

Université Paris 6

DEA d'Océanologie biologique
option Paramétrisation - Modélisation

**Modélisation de l'écosystème de
l'étang de Thau :
rôles du sédiment et des huîtres
cultivées sur le cycle de l'azote**

Hélène BIOTEAU

septembre 1993

Maître de stage : Cédric Bacher

**Laboratoire de Mathématiques Appliquées à
l'Exploitation des Ressources Halieutiques et
Aquicoles (MAERHA)**

IFREMER - Nantes

RESUME

L'étang de Thau, sur la côte méditerranéenne française, est régulièrement soumis à des phénomènes anoxiques appelés "malaïgues". Ces phénomènes interviennent lors de baisses d'intensité du vent en été et sont principalement dus à l'accumulation dans le sédiment de rejets organiques provenant des cultures conchylicoles qui occupent 1/5 ème de la superficie de l'étang. Dans le but de lutter contre ces crises anoxiques, un programme de recherche appelé OXYTHAU a été lancé en 1991 et propose entre autres d'aborder la modélisation de l'écosystème de l'étang afin d'obtenir une vision synoptique du fonctionnement de ce dernier. Le modèle biologique présenté dans ce document simule ainsi le cycle de l'azote sur un an dans la colonne d'eau et le sédiment au niveau des tables conchylicoles. Il tient compte des apports du bassin versant et de l'atmosphère. Il est constitué de deux sous-modèles concernant respectivement les processus sédimentaires et la croissance d'une huître. Ces deux sous-modèles ont été établis individuellement. Celui portant sur la croissance d'une huître a de plus été calibré dans cet état à partir de données de croissance collectées en différents sites de l'étang, afin d'évaluer la pression de prédation de ces huîtres sur la matière en suspension. Cette étape a permis de soulever certains problèmes quant à la représentation de plusieurs processus. Les deux sous-modèles ont ensuite été couplés à un modèle de production primaire pour aborder le fonctionnement global de l'écosystème. Quelques aspects du rôle des huîtres et du sédiment dans cet écosystème ont ainsi pu être soulignés, dans la limite des capacités du modèle.

REMERCIEMENTS

Non pas par coutume mais parce qu'ils sont sincères, mes remerciements préfacent ce document afin que chaque lecteur sache combien les conseils de Cédric BACHER, chercheur à l'IFREMER de Nantes et qui m'a dirigée tout au long de cette courte expérience de recherche, et ceux d'Annie CHAPELLE, chercheur à l'IFREMER de Brest, m'ont été utiles pour acquérir une partie, bien modeste encore, de l'esprit modélisateur.

Ma reconnaissance s'étend à Jean-Louis DURAND, chef du laboratoire MAERHA de l'IFREMER de Nantes, pour m'avoir "concedée" pendant quelques mois une place dans les locaux et dans le fonctionnement de son laboratoire.

Cette vague de remerciements ne saurait être achevée sans y associer tous ceux, chercheurs, stagiaires ou secrétaires, qui ont contribué à l'animation intra- ou extra-"ifrémerienne" pendant mon séjour nantais.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	1
I- PRESENTATION DU SITE	2
I.1- Situation géographique, topographie et influences externes	2
I.2- Caractéristiques de l'écosystème	2
I.2.1- Les sels nutritifs	2
I.2.2- Le phytoplancton	4
I.2.3- Le zooplancton	4
I.3- La conchyliculture	4
II- STRUCTURE ET CALIBRATION DES SOUS-MODELES EXISTANTS	5
II.1- Sous-modèle sédiment	5
II.1.1- Modèle de Chapelle (1993)	5
II.1.2- Sous-modèle retenu dans l'étude	5
II.2- Sous-modèle huître	9
II.2.1- Structure et équations	9
II.2.2- Données utilisées pour la calibration	10
II.2.3- Résultats	11
III- COUPLAGE AVEC UN MODELE DE PRODUCTION PRIMAIRE	12
III.1- Présentation du modèle global	12
III.1.1- Structure	12
III.1.2- Equations du modèle de production primaire	14
III.1.3- Equations bilan du modèle global	16
III.2- Données disponibles	17
III.3- Conditions initiales et calibration des paramètres	17
III.4- Résultats des simulations	19
III.4.1- Evolution des variables de la colonne d'eau	19
III.4.2- Les huîtres et leur rôle dans le système	22
III.4.3- Le sédiment et son rôle dans le système	24
III.5- Analyse de sensibilité	25
CONCLUSION	28
BIBLIOGRAPHIE	29
ANNEXE 1	32
ANNEXE 2	36
ANNEXE 3	42

INTRODUCTION

Le bassin de Thau, leader méditerranéen des producteurs ostréicoles français, est un milieu semi-confiné naturellement exposé aux crises anoxiques comme toutes les lagunes littorales du Languedoc-Roussillon. C'est l'analyse de ces phénomènes anoxiques, encore appelés "malaïgues", qui constitue le fil conducteur du programme OXYTHAU lancé en 1991 par l'IFREMER pour une durée de 4 ans. Ce programme est une continuité du programme ECOTHAU poursuivi de 1985 à 1990, ayant permis une description spatio-temporelle des paramètres physico-chimiques et biologiques du bassin d'une part (Jarry, 1990; Jouffre et Amanieu, 1991) et celle de l'hydrodynamisme de l'écosystème d'autre part (Rosello-Tournoud, 1991; Millet, 1989). Quelques modélisations ont été abordées, dont un modèle de circulation du bassin de Thau (Millet, 1989; Rosello-Tournoud, 1991) ainsi qu'un modèle sur l'oxygène dissous et le phosphore (Ge, 1988) mais sans intégrer le rôle de la production primaire ni celui des huîtres. Ces huîtres semblent en effet impliquées dans les phénomènes d'anoxie, particulièrement en été lorsque leur respiration et celle des micro-organismes du sédiment enrichi par les fécès et pseudo-fécès des filtreurs augmentent avec la température (Anonyme, 1991). Le programme OXYTHAU a donc pour objectif d'évaluer l'impact des installations conchylicoles sur le milieu, à l'aide de la quantification des flux de matière aux interfaces eau-sédiment et eau-filtreurs. Les bilans des transferts de carbone, azote et phosphore pourront ainsi être obtenus, et la modélisation des cycles biogéochimiques de ces éléments envisagée.

Pour étudier l'importance respective des échanges entre compartiments dans l'établissement des crises anoxiques, c'est le fonctionnement de l'écosystème dans son ensemble qu'il faut prendre en considération (Anonyme, 1991). Dans cette optique, le travail suivant se propose d'aborder la modélisation biologique de cet écosystème, en simulant le cycle de l'azote dans la colonne d'eau. De tels écosystèmes côtiers ont déjà été modélisés, que ce soit en baie de Vilaine (Chapelle, 1991) ou dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher, 1989; Raillard, 1991). Néanmoins, ces études sont difficilement transposables à la façade méditerranéenne en général et à l'étang de Thau en particulier où les conditions hydrobiologiques et hydrodynamiques sont différentes. De plus, aucun des modèles rencontrés concernant des bassins conchylicoles ne tient compte à la fois des influences du sédiment et des mollusques en élevage, ce qui sera fait ici. Les sous-modèles concernant le sédiment et les mollusques en élevage sont issus de travaux antérieurs réalisés respectivement par Chapelle (1993) pour le sédiment et par Bougrier *et al.* (non publié), Raillard (1991), Hofmann *et al.* (1992) pour les mollusques. Ces deux sous-modèles ont été calibrés séparément avant d'être simultanément couplés à un sous-modèle de production primaire pour une vision plus globale du système. L'objectif de cette étude sera donc d'évaluer les rôles respectifs du sédiment et des huîtres dans le fonctionnement de l'écosystème de l'étang de Thau, afin d'aborder les problèmes d'impact de la conchyliculture sur le milieu.

I- PRESENTATION DU SITE

I.1- Situation géographique, topographie et influences externes

L'étang de Thau est le plus vaste et le plus profond du littoral languedocien. Séparé de la Méditerranée par un cordon littoral, il s'étend selon un axe nord-est sud-ouest, de 43°20' à 43°28' de latitude nord et de 3°31'50" à 3°42'30" de longitude est. Sa longueur maximale est de 19.5 km et sa largeur n'excède pas 5 km, soit une superficie de 7500 ha pour une profondeur moyenne de 4 m et un volume de 250 millions de m³ environ.

Trois zones sont classiquement distinguées : (fig.1)

- l'étang des Eaux Blanches, entre Sète et la pointe du Barrou au sud et Balaruc les Bains au nord
- la Crique de l'Angle, qui s'étend au nord de la ligne Bouzigues-Balaruc
- le Grand-Etang, de Bouzigues au nord-est à Marseillan au sud-ouest.

Les communications avec le milieu marin se font par l'intermédiaire du grau de Pisses-Saumes à l'extrémité sud du bassin, du canal des Quilles à l'ouest de Sète, les principaux échanges intervenant au niveau des canaux du port de Sète.

Des apports d'eau douce existent également sous forme de ruisseaux drainant un bassin versant de 30 000 ha à dominance agricole et viticole.

L'influence du vent est prépondérante sur l'hydrodynamisme de l'étang, la marée et les apports continentaux n'intervenant que très peu (Rosello-Toumoud,1991).

I.2- Caractéristiques de l'écosystème

Les données de référence sur le phytoplancton et les sels nutritifs de l'étang de Thau sont tirées d'une étude d'Hénard (1978) et serviront de base à la modélisation ultérieure.

I.2.1- Les sels nutritifs

Les eaux de l'étang sont beaucoup plus riches en sels nutritifs que celles de la Méditerranée voisine. Deux types d'apports coexistent, d'une part externes par les eaux marines et les eaux continentales chargées des rejets des activités humaine ou rurale, domestique, agricole ou industrielle, d'autre part internes par l'excrétion de la biomasse conchylicole et, de manière prédominante, par la minéralisation de la matière organique dans la colonne d'eau et le relargage à partir des sédiments. Ces sédiments ont une action importante comme réserve de sels nutritifs (Hénard,1978). Leur proximité dans les milieux peu profonds, l'absence de thermocline due à la faible profondeur et au brassage par les vents, ainsi que les fortes températures activant la reminéralisation bactérienne, assurent un renouvellement constant des sels nutritifs, consommés principalement en hiver et en été par le phytoplancton d'après les résultats de Hénard. Péna (1989) souligne de plus qu'en période estivale, les sédiments sont la source principale d'azote ammoniacal dans les systèmes marins côtiers. En s'accordant sur le fait que les études sur les écosystèmes côtiers montrent de plus en plus l'interaction étroite entre les compartiments benthique et pélagique, Grenz (1989) affirme que la compréhension de tous les processus biogéochimiques dans cette zone nécessite une étude du couplage entre ces deux compartiments.

Si l'azote présent dans l'étang de Thau semble en concentrations proches de celles de la Méditerranée (0.015 g/m³ en moyenne à Thau avec un maximum de 0.08 en automne, contre environ 0.07 g/m³ en Méditerranée (Andersen *et al.*,1987)), le phosphore peut atteindre des concentrations jusqu'à 30 fois supérieures. Ces concentrations de phosphore sont minimales en hiver et maximales en été, malgré la consommation

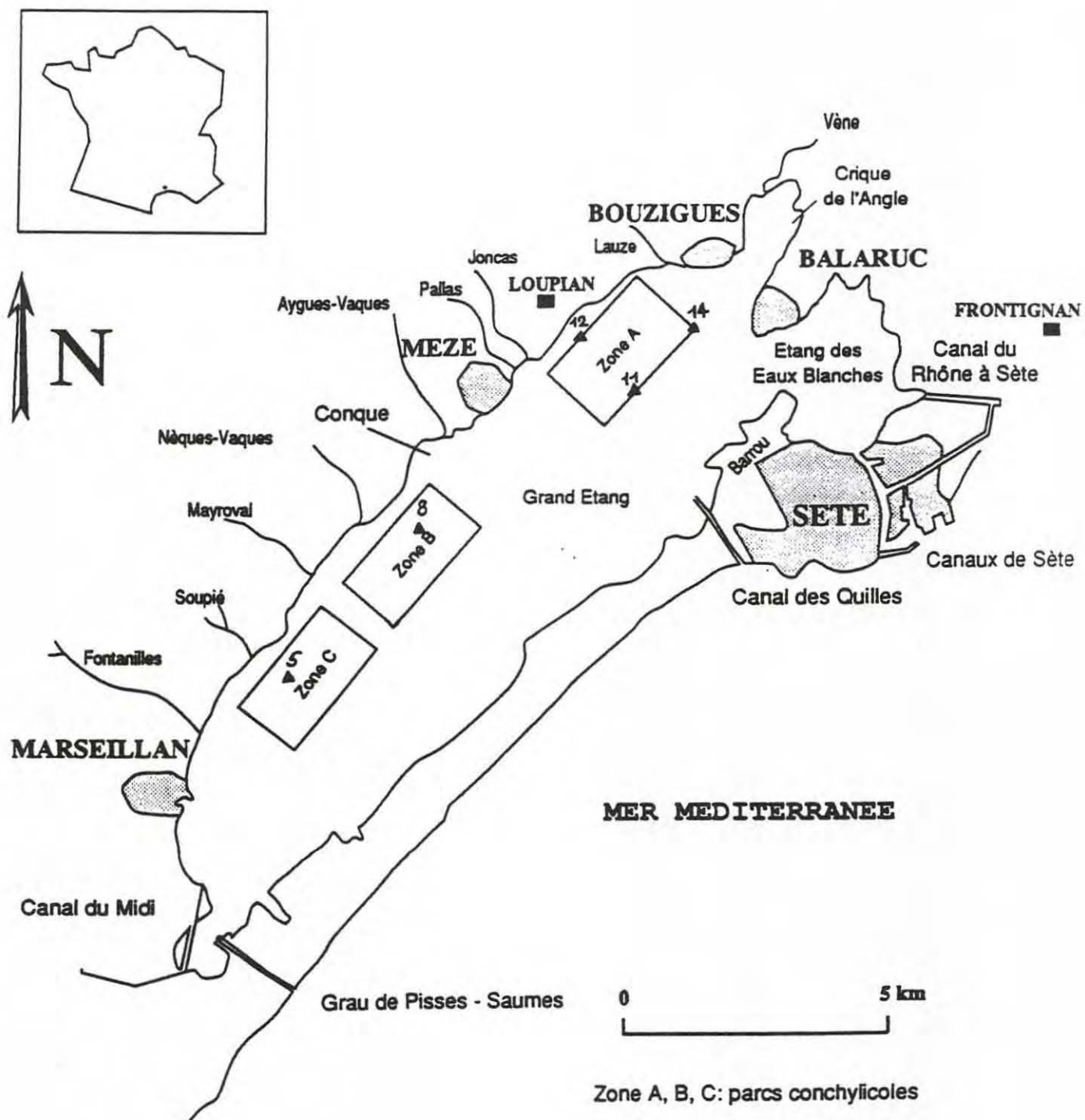


fig.1 : situation générale de l'étang de Thau.

phytoplanctonique pendant cette dernière période, contrairement à celles observées en mer. Ces maxima estivaux sont dus à l'activation de la reminéralisation par l'augmentation de température. L'étang de Thau constitue donc une réserve importante en phosphore minéral, accentuée par les apports de phosphates dus aux effluents, ce qui a conduit Hénard (1978) à avancer l'hypothèse d'un effet limitant de l'azote sur la production phytoplanctonique.

1.2.2- Le phytoplancton

L'abondance de sels nutritifs, en particulier le phosphore, est la cause d'une forte production phytoplanctonique, jusqu'à 40 fois supérieure à celle en mer (Hénard, 1978). Les apports importants en éléments nutritifs et en matière organique par le bassin versant favorisent parfois des phénomènes d'eutrophisation générant des crises anoxiques en période estivale, par vents modérés de mer créant une stratification. Avec une production en termes d'azote fluctuant d'un minimum de 0.02 g/m²/j en décembre à un maximum de 0.28 en juillet, l'étang de Thau se situe au même niveau que la lagune de Venise (0.023 à 0.24 g/m²/j) et les lagunes méditerranéennes françaises (0.048 à 0.14 g/m²/j (Vaulot et Frisoni, 1986)).

Bien qu'il existe une grande diversité au niveau spécifique, la production est dominée par les Diatomées qui peuvent représenter jusqu'à 70% du peuplement phytoplanctonique (Jouffre et Amanieu, 1991). Les espèces sont plutôt d'influence marine dans la partie nord-est et continentale dans la partie sud-ouest, la zone étant plus confinée. La biomasse, élevée par rapport au milieu marin, varie au cours de l'année, un pic fugace étant régulièrement observé en hiver et la période de forte concentration s'étalant de mai à octobre (Frisoni, 1984 in Jouffre et Amanieu, 1991), avec un caractère plus ou moins marqué.

1.2.3- Le zooplancton

Les études réalisées sur le zooplancton ont plutôt concerné sa composition spécifique et sa répartition spatiale que son rôle dans la dynamique de l'écosystème de l'étang de Thau. Dans le contexte du programme ECOTHAU, il a été considéré comme élément d'identification et de partition de l'espace écologique (Lam Hoaï, 1991 in Jouffre et Amanieu, 1991).

Ses abondances totales suivent en général les variations thermiques et fluctuent en fonction des saisons. Les maxima interviennent entre mai et septembre avec 10000 à 20000 ind/m³ et les minima de décembre à février avec des valeurs inférieures à 2000 ind/m³ (Lam Hoaï, 1987). Comme pour le phytoplancton, une partition nord-est d'influence marine et sud-ouest d'influence continentale existe.

1.3- La conchyliculture

1/5 de la superficie totale de l'étang est consacrée à la conchyliculture. Les parcs conchylicoles sont subdivisés en 3 zones : la zone A dans le secteur est du Grand-Etang et les zones B et C dans le secteur ouest. En 1986, le stock d'huîtres en élevage est de 32000 tonnes (Hamon et Toumier, 1990), dominée par l'espèce *Crassostrea gigas*, ce qui place l'étang de Thau à la tête des centres conchylicoles de la façade méditerranéenne.

Les déchets particuliers issus de la digestion de matière organique détritique ou vivante par les filtreurs entraînent une accélération des transferts de matière organique particulaire vers le sédiment (Deslous-Paoli *et al.*, 1992). Ces biodépôts multiplient respectivement par 2 et 3 les quantités de carbone et d'azote dans le sédiment. La reminéralisation de la matière organique par les bactéries hétérotrophes aérobies est ralentie et rendue incomplète par accumulation rapide. Les conditions réductrices qui en

découlent peuvent entraîner une consommation importante de l'oxygène de l'eau. C'est l'une des principales causes des dérèglements anoxiques de type "malaïgues" qui apparaissent dans les étangs méditerranéens et qui peuvent être néfastes pour le développement des coquillages (Anonyme, 1991). Pour comprendre ces phénomènes, une vision globale du système apparaît nécessaire. Cette dernière va être abordée maintenant en tentant de modéliser les différents processus intervenant dans le fonctionnement de l'écosystème de l'étang.

II- STRUCTURE ET CALIBRATION DES SOUS-MODELES EXISTANTS

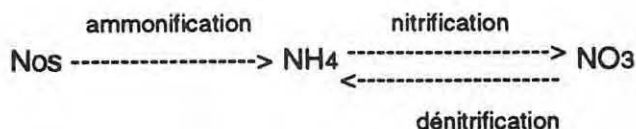
La mise en forme du modèle et la calibration ont été réalisées entièrement grâce au logiciel de modélisation SENECA version 1.5 (Hoop *et al.*, 1989) qui s'appuie sur la méthode d'intégration d'Euler à pas variable. Les tableurs LOTUS 1.2.3 et EXCEL 3.0 ont quant à eux été utilisés pour la gestion des données et l'élaboration des graphiques. La calibration a été effectuée en partie automatiquement, mais principalement manuellement. La plupart des processus concernant le sédiment et la croissance ostréicole ont déjà été étudiés et seront présentés ici.

II.1- Sous-modèle sédiment

Les processus intervenant dans le sédiment ont récemment été synthétisés à travers des travaux réalisés par Chapelle (1993) sur l'étang de Thau.

II.1.1- Modèle de Chapelle (1993)

Ce modèle a ciblé à la fois le phosphore et l'azote. Le cycle de l'azote constituant l'intérêt principal pour l'étude qui suivra, seul celui-ci est pris en compte et reporté sur la figure 2. Sept variables d'état sont présentes. Dans le sédiment, on distingue l'azote organique particulaire (Nos), l'azote résiduel correspondant à la fraction organique peu biodisponible (Nres), l'ammonium dissous dans l'eau interstitielle (NH_4ei), les nitrates et nitrites, dissous dans l'eau interstitielle, regroupés dans une même variable (NO_3ei) car les nitrites sont peu abondants. Dans la colonne d'eau, seules trois variables sont distinguées : l'azote organique (NOe), l'ammonium (NH_4) et les nitrates/nitrites (NO_3) regroupés à nouveau dans une même variable. La distinction de l'ammonium et des nitrates/nitrites dans le sédiment permet de représenter les processus d'ammonification, de nitrification et de dénitrification.



Dans le sédiment, plusieurs découpages verticaux ont été testés par Chapelle (1993) pour mettre en évidence le contrôle des processus par l'oxygène dissous. Il est ainsi apparu plus judicieux de séparer deux couches, une en surface de 2 cm, oxygénée, et une de 2 à 10 cm plus profonde, anoxique. Cette séparation nécessite la prise en compte de nouveaux processus intervenant entre les boîtes sédimentaires : le mélange de la matière particulaire par turbation et les échanges diffusifs de l'azote minéral dissous dans l'eau interstitielle. De tels échanges diffusifs de composés dissous existent également entre les couches d'eau et de sédiment en contact.

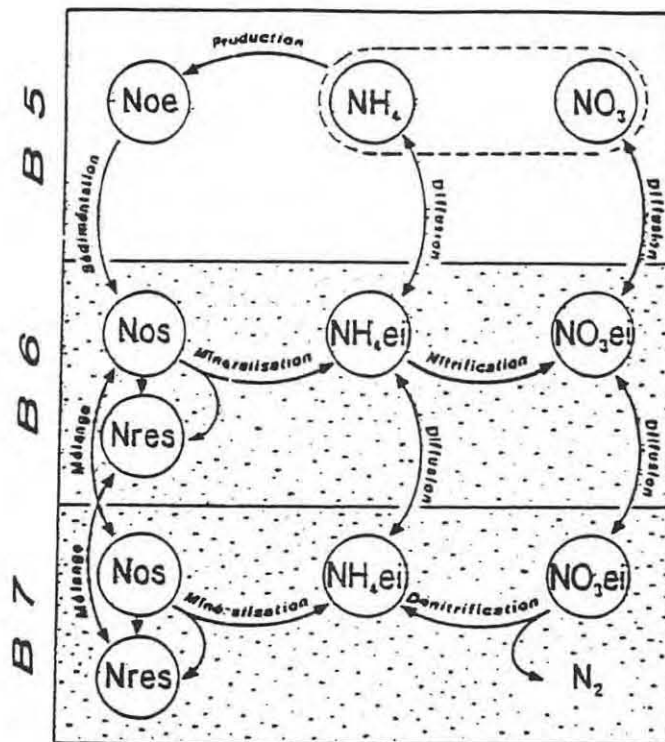


fig:2 :schéma conceptuel du modèle sédiment de Chapelle.

Enfin, la production d'azote organique de l'eau a été représentée de manière très simplifiée par une fonction du premier ordre dépendant de la température. Elle englobe tous les processus de production (primaire, secondaire...). La colonne d'eau a été divisée sur la verticale en 5 boîtes d'une hauteur de 1 m chacune et la dispersion verticale des composés dissous entre les boîtes est reproduite.

tab.1 : conditions initiales des variables sédimentaires et flux à l'interface eau/sédiment simulés avec le modèle sédiment élaboré par Chapelle (1993).

	Modèle témoin		Références		
	B6	B7	0-5 cm	5-10 cm	
Nos (1)	480	330			
(2)	(1248)	(858)			
Nres (1)	3000	3000			
(2)	(7800)	(7800)			
N total (1)	3480	3330	1620-6230	360-6530	(4)
(2)	(9048)	(8658)	(4212-16198)	(936-16978)	
NH4ei (1)	0.57	0.75	0.9-4.01	0.63-5.21	(4)
(3)	(0.37)	(0.48)	(0.58-2.60)	(0.40-3.38)	
NO3ei (1)	0.16	0.05	0.005-0.048	0.002-0.021	(4)
(3)	(0.104)	(0.032)	(0.003-0.031)	(0.001-0.013)	
Flux NH4	0.05 g.m ⁻² .j ⁻¹		0.03-0.09 g.m ⁻² .j ⁻¹		(5)
Flux NO3	0.002 g.m ⁻² .j ⁻¹		0.01-0.22 g.m ⁻² .j ⁻¹		(6)

(1) µg/g de sédiment sec

(2) g/m³ de sédiment sec

(3) g/m³ d'eau interstitielle

Pour les conversions, voir en annexe.

(4) Données Deslous-Paoli (com.pers.) : Etang de Thau, sous table, toutes saisons confondues.

(5) Données Grenz *et al.*(1991) : Etang de Thau, sous table, toutes saisons confondues.

(6) Données N.Mazouni (com.pers.) : Etang de Thau, sous table, toutes saisons confondues.

Sous cette forme, le modèle a été calibré par Chapelle (1993) à partir des valeurs initiales du tableau 1, dont certaines sont issues de mesures *in situ*. Seules les concentrations d'azote particulaire total, d'ammonium et de nitrates/nitrites dissous dans l'eau interstitielle sont disponibles dans les données. Afin de travailler sur un système fermé, l'auteur a annulé tous les flux correspondants à un puits pour l'écosystème et qui ne sont pas compensés par des apports. C'est ainsi le cas pour la perte d'azote sous forme résiduelle et sous forme de N_2 par dénitrification dans la couche anoxique.

tab.2 : paramètres du modèle sédiment de Chapelle (1993).

PARAMETRE	DEFINITION	VALEUR
k_{prod}	Taux de production de la matière organique dans l'eau à 0°C (j^{-1})	0.2
v	Vitesse de sédimentation de la matière organique (m/j)	0.5
k_T	Taux d'augmentation des réactions avec la température ($^{\circ}C^{-1}$)	0.07
$minN_s$	Taux de minéralisation benthique de l'azote organique à 0°C (j^{-1})	0.004
a_{Nres}	% d'azote organique perdu sous forme résiduelle	0
b_{Nres}	% d'azote minéralisé perdu sous forme résiduelle	0
D_{eN}	Coef de diffusion de NH_4 , NO_2 , NO_3 , sédiment/eau (m^2/j)	$8.64 \cdot 10^{-3}$
k_{nit}	Taux max de nitrification à 0°C (j^{-1})	0.8
k_{denit}	Taux de dénitrification à 0°C (j^{-1})	0.25
α_{denit}	% d'azote dénitrifié en N_2	60

Les paramètres figurant dans le tableau 2 et les flux du tableau 1 ont été obtenus, de telle sorte que les différents compartiments restent relativement stables, comme indiqué sur la figure 3.

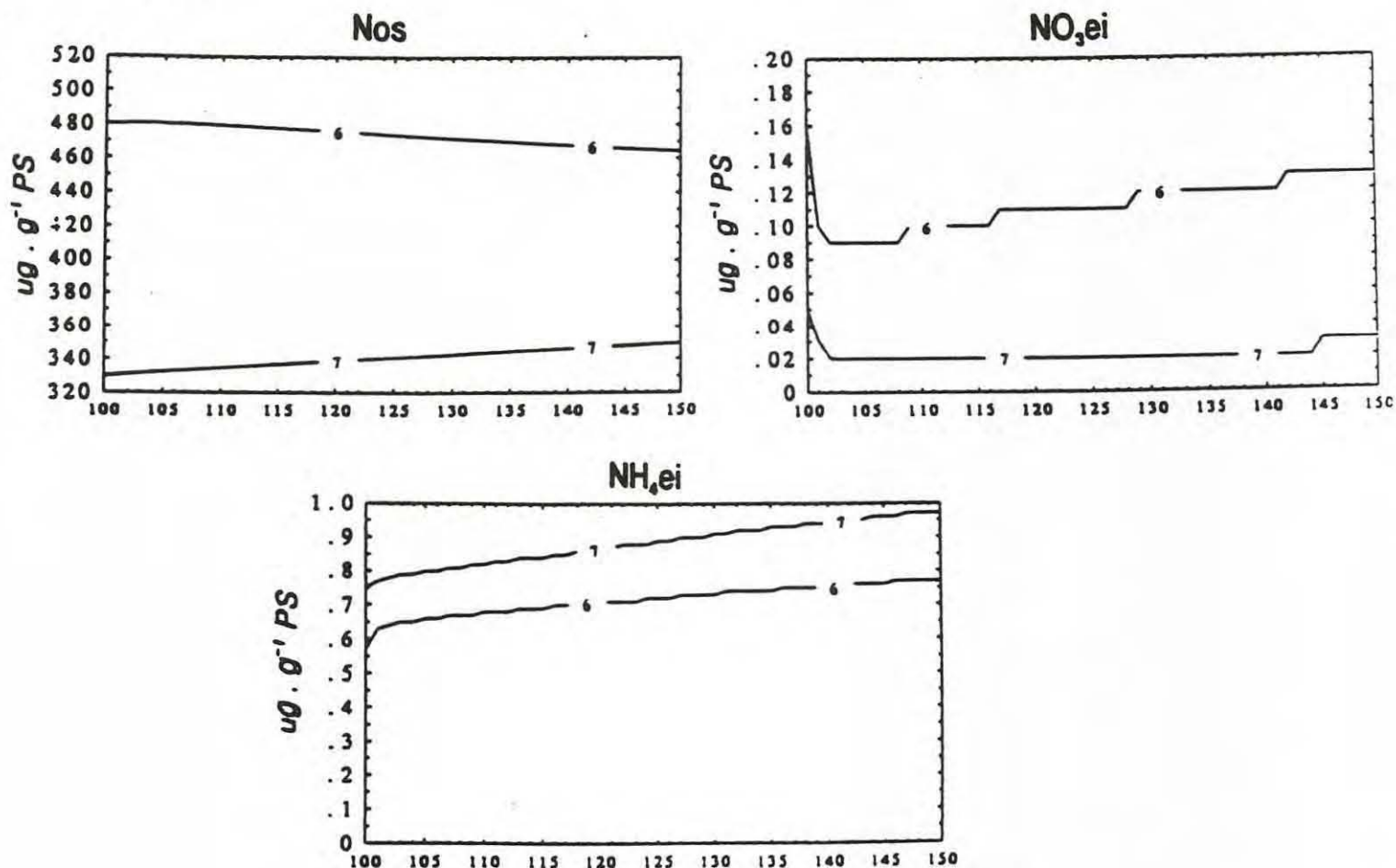


fig.3 : résultats des simulations du modèle de Chapelle (1993).

II.1.2- Sous-modèle retenu dans l'étude

Tous les processus intervenant ici ont été modélisés avec les mêmes équations que celles utilisées par Chapelle (1993).

Ce sous-modèle, illustré sur la figure 4, est construit de manière à pouvoir fonctionner avec plusieurs boîtes sédimentaires comme dans le modèle initial. Par souci de simplicité, une seule boîte de 2 cm de hauteur a été retenue, celle-ci correspondant à l'épaisseur de sédiment oxygéné considérée par Chapelle (1993). Cette épaisseur est néanmoins variable dans l'espace et dans le temps et peut parfois se réduire à quelques millimètres. L'introduction d'un contrôle des transformations chimiques sédimentaires par l'oxygène est ainsi évitée. Par ailleurs, le compartiment azote minéral dissous dans l'eau interstitielle est représenté par une variable unique et ne sépare pas l'ammonium des nitrates/nitrites. Seule la minéralisation de l'azote organique en azote minéral intervient donc comme processus interne au sédiment. Elle est reproduite par un taux journalier et dépend de la température selon une relation de type exponentiel établie par Eppley (1972) :

$$f(T) = e^{k_T \cdot T}$$

où k_T est le coefficient d'augmentation exponentielle des fonctions avec la température, déterminé selon la loi du $Q_{10}=2$, et T représente la température.

Cette minéralisation est due en grande partie aux bactéries présentes dans le sédiment. Leur cinétique étant beaucoup plus rapide que l'échelle de temps considérée (unité de temps : le jour), elle n'est pas représentée dans le modèle. Leur action est comprise dans le coefficient de minéralisation utilisé.

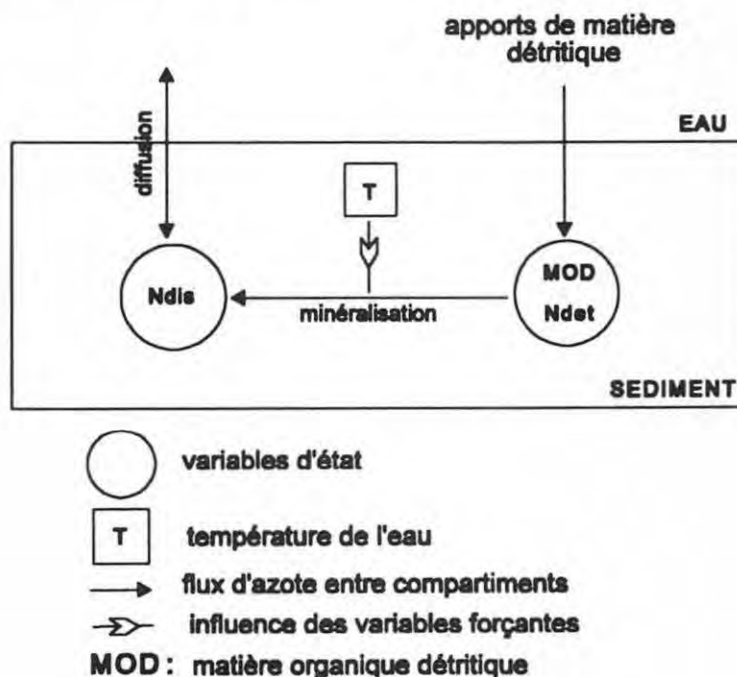


fig.4 : schéma conceptuel du sous-modèle sédiment retenu dans l'étude.

Les flux vers le compartiment d'azote résiduel ont été annulés par manque d'informations sur ceux-ci. On considère donc que toute la matière détritique sédimentaire présente dans le modèle est minéralisable, sachant que la valeur d'azote détritique choisie en condition initiale est supposée correspondre à la part minéralisable.

L'azote dissous dans l'eau interstitielle est en équilibre dynamique constant avec l'azote dissous dans l'eau sus-jacente par des phénomènes de diffusion à l'interface eau-sédiment. Le sens du flux est directement lié au gradient de concentration :

$$diffusion = K_{s-e} \cdot \left[\frac{Ndis(eau) - Ndis(séd)}{\Delta x} \right] \quad (g/m^2/j)$$

K_{s-e} est le coefficient de diffusion à l'interface eau-sédiment et Δx la distance de diffusion considérée comme s'étendant du milieu de la boîte eau jusqu'au milieu de la boîte sédiment.

La calibration de ce sous-modèle a nécessité le couplage avec un modèle de production primaire pour simuler les apports de matière détritque dans le sédiment. C'est pourquoi les équations bilan, les conditions initiales retenues dans le sédiment et les valeurs de paramètres utilisées seront présentées dans le cadre du modèle final au chap.III.

II.2- Sous-modèle huître

II.2.1- Structure et équations

Cette partie a été mise en place en combinant des modèles de processus trouvés dans la littérature et issus pour la plupart d'expérimentations *in situ* ou *in vitro*. Ces processus sont résumés sur la figure 5. Le problème est abordé sous forme d'un bilan énergétique puis le poids de l'huître est converti en g de poids sec.

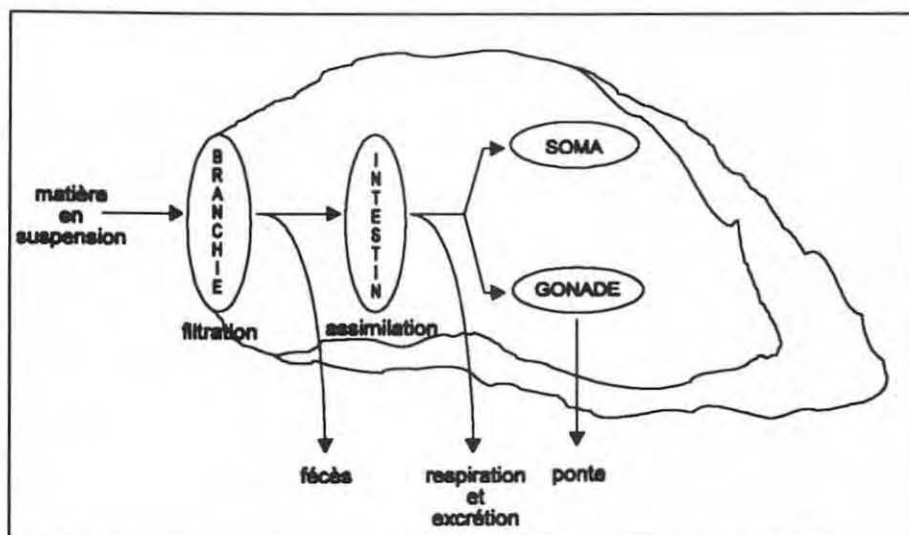


fig.5 : schéma conceptuel du sous-modèle de croissance d'une huître

L'huître puise sa nourriture dans la matière en suspension (ici le phytoplancton et la matière détritque) par filtration de l'eau ambiante. L'apparition de pseudo-fécès suite à un colmatage des branchies engendré par une surcharge de matière en suspension dans la colonne d'eau est négligée ici, cette masse particulaire totale en suspension dans l'étang semblant plutôt faible (9.14 g/m³ en moyenne en 1986, 2.95 g/m³ en 1987 (Outin,1990)) comparée à d'autres milieux côtiers tels que le bassin de Marennes-Oléron (100 g/m³ en moyenne (Raillard,1991)). Une partie de la matière ingérée est ensuite assimilée, le reste étant rejeté sous forme de fécès. Enfin, l'énergie acquise par la matière assimilée est partagée entre différentes fonctions physiologiques : la respiration qui constitue une perte, la croissance somatique, la croissance gonadique pour la reproduction ainsi que la croissance de la coquille. Cette dernière n'a pas été prise en compte dans le modèle mais pourra constituer une des améliorations futures.

Les modèles pour la filtration et la respiration sont tirés d'une étude de Bougrier *et al.* (non publiée) sur l'espèce *Crassostrea gigas* et impliquent la température et le poids sec de l'animal :

$$filtration = \left[af - bf \cdot (T - cf)^2 \right] \cdot W^{df} \quad (l/h/individ.)$$

$$\text{respiration} = \left[ar + br \cdot cr^T \right] \cdot W^{dr} \quad (\text{mgO}_2/\text{h/individ.})$$

avec T, la température (°C) et W, le poids sec (g).

L'efficacité d'assimilation est représentée par une fonction linéaire dépendant de la température, employée par Raillard (1991) :

$$\text{efficacité d'assimilation} = aea \cdot T + bea$$

Lorsque la production nette est négative (respiration > assimilation), la perte d'énergie porte sur les gonades, jusqu'à un seuil minimum de leur poids pour lequel la perte est reportée sur le soma. L'excrétion d'azote dissous est prise en compte comme source pour la production primaire mais s'avère mineure dans le bilan énergétique de l'huître (Hofmann *et al.*, 1992). Elle n'y est donc pas introduite. L'expression de ce flux est tirée d'une étude réalisée par Outin (1990) sur l'espèce *C. gigas* dans l'étang de Thau et est fonction de la température et du poids sec de l'animal :

$$\text{excrétion} = (-aex + bex \cdot T) \cdot W^{cex} \quad (\mu\text{molesN-NH}_4/\text{h/individ.})$$

La distinction des croissances gonadique et somatique ainsi que l'intervention de la ponte sont rares dans les modèles de croissance d'une huître. C'est pourquoi certaines formules ont dû être tirées d'études sur d'autres espèces que *C. gigas*. La représentation de la reproduction dans ce modèle risque donc d'être biaisée par la nécessité de ces choix. Ainsi, la part d'énergie réservée à la reproduction est contrôlée par une relation dépendant de la température, relation utilisée par Hofmann *et al.* (1992) pour l'espèce américaine *Crassostrea virginica* :

$$\text{efficacité de reproduction} = aer \cdot T - ber$$

Les coefficients de la relation d'Hofmann *et al.* (1992) sont adaptés à cette espèce et à la latitude du lieu d'expérimentation qui s'étend du Golfe du Mexique à la baie de Chesapeake sur la côte est des Etats-Unis. Ils ont dû être modifiés pour convenir à notre étude et perdent ainsi de leur valeur expérimentale.

La ponte a été formulée de manière empirique. Elle est déclenchée quand le poids gonadique atteint 51% du poids total de l'huître (20% pour Hofmann *et al.* (1992)). La perte d'énergie qui en découle est supposée instantanée. Elle correspond à l'énergie totale accumulée dans la gonade. Après chaque ponte, le poids de la gonade est ramené à sa valeur initiale.

Le bilan énergétique de l'huître se présente finalement sous cette forme :

$$\frac{d \text{ huître}}{dt} = \text{assimilation} - \text{respiration} - \text{ponte} \quad (\text{gPoids Sec/j/individ.})$$

II.2.2-Données utilisées pour la calibration

Le sous-modèle ainsi structuré a été calibré à partir de données de croissance relevées en 1986 par Landrein en 5 sites de l'étang (fig.1), un en zone C des parcs conchylicoles (site 5), un en zone B (site 8), et trois en zone A (sites 11,12 et 14), à raison d'une mesure de poids sec par mois de mars à décembre. Les séries de matière en suspension utilisée comme nourriture, comprenant le phytoplancton et l'azote organique détritique, ont été établies grâce à des mesures de chlorophylle a, en grande partie hebdomadaires (Toumier, 1986). Ces mesures ont permis d'estimer la matière détritique en suspension en s'appuyant sur des données de Outin (1990) pour lesquelles l'azote détritique est approximativement trois fois plus important que le phytoplancton.

Les paramètres calibrés sont reportés dans le tableau 3 en annexe 1.

II.2.3-Résultats

L'objectif de la calibration a été principalement d'obtenir un ordre de grandeur de la pression de prédation exercée par les huîtres sur la matière en suspension. La simulation de la croissance de l'huître avec exactitude n'est pas apparue comme une nécessité, l'important étant surtout d'obtenir un modèle suffisamment correct pour permettre d'estimer l'impact des huîtres sur l'écosystème global en tant que puits de phytoplancton et d'azote détritique. Néanmoins, la ponte, peu étudiée jusqu'à présent, a été analysée un peu plus en détail afin d'ajuster au moins sa période d'apparition.

Deux sites sont présentés ici, le site 5 où la ponte semble peu intervenir au cours de l'année, et le site 11 où la ponte est bien caractérisée au mois d'août (fig.6, PS mesurés).

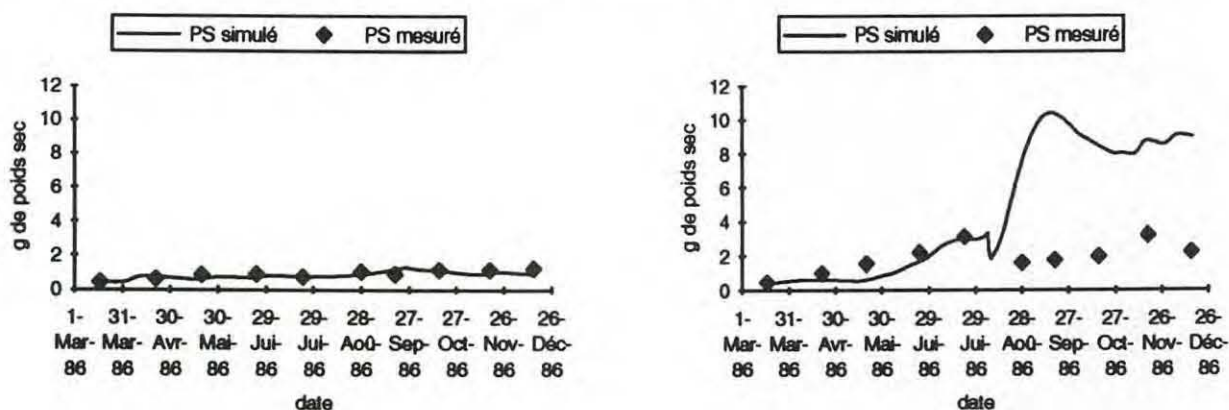


fig.6 : résultats de la calibration du sous-modèle huître aux sites 5 (à gauche) et 11 (à droite).

En ordre de grandeur, la simulation s'accorde relativement bien avec la croissance au site 5. Par contre, la simulation au site 11 enregistre une nette croissance en été, due à un fort pic de matière en suspension à cette période (fig.7). Ce pic s'étend sur deux mois alors que la cinétique de variation de la teneur en matière en suspension semble beaucoup plus rapide comme en témoignent les pics enregistrés en novembre et décembre qui durent pendant une dizaine de jours. En effet, entre fin juillet et septembre, seulement une mesure par mois a été effectuée, contre une par semaine les autres périodes. Cette faiblesse d'échantillonnage pourrait masquer plusieurs pics en été qui, par leur rapidité d'apparition et de disparition, n'entraîneraient probablement pas une croissance aussi forte de l'huître, comme on peut le constater pour les pics de novembre et décembre. Il est donc important d'adopter une fréquence d'échantillonnage plutôt élevée et constante afin de mettre en évidence la cinétique d'un compartiment biologique.

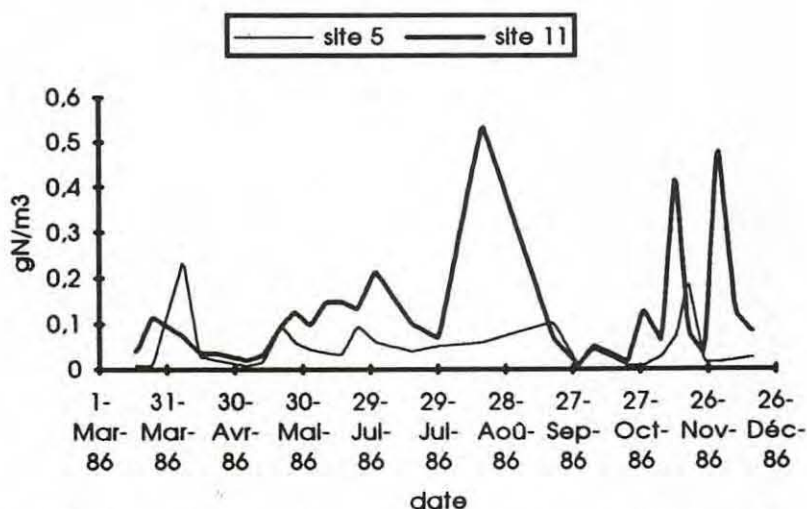


fig.7 : profils de matière en suspension aux sites 5 et 11 utilisés pour la calibration du sous-modèle huître.

Concernant la ponte, l'ajustement de sa période de déclenchement au site 11 est gouverné par un compromis entre l'efficacité de reproduction et le seuil de ponte. L'augmentation du seuil de ponte produit des effets similaires à la diminution de l'efficacité de reproduction, à savoir un retardement de la ponte (fig.8 et 9). Dans le premier cas, ce retardement est dû à une augmentation du poids de la gonade à atteindre pour déclencher la ponte. Dans le second cas, c'est la vitesse de croissance de la gonade qui est ralentie. Inversement, la diminution du seuil de ponte ou l'augmentation de l'efficacité de reproduction entraîne une ponte plus précoce et peut même permettre deux pontes dans la saison (fig.8). Au site 5, avec les mêmes paramètres, la ponte n'intervient pas. La quantité de nourriture y est en effet plus faible (fig.7) et empêche un développement de l'huître aussi poussé qu'au site 11. La gonade n'atteint jamais le seuil de ponte.

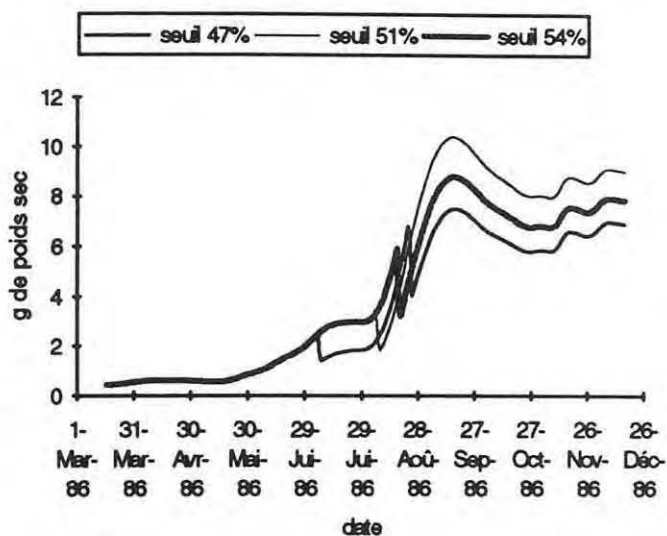


fig.8 : influence de la valeur du seuil de ponte sur la date de la ponte.

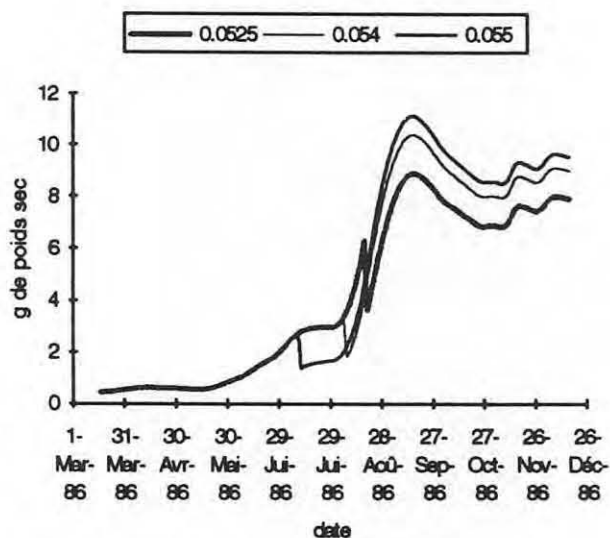


fig.9 : influence de la valeur du paramètre contrôlant l'efficacité de reproduction sur la date de ponte.

Cet ajustement de la période de ponte, même s'il convient pour les sites 5 et 11, est loin d'être généralisable puisqu'il ne donne pas de bons résultats pour les trois autres sites non présentés ici. Les lois de déclenchement de la ponte chez *C. gigas* nécessitent donc d'être approfondies par des expérimentations physiologiques. Par ailleurs, pour simplifier l'approche de la ponte, la gonade a été supposée se vider en une journée, ce qui provoque une chute brutale de poids dans la simulation. Ce point nécessiterait d'être retravaillé pour aboutir à une ponte plus étalée dans le temps correspondant mieux à la réalité.

Le sous-modèle de croissance d'une huître ainsi calibré et celui, décrit précédemment, concernant les processus sédimentaires ont été couplés à un modèle de production primaire pour aborder le fonctionnement de l'écosystème de l'étang de Thau dans son ensemble. C'est ce couplage qui va maintenant retenir notre attention.

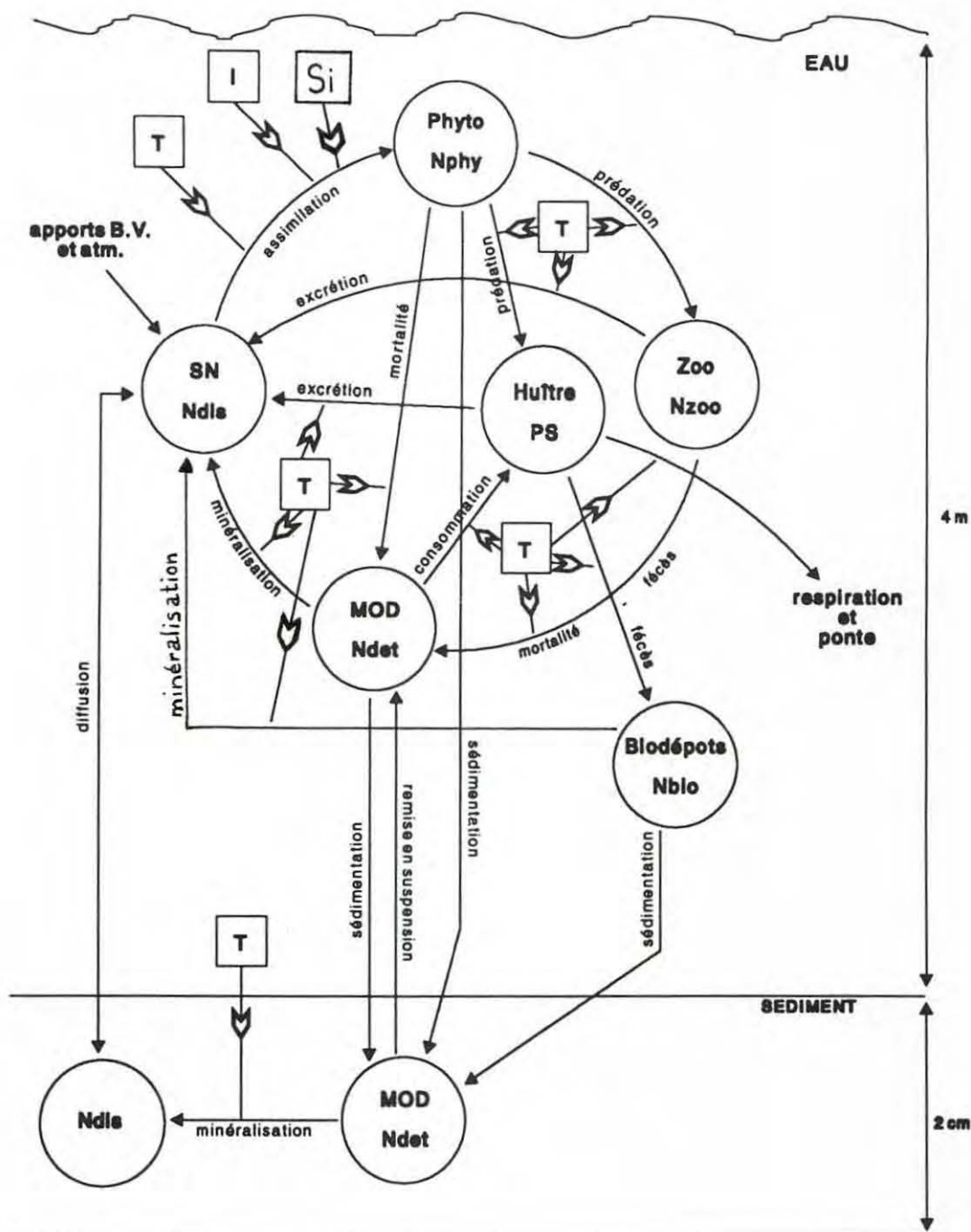
III- COUPLAGE AVEC UN MODELE DE PRODUCTION PRIMAIRE

Ce couplage a permis d'obtenir un modèle global incluant les différents éléments ayant, d'après la littérature, un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème de l'étang de Thau.

III.1- Présentation du modèle global

III.1.1- Structure

Ce modèle (fig.10) simule le cycle de l'azote et comporte 8 variables d'état. Les sous-modèles du sédiment et de la croissance d'une huître ont été introduits dans leurs états respectifs décrits précédemment. Ils regroupent 3 variables d'état :



- variables d'état
 - T température de l'eau
 - I intensité lumineuse dans l'eau
 - flux d'azote entre compartiments
 - ⇒ influence des variables forçantes
- B.V. et atm. :** bassin versant et atmosphère
MOD : matière organique détritique

fig.10: schéma conceptuel du modèle final

- l'azote minéral dissous dans l'eau interstitielle
- l'azote détritique sédimentaire
- le poids d'une huître.

Le poids d'une seule huître est conservé en variable d'état car il est plus représentatif que la biomasse ostréicole de tout l'étang. Cependant, dans le bilan d'azote du modèle, les effets de l'huître sont multipliés par le nombre d'individus en élevage dans le bassin. Ce nombre d'individus a été calculé à partir de la biomasse d'huîtres en culture en 1986 (32000 t de poids frais) et du poids sec moyen d'une huître commercialisable (1.5 g) fixé à partir de valeurs rapportées par Hamon (1983), Raillard (1991), Pichot (1986) et Bacher (com.pers.). La mortalité des huîtres intervenant au cours de l'année a été négligée mais pourra être introduite ultérieurement pour affiner le modèle.

Le modèle de production primaire comprend 5 variables d'état qui sont :

- l'azote minéral dissous dans la colonne d'eau
- le phytoplancton
- le zooplancton
- l'azote détritique en suspension
- les biodépôts.

Trois facteurs extérieurs sont introduits en variables forçantes, l'intensité lumineuse disponible dans la colonne d'eau, la température de l'eau et les apports d'azote dissous par le bassin versant et l'atmosphère. Leurs valeurs sont interpolées linéairement entre les données existantes. Les échanges avec la mer, estimés à environ 0.1 millions de m³ d'eau transités pendant les périodes de flot et jusant au cours d'une marée (Ge,1988), n'ont pas été pris en compte pour limiter la complexité du modèle.

Le programme a été conçu de telle sorte que la colonne d'eau puisse être subdivisée en plusieurs boîtes sur la verticale, mais pour simplifier, seule une boîte est conservée, avec pour hauteur la profondeur moyenne de l'étang qui est de 4 m.

III.1.2- Equations du modèle de production primaire

Les processus reliant chaque compartiment sont reproduits par des formules mathématiques trouvées dans la littérature (Chapelle,1991). Certaines sont issues de résultats expérimentaux, d'autres sont des relations empiriques simples.

Seules les principales équations seront détaillées ici. Les autres sont reportées sur le listing du programme en annexe 3.

- Le phytoplancton :

La croissance du phytoplancton, ou production primaire nette, est contrôlée par la quantité de sels nutritifs présents dans le milieu, l'intensité lumineuse dans la colonne d'eau et la température de l'eau. Les sels nutritifs (SN) comprennent l'azote dissous, qui rassemble les nitrites et les nitrates, l'ammonium n'étant pas inclus par manque de données, et les silicates. Bien que constituant une variable interne au système, les silicates sont introduits comme variable forçante afin d'éviter de simuler leur cycle. Les effets du phosphore sont apparus comme négligeables et n'ont pas été conservés. Il en résulte donc l'équation utilisée ici :

$$croissance = \mu_{max} \cdot f_1(SN) \cdot f_2(I) \cdot f_3(T) \quad (\text{gN/m}^3/\text{j})$$

où μ_{max} est le coefficient de croissance maximum du phytoplancton.

Dans ce modèle, les processus biologiques dépendant de la température le sont par la relation d'Eppley (1972) présentée au chapitre II.1.2.

L'effet de la lumière est reproduit par la formule de Steele (1962) :

$$f_2(I) = \frac{I_Z}{I_{opt}} \cdot e^{\left(1 - \frac{I_Z}{I_{opt}}\right)}$$

avec $I_Z = I_S \cdot e^{-k_l \cdot Z}$, l'intensité lumineuse décroissant exponentiellement avec la profondeur. k_l est le coefficient d'extinction lumineuse avec la profondeur. L'intensité lumineuse de surface utilisée (I_S) est une moyenne sur la photopériode journalière. Sachant que seulement 50% de l'énergie lumineuse reçue en surface est utilisée pour la photosynthèse, I_S est diminuée d'un facteur deux. Cette formule fait de plus intervenir la photoinhibition par l'introduction d'une intensité lumineuse optimale pour la croissance (I_{opt}). Elle est enfin intégrée sur la profondeur afin de quantifier de manière plus précise l'énergie lumineuse disponible dans la colonne d'eau. Ainsi :

$$f_2(I) = \frac{e}{k_l \cdot H} \cdot \left[e^{(-I_Z / (2 \cdot I_{opt}))} - e^{(-I_S / (2 \cdot I_{opt}))} \right]$$

où H est la hauteur de la colonne d'eau.

La limitation de la croissance par les sels nutritifs est approchée par une formule de type Michaelis-Menten :

$$f(Ndis) = \frac{Ndis}{K_{Ndis} + Ndis} \quad \text{et} \quad f(Si) = \frac{Si}{K_{Si} + Si}$$

Selon la loi de Liebig, seul le sel nutritif le plus limitant contrôle la croissance :

$$f_1(SN) = \min(f(Ndis), f(Si))$$

Le phytoplancton est par ailleurs soumis à une mortalité qui va alimenter le compartiment détritique, ainsi qu'à une sédimentation accentuée par les pièces siliceuses ou calcaires, telles que la frustule chez les Diatomées.

- *Le zooplancton :*

Le phytoplancton est la nourriture du zooplancton qui le consomme, dans le modèle, selon la loi d'Ivlev :

$$\text{broutage} = r_{\max} \cdot f(T) \cdot (1 - e^{-k_z \cdot \max(0, (phyto - P_0))}) \quad (\text{gN/m}^3/\text{j})$$

r_{\max} est la ration maximale du zooplancton à 0°C et k_z la constante d'Ivlev. Cette équation fait intervenir une concentration minimale de phytoplancton pour que le broutage commence à être efficace (P_0). Seul un pourcentage fixe de ce broutage est assimilé, le reste étant perdu sous forme de pelotes fécales. La digestion entraîne également une perte d'azote dissous par excrétion. Tout comme le phytoplancton, le zooplancton est soumis à une mortalité qui enrichit le compartiment détritique.

- *L'azote détritique :*

La matière détritique azotée est minéralisée dans la colonne d'eau et constitue une source directe d'azote dissous pour la croissance phytoplanctonique. C'est la définition

même de la "production régénérée" qui, comme le précise Grenz (1989), prend une place importante dans le fonctionnement des lagunes semi-fermées. La minéralisation intervient soit directement par décomposition des molécules sous l'action d'agents naturels, soit par l'intermédiaire des bactéries de la colonne d'eau. Comme pour le sédiment, l'action des bactéries est comprise dans le coefficient de minéralisation utilisé.

En plus de la minéralisation, la matière détritique est soumise à une sédimentation dans la colonne d'eau. Cette sédimentation est plus ou moins compensée par la remise en suspension à partir du fond sous l'effet de l'agitation de la colonne d'eau générée par le vent. Dans le modèle, cette remise en suspension a été supposée continue au cours de l'année et ne reproduit pas la composante aléatoire du vent. En effet, le détail des processus physiques ne rejoint pas les objectifs de ce premier modèle qui est ciblé sur la partie biologique. Les processus les plus simples ont donc été retenus malgré le biais introduit. La remise en suspension intervient sur une épaisseur de sédiment constante dans le modèle. Ainsi, la fraction de sédiment remise en suspension chaque jour est représentée par une vitesse (m/j).

- Les biodépôts :

Les biodépôts sont constitués dans le modèle par les fécès des huîtres. Ils sont séparés de l'azote détritique car leur vitesse de sédimentation est différente en raison de l'agréation subie au cours du passage dans le système digestif de l'huître (Outin, 1990).

Tous les phénomènes d'excrétion, de mortalité et de minéralisation dépendent de la température et sont évalués par un taux journalier.

Les apports d'azote dissous par le bassin versant et l'atmosphère sont pris en compte (tableau 7 en annexe 1).

III.1.3- Equations bilan du modèle global

Chaque mécanisme concernant le sédiment, les huîtres et la production primaire joue un rôle dans l'évolution des 8 variables d'état du modèle. Les bilans des variables de la production primaire et du sédiment sont exprimés en terme d'azote ($g/m^3/j$). Celui de l'huître, comme précisé précédemment, est réalisé en énergie, la variable étant finalement convertie en g de poids sec.

$$\frac{d \text{ phyto}}{dt} = \text{croissance phyto} - \text{broutage zoo} - \text{ingestion n huîtres} - \text{mortalité} \\ - \text{sédimentation phyto}$$

$$\frac{d \text{ Ndis(eau)}}{dt} = \text{minéralisation détritique eau} + \text{minéralisation biodépôts} + \text{excrétion zoo} \\ + \text{excrétion n huîtres} + \text{apports dissous} - \text{croissance phyto} + \text{diffusion}$$

$$\frac{d \text{ zoo}}{dt} = \text{broutage zoo} - \text{mortalité} - \text{fécès} - \text{excrétion}$$

$$\frac{d \text{ Ndet(eau)}}{dt} = \text{mortalité phyto} + \text{mortalité zoo} + \text{fécès zoo} - \text{sédimentation détritique} \\ - \text{ingestion n huîtres} - \text{minéralisation détritique eau} + \text{remise en suspension}$$

$$\frac{d N_{bio}}{dt} = \text{fécès n huîtres} - \text{sédimentation biodépôts} - \text{minéralisation biodépôts}$$

$$\frac{d \text{huître}}{dt} = \text{ingestion} - \text{fécès} - \text{respiration} - \text{ponte}$$

$$\frac{d N_{dis(séd)}}{dt} = \text{minéralisation séd} + \text{diffusion}$$

$$\frac{d N_{det(séd)}}{dt} = \text{sédimentation phyto} - \text{minéralisation séd} + \text{sédimentation Ndet} \\ - \text{remise en suspension} + \text{sédimentation biodépôts}$$

III.2-Données disponibles

L'intérêt de l'étude portant surtout sur l'évolution des variables de la production primaire, seules celles-ci sont ajustées à des observations. L'essentiel du modèle est basé sur des données collectées par Hénard (1978) d'octobre 1975 à octobre 1976. Les mesures de sels nutritifs, de phytoplancton et de production primaire, ainsi que celles de l'intensité lumineuse totale en surface et de la température de l'eau caractérisent par conséquent cette période. Les données de Hénard (1978) sont issues de 10 stations situées autour des zones conchylicoles. Chaque station est divisée en deux ou trois profondeurs en fonction de sa situation dans l'étang. Les campagnes de mesure s'étendent sur une durée de un an, du 20 octobre 1975 au 22 octobre 1976, à raison d'une fois tous les 15 jours en moyenne. Du fait de leur relative homogénéité, les données ont été moyennées sur la profondeur et sur l'ensemble des stations.

L'azote détritique et le zooplancton, non pris en compte par Hénard, proviennent respectivement de deux études réalisées l'une par Outin (1990) en 1986 et l'autre par Lam Hoaï (1987) en 1983-84. L'influence de ces deux compartiments sur la production primaire sera donc à considérer avec prudence. Les mesures d'azote détritique concernent une seule station située en zone C des parcs conchylicoles. Leur fréquence est plutôt hétérogène sur l'année, avec des périodes où deux informations par mois sont disponibles et certains mois où aucune mesure n'a été effectuée. Le zooplancton a été mesuré en deux stations de l'étang, une fois par mois. Ces deux dernières séries seront plutôt intéressantes pour leurs ordres de grandeur que pour leurs variations annuelles. Les apports atmosphériques et du bassin versant, quant à eux, sont des données trimestrielles tirées d'une étude de Pichot *et al.* (non publiée) et rapportées par Gasc (1993).

Le modèle concerne donc l'ensemble de l'étang, en supposant que la quantité d'huîtres en élevage soit répartie dans le volume d'eau global. Il fonctionne sur une période annuelle, l'unité de temps étant la journée.

III.3- Conditions initiales et calibration des paramètres

Les conditions initiales des variables d'état du sous-modèle de production primaire sont tirées des données présentées dans le chapitre précédent.

Dans le sédiment, la valeur d'azote détritique correspond à la partie minéralisable. Seul le stock d'azote particulaire total est rapporté dans la littérature (tab.4). La part minéralisable a donc été estimée de la même manière que dans le modèle de Chapelle (1993), c'est à dire en considérant une supériorité de l'azote résiduel et de telle sorte que la quantité d'azote détritique sédimentaire reste à peu près constante au cours du temps. La valeur d'azote dissous dans l'eau interstitielle a été quant à elle choisie dans les ordres de grandeur de celles utilisées par Chapelle (1993) en regroupant toutes les formes d'azote minéral dissous, de telle sorte qu'après calibration le stock reste relativement constant au cours de l'année, comme pour la partie détritique..

Le poids sec initial de l'huître, supposée âgée d'un an, a été déterminé en fonction des nombreuses valeurs rapportées par différents auteurs (Raillard, 1991; Pichot (1986); Bacher (com.pers.)).

Toutes ces conditions initiales sont résumées dans le tableau 4.

tab.4 : conditions initiales du modèle final.

VARIABLE	UNITE	VALEUR INITIALE	REFERENCES
Eau			
Nphy	gN/m ³	0.0269	Hénard, 1978
Ndis	•	0.0177	•
Ndet	•	0.03	Outin, 1990
Nzoo	•	0.0014	Lam Hoaï, 1987
Huître			
PS	g de PS	0.5	Raillard, 1991 Pichot (1986) Bacher (com.pers.)
Sédiment			
Ndis	gN/m ³ d'eau interstitielle	7	Chapelle, 1993
Ndet	gN/m ³ de sédiment sec	300	•

Le coefficient d'extinction lumineuse avec la profondeur (k_l) a été calculé à chaque station et à chaque campagne d'après des données de Hénard (1978) concernant la part de lumière présente à différentes profondeurs par rapport à la surface. En effet, l'extinction de la lumière avec la profondeur est gouvernée par l'équation suivante :

$$I_z = I_s \cdot e^{-k_l \cdot Z}$$

Une relation du premier ordre et dépendant de k_l peut être tirée de cette équation :

$$e^{-k_l \cdot Z} = \frac{I_z}{I_s} \Leftrightarrow -k_l \cdot Z = \ln \frac{I_z}{I_s} \Leftrightarrow k_l \cdot Z = -\ln \frac{I_z}{I_s}$$

Ainsi, $y = k_l \cdot x$ avec $y = -\ln \frac{I_z}{I_s}$ et $x = Z$. Ici, x et y sont connus.

La valeur du coefficient k_l à chaque station et pour chaque campagne est donnée par la pente de la régression entre x et y (fig.11). Toutes les régressions effectuées ont un coefficient de détermination (R^2) compris entre 0.91 et 1. La valeur finale retenue pour k_l est une moyenne de tous les coefficients calculés précédemment.

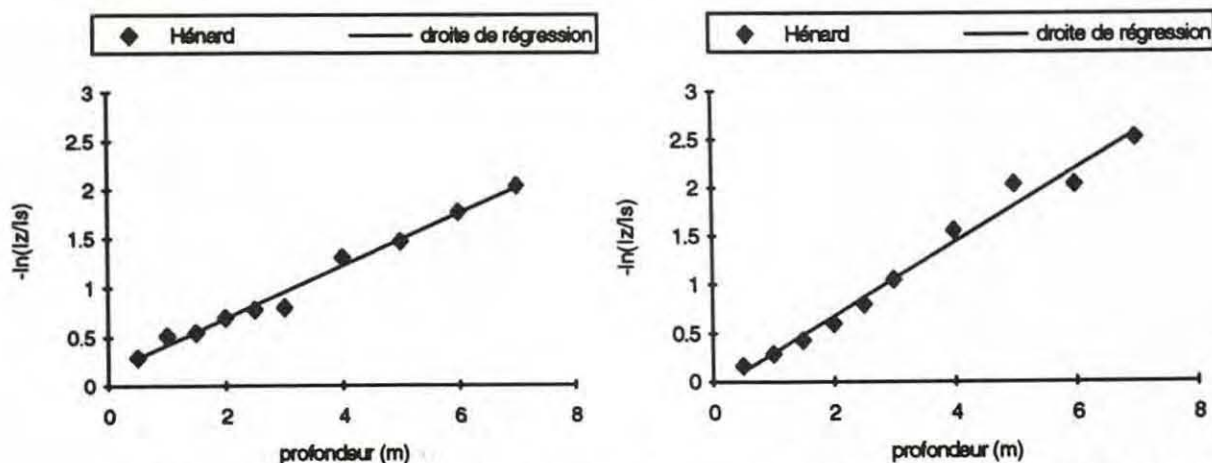


fig.11 : régressions effectuées à partir des données mesurées par Hénard pendant la deuxième campagne aux stations 1 à 5 (à gauche) et 6 à 10 (à droite), afin d'obtenir le coefficient d'extinction lumineuse k_l .

Ce coefficient d'extinction lumineuse est souvent exprimé en fonction de la matière en suspension et en particulier du phytoplancton (Chapelle,1991; Cole,1988). Dans les données de Hénard (1978), aucune relation significative n'a été mise en évidence entre le coefficient d'extinction lumineuse et le phytoplancton, comme en témoigne la figure 12. C'est pourquoi la valeur calculée comme indiqué précédemment a été utilisée dans le modèle.

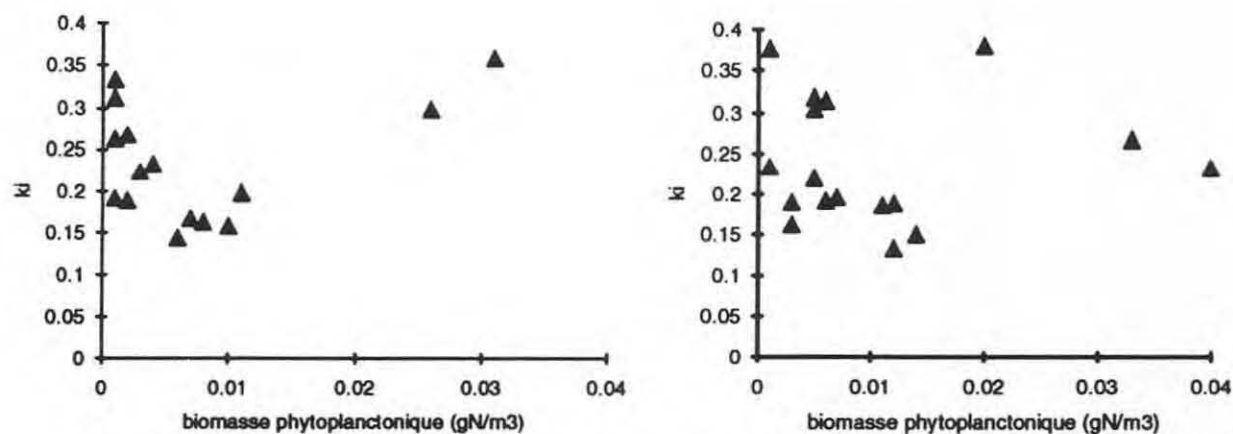


fig.12 : relations entre la biomasse phytoplanctonique et le coefficient d'extinction lumineuse K_d mesurés, aux stations 1 à 5 (à gauche) et 6 à 10 (à droite).

Par ailleurs, le coefficient contrôlant la remise en suspension du matériel détritique à partir du fond a été déterminé empiriquement de manière à compenser les pertes de matière en suspension dans la colonne d'eau dues à la sédimentation de l'azote détritique et des biodépôts. Cette remise en suspension permet de conserver une quantité d'azote dans la colonne d'eau équivalente à l'ordre de grandeur donné par les mesures.

Les valeurs de paramètres retenues après calibration sont présentées dans le tableau 5 en annexe 1. Celles concernant les huîtres sont les mêmes que dans le sous-modèle au chap.II.2 (tableau 3).

III.4- Résultats des simulations

Avant d'aborder les rôles respectifs des huîtres et du sédiment dans le fonctionnement de l'écosystème, il est important de vérifier de manière qualitative et quantitative les simulations produites par le modèle, afin de s'appuyer sur une base la plus solide possible pour les analyses qui suivront.

III.4.1- Evolution des variables de la colonne d'eau

Les simulations retraduisent les variations du système sur une année, du 20 octobre 1975 au 20 octobre 1976.

Globalement, le modèle traduit une évolution logique des différentes variables, comme indique la figure 13. L'apparition chronologique des pics d'azote dissous, de phytoplancton et de zooplancton est respectée. En hiver, la durée des deux blooms phytoplanctoniques est trop courte pour initier l'accroissement du zooplancton. Celui-ci possède en effet une capacité de prédation réduite par les faibles températures qui se trouve confrontée à une forte mortalité du phytoplancton entraînant la disparition rapide des blooms. Le zooplancton reste donc à un niveau très faible, équivalent à celui mesuré (fig.22 en annexe 2). La matière détritique simulée, alimentée en partie par la mort du phytoplancton, suit les variations de ce dernier et oscille dans l'intervalle de ses valeurs mesurées par Outin (1990) (fig.22 en annexe 2).

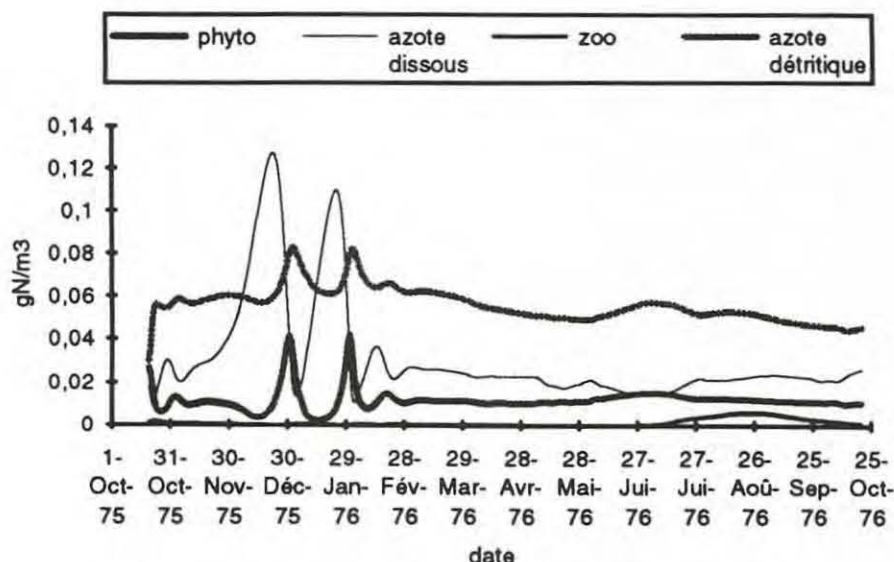


fig.13 : simulation des variables de la colonne d'eau avec le modèle final.

La croissance du phytoplancton est contrôlée principalement par l'azote dissous, les silicates n'intervenant qu'en hiver (fig.14). Sur la figure 15, on constate que la faible saisonnalité mise en évidence par les données se retrouve dans la simulation, avec une légère surestimation de la biomasse phytoplanctonique de février à juillet. Les pics estival et automnal ne sont pas reproduits par la simulation. Deux pics apparaissent en hiver alors que les données n'en signalent qu'un. Ces deux pics pourraient effectivement avoir eu lieu, la cinétique du système étant très rapide. La méthode d'échantillonnage intervient à nouveau, ce problème ayant déjà été abordé pour le sous-modèle huître. En effet, pendant la période de ce bloom, une seule mesure par mois est disponible contre une tous les quinze jours en dehors. Un des deux pics aurait ainsi pu être masqué. Cependant, aucune certitude n'est permise tant que le modèle n'a pas été validé avec des séries de mesures de fréquence suffisante. Le bloom hivernal présent dans les données a été interprété par Hénard comme résultat d'une augmentation de lumière. C'est ce qui ressort également pour le premier bloom de la simulation qui disparaît en négligeant l'effet de la lumière (fig.16). Cette lumière est en effet limitante en décembre. L'intensité lumineuse augmente ensuite, entraînant le pic de phytoplancton, et devient inhibitrice en été quand elle est supérieure à sa valeur optimale pour la croissance (fig.14). Le second bloom hivernal de la simulation semble quant à lui contrôlé par les silicates qui augmentent après une courte période limitante (fig.16). Il disparaît en effet quand les silicates sont absents. Le pic estival dans les données, qui semble dû à une forte augmentation de la production primaire peu de temps avant (fig.17), n'est pas reproduit par la simulation. En effet, l'ajustement de la production primaire, s'il est acceptable d'octobre 1975 à mai 1976, sous-estime celle-ci en été (fig.15). L'importance du pic intervenant n'a pu être obtenue, ce qui se répercute sur la biomasse phytoplanctonique. La forte teneur phytoplanctonique observée en automne n'est quant à elle pas explicable par la numération cellulaire (Hénard,1978). Elle serait due à un matériel végétal terrigène ou aquatique autre que du phytoplancton, non différencié à l'observation microscopique de la chlorophylle a. Ce pic n'est pas reproduit par le modèle.

La simulation de l'azote dissous dans la colonne d'eau restitue les ordres de grandeur des mesures pour la période de février à fin août. Les pics intervenant au cours de l'année sont par contre soit surestimés en hiver, soit absents en automne (fig.22 en annexe 2). Cette période de fin d'été et début d'automne est ainsi en général mal reproduite par le modèle.

L'évolution de toutes les variables reste stable au cours des années comme en témoignent les résultats de la figure 18, sur trois ans. Bien qu'en réalité il y ait superposition de cohortes d'huîtres, par simplicité on suppose ici que le stock est commercialisé à la fin de chaque cycle annuel et que de nouvelles huîtres de 1 an sont introduites. Le poids sec

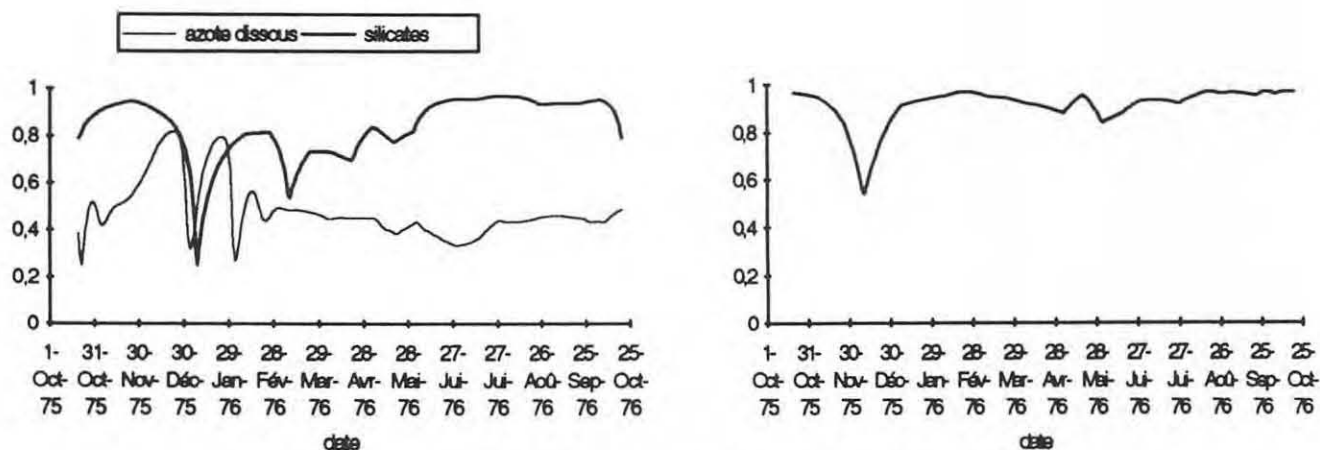


fig.14 : limitation de la croissance phytoplanctonique par les sels nutritifs (à gauche) et par la lumière (à droite)

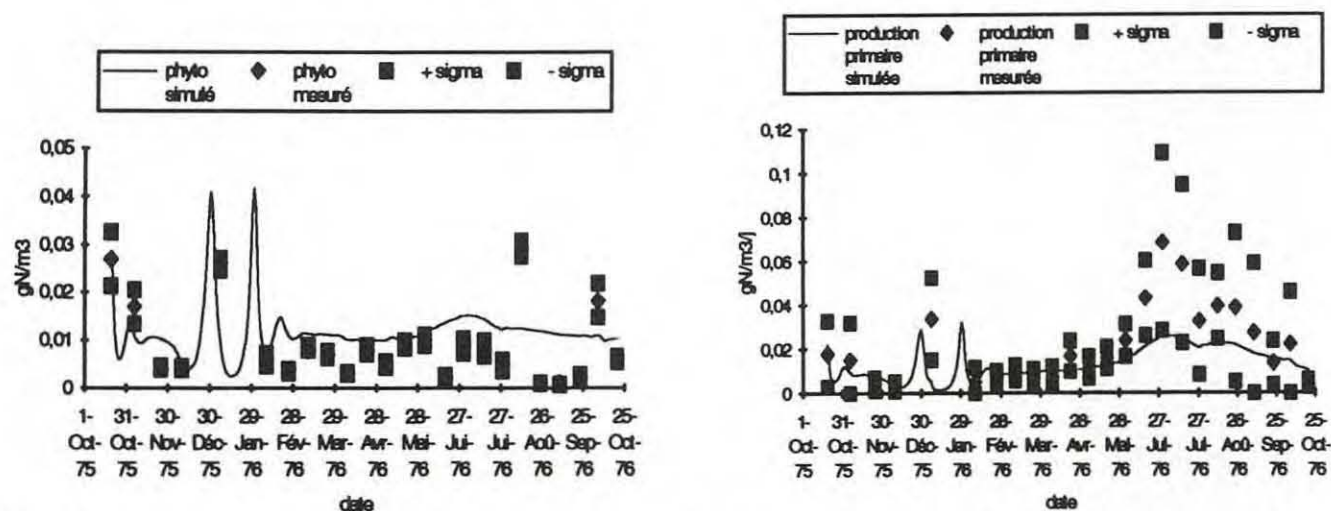


fig.15 : résultats de la simulation avec le modèle final pour le phytoplancton (à gauche) et la production primaire (à droite), comparés aux valeurs moyennes mesurées et à leur écarts-type

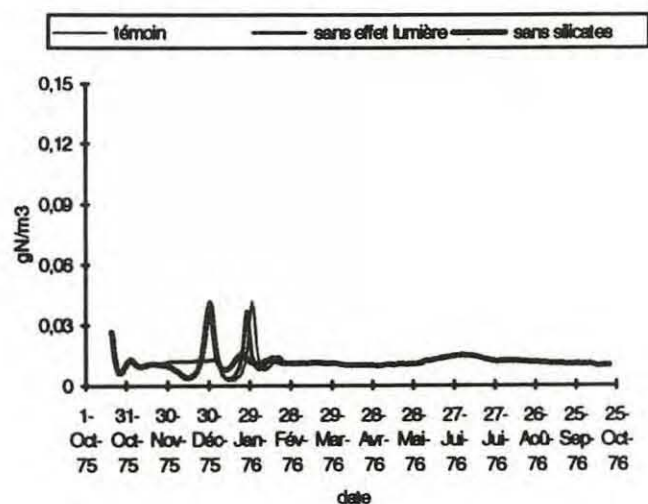


fig.16 : comparaison, avec la simulation témoin, des simulations du phytoplancton sans l'effet de la lumière ou des silicates

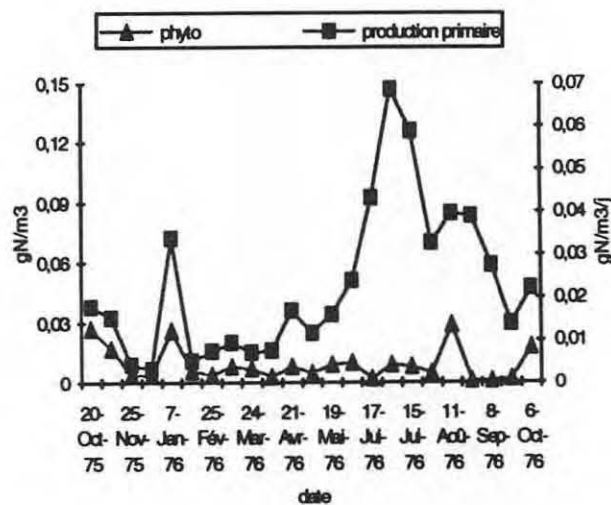


fig.17 : correspondance entre la biomasse phytoplanctonique et la production primaire mesurées par Hénard (1978)

de l'huître est ainsi ramené à sa valeur initiale au début de chaque cycle. Les légères variations du système d'une année sur l'autre sont dues au fait que celui-ci n'est pas complètement fermé, dans le sens où les apports extérieurs d'azote (bassin versant et atmosphère, excrétion dissoute par les huîtres et non prise en compte dans leur bilan énergétique) ne compensent pas exactement les pertes intervenant (ponte, respiration). Les ordres de grandeur sont quand même équivalents et permettent le maintien d'une quantité d'azote plus ou moins constante dans le système (fig.23 en annexe 2).

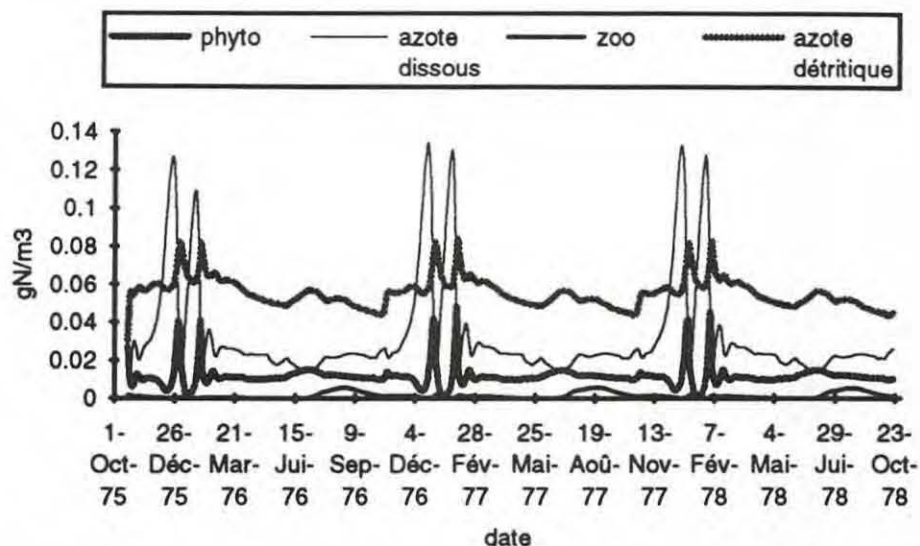


fig.18 : simulation des variables de la colonne d'eau avec le modèle final, sur 3 ans.

III.4.2- Les huîtres et leur rôle dans le système

La valeur énergétique de la matière en suspension, comprenant le phytoplancton et l'azote détritique, est comparable à celle du site 5 de l'étang de Thau utilisée pour la calibration du sous-modèle huître (fig.24 en annexe 2). Cette matière en suspension est ainsi suffisante pour reproduire une amplitude de croissance correcte pour chaque huître du bassin (fig.19). Pour un seuil de ponte de 51%, équivalent à celui fixé au cours de la calibration du sous-modèle et présenté au chapitre II.2.3, une huître âgée de 1 an au départ atteint donc un poids sec de 1.5 g à la fin d'une simulation annuelle, poids moyen observé d'un individu de 2 ans.

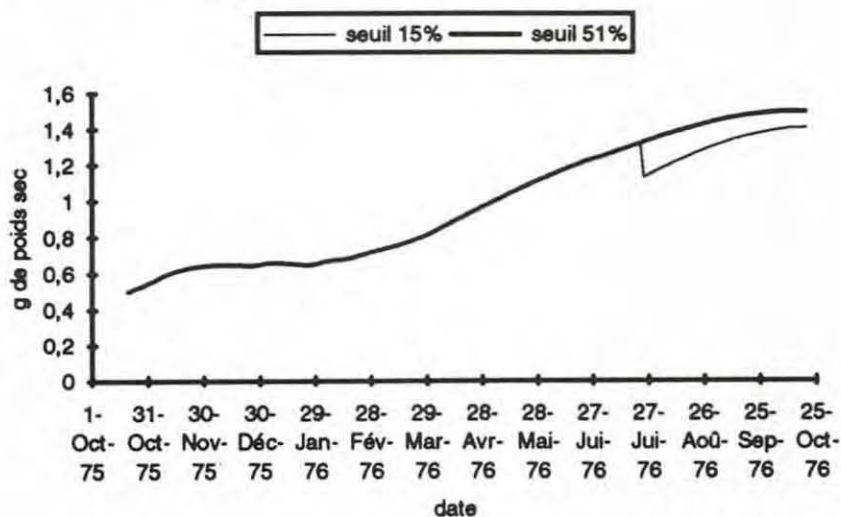


fig.19 : évolution du poids sec d'une huître simulée avec le modèle final, en fonction du seuil de ponte.

A l'image du comportement de l'huître au site 5, la ponte dans le modèle global n'a pas lieu. Celle-ci est obtenue en abaissant le seuil de ponte à 15%. Elle intervient alors au mois d'août (fig.19).

Etant donné la variabilité de la ponte en fonction des sites de l'étang, le seuil de déclenchement de celle-ci ne peut être fixé qu'empiriquement tant qu'une étude plus approfondie sur le sujet ne sera pas réalisée. Dans notre cas, il est préférable de conserver le seuil établi au cours de la calibration du sous-modèle huître et qui reproduit une croissance proche des valeurs mesurées au site 5. La quantité de nourriture étant équivalente dans le modèle global, la croissance de l'huître est ainsi beaucoup plus représentative de la réalité. On peut ainsi considérer que l'objectif fixé est atteint, à savoir approcher l'effort de prédation des huîtres sur la matière en suspension, et en particulier le phytoplancton, au cours de l'année.

Dans le modèle, l'ensemble des huîtres filtre environ 22% du volume de l'étang en une journée. Cette valeur a été calculée en tenant compte du taux de filtration moyen par individu ($0.097 \text{ m}^3/\text{j}/\text{indiv.}$), du nombre d'individus ($6.4 \cdot 10^8$) et du volume de l'étang (280 millions de m^3). Elle est proche des 20% estimés par Outin (1990). L'excrétion d'azote dissous est en moyenne de $0.0011 \text{ gN-NH}_4/\text{j}/\text{gPS}$ avec un maximum début juillet, valeur équivalente à celle mesurée par Outin (1990) ($0.00105 \text{ gN-NH}_4/\text{j}/\text{gPS}$ en 1986 avec un maximum début juin). Si l'impact des huîtres sur la matière en suspension peut être considéré comme proche de la réalité à partir de ces valeurs, une huître excréterait en moyenne 16% de l'azote qu'elle a ingéré par jour. Ce recyclage constituerait alors un apport d'azote dissous dans le milieu non négligeable pendant cette période, comparé aux différentes sources d'azote dissous existantes (fig.20). Elle pourrait ainsi égaler le relargage estival par le sédiment (voir chap.III.4.3).

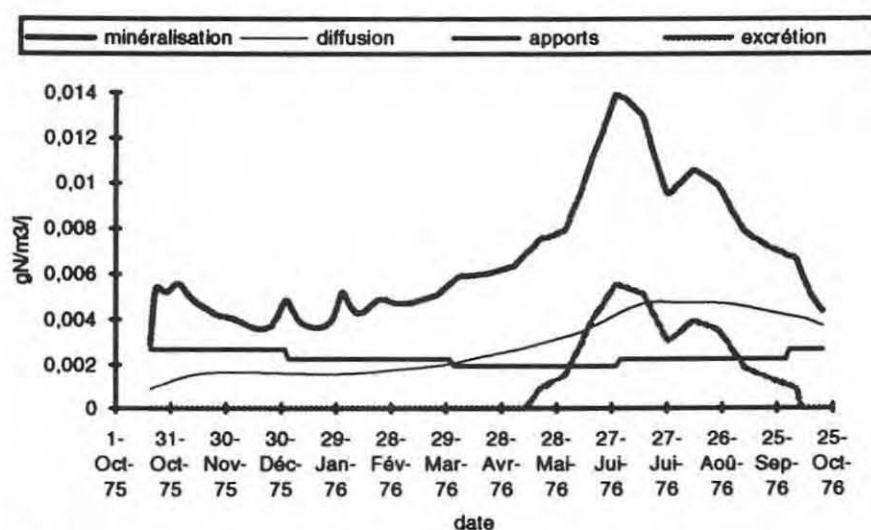


fig.20 : importance respective des différentes sources d'azote dissous dans le système (minéralisation de l'azote détritique dans la colonne d'eau, diffusion à l'interface eau/sédiment, apports du bassin versant et de l'atmosphère, excrétion par les huîtres).

L'impact de la culture ostréicole sur le sédiment a pu être abordé en comparant les différents flux de matière vers ce dernier (fig.21). En importance, d'après le modèle, la sédimentation des biodépôts se trouve ainsi en deuxième position, derrière l'azote détritique et devant le phytoplancton. D'après Grenz (1989), le taux de biodéposition annuel serait d'environ $6.5 \text{ gN}/\text{m}^2/\text{an}$. Le modèle reproduit une valeur équivalente avec $10 \text{ gN}/\text{m}^2/\text{an}$.

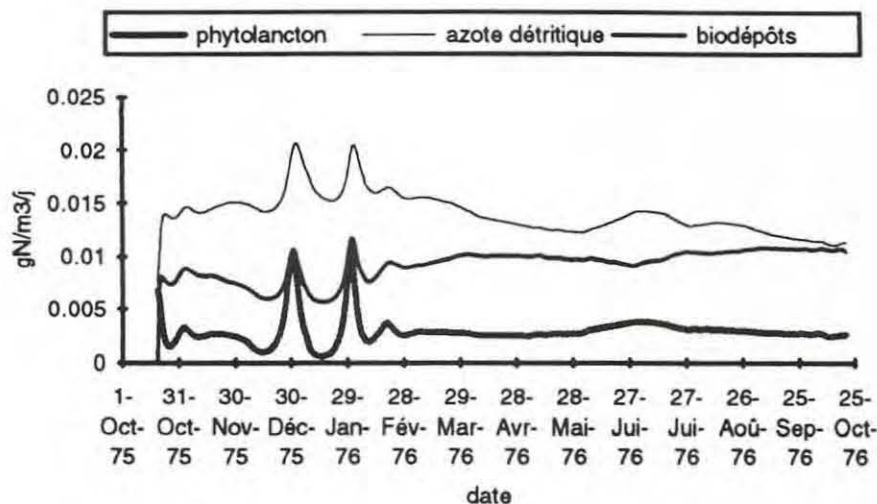


fig.21 : importance respective des différents flux de matière organique particulaire vers le sédiment.

L'impact des huîtres sur la production primaire et la biomasse phytoplanctonique s'est avéré très difficile à évaluer avec le modèle dans son état actuel. En effet, celui-ci possède une cinétique de réaction très rapide entre compartiments qui entraîne des oscillations, dues au zooplancton, lorsque l'on modifie son équilibre. C'est ce que l'on peut observer quand le compartiment huître est négligé pour analyser la réaction du système (fig.25 en annexe 2). Ce dernier se comporte comme si des seuils intervenaient, entraînant une croissance rapide du zooplancton lorsqu'ils sont atteints. La prédation par les huîtres semble stabiliser le système en l'empêchant plus ou moins d'atteindre ces seuils. Si l'on exclut le zooplancton du système global, ce dernier est très peu modifié (fig.26 en annexe 2). Une nouvelle analyse de l'impact de la prédation des huîtres a été tentée avec le modèle sous cette forme. Sans les huîtres, une forte augmentation de la matière en suspension, en particulier la matière détritique, a pu être mise en évidence, résultat plus ou moins attendu (fig.27 en annexe 2). En conséquence, les flux de sédimentation des compartiments détritique et phytoplanctonique sont accentués. La sédimentation globale est ainsi plus forte que ce qu'elle était avec la présence des huîtres, bien que ces dernières génèrent l'apparition de biodépôts avec une vitesse de chute équivalente à une déposition instantanée, nettement supérieure à celles des autres compartiments (fig.28 en annexe 2). Des études (Grenz, 1989) ont pourtant montré que la présence des huîtres multipliait les flux d'azote vers le sédiment par trois à cause des biodépôts.

Le modèle ne réagit donc pas comme le système naturel lorsque l'on modifie son état d'équilibre.

III.4.3- Le sédiment et son rôle dans le système

Dans le sédiment, les variables accusent une légère saisonnalité (fig.22), l'azote dissous dans l'eau interstitielle augmentant l'été quand la minéralisation de l'azote détritique est accentuée par la hausse des températures. Ces températures sur l'année sont reportées en annexe 2. Le sédiment constitue une source continue d'azote dissous pour le milieu, avec un relargage dans le modèle oscillant entre 0.006 gN/m²/j en hiver et 0.019 en été. Ces valeurs sont comprises dans l'intervalle mesuré sous les tables conchylicoles par Deslous-Paoli *et al.* (1991) (0.0056 à 0.0238 gN/m²/j). Ces apports d'azote dissous par le sédiment en hiver sont pratiquement équivalents à ceux du bassin versant et de l'atmosphère. D'avril à octobre, ils représentent la deuxième source du système derrière la minéralisation de l'azote détritique dans la colonne d'eau, surpassés uniquement en juin-juillet par l'excrétion des huîtres. Sans ces apports sédimentaires, la production primaire diminue dans le modèle de 35 à 50% en été et en automne.

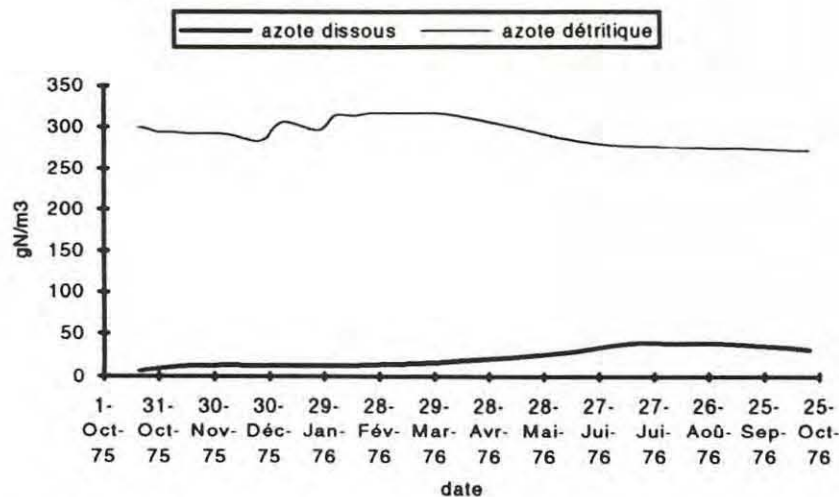


fig.22 : simulation des variables du sédiment avec le modèle final.

Lorsque l'on néglige la remise en suspension à partir du sédiment, la quantité de matière détritique dans la colonne d'eau est environ six fois plus faible, passant de 0.06 gN/m³ en moyenne à 0.01. La matière particulaire en suspension dans l'eau devient alors insuffisante pour assurer la croissance des huîtres qui perdent du poids continuellement (fig.29 en annexe 2). Ainsi, cette remise en suspension de matériel organique, même si elle n'est pas très correctement représentée dans le modèle, semblerait importante pour le maintien du stock de nourriture dans la colonne d'eau pour les huîtres. Certains auteurs (Outin,1990) affirment néanmoins que la matière organique particulaire ne serait pas la seule nourriture des huîtres et que celles-ci utiliseraient également des composés organiques dissous, tels que les acides aminés libres.

Une analyse de sensibilité a été effectuée afin d'étudier le comportement du modèle dans le cas de faibles variations de certains paramètres.

III.5- Analyse de sensibilité

La sensibilité du modèle à 10 paramètres a été testée. Ces paramètres ont été choisis parmi ceux semblant le plus influencer le modèle au cours de la calibration. Ils regroupent les paramètres contrôlant les apports d'azote dissous dans le système :

- miné-eau : taux de minéralisation de l'azote détritique dans la colonne d'eau
- excrétion : excrétion d'une huître à 0°C. Ce paramètre est mis en facteur pour contrôler globalement l'excrétion.
- diffusion : coefficient de diffusion à l'interface eau/sédiment
- apportsBV : coefficient introduit pour permettre de modifier les apports du bassin versant et de l'atmosphère,

les vitesses des flux verticaux :

- sédimdétri : vitesse de sédimentation de l'azote détritique de l'eau
- sédimphyto : vitesse de sédimentation du phytoplancton,

et divers autres paramètres :

- miné-séd : taux de minéralisation de l'azote détritique dans le sédiment
- μ_{max} : taux de croissance maximale du phytoplancton
- I_{opt} : intensité lumineuse optimale pour la croissance du phytoplancton
- filtration : taux de filtration d'une huître à 0°C. Ce paramètre est mis en facteur pour contrôler globalement le taux de filtration.

Chaque paramètre a été modifié de plus ou moins 10%, l'un après l'autre. Pour chaque variable d'état, les simulations obtenues ont été comparées à la simulation témoin et un indice d'écart relatif a été calculé :

$$e = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{(y_{iT} - y_{i(+10)})^2 + (y_{iT} - y_{i(-10)})^2}{2y_T^2}}$$

avec

y_{iT} la valeur de la simulation témoin au jour i

$y_{i(+10)}$ la valeur de la simulation au jour i pour une augmentation de 10% du paramètre

$y_{i(-10)}$ la valeur de la simulation au jour i pour une diminution de 10% du paramètre

n le nombre de jours de simulation.

Les résultats sont présentés dans le tableau suivant :

tab. : indices d'écart relatif des variables par rapport à la simulation témoin pour des variations de + ou - 10% de chaque paramètre.

	phyto	Ndis (eau)	zoo	Ndet (eau)	biodépôts	Ndis (séd.)	Ndet (séd.)	PS huître	somme	somme sans zoo
miné-eau	0,141	0,254	1,618	0,020	0,037	0,002	0,004	0,004	2,081	0,463
excrétion	0,238	0,574	3,401	0,082	0,125	0,069	0,076	0,107	4,674	1,272
diffusion	0,007	0,013	0,054	0,003	0,005	0,105	0,003	0,004	0,192	0,139
apportsBV	0,155	0,302	1,433	0,045	0,071	0,040	0,042	0,059	2,147	0,713
sédimétré	0,012	0,016	0,066	0,021	0,028	0,031	0,033	0,026	0,233	0,166
sédimphyto	0,087	0,110	0,738	0,012	0,023	0,007	0,008	0,005	0,990	0,252
miné-séd	0,073	0,106	0,558	0,011	0,020	0,088	0,012	0,003	0,870	0,312
μ_{max}	0,608	1,701	0,484	0,061	0,120	0,010	0,022	0,012	3,019	2,535
lopt	0,392	0,395	0,393	0,032	0,063	0,002	0,008	0,004	1,290	0,897
filtration	0,207	0,421	4,446	0,114	0,078	0,041	0,044	0,046	5,398	0,952
somme	1,919	3,893	13,192	0,403	0,569	0,397	0,252	0,269		

Le compartiment le moins stable dans le modèle est sans aucun doute le zooplancton. Pour quelques paramètres, ses indices d'écart peuvent être jusqu'à 10 fois plus grands que ceux des autres variables d'état. Le zooplancton, introduit comme facteur intervenant sur le phytoplancton, est en effet mal représenté dans le modèle dans le sens où il est un maillon final d'une chaîne alimentaire. En réalité, il possède lui-même des prédateurs, parmi lesquels les poissons, qui limitent sa croissance.

D'après les résultats présentés dans le tableau précédent, sans tenir compte du zooplancton et des biodépôts, le paramètre concernant l'excrétion des huîtres se retrouve toujours dans les trois premiers influant les plus sur chaque variable d'état. Les apports du bassin versant et de l'atmosphère se situent pour leur part dans les cinq premiers pour chaque variable. Le rôle de ces deux processus semble donc important dans le système, comparé à la minéralisation dans la colonne d'eau et à la diffusion à l'interface eau/sédiment, qui se situent plutôt dans les derniers paramètres influençant chaque variable. Pourtant, quantitativement, les apports d'azote dissous par minéralisation dans la colonne d'eau sont les plus importants du système (fig.20) (voir chap.III.4) et l'été, la diffusion à l'interface eau/sédiment représente une source d'azote dissous équivalente à celle par excrétion des huîtres. Le rôle majeur de l'excrétion par les huîtres et des apports du bassin versant et de l'atmosphère pourrait s'expliquer par le fait que ces deux processus sont des apports extérieurs d'azote pour le système. L'excrétion n'est en effet pas introduite

dans le bilan énergétique de l'huître. Ces apports extérieurs augmentent la quantité totale d'azote dans le système et sembleraient ainsi modifier ce dernier de manière plus significative que les apports internes d'azote dissous tels que la minéralisation dans la colonne d'eau et la diffusion à l'interface eau/sédiment. Les variations entraînées par ces deux derniers processus sont tamponnées dans le système et seule la répartition de l'azote est modifiée. Le modèle semble donc sensible aux apports externes d'azote.

Lorsque l'on fait la somme des indices d'écart de toutes les variables pour chaque paramètre, il est possible de mettre en évidence le paramètre auquel le modèle est le plus sensible. Dans ce cas, c'est le coefficient contrôlant le taux de filtration des huîtres qui joue le rôle le plus important. Mais cette somme est en fait influencée par la valeur de l'indice d'écart du zooplancton. Cette variable d'état a donc été négligée dans la somme des indices d'écart pour travailler avec des valeurs ayant en général des poids équivalents. Il semble alors que ce soit au coefficient de croissance maximale du phytoplancton que le modèle soit le plus sensible. Chaque type de somme effectuée a fait ressortir comme paramètre influençant le plus le modèle un de ceux contrôlant des processus agissant directement sur le phytoplancton. Ce dernier apparaîtrait ainsi comme le pôle principal du système, compte tenu du choix des paramètres pour l'analyse de sensibilité.

Parmi les trois premiers paramètres auquel le modèle est le plus sensible, deux concernent les huîtres. Le rôle de celles-ci apparaît donc important, peut-être à cause de leur caractère tampon vis à vis des oscillations du système (voir chap.III.4).

CONCLUSION

La représentation exacte d'un système naturel par sa modélisation est très difficile à établir, d'autant plus quand les données support ne sont pas adaptées. C'est pourquoi l'objectif du modèle présenté dans ce document, et basé sur un certain nombre d'incertitudes, n'est pas de servir d'outil prédictif mais plutôt d'aider à la compréhension du fonctionnement de l'écosystème de l'étang de Thau. Cette modélisation permet simultanément de mettre en valeur de nouvelles directions de recherche dans le but d'affiner la représentation peu fiable de certains mécanismes et d'étoffer le stock de références indispensables à l'ajustement du système.

Le modèle sur l'étang de Thau développé ici fait ressortir le rôle des huîtres et du sédiment, principalement pendant la période estivale, en tant que recycleurs de l'azote détritique en azote dissous utilisable par le phytoplancton. L'importance respective de ces deux compartiments au niveau quantitatif n'atteint pas celle de la minéralisation dans la colonne d'eau qui domine toute l'année. Cependant, parmi les différentes sources d'azote dissous dans le système, le rôle majeur semble détenu par les apports extérieurs (excrétion par les huîtres, apports du bassin versant et de l'atmosphère) qui influent sur le système en augmentant la quantité d'azote totale dans ce dernier. Les huîtres, en dehors de leur rôle tampon dans le système, apparaissent comme de fortes consommatrices de matière détritique en suspension et influent moins sur la biomasse phytoplanctonique. C'est cette matière détritique, issue en grande partie de la remise en suspension à partir du fond dans le modèle, qui permet la croissance des huîtres. Néanmoins, l'importance attachée à cette matière détritique est peut-être accentuée par le fait que seule la matière particulaire a été considérée comme source de nourriture dans le modèle alors que Outin (1990) affirme que la matière organique dissoute joue un rôle non négligeable.

Toutes ces conclusions ne sont qu'hypothétiques. En effet, le modèle dans son état actuel est loin d'être assez robuste pour être utilisable dans l'évaluation de l'impact des huîtres et du sédiment sur le milieu. Il ne réagit effectivement pas comme le système naturel lorsque l'on modifie son état d'équilibre. De plus, il est très influencé par la faible stabilité de la variable zooplanctonique. Par ailleurs, certains points méritent d'être améliorés. En effet, les différentes formes d'azote dissous n'ont pas été prises en compte avec suffisamment de précision, les données de la colonne d'eau ne comportant que les nitrates et les nitrites alors que le sédiment fait également intervenir l'ammonium. Les mécanismes de ponte, peu étudiés jusqu'alors, ont été de plus établis de manière très aléatoire. La mortalité des huîtres et la croissance de leur coquille ont enfin été négligées. Ces différents points constituent donc des objectifs importants pour le complément du modèle biologique. Afin d'aborder de manière plus réaliste le fonctionnement de l'écosystème, la variabilité spatiale sera par la suite introduite en couplant le modèle biologique à un modèle physique à l'aide des études réalisées par Millet (1989) et Rosello-Tournoud (1991). La variabilité due à la présence ou non des tables conchylicoles, à la circulation des masses d'eau, sera ainsi prise en compte grâce à un découpage en boîtes spatiales. Ce couplage permettra entre autres d'améliorer la remise en suspension, très simplifiée dans le modèle biologique. Enfin, un modèle vertical sur l'oxygène sera développé à partir des conditions initiales du modèle global, dans le but d'approfondir les processus de consommation et de production d'oxygène et d'étudier les mécanismes d'apparition des crises anoxiques.

BIBLIOGRAPHIE

Andersen A. et al., 1987 : Modelling of planktonic ecosystem in an enclosed water column. Journal of Marine Biological Association U.K., 67 : 407-430.

Anonyme, 1991 : programme OXYTHAU. Le bassin de Thau : relation milieu-ressources dans les secteurs conchylicoles. Importance des mécanismes d'échanges verticaux. Rap. Ifremer Sète, DEL.

Bacher C., 1989 : Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. Aquat. Liv. Res., 2 : 199-214.

Billen G. et Lancelot C., 1988 in Blackburn T.H. et Sorensen J., 1988 : Nitrogen cycling in coastal marine environments. Proceedings from a SCOPE symposium held at the Univ. of Aarhus, 3-7 June 1985. Chap.14, 341-378.

Bougrier S, Deslous-Paoli J.M., Bacher C., Geairon P., Jonquières G., (non publié) : Modélisation de la filtration et de la respiration de *Crassostrea gigas* en fonction du poids sec et de la température.

Chapelle A., 1991 : Modélisation d'un écosystème marin côtier soumis à l'eutrophisation : la baie de Vilaine (Sud-Bretagne). Etude du phytoplancton et du bilan en oxygène. Thèse de doctorat de l'Univ. Paris 6.

Chapelle A., 1993 : Modèle de cycles de l'azote et du phosphore à l'interface eau-sédiment. Rap. Ifremer Brest, DEL 93.17, 44 p.

Cole B.E., 1989 : Temporal and spatial patterns of phytoplankton production in Tomales Bay, California, U.S.A. Est. Coast. and Shelf Science, 28 : 103-105.

Deslous-Paoli J.M., Sornin J.M., Durand F., Chevalier M., Lagabrielle R., Pelissier M., Tournier H., Juge C., 1991 : Cartographie et caractéristiques des sédiments superficiels du secteur conchylicole de l'étang de Thau. Rap. Ifremer, DRO/EM 91.03, 61p.

Deslous-Paoli J.M., Lannou A.M., Geairon P. Bougrier S., Raillard O, Héral M., 1992 : Effects of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* (Bivalve Molluscs) on biosedimentation of natural particulate matter. Hydrobiologia, 231 : 85-91.

Eppley R.W., 1972 : Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull., 70 : 1063-1085.

Gasc A., 1993 : Les apports du bassin versant : implication dans l'aquaculture des lagunes méditerranéennes françaises. D.E.A. de l'Univ. d'Aix-Marseille.

Ge C., 1988 : Contribution à la modélisation physico-chimique de l'étang de Thau. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Grenz C., 1989 : Quantification et destinée de la biodéposition en zones de production conchylicole intensive en Méditerranée. Thèse de doctorat de l'Univ. d'Aix-Marseille II.

Grenz C, Moutin T., Picot B., Masse H., 1991 : Comparaison de deux méthodes de mesure de flux de nutriments à l'interface eau-sédiment : méthode des peepers et méthode des chambres benthiques. C.R. Acad. Sci. Paris, 313 : 239-244.

Hamon P.Y., 1983 : Croissance de la moule *Mytilus galloprovincialis* dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Hamon P.Y. et Tournier H., 1990 : Etude des stocks de mollusques élevés dans l'étang de Thau de 1981 à 1987. Rap. Ifremer Sète, DRV.

Hénard D., 1978 : Production primaire d'une lagune méditerranéenne. Etang de Thau (Hérault). Année 1976. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Hofmann E.E., Powell N.E., Klinck M.J., Wilson A.E., 1992 : Modelling oyster populations III. Critical feeding periods, growth and reproduction. J. of Shellfish. Research, 11, 2 : 399-416.

Jarry V., 1990 : Etude pluridisciplinaire en écologie lagunaire (Etang de Thau, France) : stratégie d'échantillonnage et organisation spatiale du phytoplancton. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Jørgensen S.E., 1988 : Developments in environmental modelling 9 : fundamentals of ecological modelling. Elsevier, pp.56 et 244.

Jouffre D. et Amanieu M., 1991 : Synthèse des résultats du programme ECOTHAU. Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Kristensen E. et Blackburn T.H., 1987 : The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems : Influence of bioturbation and anoxia. J. Mar. Res., 45 : 231-257.

Kusuki Y., 1981 : Fundamental studies of the deterioration of oyster growing grounds. Bull. Hirosh. Fish. exp. Station, 11 : 11-93.

Lam Hoai T., 1987 : Contribution à l'étude du zooplancton superficiel dans deux écosystèmes lagunaires nord-méditerranéens : étang de la Sarrazine et étang de Thau. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Millet B., 1989 : Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation d'un modèle numérique de circulation (programme ECOTHAU). Oceanologica Acta, 12 : 37-46.

Outin V., 1990 : Ecophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) en milieu naturel : rôle des populations d'une lagune méditerranéenne dans les transferts des matières particulaire et dissoute. Thèse de doctorat de l'Univ. Paris 6.

Passow U., 1991 : Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. Marine Biology, 108 : 449-455.

Péna G., 1989 : Sels nutritifs et micropolluants métalliques dans un écosystème lagunaire : l'étang de Thau. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Pichot P., 1986 : Croissance et qualité de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin de Thau : aspects biochimiques. Rap. Ifremer.

Raillard O., 1991 : Etude des interactions entre les processus physiques et biologiques intervenant dans la production de l'huître *Crassostrea gigas* du bassin de Marennes-Oléron : essais de modélisation. Thèse de doctorat de l'Univ. Paris 6.

Rosello-Tournoud M.G., 1991 : Analyse du comportement d'un écosystème lagunaire à diverses échelles de temps et d'espace. Application à l'étang de Thau. Thèse de doctorat de l'Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc. Montpellier II.

Rutgers Van der Loeff M.M., 1980 : Nutrients in the interstitial waters of the Southern Bight of the North Sea. *Neth. J. Sea. Res.*, 14 : 144-171.

Steele J.H., 1962 : Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, 7.

Vaulot D. et Frisoni G.F., 1986 : Phytoplanktonic productivity and nutrients in five mediterranean lagoons. *Oceanologica Acta*, 9, 1 : 57-63.

ANNEXE 1

- tableau 3	33
- tableau 5	34
- tableau 6	35
- tableau 7	35

tab.3 :valeurs des paramètres du sous-modèle de croissance d'une huître après calibration.

PARAMETRE	DEFINITION	UNITE	VALEUR	REFERENCES
Filtration				
af	filtration d'un individu de 1 g de poids sec à température optimale	l/h/gPS	4.825	Bougrier <i>et al.</i> (non publié)
bf	paramètre de centrage de la filtration	l/h/gPS	0.013	*
cf	température optimale de la filtration	°C	18.954	*
df	coefficient d'allométrie lié au poids sec de l'huître	-	0.439	*
Respiration				
ar	-	mgO ₂ /h/gPS	0.432	*
br	-	mgO ₂ /h/gPS	0.613	*
cr	-	-	1.042	*
dr	coefficient d'allométrie lié au poids sec de l'huître	-	0.8	*
Assimilation				
aea	pente de l'assimilation vs température	-	0.015	0.033 Raillard, 1991
bea	efficacité d'assimilation à 0°C	-	0.033	Raillard, 1991
Excrétion				
aex	excrétion d'une huître de 1 g de poids sec à 0°C	-	14.7	Outin, 1990
bex	-	-	0.84	*
cex	coefficient d'allométrie lié au poids sec de l'huître	-	0.7	*
Reproduction				
aer	pente de l'efficacité de reproduction vs température	-	0.054	Hofmann <i>et al.</i> , 1992 janv à juin : 0.054 juil à déc : 0.729
ber	constante de l'efficacité de reproduction vs température	-	0.659	Hofmann <i>et al.</i> , 1992 janv à juin : 0.047 juil à déc : 0.809
seuil	seuil de déclenchement de la ponte	%	51	20 Hofmann <i>et al.</i>
Conversions				
filconv	coefficient de conversion de la filtration (l/h/gPS en m ³ /gPS)	-	0.024	
respconv	coefficient de conversion de la respiration (mgO ₂ /h/gPS en J/gPS)	-	339.89	
excrconv	coefficient de conversion de l'excrétion (μmolesN-NH ₄ /h/indiv en gN/indiv)	-	3.36 10 ⁻⁴	
PSconv	coefficient de conversion énergétique du poids sec	J/gPS	17 10 ³	Outin, 1990
chlaconv	coefficient de conversion énergétique de la chlorophylle a	J/gNchla	142 10 ³	Raillard, 1991
Ndetconv	coefficient de conversion énergétique de l'azote détritique	J/gNdet	186 10 ³	Grenz, 1989

tab.5 : valeurs des paramètres du modèle final obtenues après calibration.(Voir aussi tableau 3).

PARAMETRE	DEFINITION	UNITE	VALEUR	REFERENCES
Phytoplancton				
μ_{max}	taux de croissance maximale à 0°C	j^{-1}	0.9	0.45 (Chapelle,1991) 0.5 (Raillard,1991) 0.32 à 0.62 (Jørgensen,1988)
k_T	coefficient d'augmentation exponentielle des fonctions avec la température	$^{\circ}C^{-1}$	0.07	Chapelle,1991
I_{opt}	intensité lumineuse optimale pour la photosynthèse	W/m^2	100	80 à 120 (Chapelle,1991)
k_l	coefficient d'extinction lumineuse avec la profondeur	m^{-1}	0.22	calculé
H	profondeur moyenne de l'étang	m	4	Péna,1989
K_{Ndis}	constante de demi-saturation pour la limitation par l'azote de la croissance algale	gN/m^3	0.028	0.021 (Chapelle,1991) 0.028 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
K_{Si}	constante de demi-saturation pour la limitation par les silicates de la croissance algale	gN/m^3	0.022	
assphyto	% d'assimilation des sels nutritifs	-	0.8	Chapelle,1991
m_{phv}	taux de mortalité	j^{-1}	0.2	0.01 à 0.1 (Raillard,1991) 0.03 à 0.1 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
sédimphyto	vitesse de sédimentation du phytoplancton vivant	m/j	1	0.7 (Chapelle,1991) 1 (Passow,1991)
Zooplancton				
r_{max}	ration maximale du zooplancton à 0°C	j^{-1}	1.5	0.96 à 1.7 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
k_z	constante d'ivlev	m^3/gN	10.4	3.57 (Chapelle,1991) 23.57 à 28.57 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
P_0	concentration minimale en phytoplancton nécessaire pour le broutage	gN/m^3	$1.4 \cdot 10^{-4}$	$1.4 \cdot 10^{-4}$ à $7 \cdot 10^{-4}$ (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
asszoo	% d'assimilation du phytoplancton par le zooplancton	-	0.6	Chapelle,1991
m_{zoo}	taux de mortalité	j^{-1}	0.04	0.024 à 0.06 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
excrzoo	taux d'excrétion	j^{-1}	0.063	0.067 à 0.086 (Andersen <i>et al.</i> ,1987)
Azote détritique				
miné-eau	taux de minéralisation à 0°C	j^{-1}	0.04	0.04 (Chapelle,1991) 0.05 (Raillard,1991)
sédimdétri	vitesse de sédimentation	m/j	1	1 (Chapelle, 1991)
Biodépôts				
sédimbiod	vitesse de sédimentation	m/j	100	864 à 2592 (Grenz,1989) 345.6 à 1468.8 (Kusuki,1981)
Sédiment				
Hséd	épaisseur du sédiment	m	0.1	Chapelle,1993
miné-séd	taux de minéralisation de l'azote détritique sédimentaire à 0°C	j^{-1}	$7 \cdot 10^{-4}$	10^{-4} à $2.8 \cdot 10^{-4}$ (Kristensen et Blackburn,1987) 0.004 (Chapelle,1993)
diffusion	coefficient de diffusion de l'azote dissous à l'interface eau/sédiment	m^2/j	10^{-3}	$8.64 \cdot 10^{-4}$ (Rutgers Van der Loeff,1980)
remise en suspension	vitesse de remise en suspension de l'azote détritique sédimentaire	m^2/j	$3.2 \cdot 10^{-4}$	empirique

tab.6 : complément des paramètres utilisés dans le modèle.

PARAMETRE	DEFINITION	UNITE	VALEUR	REFERENCES
nbeau	nombre de boîtes dans la colonne d'eau	-	1	-
nbséd	nombre de boîtes dans le sédiment	-	1	-
nbindiv	nombre d'huîtres par m3	-	2	calculé
surface	surface de l'étang	m2	70 10+6	
apportsBV	coefficient de contrôle des apports du bassin versant et de l'atmosphère	-	1	-
diffséd	coefficient de diffusion dans le sédiment de l'azote dissous	m2/j	0	8.64 10-5 à 8.64 10-4 (Billen et Lancelot, 1988)
mélange	coefficient de mélange parurbation de l'azote particulaire dans le sédiment	m2/j	0	1.728 10-7 à 8.64 10-6 (Billen et Lancelot, 1988)
a	% d'azote minéralisé dans le sédiment perdu sous forme résiduelle	-	0	-
b	% d'azote détritique sédimentaire perdu sous forme résiduelle	-	0	
dispersion	coefficient de dispersion turbulente verticale dans la colonne d'eau	m2/j	0	-

tab.7 : estimation des tonnages d'azote importés dans l'étang de Thau (tonnes/an).
(Pichot *et al.*, non publié)

PERIODE	JANV.-MARS	AVRIL-JUIN	JUIL.-SEPT	OCT.-DEC.	TOTAL ANNUEL
Apports atmosphériques	9.37	9.37	9.37	9.37	37.5
Ruissellement sur sols naturels	0.57	0.41	0.38	0.73	2.1
Apports agricoles	21.54	15.6	14.5	27.56	79.2
Ruissellement urbain	4.49	3.25	3.02	5.74	16.5
Rejets domestiques	21.08	21.08	31.19	21.08	94.43
Rejets caves coopératives	0	0	0	4.678	4.678
Rejets autres industries	0.203	0.203	0.203	0.203	0.81
REJETS TOTAUX	57.25	49.91	58.65	69.36	235.19

ANNEXE 2

- figure 22	37
- figure 23	38
- figure 24	38
- figure 25	38
- figure 26	39
- figure 27	40
- figure 28	40
- figure 29	40
- figure 30	41
- figure 31	41

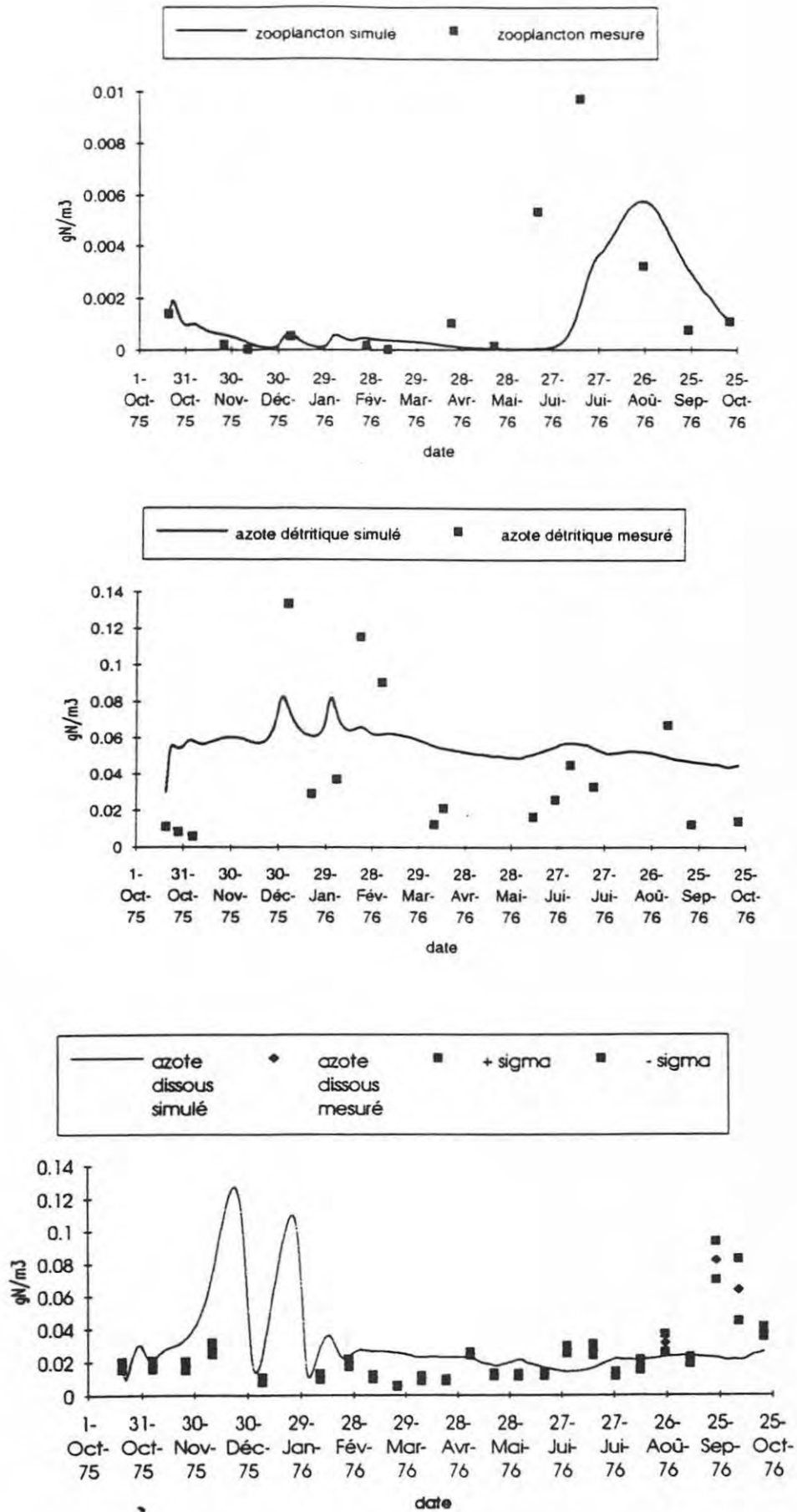


fig.22 : comparaison des simulations avec les mesures pour le zooplancton, l'azote détritique et l'azote dissous.

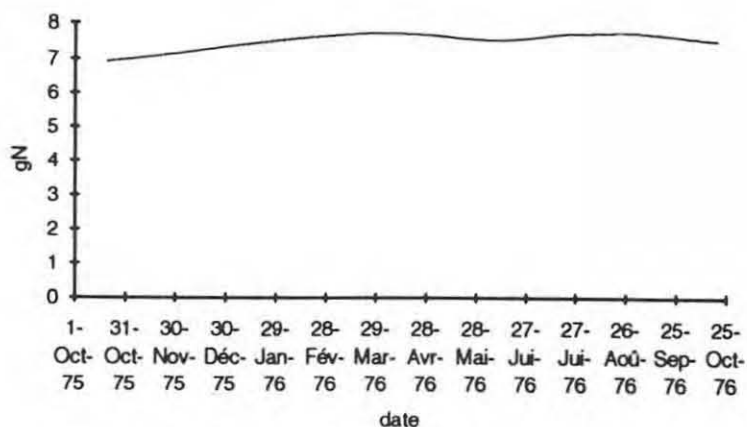


fig.23 : azote total dans le système simulé.

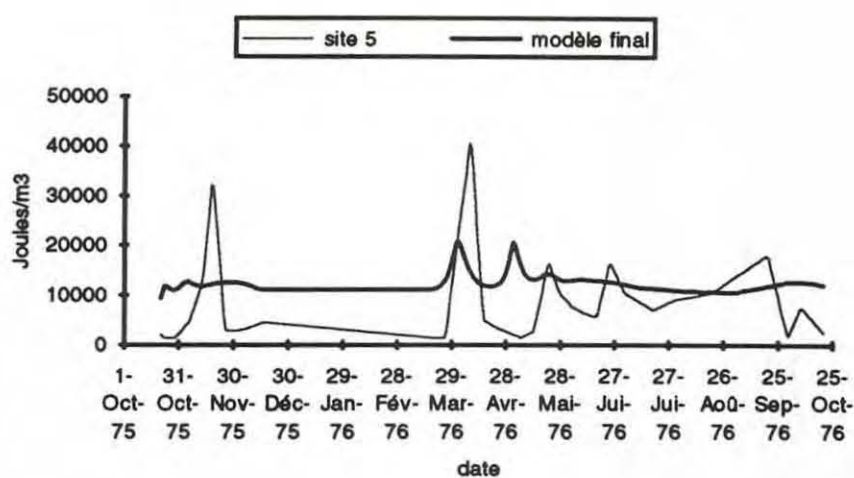


fig.24 : comparaison de la valeur énergétique de la matière en suspension dans le modèle final et pour le site 5.

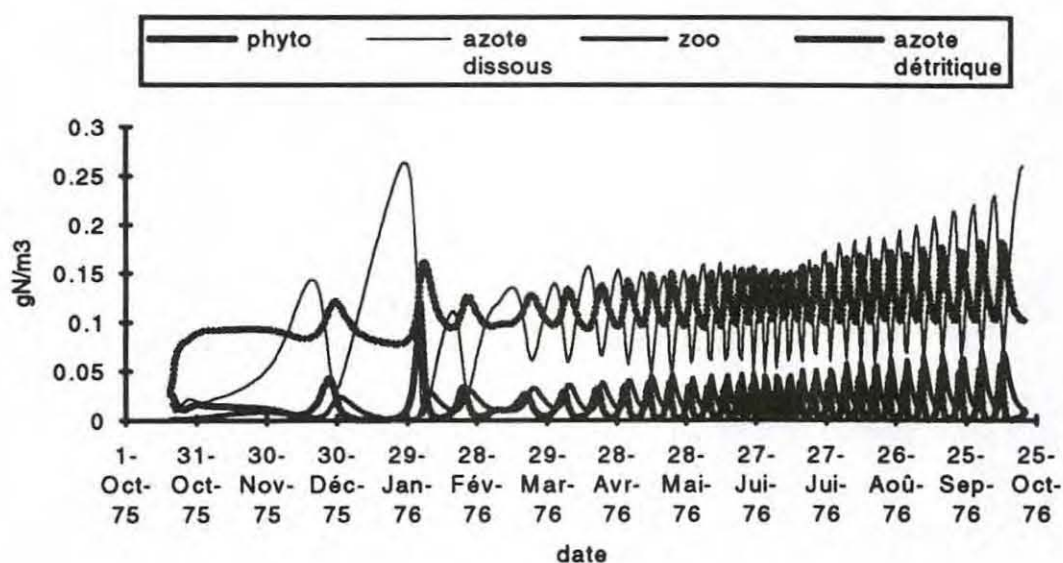


fig.25 : simulation des variables de la colonne d'eau sans les huîtres.

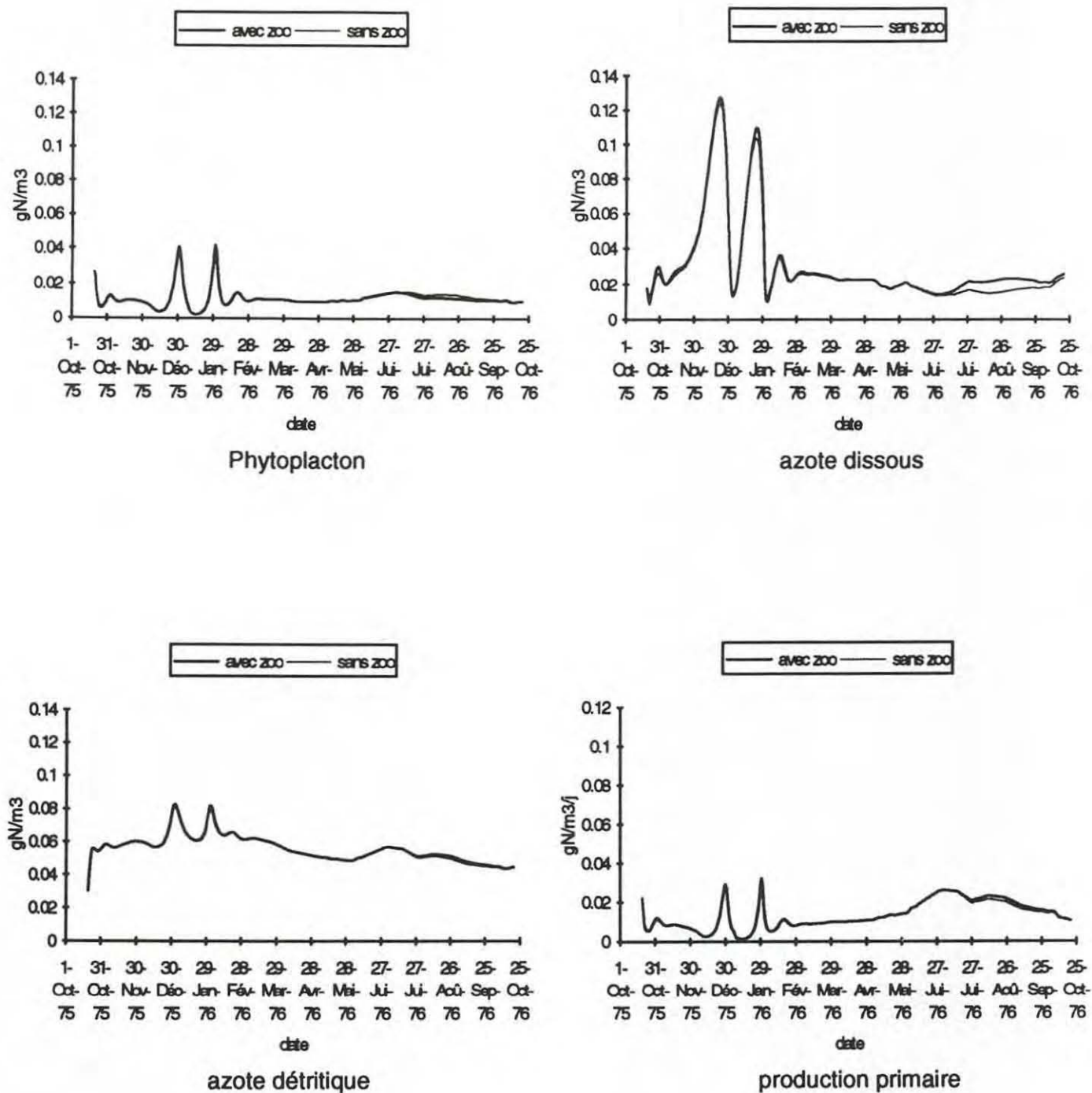


fig. 26 : effet de l'absence de zooplancton sur les variables de la colonne d'eau et sur la production primaire.

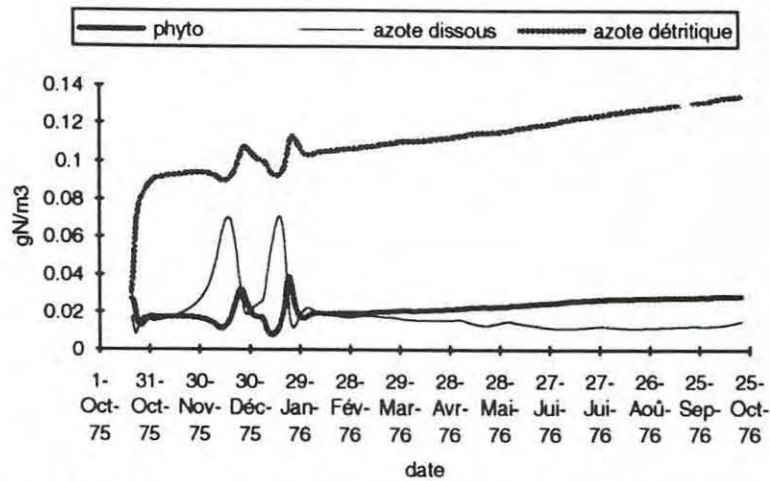


fig.27 : simulation des variables de la colonne d'eau sans les huîtres ni le zooplancton.

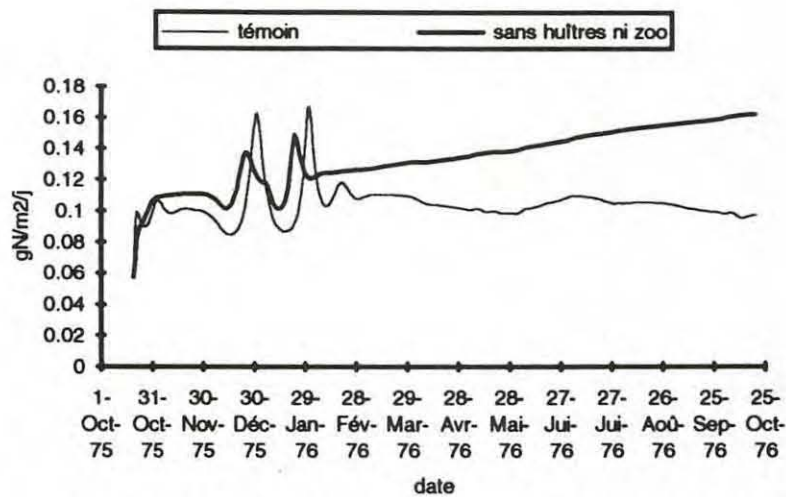


fig.28 : comparaison des flux de matière détritique vers le sédiment, sans les huîtres ni le zooplancton et avec le modèle complet.

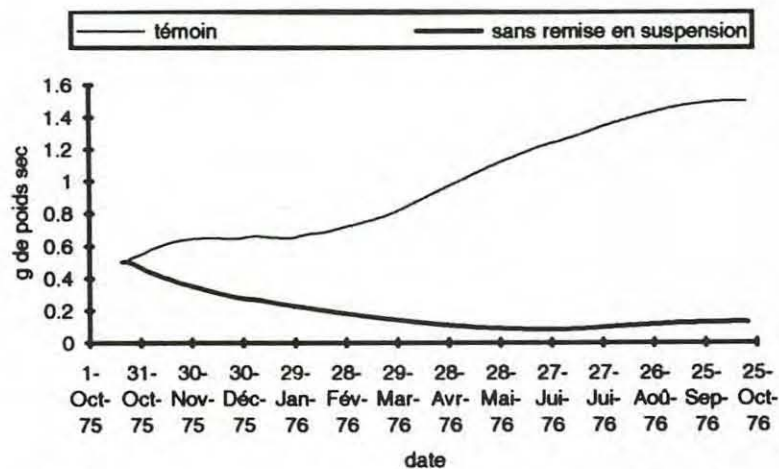


fig.29 : influence de la remise en suspension sur la croissance d'une huître.

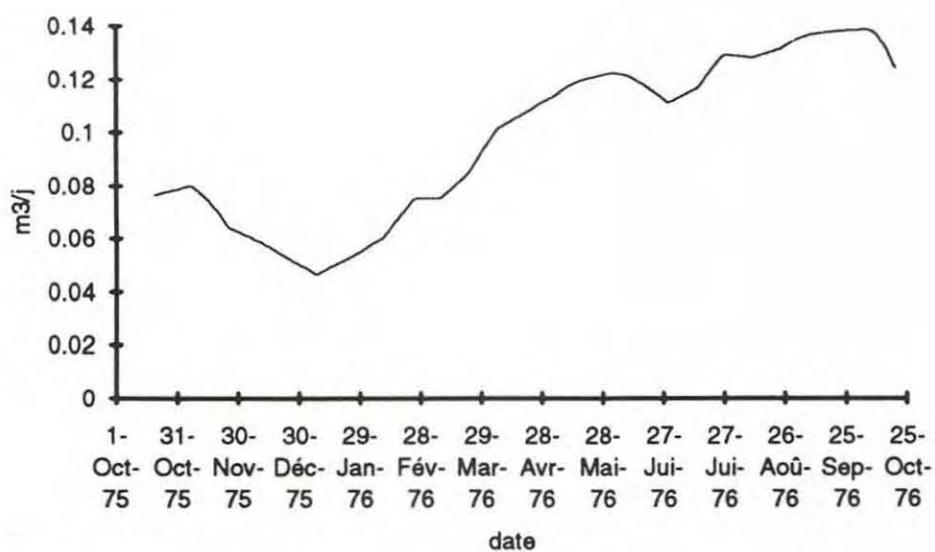


fig.30 : évolution du taux de filtration d'une huître dans le modèle final.

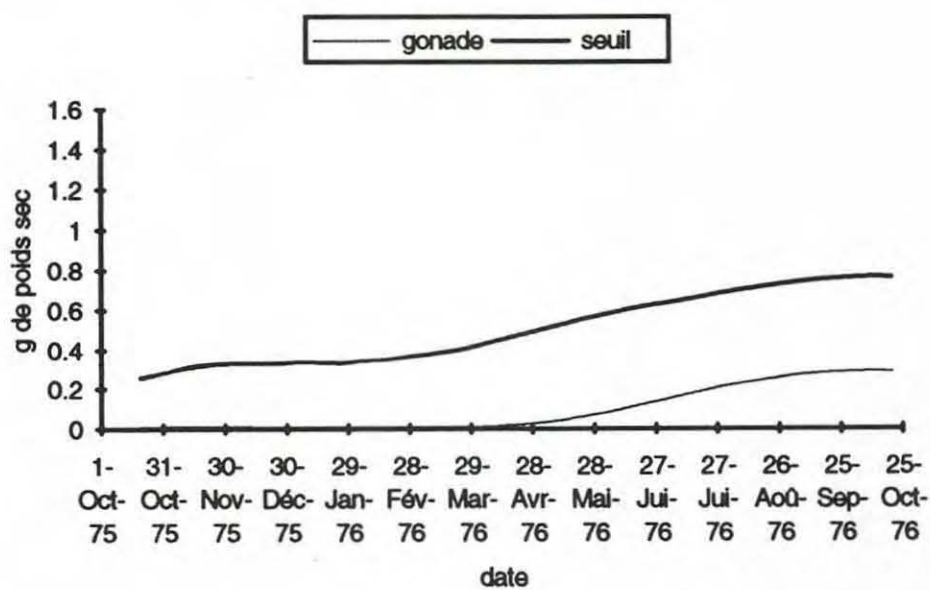


fig.31 : évolution du poids sec de la gonade et de celui du seuil de ponte (51%) dans le modèle final.

ANNEXE 3

- Listing du programme	43
- Identification des paramètres du listing.....	47

```

C-----
CC          VARIABLES FORCANTES
C-----
      VLUM=FLUM(time)
      VSIL=FSIL(time)
      VTEMP=FTEMP(time)
      VAPPORTS=FAPPORTS(time)
C-----
CC          PROCESSUS DANS LA COLONNE D'EAU
C-----
      hboits=phsed/pnboxs
      hboite=pheau/pnboxe
C boucle sur les boîtes de la colonne d'eau
do 10 i=1,pnboxe
C-----
      C          Phytoplancton
C-----
C l surface pour chaque boîte
      lsboite=VLUM*exp(-pcoeffxt*(i-1)*hboite)
C lz pour chaque boîte
      lz=lsboite*exp(-pcoeffxt*hboite)
C effet de la lumière
      effetlum=2.7183/(pcoeffxt*hboite)*(exp(-lz/(2*piphyopt))
$      -exp(-lsboite/(2*piphyopt)))
C effets des sels nutritifs
      effetazote=VEN2DIS(i)/(pphysn2+VEN2DIS(i))
      effetsil=VSIL/(pphysn3+VSIL)
C effet de la température
      effettemp=exp(ptemp*VTEMP)

      minimum=min(effetsil,effetazote)
      consomphy=pphysn1*effettemp*effetlum*minimum*VEN2PHY(i)
      mortphy=pphymor1*effettemp*VEN2PHY(i)

      if (i.eq.1) then
        sedimphy=-pvitphy/hboite*VEN2PHY(i)
      else
        sedimphy=pvitphy/hboite*(VEN2PHY(i-1)-VEN2PHY(i))
      endif
C-----
      C          Zooplancton
C-----
      broutzoo1=pzooiv1*max(0,(VEN2PHY(i)-pzooiv2))
      broutzoo2=pzooir1*(1-exp(-broutzoo1))*VEN2ZOO(i)
      broutzoo3=broutzoo2*effettemp

      mortzoo=pzoomor*effettemp*VEN2ZOO(i)
      feceszoo=(1-pzooass)*broutzoo3
      excretzoo=pzooexc*effettemp*VEN2ZOO(i)
C-----
      C          Azote dissous
C-----
      Dispersion(diffusion turbulente)
      avec la boîte i-1:
      if (i.eq.1) then
        disper1=0
      else
        disper1=pcoefdisp*(VEN2DIS(i-1)-VEN2DIS(i))/hboite/hboite
      endif
C      avec la boîte i+1:
      if (i.lt.pnboxe) then
        disper2=pcoefdisp*(VEN2DIS(i+1)-VEN2DIS(i))/hboite/hboite
      else
        disper2=0
      endif
C      dispersion globale:
      dispersion =disper1+disper2
C Apports atmosphériques et du bassin versant en surface
C uniquement pour la boîte 1
      if (i.eq.1) then
        apportdis=VAPPORTS/(psurface*hboite)*pmultipl
      else
        apportdis=0
      endif
C-----
      C          Azote détritique
C-----
      C minéralisation
      minerali=pdimin1*effettemp*VEN2DET(i)
C sédimentation
      if (i.eq.1) then
        sedimdet=-pvitdet/hboite*VEN2DET(i)
      else
        sedimdet=pvitdet/hboite*(VEN2DET(i-1)-VEN2DET(i))
      endif
C-----
      C          Huîtres
C-----
      C remise du poids sec a sa valeur initiale pour la deuxième année
      if ((time.eq.366).or.(time.eq.730)) then
        VHUI(i)=0.5
        VGON(i)=0.01
        VNHUI(i)=0.06
      else

```

```

endif
C filtration
filtration=pfilt1*(1-pfilt2/pfilt1*((VTEMP-pfilt3)**2))
$
*(VHUI(i)**pfilt4)*pfilconv
C ingestion en J/indiv
suspphy=VEN2PHY(i)*pconvphy
suspdet=VEN2DET(i)*pconvdet
susptot=suspphy+suspdet
ingestphy=filtration*suspphy
ingestdet=filtration*suspdet
C ingestion en gN/indiv
suspphy1=VEN2PHY(i)
suspdet1=VEN2DET(i)
ingestphy1=filtration*suspphy1
ingestdet1=filtration*suspdet1
ingest1=ingestphy1+ingestdet1
C rapport énergétique de l'azote det. et du phyto
rappenerg=suspdet/suspphy
C fraction totale de l'énergie ingérée:phyto:1 Ndet:rappenerg
coefenerg=1+rappenerg
C assimilation
effiass=phuiass1*VTEMP+phuiass2
assimilphy=effiass*ingestphy
assimildet=effiass*ingestdet
assimil=assimilphy+assimildet
C fécès en équivalence d'azote phyto et détritique
fechuiphy=(1-effiass)*ingestphy/pconvphy
fechuidet=(1-effiass)*ingestdet/pconvdet
feceshui=fechuiphy+fechuidet
C respiration
respir=(-presp1+(presp2*(presp3**VTEMP)))*(VHUI(i)**presp4)
$
*prespconv
C perte d'azote due a la respiration
respphyto=respir/coefenerg
pertrespi=respphyto/pconvphy+(respir-respphyto)/pconvdet
C excréation en gN/indiv
C si l'excrétion est <0, excréation=0
excret1=pexcr1*(-1+pexcr2/pexcr1*VTEMP)*(VHUI(i)**pexcr3)
$
*pexcrconv
if (excret1.lt.0) then
excret2=0
else
excret2=excret1
endif
C excréation pour toutes les huîtres
excretion=excret2*pnbindiv
C production nette
prodnette=assimil-respir
C reproduction
effirepro=peffi1*VTEMP-peffi2
if (effirepro.lt.0) then
effirepro=0
else
endif
C si prodnette<0, la perte de poids se fait au niveau des gonades
if (prodnette.gt.0) then
croisgon=effirepro*prodnette
croissoma=(1-effirepro)*prodnette
else
C si le poids des gonades=0, la perte de poids se fait sur le soma
if (VGON(i).gt.0.01) then
croisgon=prodnette
croissoma=0
else
croisgon=0
croissoma=prodnette
endif
endif
C perte d'azote due a la ponte
pontphyto=ponte/coefenerg
pertpont=pontphyto/pconvphy+(ponte-pontphyto)/pconvdet
C test sur le déclenchement de la ponte
seuil=pfraction*VHUI(i)
if ((VGON(i).eq.seuil).or.(VGON(i).gt.seuil)) then
C perte de poids par ponte en g de poids sec
VHUI(i)=VHUI(i)-ponte/ppsconv
C part énergétique de la ponte due au phytoplancton
pontphy=ponte/coefenerg
C perte de poids par ponte en gN/m3
VNHUI(i)=VNHUI(i)-(pontphy/pconvphy+(ponte-pontphy)/pconvdet)
C remise du PS de la gonade à sa valeur initiale
VGON(i)=0.01
C perte d'azote du système
pertsys=pertrespi+pertpont
else
endif
C croissance de l'huître
croissance=croissoma+croisgon
C part de la croissance énergétique due au phytoplancton
energphyto=croissance/coefenerg
C
C-----
C Biodépôts
C-----
C minéralisation

```



```

mineralbio=pdismin1*effetemp*VEN2BIO(i)
C sédimentation
  if (i.eq.1) then
    sedimbio=-pvitbio/hboite*VEN2BIO(i)
  else
    sedimbio=pvitbio/hboite*(VEN2BIO(i-1)-VEN2BIO(i))
  endif
C
C -----
C Dérivées eau
C -----
C Sels nutritifs
  DVEN2DIS(i)=minerali+mineralbio+excretzoo-consomphy
  $ +dispersion+apportdis+excretion
C Phytoplancton
  DVEN2PHY(i)=consomphy-broutzoo3-mortphy-(ingestphy/pconvphy
  $ *pnbindiv)+sedimphy
C Zooplancton
  DVEN2ZOO(i)=broutzoo3-mortzoo-feceszoo-excretzoo
C Azote détritique
  DVEN2DET(i)=mortphy+mortzoo+feceszoo-minerali
  $ -(ingestdet/pconvdet*pnbindiv)+sedimdet
C Huîtres en équivalence d'azote phyto et détritique
  DVNHUI(i)=energphyto/pconvphy+(croissance-energphyto)
  $ /pconvdet
C Huîtres en équivalence de poids sec
  DVHUI(i)=croissance/ppconv
  DVGON(i)=croisgon/ppconv
C biodépôts
  DVEN2BIO(i)=feceshui*pnbindiv-mineralbio+sedimbio
10 continue
C -----
C PROCESSUS SEDIMENT
C -----
C boucle sur les boîtes de sédiment
  do 30 i=pnboxe+1,pnboxe+pnboxs
C
C -----
C Azote détritique sédimentaire
C -----
  minerali1=psedmin*effetemp*(1-pdetres)*VSN2DET(i)
  residuel=pdetres*VSN2DET(i)
C
C -----
C Echanges entre boîtes sédimentaires
C -----
C avec la boîte i-1:
  if (i.gt.pnboxe+1) then
C diffusion Ndis
    diffus1=pdifsed*(VSN2DIS(i-1)-VSN2DIS(i))/hboits/hboits
C mélange azote détritique
    meldet1=pcoefmel*(VSN2DET(i-1)-VSN2DET(i))/hboits/hboits
C mélange azote résiduel
    melres1=pcoefmel*(VSN2RES(i-1)-VSN2RES(i))/hboits/hboits
    else
      diffus1=0
      meldet1=0
      melres1=0
    endif
C avec la boîte i+1:
  if (i.eq.pnboxe+pnboxs) then
    diffus2=0
    meldet2=0
    melres2=0
  else
    diffus2=pdifsed*(VSN2DIS(i+1)-VSN2DIS(i))/hboits/hboits
    meldet2=pcoefmel*(VSN2DET(i+1)-VSN2DET(i))/hboits/hboits
    melres2=pcoefmel*(VSN2RES(i+1)-VSN2RES(i))/hboits/hboits
  endif
C échanges globaux
  diffusion=diffus1+diffus2
  meldet=meldet1+meldet2
  melres=melres1+melres2
C
C -----
C Dérivées sédiment
C -----
C Azote dissous
  DVSN2DIS(i)=(1-pminres)*minerali1+diffusion
C Azote détritique
  DVSN2DET(i)=meldet-minerali1-residuel
C Azote résiduel
  DVSN2RES(i)=residuel+melres+pminres*minerali1
30 continue
C -----
C ECHANGES EAU/SEDIMENT
C -----
  distdiff=hboite/2+hboits/2
C dans la boîte d'eau au contact du sédiment
C transfert dissous à l'interface eau/sédiment en gN/m2/j
  relargage=pdifinter*(VSN2DIS(pnboxe+1)-VEN2DIS(pnboxe))
  $ /distdiff
C transfert dissous à l'interface eau/sédiment en gN/m3/j
  transfert1=relargage/hboite
C Remise en suspension du détritique en gN/m3/j
  remissusp1=pvitsusp*VSN2DET(pnboxe+1)/hboite
C dans la boîte de sédiment au contact avec l'eau
C transfert dissous

```

```

      transfert2=pdifinter*(VEN2DIS(pnboxe)-VSN2DIS(pnboxe+1))
$ /distdiff/hboits
C Remise en suspension du détritique en gN/m3/
  remissusp2=pvitsusp*VSN2DET(pnboxe+1)/hboits
C
C
C      Bilan au niveau eau/sédiment
C
  DVEN2DIS(pnboxe)=DVEN2DIS(pnboxe)+transfert1
  DVSNDIS(pnboxe+1)=DVSNDIS(pnboxe+1)+transfert2
  DVEN2DET(pnboxe)=DVEN2DET(pnboxe)+remissusp1
  DVSNDDET(pnboxe+1)=DVSNDDET(pnboxe+1)-remissusp2
C apports dans le sédiment en gN/m2/
$ apportdet=pvitphy*VEN2PHY(pnboxe)+pvitdet*VEN2DET(pnboxe)
  +pvitbio*VEN2BIO(pnboxe)
C apports dans le sédiment en gN/m3/
$ sédimentation=(pvitphy*VEN2PHY(pnboxe)+pvitdet*VEN2DET(pnboxe)
  +pvitbio*VEN2BIO(pnboxe))/hboits
  DVSNDDET(pnboxe+1)=DVSNDDET(pnboxe+1)+sédimentation
C-----
C
C      CONSERVATION DE LA MASSE D'AZOTE
C-----
C dans la colonne d'eau
  VAZOTOTE=0
  VNHUITOT=0
  do 40 i=1,pnboxe
    VEN2TOT(i)=VEN2PHY(i)+VEN2ZOO(i)+VEN2DIS(i)+VEN2DET(i)
  $ +VEN2BIO(i)
  VAZOTOTE=VAZOTOTE+VEN2TOT(i)
  VNHUITOT=VNHUITOT+VNHUI(i)*pnbindiv
40 continue
C dans le sédiment
  VAZOTOTS=0
  do 50 i=pnboxe+1,pnboxe+pnboxs
    VSN2TOT(i)=VSN2DIS(i)+VSN2DET(i)+VSN2RES(i)
  VAZOTOTS=VAZOTOTS+VSN2TOT(i)
50 continue
C dans le système global
  VN2TOT=VAZOTOTE*hboite+VAZOTOTS*hboits
  VN2TOTA=(VAZOTOTE+VNHUITOT)*hboite+VAZOTOTS*hboits

```

END

tab. : correspondance entre les codes des paramètres utilisés dans le listing et ceux utilisés dans les équations (cf tableaux 3, 5 et 6 en annexe 1).

LISTING	IDENTIFICATION
Divers	
pboxe	nbeau
pboxs	nbséd
psurface	surface
pmultipl	apportsBV
pcoefdisp	dispersion
Phytoplancton	
pphysn1	μ max
ptemp	kT
pphylopt	lopt
pcoeffext	ki
pbeau	H
pphysn2	KNdis
pphysn3	KSi
pphyass	assphyto
pphymor1	mphy
pvitphy	sédimphyto
Zooplancton	
pzoopr1	rmax
pzoov1	kz
pzoov2	P0
pzooass	asszoo
pzoomor	mzoo
pzooexc	excrzoo
Azote détritique	
pdismin1	miné-eau
pvitdet	sédimdétri
Huître	
pbindiv	nbindiv
Filtration	
pfilt1	af
pfilt2	bf
pfilt3	cf
pfilt4	df
Respiration	
presp1	ar
presp2	br
presp3	cr
presp4	dr
Assimilation	
phuiass1	aea
phuiass2	bea
Excrétion	
pexcr1	aex
pexcr2	bex
pexcr3	cex
Reproduction	
peffi1	aer
peffi2	ber
pfraction	seuil

LISTING	IDENTIFICATION
Conversions	
pfilconv	filconv
prespconv	respconv
pexcrconv	excrconv
ppsconv	PSconv
pconvphy	chlaconv
pconvdet	Ndetconv
Blodépôts	
pvitbio	sédimbiod
Sédiment	
phsed	Hséd
psedmin	miné-séd
pdifinterf	diffusion
pvitsusp	remise en suspension
pdifsed	diffséd
pcoefmel	mélange
pminres	a
pdetres	b