes labiaux et la compression des palpes labiaux fluidifient le mucus et rendent les particules à leur état initial autorisant une sélection basée sur leur qualité propre, ce recompactage des aliments est aussi observé par Bernard (1974). Parallèlement Dwivedy (1973) note la présence sur les palpes labiaux de recepteurs sensibles au goût, et Newell et Jordan (1983) proposent que les éléments n'ayant pas d'affinité chimique avec ces récepteurs soient évacués sur le bord des



% de matiere organique dans le seston

fig. 14 : Mise en evidence de l'ingestion préférentielle des particules organique par rapport aux éléments minéraux chez C. gigas (d'après les résultats expérimentaux de Deslous-Paoli et al., (1990)).



fig. 15 : Schematic representation of the relative areas of the inhalant, ostial, and exhalant apertures in the Pacific syster.

⁽Bernard, 1974)

palpes labiaux pour y être à nouveau englués et éjectés comme pseudo-fécès. L'existence de ces processus chimiques est confirmée par ces mêmes auteurs, qui constatent un tri plus poussé de l'azote au regard de celui effectué sur le carbone. Deslous-Paoli et al. (soumis) et Razet et al. (1990) confirment ces résultats chez l'huître.

Plus en aval, dans l'estomac et les intestins, la richesse organique du bol alimentaire semble affecter les processus de digestion. Si pour Bayne et Widdows (1978) et Bayne et al. (1988), l'efficacité de digestion extra-cellulaire (mesurée par le taux de dégradation de la chlorophylle) reste indépendante du pourcentage organique, l'efficacité d'absorption (digestion intra-cellulaire) est généralement corrélée positivement au pourcentage organique du contenu stomacal (Hawkins et al., 1986; Boromthamrat, 1986; Bayne et al., 1987). Les éléments minéraux, en remplissant une partie de la glande digestive, empêcheraient l'accès des tubules digestifs aux éléments suceptibles d'y être absorbés (Foster-smith, 1975). A l'inverse Winter (1973), Kiorboe et al. (1981) et Urban et Langdon (1984) enregistrent une amélioration de l'efficacité d'assimilation et des performances de croissance en ajoutant du minéral à la solution nutritive : les raisons invoquées sont, soit un enrichissement du matériel consommé par capture sur les particules minérales de fractions organiques en suspension, soit un broyage accru du bol alimentaire en présence de "cailloux". Notons, que l'effet bénéfique du seston minéral ne s'observe qu'à de trés faibles concentrations qui ne concernent pas le cas particulier de Marennes-Oléron.

Enfin, selon Bayne et al. (1988) la moule est capable d'atténuer la dilution par activation de l'ingestion et augmentation du volume stomacal ; toutefois, la mise en fonction de ces mécanismes compensatoires ne s'observe toujours selon le même auteur qu'à l'échelle de la saison (notion de saisonnalité fixe).

3. Effet de la température

La température est généralement admise comme un régulateur de la filtration, mais la discussion demeure quant à la forme et à l'étendue de son influence. Newell et al., (1977) qui acclimatent C. virginica 70 jours à des températures comprises entre 5 et 25°C mesurent un taux de filtration maximum à 20°C et des valeurs décroissantes en deçà et au delà de cette température, sur *C. gigas* Piveteau (1990) obtient des résultats similaires. Rodhouse (1978) sur *Ostrea edulis* repousse l'optimum à 25°C avec une forte variation entre 20 et 25°C. Pour

différentes espèces de bivalves Walne (1972) décrit des taux de filtration en augmentation de 5 à 20°C, avec un taux d'accroissement plus élevé entre 10 et 20°C. Pour Bernard (1974) les valeurs de filtration de *Crassostrea gigas* augmentent linéairement avec la température. Cependant on relève selon d'autres auteurs une sensibilité moindre à ce facteur. D'après Schulte (1975) *Mytilus edulis* conserve un niveau constant de filtration de 13° à 25°C, cette indépendance relative est également citée chez Widdows (1978) sur une gamme de température encore plus étendue (5–20°C), et chez Doering et Oviatt (1986) quand la température dépasse 10°C (récapitulatif des graphiques aux figures 16 à 18).

La raison de l'impact de la température sur le taux de consommation des aliments est double. Elle a un effet sur la vitesse de battement des cils latéraux (Menzel, 1946 ; Vernberg et al., 1963 ; in Shumway, 1982 ; Galstoff, 1964) dont dépend celle du courant branchial (Galstoff, 1964) : il s'agit là d'une relation directe entre la température et le taux de pompage. Le taux de filtration est aussi dépendant de l'état physiologique du mollusque, lui-même tributaire de la température.

L'ensemble des réactions enzymatiques est régulé par la température et son élévation, jusqu'à une certaine limite, provoque de ce fait une augmentation des dépenses énergétiques et de la consommation d'oxygène. Hemingsen (1960) in Dame (1972) ajuste linéairement la consommation d'oxygène à la température, une fonction du même type est choisi par Rodhouse (1978) pour Ostrea edulis. Newell et al. (1977) décrivent une augmentation croissante des dépenses métaboliques pour des températures s'échelonnant entre 10 et 25°C ; de même la courbe tracée par Bernard (1974) d'après des résultats obtenus avec *C. gigas* suit qualitativement et quantitativement cette tendance. Plus récemment Piveteau (1990) démontre sur *C. gigas* une forte variation de la respiration en fonction de la température. Au delà d'une certaine valeur, la température devient néfaste pour les fonctions physiologiques de l'animal et par conséquent, la consommation d'oxygène diminue (Newell et al., 1977 ; Legall et Raillard, 1989).

Les fonctions digestives sont aussi dépendantes de la température, pour Winter (1969) in Winter (1976), l'efficacité d'assimilation reste constante entre 4 et 12°C et s'améliore notoirement entre 12 et 20°C. Seiderer et Newell (1979) in Bayne et al. (1987) signalent une diminution de l'activité enzymatique de digestion aux basses températures. En contre partie, l'abaissement de la température ralentit le transit de la nourriture dans l'estomac (Lebesnerais, 1985) et favorise son absorption (Bayne et



- 97 -







Mytilus edulis. Influence of differen temperatures on filtration rates (ml/h) of 50 mussels in 25,000 ml seawater, with algal con centration (*Platymonas suecica*) of 5 x 10^6 cells/l. Days of acclimatization to experimen temperatures: 4, 5, and 10 days in experiment performed at 50, 100, and 15°C; 3, 6, and 10 days in experiments at 200, 250, and 30°C. Te: perature at sampling station: 11° to 15°C; ex periments made from 5 March to 16 April, 1973 Circles: present paper (4 cm mussels); square Theede (1963; 4.5 cm mussels)

(Schulte, 1975)





fig. 16 : Effet de la température sur le taux de filtration d'après différents auteurs.

5

Filtering rate (1/hr/g ash-free)

0-

0

6

5

10

Temperature °C



Evolution de la filtration chez C. gigas on fonction de la saison et de la température. (Piveteau. com. pers.)

6

25

5

20

6

15







de filtration des huîtres (O. edulis). (Rodhouse, 1978)



fig. 18: The relative filtration rate related to water temperature at a flow of 200 ml./min. The relative filtration rate is the specific filtration rate at a particular temperature divided by the specific filtration rate for an animal of the same size at the standard temperature of 19-22 °C (see Table 4). One animal per box except for points marked with an open circle: Ostrea edulis (A) 2 animals. Grassostrea gigas (B) 3, Mytilus edulis (C) 2, Venus decussata (D) 2 to 6 per box. The calculated regressions are shown, and in (A) and (B) the data for more than one animal per box were not included in the calculations.

En dernier lieu il sera fait état de l'action de la température sur la production et l'émission des produits génitaux. Sur le bassin d'Arcachon Maurer et Borel (1984) observent le grossissement des gonades de Crassostea gigas en différents points du bassin et notent une accélération des mécanismes de maturation et de croissance somatique sur les secteurs continentaux (où régne une température plus élévée) que sur les secteurs marins. Le raccourcissement des phases de croissance et d'accumulation des réserves qui résulte de l'accélération sus-mentionnée induit un grossissement plus faible des gonades. Mann (1979) qui examine sur la même espèce le développement des gonades et la ponte d'individus exposés à différentes températures observe une maturation dépendant à la fois de la valeur absolue de la température et de la durée d'exposition à cette température (notion de degrèsjours) ; il met aussi en evidence une température minimale nécessaire pour le déclenchement de la ponte. Appliqué au bassin de Marennes-Oléron par Héral et al. (1986b), la loi des degrès-jours même si elle est statisquement statisfaisante ne permet pas de prédire avec précision la date de ponte, n'incluant pas les effets trophiques. Soniat et Ray (1985) ont enregistré en milieu naturel une forte corrélation entre l'indice gonadique (rapport entre la taille des gonades et celle du muscle adducteur) et la température, avec une augmentation plus nette de cet indice lorsque la température s'élève de 9 à 21°C. La ponte intervient autour de 21–25°C. A Marennes-Oléron, d'aprés Deslous-Paoli et Héral (1984), la croissance se réalise de mai à juin lorsque l'accroissement de la température est le plus fort, la ponte se déclenche aux mois de juillet-août.

4. Effet du poids

Les relations qui unissent les taux de consommation et de respiration aux poids des individus sont de type allométrique et généralement caractérisées par un exposant inférieur à 1, affectant aux individus les plus gros des taux en proportion moins élevés que ceux des petits individus (Winter, 1976 ; Gerdes, 1983 ; Boukabous, 1983 ; Piveteau, 1989).

Pour ce qui est de la phase pré-ingestive, l'émission des pseudo-fécès étant l'expression d'un encombrement de l'appareil branchio-palléal (Bernard, 1974), le poids de l'animal pourrait influer sur la proportion pseudo-égérée du matériel consommé si à poids croissant l'évolution de la taille des branchies et des palpes labiaux n'était pas en rapport avec les variations des taux de consommation. De telles études n'ont, à notre connaissance, pas été réalisées. Toutefois, pour Widdows et al. (1979a) et Bayne et Woral (1980) in Bayne et Newell (1983), la concentration seuil d'apparition des pseudo-fécés est dépendante de la taille des individus. Kiorboe et Mohlenberg (1981) montrent une relation entre la taille des palpes labiaux et le tri pré-ingestif : plus la surface des palpes est importante plus le tri est efficace d'où un éventuel effet du poids sur les mécanismes selectifs.

L'intensité de la digestion est considérée comme indépendante de la taille du mollusque par Thompson et Bayne (1974), en revanche Widdows (1978) et Gerdes (1983) enregistrent une proportion absorbée des aliments ingérés plus importante chez les petits animaux que chez les gros.

En prenant du poids et de l'âge le mollusque consacre un proportion croissante de son surplus d'énergie à la gamétogenèse (Rodhouse, 1978 ; Bayne et Newell, 1983) ; les activités de la reproduction limitent le poids final de l'animal. Pour Deslous-Paoli et Héral (1984) l'effort de ponte rapporté au poids est une fonction croissante du poids et de l'âge de l'individu dans la gamme observé.

III. MISE EN PLACE DU MODELE

A. SCHEMA CONCEPTUEL

Il n'est ni possible ni nécessaire de représenter la totalité des mécanismes qui déterminent le comportement nutritionnel et de croissance du mollusque, soit que le manque de données empêche leur transcription mathématique, soit que certains s'avèrent par rapport à d'autres négligeables car leur prise en considération n'accroîtrait que faiblement la puissance explicative du modèle.

1. Buts du modèle

Pour être un outil fonctionnel en mesure d'aborder la problématique actuelle du bassin ostreicole de Marennes-Oleron, le modèle devra :

- Prédire les performances de croissance de *C. gigas* afin de retracer son évolution pondérale.

- Calculer la consommation des mollusques et permettre ainsi une appréciation quantitative de l'impact de la population sur la concentration des particules en suspension (phénomène de déplétion (Fréchette et Bourget, 1985a).

- Représenter la production de biodépôts (fécès + pseudo-fécès). Ces rejets post et pré-ingestifs sont une source prépondérante de dépot des particules en suspension (Sornin., 1981) et par conséquence un facteur d'accroissement des flux verticaux de matière (Santschi et al., 1982 in Cloern, 1982). Leur étude et quantification intéressent à ce titre celles des transferts energétiques et de matière au sein de l'écosystème du bassin.

Une distinction des deux types de biodépôts (fécès et pseudo-fécès) semble nécessaire : les différences de structure et de forme (Sornin, 1981) leur confèrent un comportement hydro-sédimentaire propre (Migniot et Bouloc, 1981). De plus, les fécès sont un agglomérat d'éléments en partie digérés qui ont perdu de leur qualité énergétique de départ, à l'inverse des pseudo-fécès qui n'ont pas traversé le tractus digestif.

2. Choix des mécanismes

Capture de la nourriture

La littérature propose deux types de comportement de consommation face aux variations quantitatives de la nourriture, le premier se caractérise par une régulation de l'intensité de filtration, qui aboutit rapidement à une constance des quantités consommées. Dans le second type l'animal prélève sur le milieu une proportion constante des aliments qui s'y trouvent en suspension, mais régule son ingestion en augmentant l'importance des rejets de type pseudo-fécès. Pour cette raison au moins, le choix de l'une ou l'autre des stratégies évoquées aura une influence sur le devenir des particules en suspension dans la représentation générale du fonctionement du bassin, le comportement dit "boulimique" intensifiant leur déplétion et par suite leur sédimentation. Les récentes expérimentations semblent cautionner le maintien d'un niveau constant de la filtration sur une gamme étendue de concentrations (Deslous-paoli (sous presse) (fig. 19), Héral et al., 1990; Razet et al., 1990). Plutôt que de maximiser le gain brut d'énergie (nourriture assimilée) en minimisant les coûts inhérents à la capture de la nourriture (régulation de la filtration), l'animal élève son niveau de consommation et intensifie l'émission de pseudo-fécés. Plusieurs explications sont avancées : d'aprés Foster-Smith (1975b), cette stratégie a pour conséquence de maintenir constante l'ingestion de Mytilus edulis pour de fortes
charges nutritives alors que Venerupis pullastra et Cerastoderma edule en régulant leur filtration enregistrent pour des conditions trophiques équivalentes un fort abaissement de leur taux d'ingestion (fig. 20). Epifanio et Ewart (1977) enregistrent une élévation des taux d'assimilation sur des concentrations croissantes de nourriture et ce parallèlement à une augmentation de la production de pseudo-fécès. Ces observations vont à l'encontre de celles faites par Winter (1978) et Schulte (1975) chez *Mytilus edulis* où l'assimilation est mesurée constante après l'apparition des pseudo-fécès ; et modifient la notion de milieu nutritif optimal qui, toujours selon les mêmes auteurs, se situe à la limite de cette production. Ainsi le surplus d'énergie assimilée pourraît compenser les pertes liées à la filtration et à la pseudo-égestion et participer à la croissance de l'animal. De plus l'intensification des rejets pré-ingestifs pourrait présenter l'avantage dans un milieu nutritif de mauvaise qualité (présence de fortes charges minérales par exemple), d'activer la mise en place des mécanismes sélectifs qui enrichissent le bol alimentaire.

En conséquence la filtration sera considérée comme indépendante de la concentration particulaire exception faite des très fortes charges sestoniques qui provoquent le colmatage des branchies et l'arrêt de la consommation (Widdows et al., 1979; Deslous-Paoli et al., 1986).

L'impact observé de la température sur les taux de filtration ne reflète pas toujours une réalité de terrain. Les mesures faites en laboratoire le sont sur des individus peu acclimatés et négligent ainsi les processus d'adaptation. Pendant un cycle annuel l'état physiologique du mollusque évolue et sa réponse de filtration aux variations de température en est affectée (Deslous-Paoli et al., 1987 sur *Mytilus edulis*) ce phénomène ne peut être reproduit en laboratoire si les mesures ne sont pas réalisées à la température ambiante ce qui est généralement le cas. Widdows (1978) qui fait exception à cette règle observe un taux de filtration qui n'est pas affecté par la température (dont les valeurs s'échelonnent entre 5 et 20°C), en revanche Piveteau (1989) qui effectue ses mesures en février et en septembre enregistre une augmentation significative de la filtration entre les deux mois. Cet effet est toutefois relativisé par le fait que les valeurs obtenues à basse température (5°C) sont du même ordre que celles mesurés par Deslous-Paoli (sous presse) sur une eau du bassin au mois de juin. Pour ces raisons et aussi par souci de simplification il n'est pas établi de relation entre le niveau de consommation et la température.

Comme de nombreux auteurs l'ont mis en evidence, la filtration est une fonction allométrique du poids.

- 103 -



fig. 19 : Impact de la concentration de seston minéral sur sa consommation par C. gigas. Fait d'après les resultats expérimentaux de Deslous-Paoli et al. (1990)



fig. 20 : Taux d'ingestion à concentrations croissantes de Phaeodactylum tricornutum pour 3 espèces de bivalves. (Foster-Smith)

Pseudo-egestion et Ingestion

L'émission de pseudo-fécès s'effectuant à partir de la cavité palléale et s'appliquant aux quantités de nourriture consommées, la formulation de Bayne et al. (1976) et plus tard celle de Klepper et Scholten (1988) qui relient le pourcentage pseudo-égéré du matériel consommé à la concentration particulaire ne reste opportune que si la filtration est constante et assure ainsi une proportionnalité entre les teneurs du milieu et la consommation. Cette condition n'étant pas remplie ici, la filtration est une fonction décroissante des fortes charges sestoniques, la production de pseudo-fécès est exprimée d'après la quantité et la qualité de la nourriture consomméee. La température est considérée sans effet sur ce premier partage de la nourriture. Il en va de même pour le poids de l'individu, la littérature ne fournissant pas suffisament de données pour permettre une formulation mathématique du processus.

La digestion

La température est le seul facteur de régulation de l'efficacité d'assimilation. L'idée est de reproduire ainsi les variations saisonnières décrites par Bayne et al. (1988) et Deslous-Paoli et al. (1986) avec notamment une forte diminution de l'activité digestive en hiver. Dans cette mesure, la prise en compte de l'impact du pourcentage organique de la nourriture ingérée apparaît superflue, les charges minérales responsables de la dilution des aliments suivant une évolution chronologique proche de celle de la température. L'efficacité de digestion est indépendante des quantités de nourriture ingérée conformément aux résultats de Langefoss et Maureer (1975), Valenti et Epifanio (1981) et Fiala-Medioni et Copello (1984). En accord avec les résultats de Thompson et Bayne (1974) le poids de l'individu est sans influence sur l'intensité de la digestion.

Les dépenses métaboliques

La consommation d'oxygène est déterminée d'après le poids de l'animal et la température de l'eau. La variation de la respiration d'après les niveaux trophiques est un phénomène transposable au cas de Marennes-Oléron. A l'occasion des colmatages branchiaux, la production massive de mucus sur les branchies et les palpes labiaux constitue une dépense énergétique importante (Héral, com. pers.), à l'inverse, la fermeture des valves qui peut succéder à la mise en place de ces

mécanismes de nettoyage s'accompagne d'un abaissement notable du niveau métabolique. Faute de donnée, la consommation d'oxygène dans de telles conditions trophiques n'est pas modélisé.

Croissance gonadique et ponte

L'absence de distinction entre la croissance somatique et celle des gonades est voulue. La quantité d'énergie et de matière allouée à la fabrication des gamètes revêt de l'importance à l'instant de la ponte, cette émission provoquant une importante perte de poids. Or l'intensité de cet évènement est généralement bien décrite par le poids et l'âge de l'individu. Le rôle de la température dans la maturation des gonades et le déclenchement de la ponte n'est pas reproduit étant donné l'imprécision de la loi degrés-jours. La date et la durée de la ponte est imposée d'après des observations faites in situ et son intensité est fonction du poids de l'huître à cette date (Bacher, 1989).

Le schéma conceptuel du modèle est présenté à la figure 21. Cette structure n'est pas définitive, et son évolution dépendra de la qualité des résultats que produira le modèle.

B. EQUATIONS ET COEFFICIENTS

1. La filtration :

La loi d'allométrie est du type :

F = af W bf

F : Taux de filtration (I.h-1)

W : Poids de l'animal (gramme de poids sec sans cendre)

af : taux de filtration d'un individu de 1 gramme de Poids sec sans cendre (I/h/gPs) bf : Exposant (s.d)

La consommation est le produit du taux de filtration par la concentration particulaire :

- 106 -

$$Cons = F \cdot (SESo + SESm)$$



fig. 21 : Schéma conceptuel du fonctionement nutritionnel et de croissance de l'huître C. gigas.

AUTEURS	ESPECES	af (l/h/gPs)	bf	REMARQUES		
WAINE 1079	C. gigas	3,88 - 4,23 4,43 - 4,61	0,38 - 0,25 0,27 - 0,16	15°C 20°C	Expérimentations réalisées aux températures de saison	
WALKE, 1972	M. edulis	3,95 - 4,13 3,7 - 4,5	0,26 - 0,30 0,37 - 0,30	15°C 20°C	Poids compris entre 0,1 et 2 gPs	
WINTER 1073		2,410	0,74	bf varie avec le poids de l'individu af varie avec la concentration de phytoplancton Poids compris entre 2,5 et 1 000 mgPs		
WINTER, 1973	M. eautis	1,313	0,73			
THOMPSON et BAYNE, 1974	M. edulis	-	0,38	Cette valeur n'est applicable qu'aux individus de poids inférieur à 1 gPs, au-dessus la valeur de l'exposant diminue (croissance hétérogène des branchies		
NEWELL et al., 1977	M. edulis	-	0,94	Poids s'échelonnant entre 50 et 800 mgPs La valeur 0,94 est obtenue toutes températures confondues		
WIDDOWS, 1978	M. edulis	2,65	0,38	Mauvaise corrélation entre le poids et le taux de filtration pour des individus de poids supérieur à 1 gPs. La valeur de af est indépendante de la température		
RODHOUSE, 1978	O. edulis	1,63 (20°C)	0,477	af est sensible à la température		
GERDES, 1983	C. gigas	1,32	0,73	Poids s'échelonnant entre 5 et 811 mgPs		
FIALA– MEDIONI et COPELLO	C. gigas	-	0,4 - 0,25			
PIVETEAU, 1989	C. gigas	2 - 4,85	0,19 - 0,69	bf varie peu avec la saison et la température ; af varie significativement avec la température		

Tableau 1 : Relations allométriques de la filtration relevées dans la littérature.

Cons, consommation totale de particules (mgPs/h) ; **SESo**, teneur du seston organique (mgPs/l) ; **SESm**, teneur du seston minéral (mgPs/l)

Le coefficient bf (tableau 1)

Bien que variable selon les auteurs et les espèces étudiées, la valeur de ce coefficient n'est pas tributaire des variations du milieu extérieur, qu'il s'agisse de la richesse nutritive (Winter, 1973 ; Fiala-Medioni et Copello, 1984), de la température ou de la saison (Widdows, 1978 ; Walne, 1972 ; Piveteau, 1989). En revanche, Winter (1973) et Thompson et Bayne (1974) la considère comme dépendant du poids de l'Individu, la filtration devenant progressivement indépendante du poids pour des valeurs supérieures à 1 gPs. Il ne sera pas tenu compte de ces dernières remarques, la valeur de bf est prise constante et égale à 0.40 en accord avec les résultats obtenus par Fiala-Medioni et Copello (1984) et Piveteau (1989) sur *C.gigas*. Le coefficient af (tableau 1)

Afin de reproduire le processus de colmatage des branchies, le taux de filtration standard est au-delà d'une valeur seuil de teneur sestonique une fonction exponentielle décroissante des fortes concentrations de seston :

 $af = af0 \cdot exp(xkf \cdot min(0.,SESs-SES))$

af0 : Taux standard maximal de filtration (I/h/gPs)

xkf : Coefficient (S.d)

SES : Concentration particulaire (mgPs/I)

SESs : Seuil de déclenchement du colmatage des branchies (mgPs/I)

La valeur d'**af0**, choisie d'après les mesures de Deslous-Paoli (com pers) sur *C.gigas* pour des concentrations comprises entre 3 et 50 mg/l, est de 2 l/h/gPs. Le seuil est fixé à 200 mgPs/l et **xkf** à 0.07.

2. La production de pseudo-fécès

Elle est régie par l'expression suivante (inspiré de Bayne et al., 1976) :

PF = PFmax . (1 - exp (xkp. min(0.,c1 - cons)) (1)

avec **PF**, taux de la nourriture consommée qui est émise sous forme de pseudofécès ; **PFmax**, taux maximal de rejet ; **c1**, seuil de consommation (mgPs/h/gPs) en deçà duquel **PF** est nul ; **cons**, consommation totale de particules (organique + minérale (mgPs/h/gPs)) ; **xkp**, un coefficient sans dimension.

L'ingestion est déduite du calcul précédent et de celui de la consommation :

ING = Cons. (1 – PF) (mgPs/h)

Quant au tri pré-ingestif fonction de la qualité de la nourriture, il est matérialisé par les valeurs des coefficients (PFmax, c1, xkp) propres à la nature de l'élément consommé (organique ou minéral). On a ainsi :

. Pour le seston organique : PFo et INGo

. Pour le seston minéral : PFm et INGm

La valeur des coefficients est obtenue par ajustement manuel des fonctions aux résultats de Deslous-Paoli (com pers) pour des individus de 1gPssc.

PFmaxo = 0.4; c1o = 10. (mgPs/h/gPs); xkpo = 0.15 (fig. 22) PFmaxm = 0.8; c1m = 10. (mgPs/h/gPs); xkpm = 0.10 (fig. 23)

Si le seuil d'apparition est identique pour les deux matériaux, la différence entre les niveaux maximum (PFmaxo et PFmaxm) permet de reproduire leur traitement différentiel. Ajoutons que l'allure générale de la relation (équation (1)) est en accord avec les résultats de Foster-smith (1975) (fig. 13), où le pourcentage de production de pseudo-fécès est dans ce cas relié à la concentration du milieu, la constance des taux de filtration assurant l'équivalence des deux représentations.

Cette formulation comporte néanmoins des limitations dans son application, les expériences *in situ* de Deslous-Paoli et al. (1986), de Héral et al. (1989), de Razet et al. (1990) et en laboratoire de Loosanoff et Engle (1947) ont montré que sur des gammes sestoniques ou alimentaires élevées les quantités de pseudo-fécès émises se rapprochent des quantités consommées et entrainent une diminution de l'ingestion. Ce fait ne pouvant être reproduit par la présente loi (voir ajustement cidessus) un second terme destiné à faire tendre le taux de production de pseudofécès vers 1 (rejet de la totalité de la nourriture consommée) est ajouté à l'équation (1) :



fig. 22 : Ajustement manuel de la loi de production de pseudo-fécès organiques (voir texte) aux données expérimentales (Deslous-Paoli et al., 1990). Seuilo=10 : Tpsfmaxo=0.4 ; Xkpo=0.15.



fig. 23 : Ajustement manuel de la loi de production de pseudo-fécès minérales (voir texte) aux données expérimentales (Deslous-Paoli et al., 1990). Seuilm=10 ; Tpsfmaxm=0.8 ; Xkpm=0.10.

$PF = PFmax \cdot (1 - exp (xkp \cdot min (c1 - cons)) + (1-PFmax) \cdot (1 - exp (xkp2 \cdot min (c2 - cons))$

Si on prend l'exemple du seston organique, les différentes phases de la production de pseudo-fécès peuvent se résumer de la manière suivante :

 si cons < c1 ==> pas d'émission de pseudo-fécès, la totalité des aliments consommés est ingérée.

- si c1 < cons < c2 ==> la valeur de PF suit une loi exponentielle de la consommation qui tend asymptotiquement vers PFmax.

- si cons > c2 ==> la valeur de PF évolue entre PFmax et 1. A charges sestoniques croissantes le taux d'ingestion diminue.

L'ajout de ce second terme a aussi pour conséquence de diminuer l'efficacité du tri organique minéral pour des consommations supérieures à c2, un processus également mentionné dans le sous-modèle des filtreurs macro-benthiques de Klepper et Scholten (1988) et mis en évidence dans le Bassin de Marennes-Oléron par Héral et al. (1989) et Razet et al. (1990).

Les paramètres c2, xkp2 dont la valeur n'a pu être déterminée sur la base de données expérimentales, serviront à caler le modèle.

3. Digestion-Assimilation

La méthode de Schneider et Flatt (1975) utilisée par Deslous-Paoli et al. (1986) pour calculer *in situ* la digestibilité de plusieurs aliments (seston organique, phytoplancton) à différentes périodes de l'année (voir tableau 2) est fiable uniquement pour une estimation moyenne sur l'ensemble des biodépots car le minéral ne peut être pris comme un traceur inerte compte tenu du tri auquel il est soumis en phase pré-ingestive. Il faut donc appliquer ces calculs non plus au matériel consommé mais au matériel ingéré (Héral, com. pers.). Dans des conditions expérimentales controlées et de mesure plus fiable, l'éfficacité d'assimilation oscille à 20°C entre 50 et 90 % (voir tableau 2). Pour le modèle, sa loi de variation saisonnière (la saison est assimilée dans ce cas aux variations de température) est de type linéaire :

Ae = aet . TMP + Ae0

Ae: efficacité d'assimilation (s.d)

	AUTEURS	ESPECES	EFFICACITE D'ASSIMILATION (%) (E.A.)		11LATION	REMARQUES
	WINTER, 1969	Modiolus modiolus Artica islandica	77,5 4°C 63,3	82,5 12°C 67,2	92,9 20°C 83,6	Nourriture composée de phytoplancton (Chlamydononas)
	DAME, 1972	C. virginica		36 - 43	.	D'après le bilan énergétique annuel <i>in situ</i> A = P + R
	BERNARD, 1974	C. gigas	$4^{*} 46^{**}$ $90 ===> 20$ $(0,5 \text{ C}.\mu\text{I}^{-1} ===> 20 \text{ C}.\mu\text{I}^{-1})$ $40 - 83$ $63 - 70$ 70 70 $76 - 80$			Bilan annuel in situ * rapporté à la consommation ** rapporté à l'ingestion
) + +	THOMPSON ET BAYNE, 1974	M. edulis) C.μl-1)	. Méthode de CONOVER . Température de 15°C . Individus de 1 gPs nourris avec <i>Tetrasclmis suecica</i> L'efficacité d'absorption est une fonction inverse de la concentration phytoplanctonique
	FOSTER–SMITH, 1975	M. edulis				Température : 13 - 15°C Nourris avec <i>Phaedactylum tricornutum</i> (10 ³ ===>15.10 ³ C.l-1) L'efficacité d'assimilation (calculée avec un traceur radio-actif est une fonction inverse de la quantité de nourriture ingérée.
	LANGEFOSS et MAUREER, 1975	C. virginica				Température de 20°C. Nourris avec du seston naturel (1,75 – 7 mgPs/l) A = I – F
	RODHOUSE, 1977 in RODHOUSE, 1978	O. edulis				-
	VALENTI et EPIFANIO, 1981	C. virginica				Température de 20°C. Nourris avec <i>Thalassiosira pseudonana</i> (0,8 – 0,3,2 mg.l-1). A = I – F

Tableau 2 : Efficacité d'assimilation : valeurs et méthodes de calculs extraits de la littérature.

GERDES, 1983	C. gigas	48,3 - 91,1	Température de 20°C. Nourriture composée de phytoplancton. Méthode de CONOVER (la variabilité de la valeur de A.E n'est pas le fait des teneurs phytoplanctoniques)
HERAL, 1983	C. gigas	15 – 39 (hiver) (été)	Mesures réalisées <i>in situ</i> et à différentes périodes de l'année. A = P + R, pour calculer A.E, A est rapportée à la consommation
FIALA–MEDIONI et COPELLO, 1984	C. gigas	65 - 96	Température de 15°C Nourris avec différentes concentrations de phytoplancton. AE est max. pour les concentrations moyennes. A = I - F
DESLOUS-PAOLI et al., 1986	C. gigas	10 – 61	Mesures réalisées <i>in situ</i> et à différentes périodes de l'année. Valeurs maximales au printemps (phytoplancton) minimales en février. Méthode Schneider et Flatt, 1975.
HAWKINS et al., 1985 in BAYNE et al., 1988	M. edulis	38 – 52 (mars) (juin)	Nourris avec du phytoplancton (0,12 – 0,14 mgPs)
BAYNE et al., 1989	M. edulis	50 - 60	Variation sur la quantité et la qualité de la nourriture (mélange algues + silt) (méthode de CONOVER)

.

•

aet : pente de la fonction (°C-1) Ae0 : efficacité d'assimilation à 0 °C

Les coefficients de cette équation sont déterminés d'après les valeurs de Ae à 20°C (été) et à 5°C (hiver) fixées respectivement à 0.7 (voir tableau 2) et à 0.2 (Bayne et al., 1988). On a ainsi, aet = 0.033 (°C-1); Ae0 = 0.033

4. Dépenses métaboliques

Soit la relation d'allométrie :

 $R = ar \cdot W br$

R : consommation d'oxygène (mlO2/h)

ar : Taux de consommation d'oxygène d'un individu de 1 gramme de poids sec (ml02/h/gPs)

br : exposant (s.d)

L'allométrie entre la respiration et la taille des individus poikilothermes est décrite par une valeur comprise entre 0.7 et 0.8 de l'exposant br de la relation cidessus. La plupart des valeurs du tableau 3 entrent dans cette fourchette et ne semblent pas dépendre de la température. En conséquence la valeur de br est prise constante et égale à 0.7. Il n'en va pas de même pour l'indice d'origine (coefficient ar) dont l'ensemble des travaux montrent nettement la dépendance vis à vis de la température (Bernard, 1974 ; Shummway et Koehn, 1982 ; Piveteau, 1989) ou de la saison (Boukabous, 1983). La relation choisie est de type linéaire (Dame, 1972 ; Bernard, 1974 ; Piveteau, 1989) :

ar = (art.TMP + ar0) (mIO2/h/gPs)

avec **ar**, consommation d'oxygène d'un individu de 1 gPs ; **art**, pente de la fonction ; **ar0**, consommation théorique d'oxygène à 0° C (ml02/h/gPs) art et ar0 sont déterminés d'après les mesures de Piveteau sur *C. gigas* : art = 0.0316 ar0 = -0.022 (ml02/h/gPssc)

5. La ponte

			المستنبي ويربعه والمراجع والمرجع والمستني والمتحدي والمحمد والمتحارين	
AUTEURS	ESPECES	a (/gPs)	b	REMARQUES
DAME, 1972	C. virginica		0,6 - 0,73	Mesures réalisées aux températures de saison a = 69,7 + 12,6 . Temp. (µl02/h/mgPs)
THOMPSON et	Madulia	3,64 (ml02/h)	0,616	Métabolisme standard
BAYNE, 1972	M. eauns	2,22 (ml0 ₂ /h)	0,797	Métabolisme actif
NEWELL et al., 1977	O. edulis	0,658 (ml02/h)	0,658	
WIDDOWS, 1978	O. edulis	0,39 (été) 0,21 (automne) (ml0 ₂ /h)	0,65	Les valeurs de a et de b sont sensibles à la concentration de nourriture
RODHOUSE, 1978	O. edulis		0,914	b est indépendant de la température Log ₁₀ a = - 0,636 + 0,042 . temp. (cal/h) Cette relation reste valide de 5 à 25°C
SHUMWAY et KOEHN, 1982 in SHUMWAY, 1982	C. virginica	0,094 0,128 0,271 (ml0 ₂ /h)	0,6 0,48 0,44	10°C Mesures du 20°C 30°C métabolisme basal
BOUKABOUS, 1983	C. gigas	0,18 0,56 0,64 (ml0 ₂ /h)	0,74 0,79	Nov. – Déc. Jan. – Fév. – Mars au printemps est à relier avec la gamétogenèse
GERDES, 1983	C. gigas	1,3 3,9 (ml0 ₂ /h)	0,86 0,81	Hiver Eté
FIALA-MEDIONI et COPELLO, 1984	C. gigas	0,9 - 1,45 (mg0 ₂ /h)	0,38	a est sensible à la concentration phytoplanctonique
PIVETEAU, 1989	C. gigas	0,19 - 1,28 (mg02/h)	0,6 - 0,9	a sensible à la température de mesure

- 011

Tableau 3 : Relations allométriques de la respiration relevées dans la littérature.

L'effort total de ponte est estimé d'après le poids sec de l'animal à la date de ponte et représente une perte d'une fraction de ce poids sec,

$P = ap \cdot W bp$

ap : fraction du poids sec consacrée à la ponte pour un individu de 1 gramme bp : exposant

répartie sur plusieurs jours selon les observations faites au niveau de la population : p = P ** (1 / dpte) avec dpte durée de la ponte.

Les valeurs de ap et bp sont celles calculées par Bacher (1989) : ap = 0.27 ; bp = 1.28

6. Evolution pondérale

Le taux de croissance instantanée du mollusque est calculé d'après l'équation suivante :

dW/dt = (INGo.ae - R) . pc . TIM - p

W = poids sec converti en calories (Héral et Deslous-Paoli, 1983).

INGo = Ingestion convertie en calories

R = Respiration convertie en calories

pc = pourcentage d'énergie consacrée à la chair (Deslous-Paoli, 1980)

TIM = temps d'immersion de l'animal (fixé à 20 heures)

p = perte d'énergie due à la ponte.

Les différentes lois du modèle sont représentées graphiquement à la figure 23b.

C. SIMULATION DE LA CROISSANCE INDIVIDUELLE DE *C. GIGAS* EN UN POINT DU BASSIN.

1. Présentation

Les séries temporelles de variables hydrobiologiques établies par Héral et al. (1983a), Deslous-Paoli et Héral (1984) pendant 2 ans (1979-80) en un point central du bassin (banc Dagnas, fig. 24) constituent le forçage du modèle de nutrition et de croissance. Les prélèvements mensuels sur 10 huîtres réalisés parallélement par les mêmes auteurs ont servi à mesurer entre autre le poids sec et la valeur énergétique de la chair du mollusque, et fournissent les valeurs de références pour la simulation de l'évolution pondérale simulée.

2. Les variables forçantes

a. Nature

Le seston organique constitue la source nutritive du mollusque (Bayne et al., 1976 ; Rodhouse, 1978 ; Dame et al., 1980 ; Soniat et al., 1984). Afin d'être en mesure de reproduire des influences différentes selon le type de matière organique rencontré (Goulletquer et Bacher, 1988 ; Héral et al., 1984), une distinction sera faite entre la matière organique non dégradée d'origine phytoplanctonique et la matière organique détritique (seston organique – phytoplancton). La valeur énergétique du premier compartiment (Ephyto) est calculée par la conversion en calories des teneurs chlorophylliennes (phyto), celle du second (Edet) par soustraction de la valeur précédente à l'énergie totale du seston organique (Eseso) estimée d'après son contenu en protides (prot) lipides (lip) et glucides (glu) particulaires :

Ephyto = phyto . Xphyt

Eseso = (prot.Xprot) + (lip.Xlip) + (glu.Xglu)

Edet = Eseso - Ephyto

ce qui donne : Xdet = Edet / seso

avec, X(phyt,prot,lip,glu,det) la valeur énergétique d'une unité de masse de l'élément considéré.

Pour des raisons évoquées dans les chapîtres précédents, le seston minéral et la température sont les autres variables forçantes du modèle.

b. Les cycles annuels

Deux sources de variabilité sont prises en compte dans la reconstitution des cycles particulaires de forçage : celle inhérente au cycle lunaire (période de 15 jours) et celle dûe à la tendance saisonnière (période de 1 an). Les variables forçantes sont définies avec un pas de temps d'un jour, en accord avec le pas de temps des phénomènes biologiques.

Etant réalisés selon un rythme bimensuel pendant un demi-cycle de marée les prélèvements ne couvrent pas la totalité des marées de vives eaux et de mortes

FILTRATION

F = af. W^{bf} af = af0. exp (xkf. min (SESs - SES))



INGESTION



: fig. 23b : Représentations graphiques des lois du modèle "Huître"







Figure 24. Jarte du Bassin de Marennes-Oléron et emplacement du site étudie (banc Dagnas).

eaux sur un cycle annuel. Pour chaque type de marée les valeurs manquantes sont restituées par interpolation linéaire entre les valeurs mesurées. Les valeurs journalières sont ensuite obtenues par une nouvelle interpolation linéaire entre les valeurs (mesurées ou calculées) de vives eaux et de mortes eaux (fig. 25).

3. Simulations

Les valeurs des coefficients du modèle sont présentées dans le tableau 4, la durée des simulations est de 648 jours.

Résultats

Le modèle reproduit assez fidèlement la succession chronologique des différentes phases de l'évolution pondérale de l'huître C. gigas (fig. 26). Il est sensible aux concentrations de seston minéral : en hiver et en automne les concentrations atteintes intensifient la production de pseudo-fécès ou ralentissent la filtration et affectent fortement les taux d'ingestion de la matière organique (fig 28). Le poids de l'animal se maintient si les épisodes turbides (vives-eaux) alternent avec des eaux plus claires (mortes-eaux) (périodes I et V de la figure 26) ou décroit si malgré le demi- cycle lunaire les teneurs se maintiennent à un niveau élevé (périodes IV et VIII). Au printemps, l'abaissement des charges sestoniques et l'élévation de la température permettent à l'animal de tirer profit de la qualité nutritive du milieu (phytoplancton la première année et PLG détritiques la seconde, voir fig. 25) et de réaliser sa croissance (période II et V). La régression poids sec simulé versus poids sec observé (fig. 27) rend une pente voisine de 1 et une abcisse de 0 et valide ainsi le modèle de croissance. Quant aux flux amont de matières (consommation, biodéposition) bien qu'il n'existe pas de mesures qui permettent de tester de manière rigoureuse la qualité des résultats obtenus, on peut mentionner une tendance saisonnière de la biodéposition totale (maximale en hiver, minimale en été) en accord avec les observations in situ de Sornin et al. (1983) et Héral et al. (1983a) et des valeurs comparables à celles mesurées par Héral et al. (1983a) sur le terrain (entre 40 et 0.12 gPs/j/gPs).

Dans le détail, le modèle présente des faiblesses. La première année, le démarrage de la croissance s'effectue précocement, l'amaigrissement estival dû à la ponte n'est pas reproduit et celui des mois hivernaux ne l'est qu'en partie. Le printemps de l'année suivante le grossissement total est insuffisant et si le poids maximal atteint en fin de croissance est proche de sa mesure, ceci n'est dû qu'à la

PARAMETRES	VALEUR	UNITE	NATURE
af	48		Taux de filtration maximal d'un individu standard de 1 g de PS
bf	0,4	S.d.	Exposant allométrique de la filtration
SES s	200	mg/l	Seuil de déclenchement du colmatage des branchies
XKf	0,07	S.d.	Coefficient de la fonction de colmatage
PFmaxo	0,4	mgPs/h/gPs	% maximal de matière organique rejeté avant l'ingestion en présence de mécanismes sélectifs (cons < consmax)
PFmaxm	0,8	mgPs/h/gPs	% maximal de seston minéral rejeté avant l'ingestion en présence de mécanismes sélectifs (cons < cons max)
C1o	10	mgPs/h/gPs	Seuil de déclenchement de l'émission de pseudo-fèces organiques
C1m	10	mgPs/h/gPs	Seuil de déclenchement de l'émission de pseudo-fèces minérales
C2	100	mgPs/h/gPs	Seuil d'affaiblissement des processus sélectifs pré- ingestifs.
ХКро	0,15	S.d	Coefficient de la loi de production des pseudo-fèces organiques
ХКрт	0,10	S.d	Coefficient de la loi de production des pseudo-fèces minérales
ХКр2о	0,01	S.d	Coefficient de la loi de production des pseudo-fèces organiques (cons>consmax)

Tableau 4 : Coefficients du modèle huître.

XKp2m	0,01	S.d	Coefficient de la loi de production de pseudo-fèces minérales (cons>consmax)
aet	0,033	C-1	Pente de la fonction ae = f (tmp)
ae0	0,033	S.d	Efficacité d'assimilation à 0°C
art	0,758	ml02/j/gPs/°C	Pente de la fonction ar = f (tmp)
ar0	- 0,528	ml02/j/gPs	Consommation d'oxygène à 0°C
br	0,7	S.d	Exposant allométrique de la respiration
dpte1	184	jours	date de ponte des huîtres de la première classe d'âge
dpte2	512	jours	date de ponte des huîtres de la seconde classe d'âge
Dpte	58	jours	Durée de la ponte
Xphyt	0,684	cal/µgchla	Coefficient de conversion calorique du phytoplancton
Xprot	5,65	cal/mgPs	Coefficient de conversion calorique des protéines particulaires
Xlip	9,45	cal/mgPs	Ceofficient de conversion calorique des lipides
Xglu	4,10	cal/mgPs	Ceofficient de conversion calorique des glucides
X02	4,8	cal/ml02	Coefficient de conversion calorique de l'oxygène
Xhui	4,83	cal/gPs	Coefficient de conversion calorique de l'huître C. gigas
ар	0,27	S.d	Taux de ponte pour 1 individu de 1 gPs
bp	1,28	S.d	Exposant allométrique de la ponte



fig. 25 : Evolution sur 2 ans des variables forçantes du modèle huitre. 1 : Phytoplancton vivant (mgChla/m3) ; 2 : Phytoplancton mort (mgChla/m3) ; 3 : Seston organique (mg/l) ; 4 : P L G (mgPs/l) ; 5 : précédente surestimation hivernale (fig. 26). D'une manière générale le modèle sous estime les performances de croissance du mollusque ainsi que ses phases d'amaigrissement ce qui génère des comportements saisonniers moins tranchés que ceux adoptés par l'huître dans la réalité.

4. Analyse de sensibilité

Successivement et pour chacun des paramètres du modèle une simulation est réalisée en appliquant une variation de + et – 10 % à la valeur initiale du paramètre. Le calcul du critère d'écart $CE = (Yi - Ym)^2$ permet d'estimer, par comparaison avec la valeur de CE de la simulation standard (simulation 1), la sensibilité du modèle aux différents coefficients et la qualité propre de la simulation en cours.

Pour la loi de production de pseudo-fécès l'analyse révèle l'importance des coefficients PFmaxo et c20 dont les variations respectives induisent une modification notable des réponses de croissance du modèle (tableau 5). Ce résultat est à rapprocher du fait que l'animal est placé dans des conditions trophiques telles que son taux de production de pseudo-fécès est le plus souvent égal à PFmaxo. De plus, la valeur élevée de xko2 produit une transition très rapide entre les teneurs sestoniques induisant un taux de production de PFmaxo et celle provoquant le rejet de la presque totalité des aliments consommés, ceci confére toute son importance à la détermination du seuil (c20). Quant à l'amélioration de la qualité de la simulation, obtenue lorsqu'on augmente la valeur de PFmaxo, elle est due à l'abaissement général des poids simulés dont la courbe se rapproche alors plus des nombreuses mesures réalisées la première année (fig. 29a).

Etant donné les niveaux de seston requis pour sa réalisation le colmatage des branchies reste un évènement exceptionnel ; de ce fait, la filtration est surtout déterminée par le poids de l'animal, ce qui rend le modèle sensible à l'exposant de la relation allométrique (Tableau 5). L'augmentation de la valeur de ce dernier abaisse relativement les taux de filtration des individus de poids inférieur à 1 gPs et leur procure une évolution pondérale plus proche de la réalité, comme en témoigne la valeur de CE.

Le modèle se révèle aussi sensible aux valeurs des pentes ast et ar qui expriment l'effet de la température sur l'assimilation et la respiration ce qui s'explique par l'amplitude de la gamme des températures et la forme de la fonction employée.







fig. 27 : Validation du modèle huître : régression mesures - calculs. a (pente) = 0.96 ; b (ordonnée à l'origine) = 0.086

Poids sec calcules (grammes)



fig. 28 : Comportement nutritionnel de C.gigas simulé sur 2 ans. ①: production de pseudo-fécès (orga. + mine.) ; ②: ingestion de matière organique détritique ; ③: Ingestion de phytoplancton ; ④: assimilation de matière organique détritique ; ⑤: assimilation de phytoplancton.

Le rehaussement relatif des dépenses métaboliques des individus de poids inférieurs à 1gPs, provoqué par la diminution de la valeur du coefficient b, induit un abaissement des performances de croissance de ces mêmes individus qui suivent alors une évolution pondérale plus proche des mesures (fig. 29b).

En résumé, la présente étude a permis, de mettre en évidence les points faibles du modèle et, sous la présomption que la représentation actuelle du fonctionnement physiologique de l'huître demeure réaliste, d'orienter les futures études expérimentales dont l'objectif sera de préciser la valeur de ces coefficients et la forme des lois auquelles le modèle est sensible. De plus, si on s'en réfère à la qualité des différentes simulations produites, l'amélioration sensible des résultats enregistrée lorsque la valeur de br est diminuée ou celle de bf augmentée pourrait révéler une dépendance trop accentuée, pendant la simulation standard, du agin net de poids par rapport au poids de l'animal. Pour des conditions trophiques équivalentes et pour deux individus de poids différents, la formulation actuelle du modèle définit le gain net de croissance en fonction des valeurs respectives de l'exposant de la relation allométrique de filtration et de celui de la relation allométrique de la respiration. En accord avec cette présomption une nouvelle simulation a été réalisée en modifiant la valeur des deux paramètres. Les résultats montrent une bonne adéquation de la courbe simulée avec les mesures au début de la première année, en revanche le modèle ne peut reproduire la croissance printanière dans sa totalité et présente ensuite les mêmes défauts que ceux observés lors de la simulation standard (paragraphe 3).

5. Discussion

Forcer le modèle à reproduire plus fidèlement l'évolution pondérale du bivalve en optimisant la valeur de ses coéfficients, c'est risquer d'obtenir un outil de prédiction peu robuste, inféodé au site de Dagnas et aux années 1979 et 1980, et négliger les faiblesses de notre conception du système révélées par celles des résultats. Sur ce dernier point plusieurs hypothèses peuvent être émises.

D'après les mesures, les huîtres réalisent au printemps de la seconde année une croissance nettement supérieure que l'année précédente à la même époque, l'incapacité du modèle à reproduire de semblables résultats (le pic de la deuxième année n'est obtenu qu'au prix d'une surestimation du poids pendant la première comme l'indiquent les simulations 1 et 2) peut s'expliquer par la régulation exclusive des mécanismes d'alimentation et de digestion par les facteurs environnementaux.

PARAMETRES	VALEUR DU CRITERE		
	+ 10 %	- 10 %	
bf	9,99	15,8	
PFmaxo	10,82	20,58	
C2	20,49	13,35	
XKp2o	10,44	16,68	
aet	27,26	13,0485	
art	9,56	20,49	
br	13,69	10,054	
af0	13,77	11,21	
SESs	10,75	11,38	
XKf	11,2	11,43	
·C1o	11,32	11,31	
ХКро	11,30	11,33	
ae0	11,82	10,89	
ar0	11,59	11,06	

Tableau 5 : Résultats de l'analyse de sensibilité. Valeur nominale du critère = 11,32



fig. 29a : Sensibilite de la réponse de croissance du modèle "huître" aux changements de valeurs des paramètres biologiques. (9 = mesures in situ)





fig. 29b : Sensibilité de la réponse de croissance du modèle "huître" aux changements de valeurs des pæramètres biologiques. (o = mesures in situ) Selon Deslous-Paoli et al. (1986) et Deslous-Paoli et al. (1987) la gamétogenèse est à l'origine d'une activation de la filtration et des fonctions digestives. Ce contrôle endogène peut être appliqué à l'huître de la deuxième année, chez qui la production de gamètes est un mécanisme prépondérant dans l'explication des performances de croissance du mollusque, comme en témoigne la perte de poids estivale provoquée par la ponte. La fabrication de gamètes expliquerait de cette manière les performances de croissance enregistrées. Au niveau du modèle l'introduction de ce nouveau type de régulation se concrétiserait par une reformulation de la filtration et(ou) de l'efficacité d'assimilation d'après le poids et l'âge de l'individu, dont dépend l'intensité de la gamétogenèse (Rodhouse, 1978 ; Bayne et Newell, 1983), applicable pendant la période de production gonadique, elle-même déterminée par l'évolution de la température (Mann, 1979 ; Soniat et Ray, 1985).

L'attribution d'une proportion constante du gain net d'énergie à la production de chair et à celle de la coquille est une représentation incorrecte des mécanismes de croissance. Comme le révèlent les expérimentations de Héral et al. (1983) et Deslous-Paoli et al. (1984), au moment des fortes croissances, l'animal consacre en proportion plus d'énergie à la croissance tissulaire que pendant les phases de stagnation de son poids. L'application d'un comportement de ce type au modèle n°2 peut entraîner une amélioration des performances de croissance du printemps et par conséquent de l'évolution pondérale simulée.

Un autre point faible de la formalisation actuelle du système et qui rejoint le précédent est sans doute la mauvaise paramétrisation des mécanismes en fonction du poids de l'animal compte tenu de l'ampleur de la gamme parcourue (entre 0.0058 gPs et 1.8 gPs). Mention a déjà été faite de l'effet bénéfique de l'utilisation de coefficients d'allométrie plus pénalisants pour les individus de poids inférieur à 1 gPs sur le calcul de la croissance la première année (simulation 2). On pourrait également évoquer les processus de sélection pré-ingestifs d'après la qualité du matériel, dont l'application sans doute abusive sur les petits individus du début de l'année serait aussi à l'origine de la surestimation de leur performance de croissance. Cette dernière présomption est confirmée par les expérimentations déjà évoquées de Kiorboe et Mohlenberg (1981) sur les corrélations entre l'efficacité du tri et la taille des palpes labiaux.

La mauvaise représentation de la perte de poids pendant l'hiver 1979-80 pourrait être imputé à un biais dans l'estimation de l'énergie absorbée. A cette saison, les PLG détritiques qui représentent la principale source de nourriture du mollusque sont surtout d'origine terrestre (Héral et al., 1983) et leur qualité nutritive (digestibilité, conversion énergétique) inférieure à celle des PLG de la matière organique d'origine marine. De plus, la présence de fortes charges minérales enrichit le bol alimentaire en matériaux inorganiques, en effet susceptibles de perturber l'absorption de la nourriture (Hawkins et al., 1986; Bayne et al., 1987).

L'amaigrissement estival provoqué par la première ponte n'a pu être clairement élucidé. A cette époque les teneurs de seston minéral et la température ne sont pas en mesure d'affecter les processus alimentaires et digestifs et par conséquent l'énergie assimilée par l'animal compense les dépenses métaboliques et les pertes inhérentes à la ponte. Une modification de la valeur des coefficients de la loi de ponte n'est pas envisagée, étant donné la qualité de la représentation du phénomène au cours de la seconde année.

La reformalisation du système d'après les hypothèses sus-évoquées ne pouvant s'appuyer sur les données d'études expérimentales, il a été jugé préférable de conserver le modèle dans son état actuel compte tenu de la qualité somme toute acceptable des résultats produits.

D. CONCLUSIONS

Les objectifs de départ sont atteints : en conservant une valeur prédictive certaine, le modèle actuel est une réprésentation à la fois plus fidèle et assez robuste de la biologie du mollusque. La correction des imperfections qui subsistent nécessite un retour aux expérimentations dans les domaines évoqués par les précédentes hypothèses et ceux où l'imprécision de certains paramètres demeure :

. Capture (filtration) et tri (loi PF) de la nourriture aux fortes charges sestoniques.

. Paramétrisation de l'efficacité d'absorption d'après la qualité de la nourriture (proportion du matériel inorganique et nature du matériel organique) et la température.

. Influence de la gamétogenèse sur l'activité nutritionnelle et digestive. Dans ce cadre, la distinction entre croissance gonadique et somatique est envisageable. MODELISATION DE LA PRODUCTION OSTREICOLE A MARENNES-OLERON : INTRODUCTION D'UNE FORMULATION MATHEMATIQUE DES ECHANGES PARTICULAIRES ENTRE L'EAU ET LES SEDIMENTS.

INTRODUCTION

La prise en compte des échanges verticaux entre le sédiment et la colonne d'eau dans le calcul du transport particulaire devrait permettre d'intégrer de nouvelles sources effectives de la variabilité du milieu au niveau du modèle, et d'améliorer ainsi la simulation de l'évolution spatiale et temporelle des teneurs particulaires, et d'accroître par conséquent les potentialités prédictives de ce modèle.

La régulation des échanges verticaux par les courants de marée s'applique principalement aux secteurs du chenal (Anon, 1973a) et explique en partie les variations des concentrations de particules observées à l'échelle de la marée (fig. 1 et 2), du cycle lunaire (vives-eaux/mortes-eaux) (fig. 3 et 4), et de la saison (variabilité saisonnière de l'amplitude des coefficients de marée) (fig. 5 et 6). Le vent, qui génère le clapot et agit sur la remise en suspension et la sédimentation au niveau de l'estran, induit des variations aléatoires ou saisonnières des concentrations qui contrarient ou accentuent le signal déterministe précédent.

I. PRESENTATION GENERALE DU MODELE

1.Echelles spatiales et temporelles

Le modèle de production ostreicole intègre trois classes de processus : les échanges sédimentaires à l'interface eau/sédiment; le transport horizontal des particules, et la croissance des mollusques (fig. 7a). La définition de l'échelle spatiotemporelle du système doit tenir compte de la réalité de chacun de ces phénomènes (Bacher, 1989).

Il apparait ainsi que la prise en compte des échanges verticaux impose, au niveau de la courantologie, une discrétisation temporelle de la marée. Le dépôt des particules et l'érosion du sédiment, qui sont déterminés par les vitesses de courant et hauteurs d'eau instantanées, influent sur la concentration des particules en suspension et leur transport horizontal de manière variable au cours de la marée, et déterminent dans cette mesure et à cette échelle de temps la répartition spatiale de ces mêmes particules.

Quant à la biologie, les mesures de temps de transit intestinal réalisées récemment sur des huîtres (Héral et al., 1990) s'échelonnent entre une et deux



fig.1 : Evolution de la turbidité mesurée au centre du Bassin (Chapus) pendant une marée de vives-eaux. bm : basse mer: hm : haute mer. (extrait d'Augereau. 1990).



fig.2 : Evolution de la fluorescence mesurée au centre du Bassin (Chapus) pendant une marée de vives-eaux. bm : basse mer: hm : haute mer. (extrait d'Augereau, 1990).



fig 3 : Evolution de la turbidité mesurée au centre du Bassin (Chapus) pendant un cycle de marée, ve : marée de vives-eaux: me : marée de mortes-eaux. (extrait d'Augereau, 1990)



fig 4 : Evolution de la fluorescence mesurée au centre du Bassin (Chapus) pendant un cycle de marée, ve : marée de vives-eaux: me : marée de mortes-eaux. (extrait d'Augereau, 1990)


fig 5 : Evolution bi-mensuelle des tenenus de seston organique et minérale (mgol) mesurées pendant l'an (1980) au centre du Bassin. (Deslous-Paoli et Héral, 1984)





- 138 -



fig.**7a** : Cohéan conceptuel du transfert de la matière au dein de la constance du brassin conclusion.

heures, ce qui laisse supposer une sensibilité du comportement nutritionnel de l'animal aux fluctuations du milieu dont la période est également inférieure à celle de la marée.

Conformément à ces remarques et compte tenu de la base de données fournie par le modèle courantologique du L.C.H.F. (fichiers de courants et de hauteurs d'eau toutes les 15 minutes) les différents processus sont simulés avec un pas de temps de 15 minutes.

Sur un plan spatial, la précision apportée par les fichiers du L.C.H.F. (maille de 600 X 600m) ne peut être conservée au niveau du modèle écologique. La résolution de la courantologie de Marennes-Oléron à ce niveau de discrétisation spatiale impliquerait des temps calculs coûteux qui entravent la mise au point d'un modèle dont la méconnaissance (voir l'ignorance) de certains de ses paramètres (et notamment ceux qui concernent les mécanismes sédimentaires) implique la mise en oeuvre de nombreuses simulations. Il nous a donc semblé plus judicieux de considérer dans un premier temps une échelle spatiale moins précise. La zone de production ostréicole est ainsi découpée en un ensemble de boîtes adjacentes qui englobent chacune, plusieurs mailles du modèle courantologique, et définissent des zones du Bassin relativement homogènes du point de vue de leur caractéristique hydrodynamique et sédimentologique. On aboutit ainsi à un cloisonnement du Bassin selon un axe est-ouest qui délimite les zones d'estran (ouest et est) et le chenal, et un axe nord-sud dont le croisement avec le premier prend en compte la répartition des huîtres (fig. 7b).

Les limites géographiques du modèle correspondent aux positions des points de prélèvement hydrobiologiques.

2. Le modèle sédimentaire

a. Conceptualisation et formalisation des échanges verticaux

La simulation des échanges particulaires entre la colonne d'eau et le sédiment est réalisée à l'aide d'un modèle sédimentaire simple qui peut être brièvement décrit.

Deux états physiques du sédiment sont considérés :



fig. 7b : Partition géographique du Bassin de Marennes-Oléron. L1 : limite Maumusson ; L2 : limite Charente ; L3 : limite Antioche , sous forme de **dépôt**.

Le passage d'un état physique à l'autre s'effectue par deux types de mécanismes qui sont :

. la décantation des sédiments en suspension

. l'érosion des dépots

Le courant de marée et le clapot dû au vent déterminent la force de frottement qui s'exerce sur le fond et le niveau de turbulence de la colonne d'eau et régulent de cette manière les deux processus sus-mentionnés.

Au niveau des modèles d'écosystème qui associent physique et biologie cette approche mécanistique du problème sédimentaire constitue, à notre connaissance, une première. L'évolution du seston est généralement représentée selon des lois empiriques simples de remise en suspension et de sédimentation (Keizer et al., 1987 ; Baretta et Ruardij, 1988; Bacher, 1989). Compte tenu du caractère généralement peu robuste de ces lois (qui sont en fait dépendantes des conditions particulières de leur obtention) et étant donné la forte hétérogénéité spatiale que connait le Bassin du point de vue de ses caractéristiques sédimentologiques, l'approche analytique semble ici préférable.

Loi de dépôt et d'érosion

Elles sont extraites d'études réalisées sur les matériaux cohésifs (vases, limons, argiles, etc,..).

Le taux de décantation est représenté par l'expression :

 $Dp = Ws \cdot C \cdot sup(0., 1 - Tof/Tocd)$ (Krone) (1)

Les lois du débit solide d'érosion sont fonction de la structure du dépot qui peut être plus ou moins stratifié. Si on fait l'hypothèse que la partie du dépot érodable n'est pas stratifiée, l'emploi de la loi suivante est licite :

$$Er = K1$$
. sup (0., Tof/Toce - 1) (2)

<u>K1</u> : constante empirique ($kg/m^2/s$)

 \underline{C} : concentration de l'élément en suspension (kg/m³). Compte tenu de l'intensité des stress induits par les courants de marée et les régimes de vent, la répartition des concentrations est supposée homogène sur la verticale.

Ws : vitesse de chute en eau calme (m/s)

Comme l'exprime la figure 8, Ws est dépendante du processus de floculation, la floculation étant la propriété pour les petites particules de se prendre en agrégats de dimensions très supérieures à celles des éléments qui les constituent (Migniot et Bouloc, 1981), ce qui entraîne, conformément à la loi de Stockes, une accélération de la chute des particules. L'intensité de la floculation dépend principalement de la concentration du milieu en éléments solides, de la salinité et de l'état de turbulence de la mer. Si l'on se réfère aux résultats du L.C.H.F l'amplitude des fluctuations spatiales et temporelles de la salinité enregistrées sur le Bassin de Marennes–Oléron n'est pas de nature à faire varier significativement la vitesse de chute des particules (exception faite de l'estuaire de la Charente). En revanche celle des deux autres facteurs (concentrations particulaires, turbulence) pourrait induire de fortes variations dans l'agrégation et la désagrégation des particules élémentaires. En première approximation la vitesse de chute des particules est déterminée par la charge sestonique selon une fonction puissance :

 $Ws = Kw \cdot Cn$,

l'influence de la turbulence en présence d'un courant est exprimée de manière implicite par la relation (1). En eau calme l'impact de ce paramètre est très difficilement quantifiable comme en témoignent les résultats contradictoires de Burt (1984) et Owen (1972) (dans L.H.F., 1990).

<u>Tof : Tension de cisaillement exercée sur le fond (N/m²)</u>

La valeur de Tof est déduite de la vitesse de frottement sur le fond exercée par les courants de marée et de celle due à l'agitation locale générée par le vent, notées respectivement U*c et U*v.





Calcul du frottement dû au courant

U*c est exprimée classiquement par la formule de Strickler :

$$U^*c = (U, g) / (K, h^{1/6})$$
 (3)

avec,

g : accélération de la pesanteur

h : hauteur d'eau (m)

K : coefficient de Strickler

Calcul du frottement dû au vent

L'action du vent sur la surface libre de la mer génère une houle dont la vitesse orbitale, notée Uorb, détermine celle du frottement sur le fond.

Les paramètres, Période (T), Hauteur (H) et Longueur d'onde (L) de la houle sont reliés à la vitesse du vent d'après les lois empiriques développées par les ingénieurs du CERC (1974) :

T = 2.pi.W/g.aT.tanh(bT/aT) (4)

avec,

aT = tanh (0.833 . ((g.h)/ W^2) 0.375) bT = 0.077 . ((g.F)/ W^2) 0.42

 $H = W^2/g \cdot aH \cdot tanh (bH / aH)$ (5)

avec,

aH = tanh (0.530 . ((g.h)/W²) 0.75) bH = 0.0125 . ((g.F)/W²) 0.42F : longueur de fetch (m) W : vitesse du vent (m/s) h : hauteur d'eau (m)

 $L = (g.T^2)/(2.pi) \cdot tanh (2.pi \cdot h/L)$ (6)

La vitesse orbitale de houle est donnée par l'expression (Migniot et Bouloc, 1981):

$$Uorb = (pi.H) / (T.sh(2.pi.h/L))$$

et la vitesse de frottement par :

$$U^*v = ((8.v.Uorb^2)/(pi.T))^{1/4}$$

On en déduit :

$$U^*v = 0.07 \cdot (H^2/(T \cdot sh^2(2 \cdot pi \cdot h/L))^{1/4})$$
 (7)

avec:

v : viscosité de l'eau

Couplage de l'effet du vent et du courant

La tension de cisaillement sur le fond est estimée, en première approximation, en sommant celles calculées à partir de U*c et U*v :

> Tof = (ro . U^*C^2) + (ro . U^*V^2) (8) Toc Tov

Signalons que la procédure de calcul qui relie Tof à la vitesse du vent et du courant recouvre un certain nombre d'hypothèses dont le bien-fondé n'est pas toujours assuré. Le vent n'a pas d'effet sur la courantologie; l'agitation locale est indépendante de la houle formée au large ; le déferlement de la houle et son action sur le sédiment sont ignorés; le facteur temps n'est pas considéré dans la relation entre le vent et la houle. De plus, la forme de l'interaction entre la houle et le courant, est en réalité bien plus complexe que celle définie par la relation (8). Il faut cependant noter qu'une modélisation, en accord avec ces remarques, nécessiterait la mise en place d'outils plus complexes (modèle courantologique sensible au vent et à la houle, modèle de propagation de la houle) que nous ne sommes pas en mesure de produire et dont la précision pourrait paraître inutile aux regards des simplifications par ailleurs adoptées quant à la représentation de la physique et de la biologie.

Tocd : Tension de cisaillement critique du dépot (N/m2)

Tocd détermine la valeur seuil de Tof au-delà de laquelle les particules ne se déposent plus.

Toce : tension de cisaillement critique d'érosion (N/m2)

Elle est déterminée d'après les propriétés rhéologiques du sédiment (rigidité) qui sont principalement dépendantes de sa densité (Migniot, 1989) (fig. 8) : plus un dépot est consolidé plus son érosion devient difficile. Le tassement de la vase est d'autre part déterminé par ses caractéristiques granulométriques et minéralogiques (Migniot, 1989). Faute de données, la variation spatiale de la densité des sols n'est pas prise en considération. Quant à la variation temporelle, sa représentation nécessite la mise en place d'un modèle du fond qui discrétise le sédiment sur la verticale (Le Hir et al., 1989), un raffinement coûteux en temps calcul et qui nécessite également l'acquisition de données expérimentales et de terrain, pour l'heure inexistantes à Marennes-Oléron. Les travaux de Gouleau (1975 in L.H.F., 1990) mentionnent également le rôle de l'émersion qui accélère la consolidation des vases (réduction de la teneur en eau du sédiment) et la sédimentation. Ce processus est également ignoré par le modèle sédimentaire, pour les raisons sus-évoquées.

b. Calcul des échanges verticaux au niveau des boites du modèle

Afin de conserver un niveau de précision satisfaisant dans l'estimation des échanges entre la colonne d'eau et le sédiment une première série de calculs est réalisée à l'échelle spatiale du modèle courantologique du L.C.H.F (maille de 600x600 mètres).

La valeur des paramètres h (hauteur d'eau) et U (vitesse du courant moyen) d'une maille donnée à l'instant t est déterminée à partir des fichiers de courants et de hauteurs d'eau calculés pendant un marée de vives-eaux et une marée de mortes-eaux par ce même modèle courantologique (interpolation linéaire en fonction du coefficient de marée entre ces deux lots de paramètres).

La vitesse du vent est extraite des données tri-horaires de la Météorologie Nationale. Le fetch est pris constant (= 3000 m). Les termes Em et Dm (fig. 9) sont calculés sur chacune des mailles constitutives de la boîte i puis sommés. On obtient ainsi le débit solide d'érosion de la boîte i (Ei), et un terme Di dont le produit avec la vitesse de chute des particules (Wi) et la concentration (Ci) de la boite i permet d'estimer finalement le taux de décantation (D'i).

3. Le modèle de transport horizontal

a. Calcul des débits et volumes

Les débits instantanés (toutes les 15 minutes) et les volumes de chaque boîte du modèle sont calculés à partir des fichiers de courants et hauteurs d'eau calculés par le modèle courantologique du L.C.H.F, pendant une marée type (vives-eaux ou mortes-eaux).

Le débit d'eau entre la boite i et la boite j est estimé de la manière suivante :

$$F(i,j) = M \cdot n \cdot u \cdot H$$

où M est la longueur de la maille, H sa hauteur d'eau, n la normale à la frontière, u le vecteur vitesse

Le volume de la boite i est ainsi calculé :

$$Vi = S$$
. H

où S est la surface de la maille.

Les évolutions temporelles et spatiales de ces deux paramètres (F(i,j) et Vi) pendant une marée, sont calculés à partir des fichiers L.C.H.F pour un coefficient de marée de mortes-eaux (40) et un coefficient de vives-eaux (105). On obtient ainsi 50 champs de débits et de volumes pour chacun des coefficients. Les valeurs pour des marées intermédiaires sont obtenues par interpolation linéaire en fonction du coefficient de marée entre ces deux lots de paramètres. La variabilité saisonnière de l'amplitude de ces coefficients est donc prise en compte.

La vérification de la conservation des masses d'eau pour les deux marées types où les débits et les volumes sont calculés met en évidence des bilans non nuls. Ces erreurs, qui sont imputables au cumul de celles du modèle courantologique et



fig.9 : Méthode de calcul des termes de déport et d'érosion dans une boite i donnée du modèle.

h : hauteur d'eau de la maille m (m): f : longueur de fetch (Cte) (m) W : vitesse du vent (m/s): Tof : tension de cisaillement sur le fond de la maille m (N/m2): Tocd : tension critique de dépot ($\frac{11}{2}$ m2)

: Toce : tension critique d'érosion: Kl : constante d'érosion (Kg/m2/s): Ei : débit solide d'érosion de la boite i (Kg/s); Ci : concentration de carticules solides en suspension dans la boite i (kg/m3); Wsi : Titesse de chute des particules (boite i) (m/s); D'i : tau: de décantation (boite i) (kg/s).

au fait que le maillage rectangulaire utilisé pour la sortie du modèle ne correspond pas au maillage curviligne de calcul (Bacher, 1989), biaisent la modélisation de l'écosystème de Marennes-Oléron dans son ensemble, la non-conservativité des masses d'eau entraînant celle de la matière. Aussi, les débits sont corrigés, par une méthode itérative mise au point par Menesguen (com. pers.), de façon à respecter l'équation de conservation.

b. Remarques sur la résolution du transport horizontal

L'évolution de la concentration d'une variable pélagique dans la boîte i est calculée d'après un schéma décentré-amont.

Si les choix réalisés sur les échelles de temps et d'espace assurent la stabilité numérique du modèle de transport (nombre de courant inférieur à 1), la valeur du nombre de courant est souvent proche de zéro, entrainant ainsi, et compte tenu du schéma de calcul adopté, la forte diffusivité numérique du modèle. Les différentes modifications apportées à la résolution du transport advectif (sur le pas de temps, sur le schéma de calcul (Smolarkiewicz, 1983) pour pallier ce problème n'ont pas abouti à des résultats satisfaisants.

La diffusion turbulente, supposée négligeable devant la diffusion numérique, n'est pas considérée dans la calcul du transport horizontal.

4. Le modèle biologique

La représentation de la biologie du Bassin de Marennes-Oléron est restreinte à celle des huîtres cultivées. La non-considération des autres mécanismes, et en particulier ceux relatifs à la production primaire, répond plus à la volonté d'avancer progressivement dans l'étude des interactions sur un plan spatial et temporel entre la physique et la biologie, qu'à celle de considérer négligeable le rôle de la production primaire dans les transferts énergétiques et de matière au sein de la zone de production ostreicole, dont l'importance a par ailleurs été démontrée au chapitre précédent.

Le comportement nutritionnel et de croissance du mollusque, est forcé par la température et interagit avec le milieu nutritif constitué par le seston minéral, la matière organique détritique et le phytoplancton.

A chaque pas de temps de calcul la croissance et la biodéposition des huîtres sont estimées d'après les lois définies au premier chapitre.

II. RESULTATS DU MODELE

1. Le transport dissous :

La salinité est utilisée comme un traceur conservatif. Son évolution est décrite par l'équation suivante :

 $d(Vi.Ci)/dt = lnf(0, F(i,j)) \cdot Ci + Sup(0,F(i,j) \cdot Cj)$ (9) A B

Vi désigne le volume de la boite i

A, la quantité d'éléments dissous qui quitte la boîte i sous la condition que F(i,j) soit négatif et B, la quantité entrant dans cette même boîte si F(i,j) est positif.

La qualité du modèle de transport est testée en comparant l'évolution simulée de ce paramètre à ses valeurs mesurées pendant une année au Chapus.

La variation de la salinité aux limites du modèle et celle de la station de référence sont calculées, à partir de données bi-mensuelles (mortes-eaux, viveeau) recueillies pendant 3 ans par le laboratoire IFREMER (base de données Razlec), selon la procédure exposée au chapitre précédent (mise au point par Bacher, 1989). La variation de salinité pendant la marée (12h30) n'est pas reproduite aux limites fautes de données.

Résultats (fig. 10)

La concordance sur les niveaux, entre les calculs et les mesures de la salinité atteste d'une représentation correcte, par le modèle, du mélange des différentes masses d'eaux en présence. L'épisode de la dessalure hivernale (jour 0 à 80) est cependant moins bien reproduit. A cette époque le modèle semble surestimer l'influence des eaux de Boyard et calcule au niveau du Chapus des valeurs systématiquement supérieures à leurs mesures. Cette inadéquation entre les mesures et les calculs peut être imputable à l'échelle spatiale de résolution du modèle en boites qui moyenne et donc détériore la courantologie calculée par le modèle en maille du L.C.H.F, et aux simplifications inhérentes au modèle courantologique luimême, qui ne considère pas les variations du régime de la Charente, en effet susceptible, en cette période de crue, d'influer sur la courantologie du Bassin et d'accroître ainsi son influence sur les secteurs situés au sud (Héral et al., 1983b).

2. Le transport particulaire

L'évolution spatiale et temporelle des particules est déterminée par le transport horizontal et les échanges avec le fond.

Les résultats de l'étude sédimentologique du Bassin conchylicole, qui est en cours de réalisation, n'ont pu être utilisés pour déterminer la valeur des paramètres du modèle sédimentaire. En conséquence et dans un premier temps, ce modèle est calibré d'après les données de turbidité acquises en continu au centre du Bassin.

a. Calibration du modèle sédimentaire

Etude descriptive des données

Les différents suivis en continu des paramètres physiques (vitesse et direction des courants, houle) et hydrobiologiques (turbidité, fluorescence) du Bassin, effectués par le laboratoire IFREMER de La Tremblade à la station du Chapus, ont permis d'étudier de manière plus précise la variabilité temporelle du milieu.

L'évolution de la turbidité au cours d'une marée de vives-eaux et en l'absence de vent fort peut ainsi être examinée à partir des résultats obtenus par Razet et al. (sous presse), Augereau (1990) et Héral et al. (1990).

Comme le montre la fig. 11 le début du flot s'accompagne d'une élévation de la turbidité, dont la synchronisation avec celle de la vitesse du courant de direction nord (fig. 11) permet de supposer qu'elle est induite par l'érosion locale et des secteurs sud du Bassin. Pendant la renverse, la turbidité diminue et passe par un premier minimum à mi-marée montante. La turbidité augmente à nouveau lorsque le flot d'Antioche (courant sud) est maximal, et atteint un second pic peu avant la marée haute consécutif à la remise en suspension de la vase des secteurs situés plus au nord et au transport des apports de Charente. Le second maximum est généralement moins élevé que le précédent (fig. 12 a et b), cette différence s'expliquant par la vitesse moins rapide des courants sud et l'augmentation parallèle des hauteurs d'eau qui jouent pour une érosion moins intensive du sédiment. Au jusant, la diminution des vitesses de courant entraîne une décantation de la vase et







fig.10 : Validation du modèle d'advection.

a. Variations de la salinité aux limites géographiques du modèle b. Comparaison de l'évolution de la salinité simulée pendant 1 an dans la boite 4 à celle retracée d'après 3 années de mesures au Chapus (voir texte). corrélativement un abaissement de la turbidité qui croît à nouveau lorsque les courants s'accélèrent après la seconde renverse (fig. 11).

L'effet du coefficient de la marée sur l'évolution de la turbidité est d'autre part clairement mis en évidence par les données d'Augereau et Héral et al. (1990) (fig. 12 b) acquises en absence de vents forts. Pour des coefficients décroissants, on note ainsi une diminution du niveau moyen de la turbidité et une atténuation de ses amplitudes de variation au cours de la marée. Une tendance qui peut être rapprochée de celle des vitesses de courant de marée et des concentrations de l'estuaire de la Charente.

L'action du vent est perceptible sur les données obtenues par Razet et al. (sous presse) jour 11 à 17. On constate ainsi que l'accélération de sa vitesse entraîne celle du courant et corrélativement un réhaussement de la turbidité (fig. 12a). Il est toutefois probable que l'agitation induite localement sur les estrans par le vent (clapot) soit également à l'origine de l'augmentation de la turbidité observée au Chapus. Cette hypothèse est en partie étayée par la déstructuration du signal de la turbidité à l'échelle de la marée, observée pour les marées de mortes-eaux (date 15 à 16).

Présentation des simulations

L'évolution de la turbidité est décrite par deux variables d'état. Une variable **seston** qui regroupe l'ensemble des particules en suspension et une variable **sédiment** qui représente le stock de matériaux cohésifs sur le fond. L'évolution des deux compartiment au sein d'une boite i donnée est décrite par le système d'équations suivant :

d(VI.Ci)/dt = F(i,j) . Ci – F(i,j) . Cj – Di + Ei transport horizontal échanges verticaux d(Si)/dt = Di – Ei avec, Ci : concentration de seston dans la boite i (Kg/m3)

Si : stock de seston sur le fond (Kg)

Le couplage du transport horizontal et des échanges verticaux est réalisé par la méthode des pas fractionnaires :



fig.11 : Evolution de paramètres physiques et hydrobiologiques mesurés en continu au Chapus pendant une marée de vives-eaux (Augereau, 1990).a : direction du courant (°); b : vitesse du courant (m/s); c : turbidité (mg/l).



fig. 12 a : Evolution en continu de paramètres physiques et hydrobiologiques au Chapus pendant un cycle de marée (Razet et al., 1990). VE : vives-eaux ; ME : mortes-eaux.



fig. 12b : Evolution en continu de paramètres physiques et hydrobiologiques au Chapus pendant un cycle de marée (Augereau, 1990). a : vitesse du courant (m/s) ; b : turbidité (mg/l)

1. Transport horizontal :

C'i = ((F(ij) . Ci - F(i,j) . Cj) / Vi) . dt

2. Echanges verticaux :

 $C''I = ((VI \cdot C'I) - DI + EI) / VI$ SI = SI + DI - EI

Dans un premier temps le modèle simule l'évolution de la concentration de seston minéral (=turbidité) sur l'ensemble du Bassin (= dans chacune des boites du modèle) pendant le cycle de marée vives-eaux/mortes-eaux correspondant aux dates des prélèvements effectués par Razet et al. (sous presse). Deux cas de figure sont examinés :

1. Simulation A : Le calcul ne considère que le transport horizontal. Il sera ainsi possible de déterminer, par la comparaison de la simulation obtenue dans la boite 4 (chapus) avec les données en continu, dans quelle mesure la prise en compte des échanges sédimentaires est importante dans la représentation de l'évolution de la turbidité.

2. Simulation B : La concentration de seston minéral est déterminée par les échanges verticaux et horizontaux. Les paramètres du modèle sédimentaire sont calés sur les données de turbidité.

Dans un deuxième temps (simulation C), les réponses du modèle sédimentaire, tel qu'il aura été précédemment calibré, sont cette fois confrontées aux données acquises en continu du 26 mai au 9 avril 1990 (Augereau, 1990) et Héral et al. (1990). Cette action, qui a pour objectif de confirmer ou d'infirmer les propriétés et les faiblesses du modèle qui auront pu être révélées lors de sa calibration, ne peut en aucun cas, et compte tenu des conditions très similaires d'obtention des deux simulations, être prise comme un test de sa validité.

Conditions aux limites et forçage du modèle

Le cycle de marée des concentrations de seston minéral aux limites est reproduit par interpolation linéaire entre les mesures bimensuelles fournies par la base de données Razlec pendant la période du 16 au 24 mai. Etant donnée la variabilité temporelle du milieu, la disparité des données employées pour constituer les scénarios aux limites du modèle remet fortement en cause leur validité et accroit consécutivement l'incertitude des résultats produits par le modèle. Il en sera tenu compte dans la discussion des résultats.

Les données de vent sont extraites des fichiers de la Météorologie Nationale.

Simulation A

Le signal reproduit à partir du transport horizontal des particules est en désaccord profond avec les mesures en continu (fig. 14a et b). L'amplitude des oscillations au sein de la marée est fortement atténuée, en vives-eaux et pour la pluspart des marées intermédiaires les teneurs calculées restent inférieures à ce qui est observé, en mortes-eaux le modèle surestime en revanche la turbidité. L'ampleur des variations observées de seston minéral à l'échelle de la marée et du cycle lunaire sont de nature à influencer de manière sensible les mécanismes biologiques considérés par le modèle (nutrition et croissance des mollusques). De plus, comme l'indique la figure 2, le phytoplancton, qui est la principale source nutritive des mollusques (Héral et al., 1990), est soumis à des fluctuations temporelles du même ordre. En conséquence, il apparait clairement qu'une représentation réaliste des flux de matière et d'énergie au sein de l'écosystème nécessite une amélioration de la simulation des teneurs particulaires (organiques et minérales). L'introduction d'un modèle sédimentaire est certes un choix judicieux et légitime pour y parvenir mais qui n'enlève rien à l'attention particulière qui devra être portée au problème crucial de l'incertitude des conditions aux limites.

Simulation B

La calibration du modèle sédimentaire est réalisée manuellement, et a tenu compte des valeurs produites par la littérature.

La qualité d'une simulation est définie d'après son adéquation avec les mesures, au niveau des oscillations au sein de la marée et des variations de niveau selon la force de la marée.

Valeur des paramètres

La tension de cisaillement critique d'érosion a ainsi été fixée à 0.225 N/m2, celle du dépot à 0.1 N/m2. Pour le cas d'une vase fluide Migniot (1989) propose une



fig.14: Talibration du modèle sédimentaire a : mesures en continu (Raset et al., sous presse) b : simulation sans échanges verticaum c : simulation avec échanges verticaum tension critique de cisaillement inférieure à 0.289 N/m2 et pour des vases plastiques des valeurs pouvant aller jusqu'à 4.9 N/m2. Quant à la tension critique de dépot, la littérature affiche des valeurs comprises entre 0.049 (Krone, 1962) et 0.96 N/m2 (Metha et Lott, 1987 dans L.H.F, 1990).

La détermination du coefficient de Strickler (K, voir équation (3)) est contrainte au départ par la nature et la localisation géographique de la zone considérée. Pour les boites d'estran, plus difficilement érodables en raison de la rugosité moindre de leur fond et de l'émersion à laquelle elles sont régulièrement soumises, la valeur de K y est supposée supérieure à celle des autres secteurs du Bassin.

Après calibration K est pris égal à 100 pour les estrans (boites 6, 7, 9) et à 70 pour le reste du Bassin. Ces deux valeurs se maintiennent dans les gammes de celles proposées dans la littérature (L.H.F., 1990).

La constante d'érosion K1 (voir équation (2)) est prise égale à 2.10 Kg/m2/s (Courmault, 19).

Les paramètres Kw et n de la loi de vitesse de chute en fonction des teneurs en éléments solides (Kg/m3) prennent respectivement pour valeur 1.5 (mm/s) et 0.3.

En ce qui concerne les conditions initiales, un stock infini de vase est placé dans chacune des boites du modèle exception faite de celles des secteurs sud (1, 2) et du centre (5), qui sont caractéristiques du chenal et où, compte tenu de la vitesse des courants, la vase ne peut être stockée. On suppose ainsi que la vase s'est accumulée sur la quasi-totalité de la surface du Bassin pendant les marées précédant celles du départ de la simulation. Un tel choix est lourd de conséquences sur les résultats d'un modèle qui s'est révélé être très sensible aux conditions initiales.

Simulation (fig. 14c)

Pour la partie du signal qui n'est pas affectée par l'action du vent (jour 7 à 9), la calibration a permis de retrouver un niveau moyen de turbidité proche de ce qui est mesuré. Au niveau de la marée, le premier pic de turbidité est bien reproduit mais l'adéquation est nettement moins satisfaisante sur le second maximum que le modèle surestime systématiquement. En revanche l'abaissement des teneurs de seston qui précède la renverse des courants (voir paragraphe a.) reste fidèle aux observations. Après examen des données de courant fournies par le modèle du L.C.H.F, il est apparu que l'inadéquation entre le calcul et les mesures, perçue sur le second pic de turbidité, était moins imputable à une mauvaise estimation des paramètres du modèle sédimentaire qu'à la qualité du modèle courantologique. En effet, comme en témoigne la figure 15, l'évolution de la vitesse du courant calculée par le modèle L.C.H.F pendant une marée de vives-eaux en un point proche du Chapus (mais ceci est valable pour toutes les mailles constitutives de la boite 4) présente une allure qui diffère de celle mesurée, avec notamment l'absence du maximum de vitesse plus élevé pour les courants portant au nord (début du flot). Si on suppose par ailleurs que le déséquilibre des deux pics de turbidité est en partie corrélé à cette asymétrie de la vitesse des courants nord et sud, le modèle sédimentaire ne peut être en mesure de le reproduire.

En ce qui concerne l'évolution de la turbidité lorsqu'elle est soumise à l'action du vent (jour 9 à 13), la calibration n'a pu déboucher sur des résultats satisfaisants.

Lors du premier coup de vent (jour 9 à 11), le modèle prédit l'accentuation du déséquilibre entre les deux pics de turbidité mais surestime en revanche le niveau moyen des charges sestoniques.

Pendant le deuxième coup de vent, la réaction du modèle au régime des vents est inexistante, comme en témoignent les oscillations périodiques, la turbidité demeure inféodée aux courants de marée alors que les mesures montrent à l'inverse une déstructuration du signal caractéristique de la marée et un rehaussement des charges sestoniques.

Ce biais révèle en fait les faiblesses de structure du modèle sédimentaire qui ne considère l'action du vent qu'à travers l'agitation locale alors que les données acquises au Chapus semblent démontrer que le vent agit aussi sur les turbidités par l'accélération des vitesses du courant, induisant ainsi une réponse du sédiment qui peut-être différente de celle simulée par le modèle.

Simulation C

Pour la période correspondant au suivi du milieu en continu de l'année 1990 (Augereau, 1990; Héral et al., 1990), les données aux limites du modèle ne sont pas connues. En première approximation on suppose que les scénarios employés pour la





fig.15 : Vitesse du courant pendant une marée de vives-eaux a : mesurée (Augereau, 1990) b : calculée par le modèle L.C.H.F

précédente simulation sont caractéristiques des conditions hydrobiologiques de vives-eaux et de mortes-eaux et peuvent à ce titre être utilisés pour la présente simulation.

Précisons par ailleurs que la période concernée se caractérise par des vitesses de vent faibles qui ne semblent pas avoir influencé l'évolution de la turbidité (Prou, com. pers.)

Au cours des marées de vives-eaux, la simulation de la turbidité présente les qualités et les défauts précédemment perçus, l'amplitude du premier pic est correctement reproduite. Celle du second est nettement surestimée mais retrouve néanmoins un minimum proche de celui des mesures. (fig. 16)

Pendant la décroissance des coefficients de marée, le modèle prédit un abaissement de la turbidité et de l'amplitude des variations intra-tidales en accord avec celui qui est observé sur les données. Aux marées de mortes-eaux, si les valeurs moyennes de turbidité sont correctes les oscillations de marée demeurent trop accentuées.

Discussion

De ces résultats (simulation A, B et C) il ressort que l'introduction d'un modèle sédimentaire améliore significativement l'évolution de la turbidité et plus particulièrement lorsque celle-ci est soumise à la seule action des courants de marée. Mais ceci ne préjuge en rien des qualités intrinsèques du modèle. Compte tenu de l'incertitude qui règne sur la valeur de ses paramètres et du domaine restreint tant sur un plan spatial (le Chapus) que temporel (cycle lunaire) de son application, il serait prématuré de généraliser de telles conclusions.

Ces simulations ont d'autre part permis de mettre à jour les faiblesses du modèle quant à la formulation de l'effet du vent. Cependant et pour les raisons précédemment évoquées il serait tout aussi hasardeux de juger définitivement de son aptitude de ce point de vue sur la base de ces seuls résultats. Si dans le chenal, et comme semblent le démontrer les mesures, le vent agit sur le sédiment à travers son action sur la vitesse des courants, il est probable que sur les zones d'estran le clapot demeure le principal mécanisme à l'origine du dépot et de l'érosion de la vase induits par le vent.





fig.16 : Evolution de la turbidité (mg/l) au Chapus pendant un cycle de marée vives-eaux/mortes-eaux. a : mesures en continu (Orgereau, 1990) b ; simulation

- 165 -

b. Simulation de l'évolution spatiale et temporelle du seston minéral

Les modifications induites par la prise en compte des échanges verticaux sur l'évolution du seston minéral sont cette fois examinées sur une période d'un an et sur l'ensemble du Bassin. Le schéma d'étude est simple : les résultats de la simulation du transport horizontal des particules sont comparées, sur un plan spatial et temporel à ceux obtenus d'après le couplage des modèles sédimentaire et courantologique.

Conditions aux limites, forçage du modèle

Les scénarios journaliers de seston aux limites du modèle sont constitués à partir des données bi-mensuelles acquises en 1988 (base de données RAZLEC), et selon une procédure de calcul déjà exposée au chapitre précédent (interpolation linéaire entre les données de vives-eaux et de mortes-eaux) (fig. 18). La variation des concentrations pendant la marée n'est pas reproduite faute de donnée. Les données de vent et les coefficients de marée sont présentés à la figure 17.

Conditions initiales

Compte tenu du forçage hydrodynamique du modèle, la détermination des concentrations de départ n'influe pas sur les résultats à long terme. Les charges sestoniques sont prises égales à 0 sur l'ensemble du Bassin. En revanche, le choix sur les stock initiaux de vase est plus délicat. Une alternative se présente :

1. Les apports d'Antioche et de Charente constituent l'essentiel des charges turbides concernées par les échanges verticaux au niveau du Bassin et par conséquent la quantité de vase de départ attribuée à chacune des boites peutêtre prise égale à 0

2. Les apports endogènes de sédiment participent de manière prépondérante aux volumes de matières échangées avec le fond et les conditions initiales sont alors déterminées d'après la répartition effective de la vase dans le Bassin.

Cette seconde solution, sans doute la plus réaliste, est cependant entravée dans sa mise en oeuvre par l'absence de donnée sur les stocks érodables de vase. Il est toutefois possible de contourner le problème en supposant une quantité infinie



fig.17 : Evolution temporelle des variables forcantes du modèle à : ens fficient de marée b : vitesse du vent (m.s)

- 167 -





fig.18: Variations des charges sestoniques aux limited décorraphiques du modèle (d'après les mésures àcquisés en 1968). de vase dans les secteurs du Bassin où elle est localisée, ce qui, compte tenu de la durée de la simulation, demeure une hypothèse raisonnable mais qui reste malgré tout en désaccord avec la structure spatiale du modèle sédimentaire. Le sédiment n'étant pas discrétisé verticalement, les lois d'érosion ne sont en fait applicables que sur une épaisseur limitée de sédiment qui conserve les caractéristiques rhéologiques a'un dépot non-consolidé.

L'option 1 selon laquelle n'est remis en suspension que le seston qui s'est précédemment déposé présente ainsi l'avantage de se conformer de manière plus satisfaisante aux conditions d'homogénéité sus-évoquées et sera choisie pour cette raison.

Résultats (fig. 19)

Les valeurs de seston représentées sont celles moyennées sur la période de la marée, celle des stocks sédimentaires sont les minima obtenues pendant la marée. Les résultats des deux simulations sont examinés sur 6 boites caractéristiques de la variété des réponses enregistrées sur l'ensemble du Bassin. Afin de faciliter le commentaire, la simulation sans modèle sédimentaire est notée \$1, la simulation avec modèle sédimentaire est notée \$2.

Il apparait ainsi que la prise en compte des échanges verticaux accentue fortement la variabilité spatiale et temporelle de l'évolution des teneurs particulaires.

Sur les estrans "est" (B.6) et "ouest" (B.7), l'allure erratique du signal de S2 témoigne de la régulation presque exclusive du dépot et de l'érosion et a fortiori de la concentration de seston minéral par les régimes de vent. Parallèlement, les phases d'engraissement du fond succèdent aux périodes d'accalmie du vent et réciproquement. Les différences perçues entre les deux estrans, au niveau des maxima et du niveau moyen de la turbidité, sont à relier à la profondeur moindre de l'estran "est" et à l'influence prépondérante des apports estuariens sur ce même secteur du Bassin.

Sur le chenal, plusieurs cas de figure sont également observés.

Dans les secteurs nord (11 et 15), l'influence des échanges verticaux est cette fois perçue au niveau de la variation des concentrations à l'échelle du cycle de marée (vives-eaux/mortes-eaux), et se caractérise par une accentuation de



fig.19: Influence des échanges verticaum sur l'évolution statiale et temporelle du seston minéral (mg/l) a : ______ simulation sans échanges avec le fond _______ simulation avec échanges verticaum b : simulation de la hauteur du sédiment (cm)



fig.19: (suite)

l'amplitude de ces oscillations et un abaissement du niveau moyen de la turbidité, révélant ainsi un bilan sédimentaire positif (dépot > érosion) particulièrement bien mis en évidence par l'engraissement du fond de la boite 11.

Au centre du Bassin (B.4), malgré un volume faible d'échange entre le fond et la colonne d'eau qui atteste d'une remise en suspension rapide des matériaux déposés, les variations de la turbidité (S2) conservent une fréquence élevée (par rapport à S1) qui montre l'influence des apports des secteurs d'estran placés en amont (boites 6, 7 et 9) et en aval (boite 3).

Au sud (B.1), comme en témoignent les hauteurs négligeables de vase déposée, l'évolution des teneurs de seston (à l'échelle de la marée) est régulée par les échanges horizontaux. L'impact des apports océaniques atténue néanmoins la variabilité induite par ceux des estrans placés en amont, et produit ainsi un signal proche de celui obtenu avec S1.

Discussion

Se pose maintenant le problème de la validité des résultats. La démarche classique généralement adoptée en de telles circonstances est la confrontation des calculs avec les mesures. Pour deux raisons majeures cette étape semble ici prématurée :

. Le manque de données de terrain. Bien que la station du Chapus soit représentative de l'ensemble du Bassin (Héral, 1983b) le rythme bi-mensuel des prélèvements qui y sont effectués est, compte tenu de la variabilité du milieu (voir fig. 12a et b), insuffisant pour constituer une base de données fiables.

. Les capacités prédictives du modèles sont fortement remises en cause par la multiplicité des sources d'incertitude : valeur des paramètres, conditions initiales et aux limites.

Il serait en fait plus juste de replacer l'application du modèle sédimentaire actuel sur le plan de la faisabilité. Sans préjuger de la qualité de l'outil, il a pu être mis en évidence que son couplage avec le modèle courantologique modifiait sensiblement la simulation de l'évolution spatiale et temporelle de la turbidité dont il peut-être par ailleurs établi qu'elles reproduisent de manière au moins aussi satisfaisante les tendances caractéristiques du cycle particulaire du Bassin. Sur la base de cette appréciation l'élargissement de son application au problème de la capacité trophique du Bassin semble envisageable et d'autre part souhaitable.

3. La production ostreicole

Les relations entre le stock et la croissance des huîtres sont examinées à partir d'un modèle intègré qui couple les processus physiques et biologiques. Afin d'être en mesure de déterminer l'impact des échanges verticaux sur la forme et le niveau de ces interactions, une étude comparative des résultats obtenus avec et sans modèle sédimentaire est menée.

a. Description du modèle

Le modèle de la production ostreicole comprend 10 variables d'état dans sa version la plus complète (en tenant compte les échanges avec le fond) : les particules minérales, la matière organique détritique et le phytoplancton qui sont chacune décomposées en deux compartiments pélagique et sédimentaire, le poids des huîtres de 1 et 2 ans et leur stock respectif.

Au niveau du dépot, il a été tenu compte des particularités physiques et physiologiques du phytoplancton qui les maintiennent dans la masse d'eau (Bougis, 1974). Sa vitesse de chute est prise constante et inférieure à celle des autres particules (organique détritique et minéral). En revanche, la remise en suspension est paramétrée de manière identique pour chacun des éléments qui compose le dépot.

L'impact de la nutrition et de la croissance des mollusques est spécifique à la nature de la particule concernée.

Les éléments qui sont rejetés au niveau de la cavité palléale (pseudo-fécès) rejoignent directement la colonne d'eau sans modification de structure. La quantité totale de seston minéral ingérée est égérée (le minéral n'est pas assimilable) et alimente le compartiment sédimentaire. Une fraction de la M.O.D qui pénétre dans la cavité stomacale est assimilée et participe ainsi à la croissance du mollusque, l'autre partie (fécès) est supposée, à l'instar du minéral, se déposer instantanément sur le fond. L'huître est un terme puits pour le phytoplancton ingéré, qui est soit
assimilé (avec un coefficient énergétique supérieur à celui de la M.O.D), soit transformé en matière détritique lorsqu'il est égéré.

L'évolution des différentes variables au sein d'une boite i donnée est déterminée par le système d'équations différentielles présenté au tableau 1.

b. Variations aux limites, conditions initiales et forcage du modèle

Une année type des évolutions journalières des variables d'état pélagiques aux limites du modèle est constituée d'après 10 années de mesures (fig. 20).

Pour les raisons précédemment évoquées, les teneurs particulaires et les stocks sédimentaires sont égaux à 0 au départ de la simulation. Le nombre d'huîtres par boite et par classe d'âge est estimé à partir des échantillonages annuels réalisés pour deux classes de poids et par strate géographique sur l'ensemble du Bassin, depuis 1984 (Bacher et al., 1986; Bodoy et al., 1987). Les poids initiaux des individus de la première et de la seconde classe d'âge sont issus de valeurs moyennes mesurées sur le terrain.

Les vitesses de vent et les coefficients de marée sont celles et ceux respectivement mesurées et calculées en 1988.

c. Simulations

Les performances de croissance des mollusques (poids maximal) sont éxaminées pour différents niveaux de leur stock. La même notation est adoptée pour référer le type de la simulation (S1 : sans modèle sédimentaire; S2 : avec modèle sédimentaire).

Comme en témoigne l'écart observé entre les courbes S1 et S2 (fig. 21), la prise en compte des échanges verticaux influent sur l'estimation de la capacité biotique du milieu, et de manière variable selon la boite considérée.

Les niveaux trophiques sont d'une part affectés par le séjour prolongé, voir définitif, des particules sur le fond des secteurs nord du Bassin (cet engraissement mis à jour lors des précédentes simulations est en l'occurence accru par l'activité nutritionnelle des mollusques (biodéposition). D'autre part, l'augmentation de la variabilité des teneurs turbides induites par la succession des épisodes érosifs et de



fig.20: Conditions hydrobiologiques aux limites du modèle de production ostreicole.

- a : chlorophylle (mgChla/m3)
- b : matière organique détritique (mg/l)
- c : seston minéral (mg/l)



fig. 21 : Relation entre le stock et la croissance maximale (gPs des mollusques dans différentes zones (=boites) du bassin. : simulation sans échanges verticaux ----- : simulation avec échanges verticaux 2 : sud; 4-5-6 : centre ; 11 et 14 : nord. FSTOK : coefficient multiplicatif du stock décantation à courte échelle de temps, peut induire, compte tenu de la nonlinéarité des lois, des réponses différentes au niveau du modèle "huître" de celles obtenues dans des conditions moins fluctuantes. Le rôle de ces deux paramètres (décantation et variabilité) est bien mis en evidence par l'abaissement plus prononcé des courbes S2 (par rapport à S1) dans les boites du centre du Bassin (Boites 4,5) et de l'estran (6) dont le niveau trophique est principalement déterminé par les apports d'Antioche et de Charente (résiduelle nord-sud des courants de marée) et sa variabilité par la dynamique sédimentaire des secteurs peu profonds. A l'inverse, le secteur sud qui reste sous l'influence des apports océaniques de Maumusson et dont l'hydrodynamisme maintient les particules (nutritives entre autres) dans la masse d'eau, présente une sensibilité moins marquée des performances de croissance des mollusques aux échanges verticaux (voir B.2).

La modélisation des mécanismes sédimentaires modifie par ailleurs la forme des relations stock/croissance. Au sein d'une même boite, le poids maximal des huîtres S2 apparait moins variable en fonction du niveau du stock. Sur un plan spatial, l'effet de la déplétion révélé par les gradients de sensibilité entre les boites frontalières nord (11 et 14) et celles placées plus au sud (4, 5, 6 et 2) semble plus atténué d'après les courbes S2. L'explication de cette perte de la sensibilité nous ramène en fait au problème trophique précédemment évoqué. A l'instar de l'accroissement des stocks, les échanges avec le fond provoquent un abaissement des capacités biotiques du Bassin et, comme le révèle la non-linéarité des relations stock/croissance, une diminution de la sensibilité de la croissance aux fluctuations des effectifs, donc plus ressentie au centre du Bassin.

d. Discussion

Une objection majeure quant à la validité des résultats pourrait être tirée de l'engraissements des secteurs nord prédit par le modèle (voir simulation précédente) qui semble à priori en contradiction avec les observations faites sur la bathymétrie du Bassin : les relevés effectués en 1971 et 1985 (mesures DDE) ne montrent pas de différentiels notables des fonds pendant les 14 années concernées. Cependant, et compte tenu que les bilans sédimentaires pluri-annuels sont bien souvent régis par des phénomènes catastrophiques (tempêtes), la précédente comparaison n'est pas judicieuse. L'incertitude du modèle et le caractère stochastique des phénomènes plaident pour des tests plus spécifiques sur le réalisme des résultats (étude de cas type, découplage des processus). Pour les mêmes raisons, l'étude de la sensibilité du modèle aux paramètres des lois, de structure (échelle spatiotemporelle, nombre de variables, processus) et de conditionnement (limites, état initial) est souhaitable. Ces actions seront menées dans le cadre d'un contrat européen de coopération scientifique.

CONCLUSIONS

Le bilan de cette étude est appréciable selon plusieurs points de vue. Au plan strict de l'application, les simulations ont permis de mettre en évidence que les échanges verticaux se révèlent être une composante importante des potentialités trophiques du Bassin conchylicole. Si les relations nouvelles qui y sont figurées restent discutables sur un plan quantitatif, elles n'en demeurent pas moins réelles au plan qualitatif et suscitent ainsi notre intéret. Au demeurant ce type de résultats ne constitue qu'un aspect de la faisabilité des modèles sédimentaires à Marennes-Oléron. Les faiblesses et les propriétés du modèle, révèlées lors de son édification, ont permis de mieux approcher la complexité des mécanismes sédimentaires et suggèrent ainsi les axes futurs de recherche. Afin d'accroître la qualité du modèle et de lui conférer une valeur prédictive les actions suivantes sont apparues primordiales

1. Reformulation du calcul de la courantologie. Comme l'a mis en évidence la phase de calibration, la validité du modèle sédimentaire, (quant à la formulation de l'effet du vent) est en partie remise en cause par l'absence d'effet du vent sur la courantologie.

2. Acquisition de données hydrobiologiques, pour pallier l'incertitude des conditions aux limites et celle des séries temporelles qui serviront au calage et à la validation du modèle.

3. Estimation des paramètres liés aux caractéristiques du sédiment. L'indétermination des paramètres des lois du modèle sédimentaire peut-être levée à partir du schéma d'étude suivant (d'après L.H.F, 1990) :

. Définition des zones homogènes de dépot. Ce travail a déjà été réalisé par Sauriau (1986) et a tenu compte en particulier de la répartition géographique des cultures ce qui permet de considérer l'impact des biodépots sur la nature des sédiments.

. Prélèvement d'échantillons dans chacune des zones

. Analyse en laboratoire de sédimentologie :

- identification du sédiment (granulométrie, minéralogie, teneur en carbonate et en matière organique, teneur en eau, densité)

- vitesse de chute eu eau calme

- essai de tassement

- rigidité des dépotsis

. Tests en canal de remise en suspension