

This paper not to be cited without the author's permission ; contact author for correct future citation

International Council for the
Exploration of the Sea

ICES 1989 EMEM/N° 9

APPROCHES DE LA CAPACITE TROPHIQUE DES ECOSYSTEMES CONCHYLICOLES

Maurice HERAL

Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC)
IFREMER, B.P. 133 - 17390 LA TREMBLADE (France).

Paper to be presented at :

International Council for the Exploration of the Sea (ICES) Symposium : "The Ecology and Management Aspects of Extensive Aquaculture," Nantes, France 20-23 June 1989.

RESUME

Les différentes méthodes d'estimation de la capacité trophique des écosystèmes cultivés par l'ostréiculture et la mytiliculture sont présentées par ordre de complexité croissante. Ainsi les rendements des productions permettent de suivre si l'adéquation entre l'importance du stock cultivé et la disponibilité de nourriture est réalisée. Par ailleurs, l'étude des stocks cultivés et de la production annuelle a permis la réalisation de modèles dynamiques globaux démontrant le maximum de production annuelle que peut supporter un écosystème donné. Ces deux dernières approches prennent pour hypothèse que l'environnement est constant. L'étude des relations trophiques permettant de simuler les performances de croissance des mollusques peuvent se classer selon deux critères, (i) leur niveau de complexité du couplage de la biologie et de la physique, (ii) le nombre de compartiments biologiques étudiés et simulés. La physique est le plus souvent intégrée au niveau d'un bilan global, l'écosystème étant considéré comme une seule boîte où les flux résiduels et les temps de séjour moyens sont intégrés. Quelques modèles multi-boîtes prennent en compte les flux résiduels entre différentes boîtes et simulent par advection et dispersion le transport de la nourriture particulaire. Les lois biologiques étudiées, sont alors les lois classiques bioénergétiques pour la population cultivée : filtration, ingestion, assimilation, respiration, permettant une simulation des productions. Généralement, les compartiments biologiques étudiés sont peu nombreux lorsque la physique est complexe, par contre des modèles à 10 ou 30 compartiments biologiques sont étudiés en considérant alors une physique rudimentaire et un état à l'équilibre. Cependant, le modèle couplant une physique réaliste avec les principaux compartiments biologiques et leur variabilité spatio-temporelle reste à réaliser.

ABSTRACT

The different methods for the estimation of the carrying capacity of cultivated area by oyster or mussel farming are presented gradually by order of complexity. The yield of production permit to follow if the adequation between the importance of the cultivated biomass and disponibility of food is realised. In another way, the study of the cultivated biomass and the annual production could be used for the building of global dynamic models showing the maximum of annual production that a bay can support. These approaches take for main hypothesis that the environment is constant. The study of the trophic relations for simulation of the growth rate of molluscs can be presented in function (i) of the level of complexity of the coupling between physical and biological model (ii) of the number of biological compartments. The physic is very often considered in a global approach, the ecosystem is represented by a large box where the residual fluxes and the mean residence time are the physical parameters. Some models are built with several boxes with the residual fluxes between the boxes, the transport of the particular food is realised by a model of advection and dispersion. For the biological laws, the classical laws of bioenergetics of the cultivated population are used with filtration, injestion, assimilation and respiration which permit to predict the growth rate. Generally, the biological compartments are not numerous when the physical models are complex and at the contrary certain biological models can have 10 or 30 biological boxes but with no physical approach or a very rudimentary one. But the model, coupling a realistic physic with the main biological compartments and their spatio-temporal variability, is not yet proposed.

Avant d'implanter une aquaculture de mollusques dans de nouveaux secteurs, les professionnels sont demandeurs d'une évaluation des potentialités d'élevage des sites, des normes de densité, et des possibilités d'expansion compatibles avec une rentabilité économique acceptable. De même, l'apparition de déclin dans les performances des élevages conchylicoles dans les bassins où cette industrie est déjà développée conduit à envisager une régulation des biomasses cultivées en fonction des potentialités trophiques des écosystèmes concernés (Incze et al., 1981 ; Héral, 1985). Pour réaliser ces évaluations, des modèles sont nécessaires.

1. Modèle global

Plusieurs méthodes sont utilisées pour répondre à ce besoin. Une première démarche empirique est appliquée par les éleveurs de certains pays. Au Japon, par exemple les ostréiculteurs suivent le rendement des élevages. Lorsque celui-ci descend en-dessous d'un seuil déterminé sur la base des critères de rentabilité économique, les coopératives peuvent décider de réduire les charges en élevage.

En effet, des différences substantielles des taux de croissance pour la même espèce peuvent être relevées dans différents sites de différents pays (tableau 1) mais aussi dans le même site mais à des niveaux d'exploitation différents de la baie.

Le principal facteur qui peut expliquer ces différences de croissance est la nourriture disponible

- La première est la valeur nutritive intrasèque de la baie pour les mollusques qui est fonction de la biomasse phytoplanctonique mais aussi de ses caractéristiques hydrauliques (vitesse des courants, temps de résidence des masses d'eau...).

Ainsi Walne et Spencer (1971) et Cooke et Bany (1975) testent respectivement les performances de croissance en Angleterre et en Irlande de différentes baies et estuaires. Ils obtiennent une très grande variabilité de croissance de 1 à 10. Dans ces expériences, les biomasses testées sont faibles et il n'existe pas d'autres élevages de mollusques, ces résultats reflètent donc bien le niveau trophique de chaque secteur.

- La seconde est l'impact de la densité des élevages sur la nourriture disponible qui dépend de :

* La densité locale provoquant une compétition spatiale. Par exemple il a été démontré que la croissance des huîtres est en relation avec la surface disponible pour le captage (Shafee et Sabatier, 1986). Cette observation pour les juvéniles est aussi valide pour les adultes. De nombreux auteurs ont démontré que la croissance est fonction de la densité sur le sol, dans les paniers, dans les poches ou sous les radeaux.

* La densité générale de mollusques cultivés ou naturels présents dans l'écosystème. Ainsi dans la baie d'Hiroshima, plus grande baie productrice d'huîtres dans le monde, le développement rapide de 1955 à 1970 du nombre de radeau en élevage a permis une augmentation proportionnelle de la production de 54 000 à 110 000 tonnes, en gardant d'excellentes performances de croissance puisque la commercialisation des huîtres adultes s'effectuait après un an d'élevage. Par contre suite à cette forte augmentation des biomasses cultivées, le temps de croissance des huîtres s'allonge (2 ans), entraînant des complications dans les rotations des élevages et augmentant les coûts de production.

Cependant de réguler les charges en élevage en fonction des performances de croissance ne permet pas de déterminer si les baisses de rendement sont dues à des modifications environnementales (pollution, baisse des apports trophiques...), à des surcharges, ou encore aux fluctuations des compétiteurs sauvages (moule, coque, crépidule...) consécutives aux variations naturelles du recrutement de leurs populations.

Tableau 1 : Performance de croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* en Europe et sur la côte Méditerranéenne (x). Weight at the beginning of the culture (Héral, 1989).

<u>C. gigas</u> Authors	Locality	Total weight after 12 months	Total weight after 24 months
Askew, ⁴¹ ²⁹	Emsworth Harbour (U.K.)	34 g (5 g) 60 g	100 g
	Newton Bay (U.K.)	52 g	
Hall, ³¹ Walne Spencer ³⁵	Linne Mhiurich (U.K.)	14 g	58 g
	Emsworth Harbour (U.K.)	20 g	70 g (16 months)
Cooke, Barry ³⁶	Menai Straits (U.K.)	50 g	130 g
	Rossmore (Ireland)	46 g	-
	Carlinglard	16 g	-
	Bullinakill	6 g	-
Meixner ⁴² Neudecker ⁴³	Carna	3 g	-
	Flensburg Baltic North Sea (Germany)	8 g (12) 60 g	60 g
Seaman, ⁴⁴	Flensburg Fjord (Germany)	24 g	-
Shafee Sabatie ³⁷	Oualidia (Maroc)	(6 g) 43 g	120 g
Auger ⁴⁵	Etel (France)	12 g - 29 g	-
Deslous-Paoli ⁴⁶	Marennes-Oléron (France)	48 g	60 g
Berthomé et al. ⁴⁷	Marennes-Oléron (France)	35 g	60 g
Landrein et al. ⁴⁸	Thau (France)	35 g - 50 g	68 g 116 g (20 months)
	Dosdat ⁴⁹	Corse (France)	-
Bougrier et al. ⁵⁰	Arcachon (France)	15 g (18 months)	58 g (30 months)
	Marennes-Oléron (France)	8 g (18 months)	27 g (30 months)
	Bretagne Sud (France)	28 g (18 months)	99 g (30 months)
Héral et al., ⁶	Marennes-Oléron (France)	1970 50 g	100 g
		1972 33 g	75 g
		1974 20 g	50 g
		1975-1981 20g	40 g
		1984 15 g	30 g
Hughes-Games ³⁹	Fish pond (Israel)	(4 g) 79 g 92 g	-
Filic, Kraljovic Ozetic, ³⁴	Lim Canal (Yugoslavia)	26 g	103 g

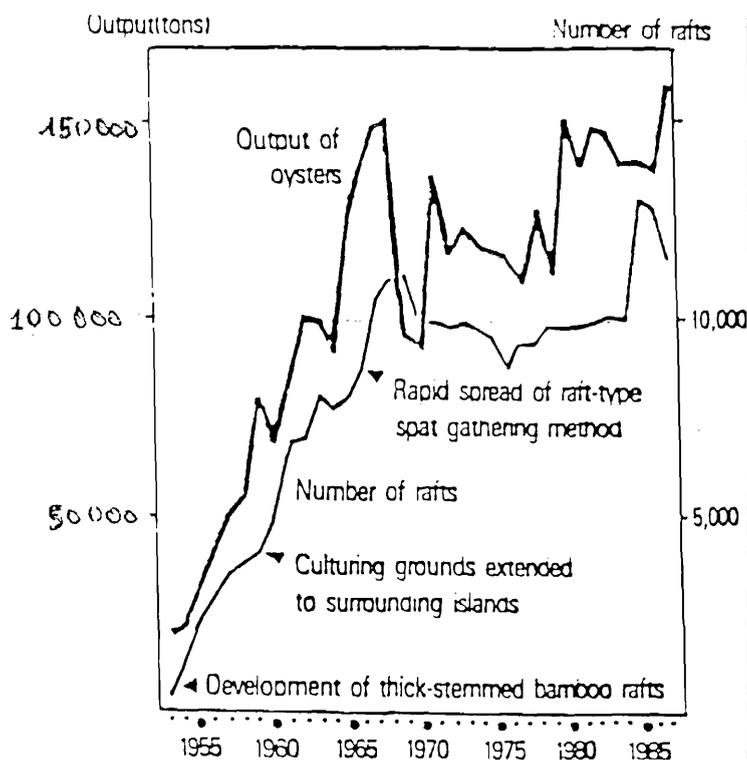


Figure 1 : Evolution de la production annuelle en fonction du nombre de radeau d'élevage dans la baie d'Hiroshima (source Fishery Journal, 1989).

A l'image des méthodes utilisées en halieutique, on peut recourir à un modèle global de production représentant l'évolution de la production totale et du rendement (production/biomasse) en fonction de la biomasse présente dans un bassin donné. Un tel modèle sera construit à partir d'une série historique de données sur les productions annuelles et les biomasses correspondantes (Héral et al., 1985 ; Héral et al., 1986). Il s'agit là d'un traitement mathématique d'observations empiriques. Cette approche permet de vérifier l'existence de phénomènes de densité-dépendance et de définir analytiquement les termes de la régulation du cheptel : biomasse, durée du cycle d'élevage et taux de survie. Cette méthode admet que la capacité trophique est restée stable sur la période considérée, même si elle a pu manifester une certaine variabilité interannuelle.

Le suivi des performances de croissance montre dans le temps aussi bien pour l'huître portugaise que pour l'huître japonaise, un allongement marqué des temps de croissance (fig. 2) parallèlement à une augmentation des mortalités chroniques (fig. 2).

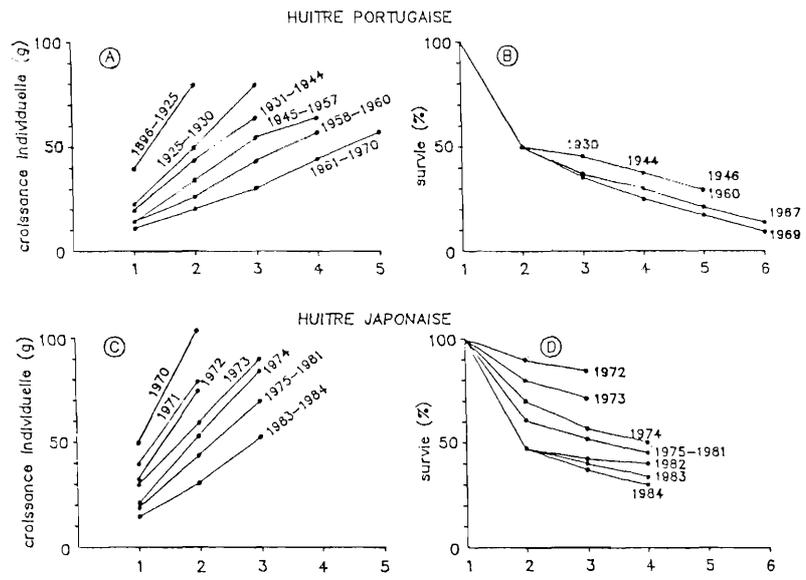


Figure 2 : Evolution des temps de croissance nécessaires pour obtenir une huître commercialisable, (A) huîtres portugaises ; (B) huîtres japonaises et des taux de survie après la première année d'élevage, (C) huître portugaise, (D) huître japonaise, d'après Héral et al., (1986).

A partir des productions annuelles, en tenant compte des rendements des huîtres cultivées : croissance et mortalité, les stocks en élevage ont été calculés (fig. 3).

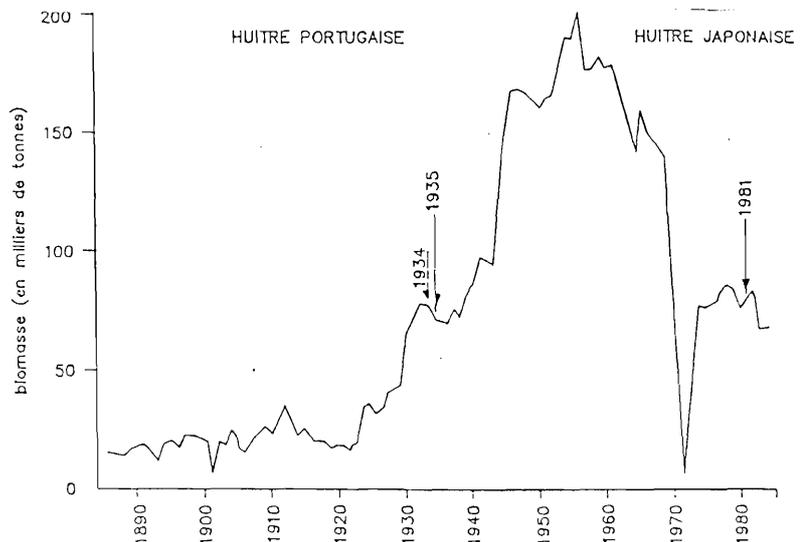


Figure 3 : Evolution calculée de la biomasse d'huîtres cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron (d'après Héral et al., 1986).

La mise en relation du stock en fonction de la production montre nettement qu'au delà d'une certaine biomasse en culture, la production tend à plafonner atteignant un pallier maximum de 40 000 tonnes. Ce pallier correspond à la capacité maximale de production de l'écosystème limitée par les capacités trophiques de la baie (fig. 4). La production maximale du bassin peut être définie grâce à une modélisation de la courbe d'évolution de la production par une équation du même type que celle appliquée aux croissance de population. Ainsi l'équation de Bertalanffy est de la forme $P = P_{max} (1 - e^{-KB})$, où P est la production maximale du bassin de Marennes-Oléron et B est le stock en élevage. Pour Crassostrea angulata $K = 0,026$ et $P_{max} = 41\ 873$ tonnes, pour Crassostrea gigas $K = 0,0288$ et $P_{max} = 42\ 450$ tonnes. Parallèlement le rapport Production sur stock (P/B) en fonction du stock suit une exponentielle négative marquée, traduisant la baisse des rendements des élevages

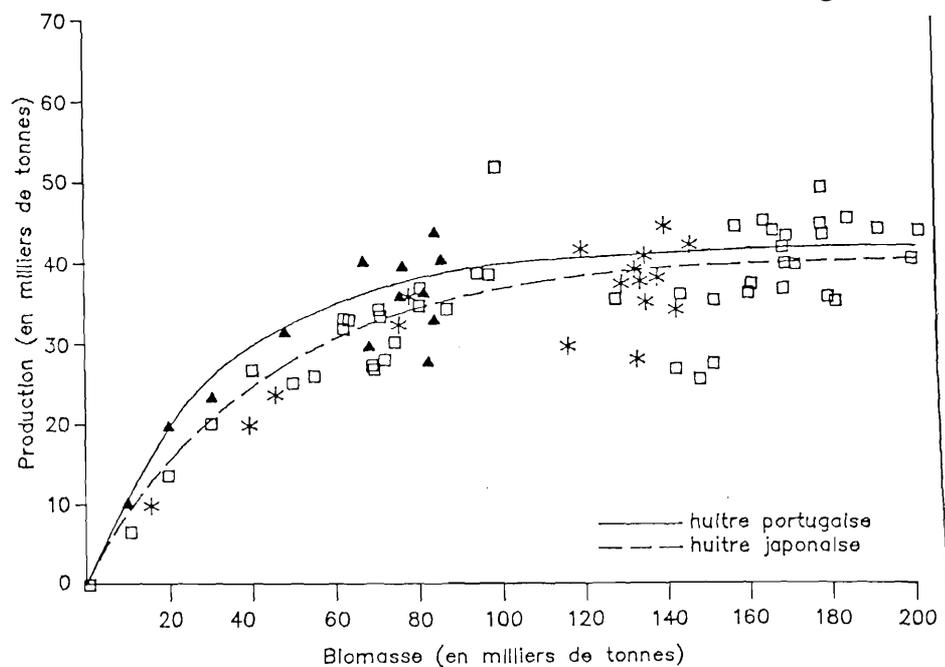


Figure 4 : Evolution de la production en fonction de la biomasse en élevage pour l'huître Crassostrea angulata (□), Crassostrea gigas (▲) et pour Crassostrea gigas transformée en équivalent Crassostrea angulata (*), d'après Héral et al., 1986.

La production maximale de 40 000 tonnes peut être atteinte avec un stock de Crassostrea angulata de 130 000 tonnes et avec un stock de Crassostrea gigas de 80 000 tonnes. Cette différence entre les deux espèces s'explique par les besoins énergétiques de chaque huître. A biomasse égale, l'assimilation de nourriture par l'huître japonaise est 1,7 fois

supérieure à celle de l'huître portugaise (Héral et al., 1986), si l'on veut comparer l'effet de ces deux huîtres sur l'écosystème, il faut alors tenir compte de ce coefficient de transformation. Cette approche montre que sans aménagement du cheptel, les charges cultivées par des exploitants tendent à dépasser la biomasse minimale nécessaire pour atteindre le potentiel maximum de production et qu'il y aurait nécessité d'une régulation des quantités en élevage pour diminuer la durée du cycle d'élevage et les mortalités chroniques.

Toutefois, cette méthode présente deux inconvénients. Premièrement, on doit disposer d'une série d'observations sur un intervalle de variation du cheptel suffisant pour déterminer les relations recherchées. Cela n'est pas toujours possible, soit que les données historiques nécessaires ne soient pas disponibles, soit que l'intervalle de variation observé ne soit pas suffisant. Ce sera le cas, en particulier, pour des bassins ne faisant pas encore l'objet d'un élevage important : on ne pourra pas y évaluer longtemps à l'avance le plafond de production. En second lieu, avec la diversification et l'intensification des usages concurrentiels de la bande côtière (construction de barrages et utilisation de l'eau, apports d'engrais, apports terrigènes et sédimentations,...), il devient nécessaire de prévoir les effets particuliers de ces usages antagonistes sur la capacité biotique des bassins conchylicoles et, si possible, d'en anticiper quantitativement l'impact. De même, on pourra souhaiter savoir si l'on ne peut améliorer l'utilisation de cette capacité trophique en recourant à la polyculture de façon à jouer sur l'abondance relative des différentes espèces élevées, ou des classes d'âges d'une même espèce (pré-grossissement, grossissement). Pour répondre à ces questions, le recours à des modèles analytiques est nécessaire. On mettra alors en relation la demande nutritionnelle des cheptels cultivés et la nourriture disponible, dans le but d'établir des relations biomasse-production.

2. Modèles analytiques

En un premier temps, de nombreux auteurs se sont attachés à mesurer in situ l'impact du broutage par les mollusques sur la colonne d'eau afin d'arriver à mettre en évidence des relations entre la croissance et les paramètres environnementaux et à élaborer des bilans d'énergie.

La matière organique particulaire et sa composition, fonction des concentrations des sites, est en relation étroite avec la croissance des mollusques comme l'ont montré un certain nombre d'auteurs (tableau 2). Ainsi par exemple, en milieu estuarien, la charge sestonique élevée produit un effet négatif sur la croissance, induisant un amaigrissement marqué pendant les périodes hivernales. S'il n'apparaît pas de relations étroites entre la production de chair et la matière organique détritique, par contre la croissance pondérale est liée à la biomasse chlorophyllienne (Héral et al., 1983-1984 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). A l'opposé en Méditerranée, dans des milieux peu turbides, la matière organique assimilable par les mollusques au sens de Widdows et al. (1971) c'est à dire la somme des protides, lipides et glucides particuliers regroupant la matière organique faible d'origine phytoplanctonique, bactérienne ou détritique mais facilement lysable (Etcheber et al., 1985) est en relation étroite avec la croissance des moules (Parache, 1985 ; Parache et Massé, 1986-1987). De même Wildish et Kristmanson (1984-1985) mettent en évidence expérimentalement, avec des charges sestoniques faibles une relation entre la croissance de la moule et la teneur en seston vivant mesurée par l'ATP en fonction des courants. Fréchette et Bourget (1985) montrent in situ qu'une population de moule entraîne une déplétion en matière organique fonction du courant. L'ensemble de ces résultats suggère que les populations de bivalves pourraient être dans des conditions de nourriture limitantes en particulier dans des milieux fermés où la circulation résiduelle des masses d'eau est faible. Il apparaît en outre que les principaux

Tableau 2 : Revue des études sur les relations trophiques.

Authors	Species	Dependent Variable	Positive factors	Negative factors	Calculation used to establish correlation
Hargrave and Peer (1973)	Benthic biomass	Biomass	Chlorophyll <i>a</i>	—	No
Lelong and Riva (1976)	<i>Ruditapes philippinarum</i>	Length	Phytoplankton, T°, salinity	—	No
Vahl (1980)	<i>Chlamys islandica</i>	Dry weight	—	PIM	No
Héral <i>et al.</i> (1983)	<i>Crassostrea gigas</i> (adult)	Dry weight	—	PIM	No
Deslous-Paoli and Héral (1984)	<i>Crassostrea gigas</i>	Dry weight	—	PIM	No
Fréchette and Bourget (1985)	<i>Mytilus edulis</i>	Length Dry weight	POM	—	No
Wallace and Reinsnes (1985)	<i>Chlamys islandica</i>	Dry weight	Food quantity, PIM, % POM.	—	No
Wildish and Kristmanson (1979)	Biomass	Biomass	ATP current speed, POM	—	No
Wildish and Kristmanson (1984)	<i>Mytilus edulis</i>	Biomass	ATP current speed, POM	—	No
Wildish and Kristmanson (1985)	<i>Mytilus edulis</i>	Wet weight	POM current speed	—	No
Beninger and Lucās (1984)	<i>Ruditapes philippinarum</i> , <i>Ruditapes decussatus</i>	Dry weight	No correlation with: temperature salinity	—	Non parametric tests
Soniat <i>et al.</i> (1985)	<i>Crassostrea virginica</i>	Dry weight gonad	Proteins, Lipids, Carbohydrates	Temperature	Non parametric tests
Wildish <i>et al.</i> (1981)	Molluscs	Biomass	Log ATP current speed	Erosion sediment	Linear regression
Kautsky (1982)	<i>Mytilus edulis</i>	Length	T°, chlorophyll <i>a</i>	—	Linear regression
Deslous-Paoli <i>et al.</i> (1982)	<i>Crassostrea gigas</i>	Biochemical composition	Chlorophyll <i>a</i> , carbohydr.	PIM	Factor analysis
Héral <i>et al.</i> (1984)	<i>Crassostrea gigas</i>	Dry weight	T°, chlorophyll <i>a</i> , pheopigment dissolved orga. (sediment and water)	Bacteria	Multiple linear regression
Bodoy and Plante-Cuny (1984)	<i>Ruditapes decussatus</i>	Length	Chlorophyll <i>a</i> , primary production (water + sediment)	—	Multiple linear regression
Plante-Cuny and Bodoy (1987)	<i>Donax trunculus</i>	Length	Chlorophyll <i>a</i> (T°, No significant)	—	Multiple linear regression
Page and Hubbard (1987)	<i>Mytilus edulis</i>	Length	Chlorophyll <i>a</i> (T°, No significant)	—	Multiple linear regression
Parache and Massé (1986)	<i>Mytilus galloprovincialis</i>	Length	Pheopigment proteins	—	Stepwise regression
Parache and Massé (1987)	<i>Mytilus galloprovincialis</i> (adults, juveniles)	Dry weight	Lipids, carbohydrates, T°, proteins	—	Stepwise regression

paramètres à retenir pour expliquer la croissance des mollusques sont la température, la charge sestonique, la matière organique particulaire et la biomasse phytoplanctonique.

Cependant mettre en évidence in situ les liaisons entre les paramètres nutritifs et les populations de mollusques, nécessite une stratégie d'échantillonnage de la colonne d'eau adéquate permettant d'apprécier les fluctuations temporelles des constituants de la matière organique particulaire. Or les malacologistes qui étudient simultanément les mollusques et leur milieu environnant développent des stratégies adaptées pour l'étude des mollusques mais appliquent des stratégies souvent très rustiques pour la colonne d'eau : prélèvement ponctuel mensuel.

Peu d'auteurs ont à partir de leurs observations modéliser la croissance des mollusques. L'analyse des corrélations et de régressions multiples permet d'utiliser des modèles empiriques mais qui ne peuvent être appliqués qu'avec l'hypothèse de linéarité. Gouletquer et Bacher (1989) et Bacher et Gouletquer (1989) construisent des modèles de croissance non linéaires où le taux de croissance est relié aux axes d'une analyse en composante principale décrivant les interactions eau-sédiment.

Wildish et Kristmanson (1979) construisent un modèle où la biomasse et la croissance des animaux benthiques sont fonction de la concentration de nourriture de vitesse du courant et de la rugosité de l'interface eau-sédiment.

Verhagen (1986) et Smaal et al. (1986) incluent dans ce dernier modèle la profondeur et la longueur des bancs de moule et construisent des courbes de déplétion en seston en fonction du flux sur le fond (fig.5).

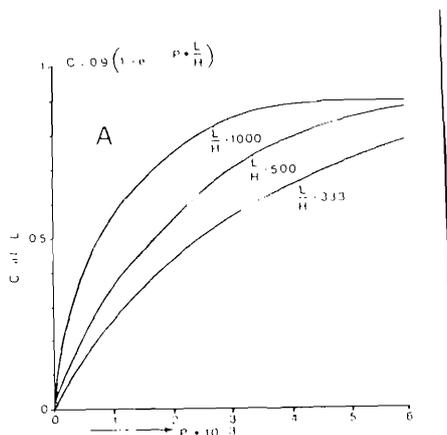


Figure 5 : Déplétion du seston (C) en fonction du flux sur le fond : $P = O N/V$ où $O N$ est le taux de filtration multiplié par la biomasse et V la vitesse du courant près du fond dans le cas où la profondeur < 3 m $L =$ longueur du banc et H la profondeur.

Le modèle énergétique de Bayne et al. (1976) simule le taux d'accroissement de chair de la moule Mytilus par :

$$\frac{dw}{dt} = RIADM - SR - RR - REP$$

où w est le poids sec en mg,

RIADM est le taux d'apport de la matière organique sèche assimilable, il est égal au taux de filtration multiplié par la concentration de la nourriture moins la quantité de pseudofécès (Widdows et al., 1979), le tout multiplié par le taux d'assimilation.

SR est la consommation standard d'oxygène convertie en énergie,

RR est la consommation de routine d'oxygène convertie en énergie,

REP est l'effort de reproduction

Ce modèle a été appliqué par Verhagen (1985) pour prédire la croissance de différentes cohortes de moules dans le lac de Gravelingen (fig. 6).

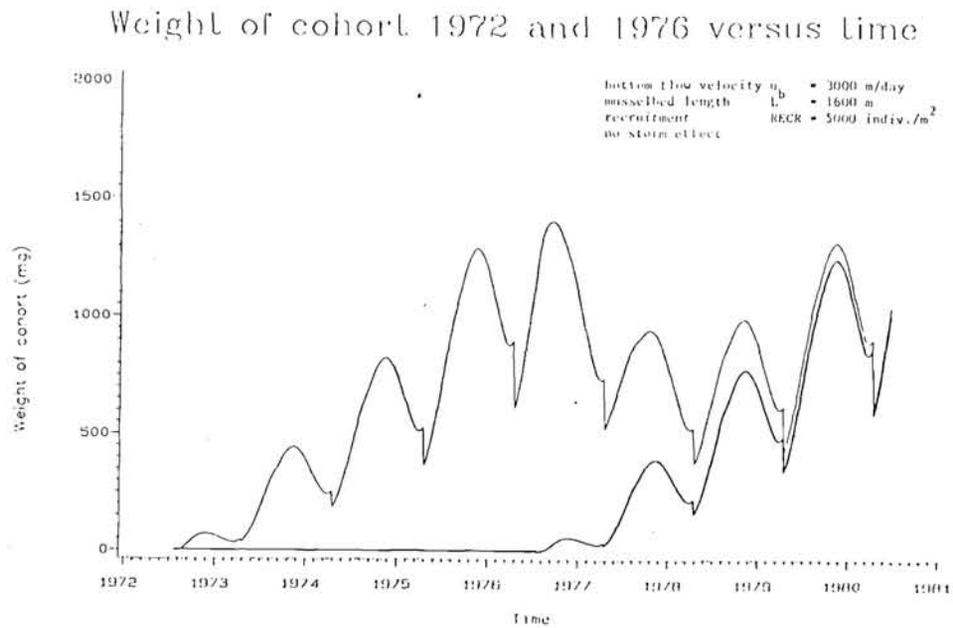


Figure 6 : Evolution de la croissance de différentes cohortes de *Mytilus edulis* pour un recrutement de 1972 et 1977 (Verhagen, 1985).

Un modèle énergétique de même nature est appliqué par Bacher et al. (1989) pour simuler la croissance de *C. gigas* (fig. 7).

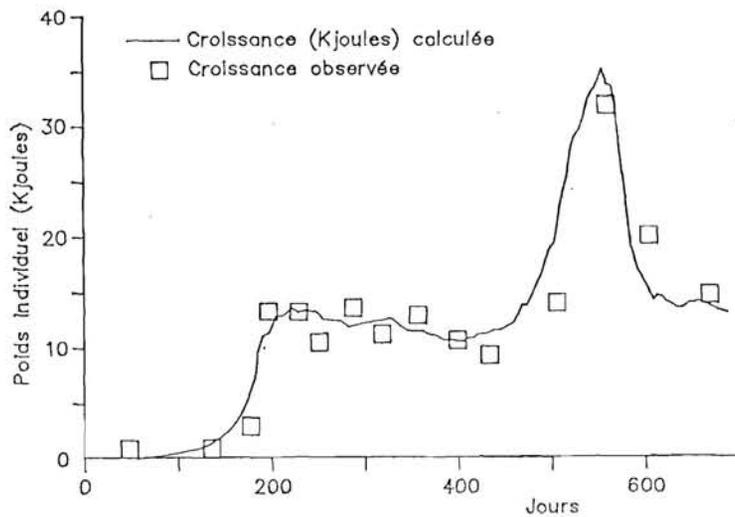


Figure 7 : Modélisation de la croissance de l'huître *C. gigas* dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher et al., 1989).

Parallèlement, un certain nombre de travaux ont essayé de mesurer in situ la consommation par les populations cultivées. La relation entre la quantité de nourriture qui passe par unité de temps et la demande énergétique d'une population a été établie par différents auteurs (tableau 3) et oscille entre 1 et 10 % selon les travaux.

Tableau 3 : Pourcentage de phytoplancton retenu par des huîtres et moules pour un courant de 1 m/s^{-1} et une biomasse sèche de 1 kg (Héral, 1987).

authors + site	species biomass in dry weight per m^2	cultures distributed in water section of	% of chloro-phyll retained	current	% retention per m^2 for current of 1 m/s with dry biomass of 1 kg	% retention per m^3 for current of 1 m/s with dry biomass of 1 kg
Héral et al. (1983) Marennes-Oléron (France)	<i>C. gigas</i> adult 261 g	0.1 m	2.4%	0.7 m/s	13.1	1.31
Deslous-Paoli and Héral (1984) Marennes-Oléron (France)	<i>C. gigas</i> juvenile 65 g	0.1 m	1.5%	0.7 m/s	32.9	3.9
recalculated after Cabanas et al. (1979) Ria de Arosa (Spain)	<i>M. edulis</i> 2 yr. 13 250 g	8 m	60%	0.05 m/s	90.6	11.3
Recalculated after Rodhouse et al. (1985) Ireland	<i>M. edulis</i> 2 yr 20 000 g	10 m	47%	0.1 m/s	23.5	2.35

On peut remarquer que ce calcul théorique basé sur des mesures in situ considère que le flux de nourriture n'est utilisé qu'une seule fois par les mollusques, l'écosystème étant considéré comme un race-way avec une culture limitée à 1 m^2 , l'effet cumulatif et l'épuisement successif de toute la tranche d'eau ne se produisant pas.

Fréchette et Bourget (1985) par ailleurs indiquent que l'intensité de la déplétion au-dessus des bancs de moules varie en fonction des conditions hydrodynamiques qui contrôlent la disponibilité de la nourriture et Fréchette et al. (1989) modélisent ces relations.

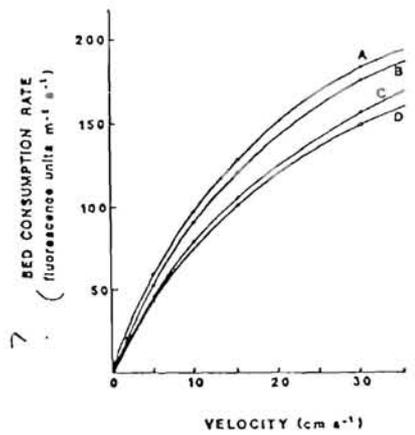


Figure 8 : Evolution du taux de consommation par *Mytilus edulis* en fonction de la vitesse du courant (Fréchette et al., 1989).

En un deuxième temps, les flux et les principales relations entre les différents maillons d'un écosystème peuvent être modélisés en intégrant les flux d'énergie à travers la communauté benthique. Les modèles d'écosystèmes sont conçus pour démontrer les caractéristiques principales du fonctionnement des écosystèmes. A la suite des travaux d'Odum (1971) sur les flux énergétiques, Wiegert (1974) formalise les relations mathématiques d'un modèle d'écosystème. Ainsi les flux de sels nutritifs (apport, recyclage, minéralisation) la production primaire et bactérienne et la consommation des différents taxons participant à la compétition trophique ou à la prédation sont identifiés. Deux types de modèles peuvent être développés : soit les modèles du type "prédateur proie" (Wiegert, 1981) repris notamment par Pace et al., 1984 et par Chardy (1987), soit les modèles de flux d'entrée et de sortie permettant de tracer les principales relations entre les compartiments (Patten et al., 1976).

Dame et al. (1977), et Dame et Patten (1981) présentent des relations linéaires énergétiques entre 23 compartiments d'un banc d'huître en état d'équilibre (fig. 9). Ces auteurs démontrent qu'approximativement 11 % de l'énergie sont utilisés.

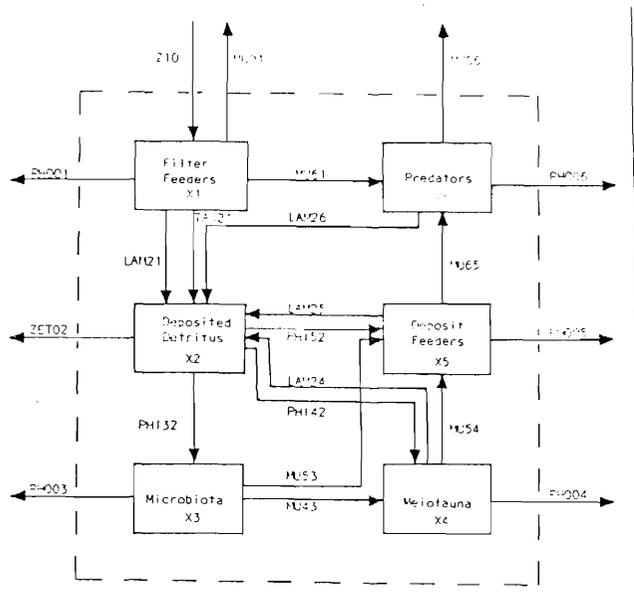


Figure 9 : Flux des différents compartiments d'un banc d'huître intertidal (Dame et Patten, 1981).

Par une démarche prédateur-proie, Wiegert et Penas-Lado (1982) établissent un bilan des flux d'azote entre 15 compartiments de l'écosystème de la Ria de Arosa (Espagne). En simulant les effets d'une augmentation du nombre de radeaux d'élevage de moule, ces auteurs peuvent prévoir une augmentation de l'accumulation d'azote dans les sédiments et une baisse de la croissance des moules et des huîtres (fig. 10).

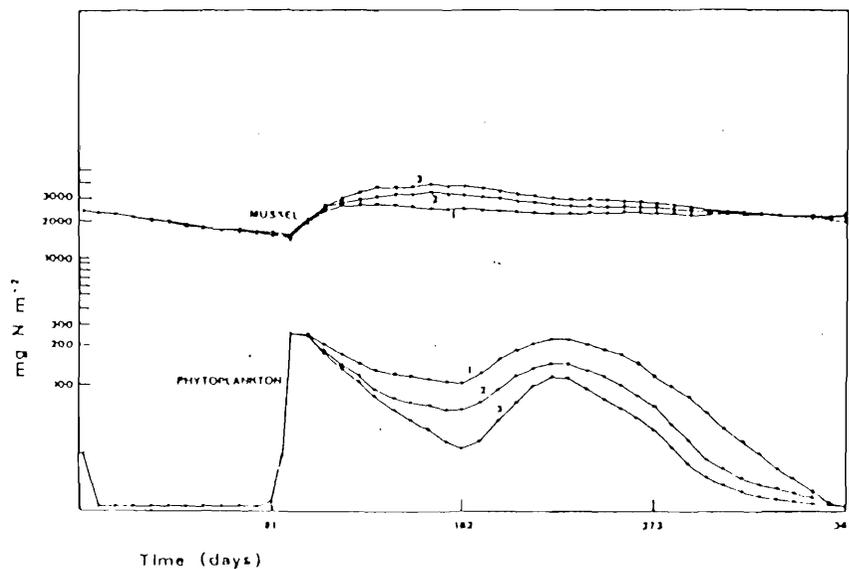


Figure 10 : Variations dans les biomasses phytoplanctoniques et de moule pour une année de simulation. Courbe 1 : situation actuelle, courbe 2 : 2 600 radeaux, courbe 3 : 3 200 radeaux (Wiegert et Penas Lado, 1982).

Malheureusement, pour bien comprendre le fonctionnement des différents compartiments, cette approche implique des études pluridisciplinaires longues et complexes. Mais elle nécessite d'être appliquée à un écosystème en équilibre pour lequel l'énergie est conservée sur un cycle annuel avec la somme de l'énergie entrant égale à la somme des sorties pour chacun des compartiments. De plus cette approche est conçue pour fonctionner par un écosystème fermé (lagune, marais) mais n'est pas construite pour introduire les apports allochtones. Ceci oblige soit à différentes simulations de cas types d'injections de flux externes aux systèmes (Wiegert, 1982 ; Pace et al., 1984) soit le modèle est utilisé pour évaluer cette énergie allochtone lorsque les autres compartiments sont mesurés (Chardy, 1987) (fig. 11).

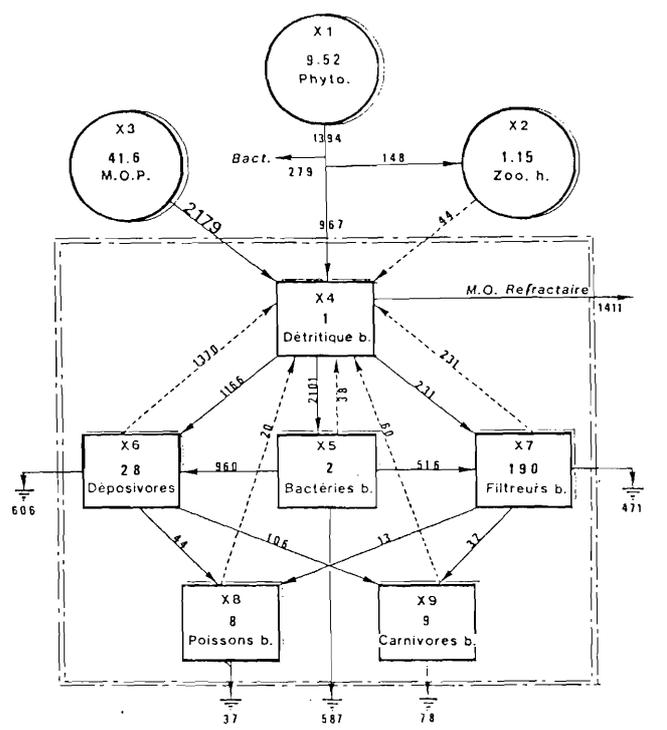


Figure 11 : Résultats du modèle de simulation du système benthique. Les biomasses sont exprimées en Kcal/m² et les flux en Kcal/m²/an (Chardy, 1987).

Lorsqu'un écosystème n'est utilisé qu'à l'élevage d'une seule espèce, les modèles biologiques peuvent être réduits à la représentation de la relation entre l'espèce en question et la nourriture disponible. Le modèle décrit par Incze et al. (1981) est basé sur le flux de

particules et la consommation par filtration des mollusques (moule) (fig. 12). Sur la base des résultats de Mason (1976) et de Fraga et Vives (1961), ce modèle admet que la nourriture ne doit pas être consommée à plus de 50 %. Ces auteurs prennent comme autre postulat que la croissance des mollusques est constante, si la déplétion de nourriture n'est pas supérieure à 50 %. Ces hypothèses de travail ont été reprises par Rosenberg et Loo (1983), et Carver et Mallet (sous presse), pour déterminer la capacité trophique de milieux consacrés à l'élevage de la moule en Suède et au Canada, c'est une approche identique que développe Kholodov et al. (ce symposium).

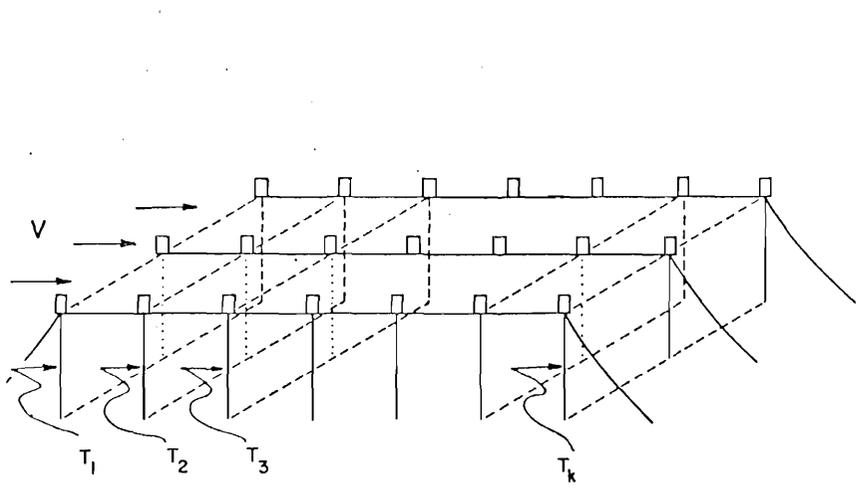


Figure 12 : Modèle pour déterminer l'impact de culture intensive de moules sur la concentration du seston, V : flux du courant, T1, T2... : unité d'élevage de longue ligne (Incze et al., 1981).

L'approche énergétique permet d'améliorer le modèle précédent. Dans les écosystèmes côtiers, en effet, la composition qualitative et quantitative de la nourriture est très variable. Aussi un indice énergétique est-il un meilleur estimateur qu'un indice pondéral (Héral, 1985). L'estimateur le plus généralement utilisé est la nourriture assimilable par les mollusques (Widdows et al., 1979).

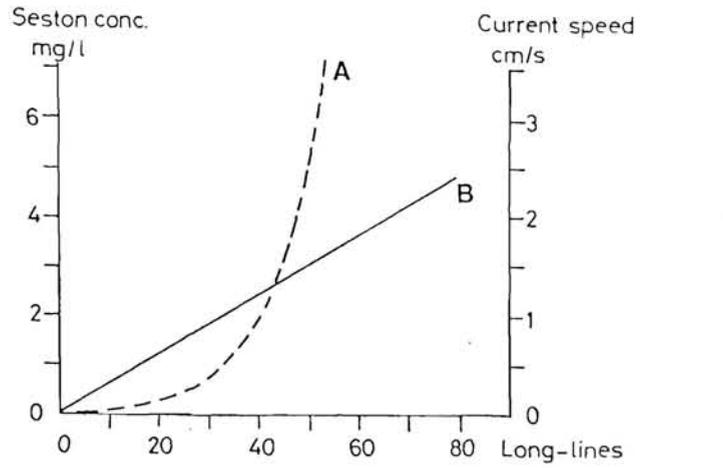


Figure 13 : Evolution des charges en seston en mg.l^{-1} (A) et de la vitesse du courant (B) en relation avec le nombre de longues lignes (Rosenberg et Loo, 1983).

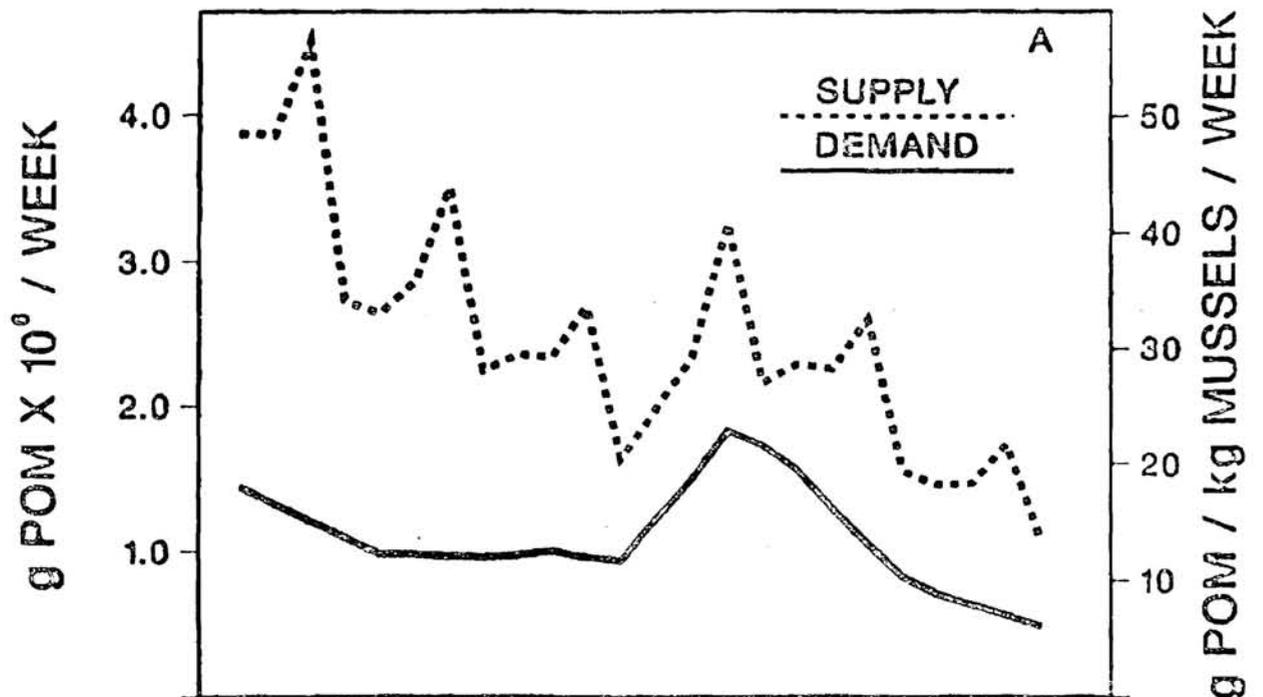


Figure 14 : Estimation saisonnière de la disponibilité de nourriture et de la demande de la population de moules (Carver et Mallet, sous presse).

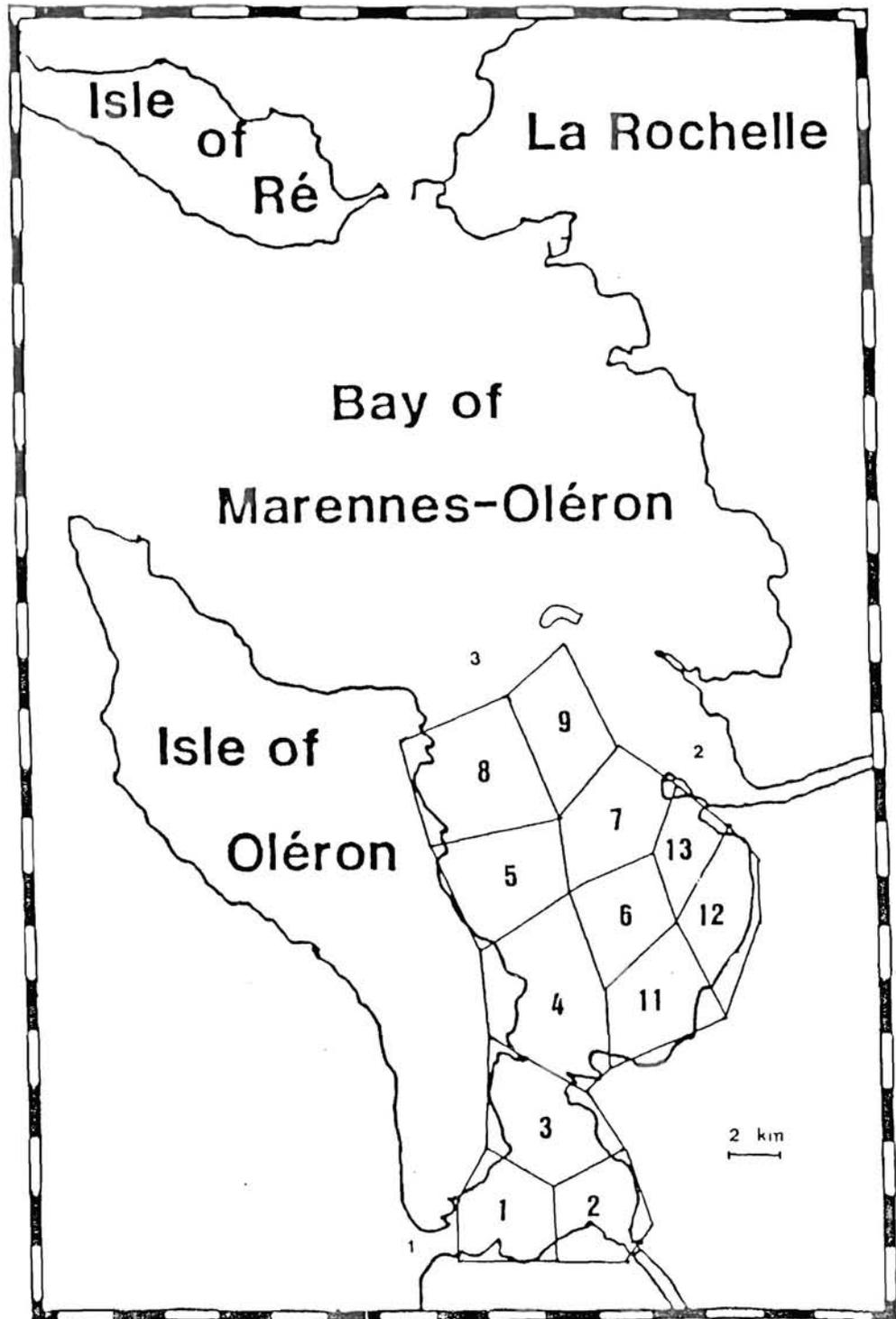


Figure 15. Structure en boîtes convexes adaptée au Bassin de Marennes Oléron et emplacement des limites (1, 2, 3) du modèle. Les boîtes 4, 5, 8, 11, 12 englobent les zones d'estran. Les zones de production ostréicole se retrouvent dans les boîtes 1, 3, 4, 5, 8 et 11. La dimension des boîtes est de l'ordre de l'excursion de marée (cf. figures 14, 15).

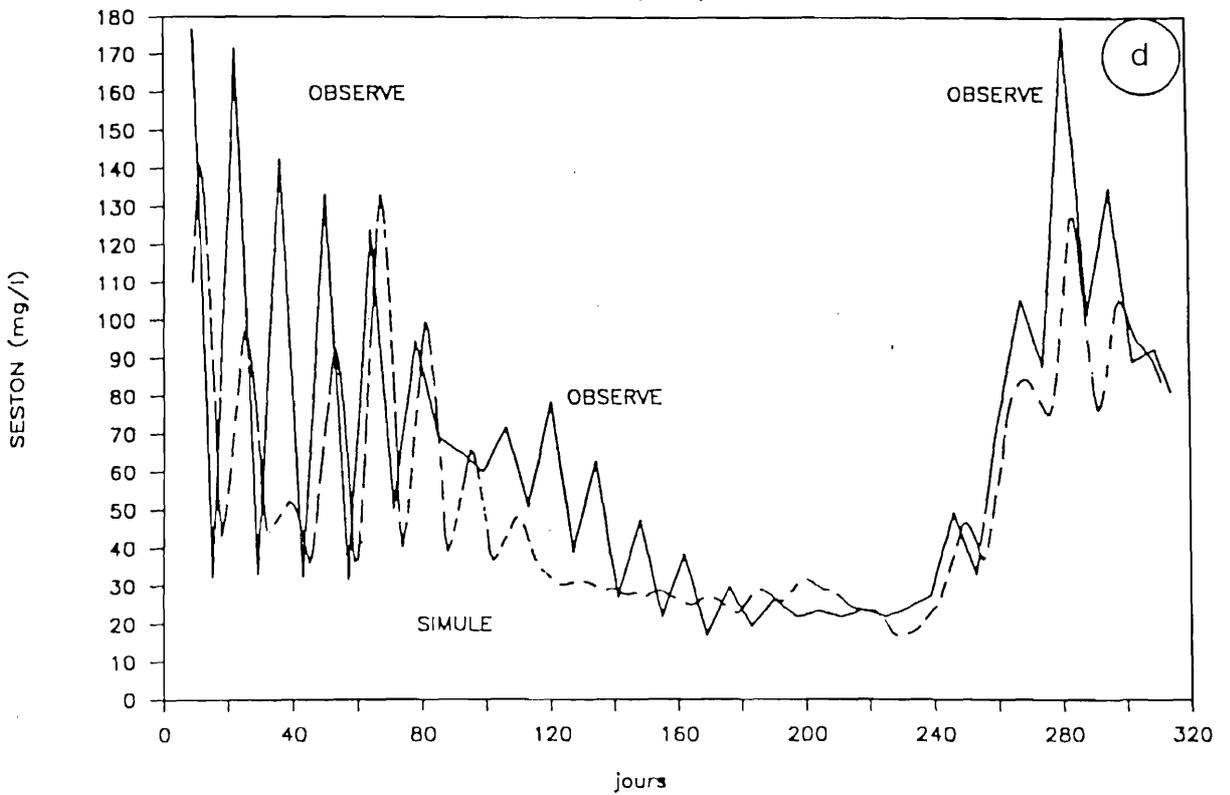
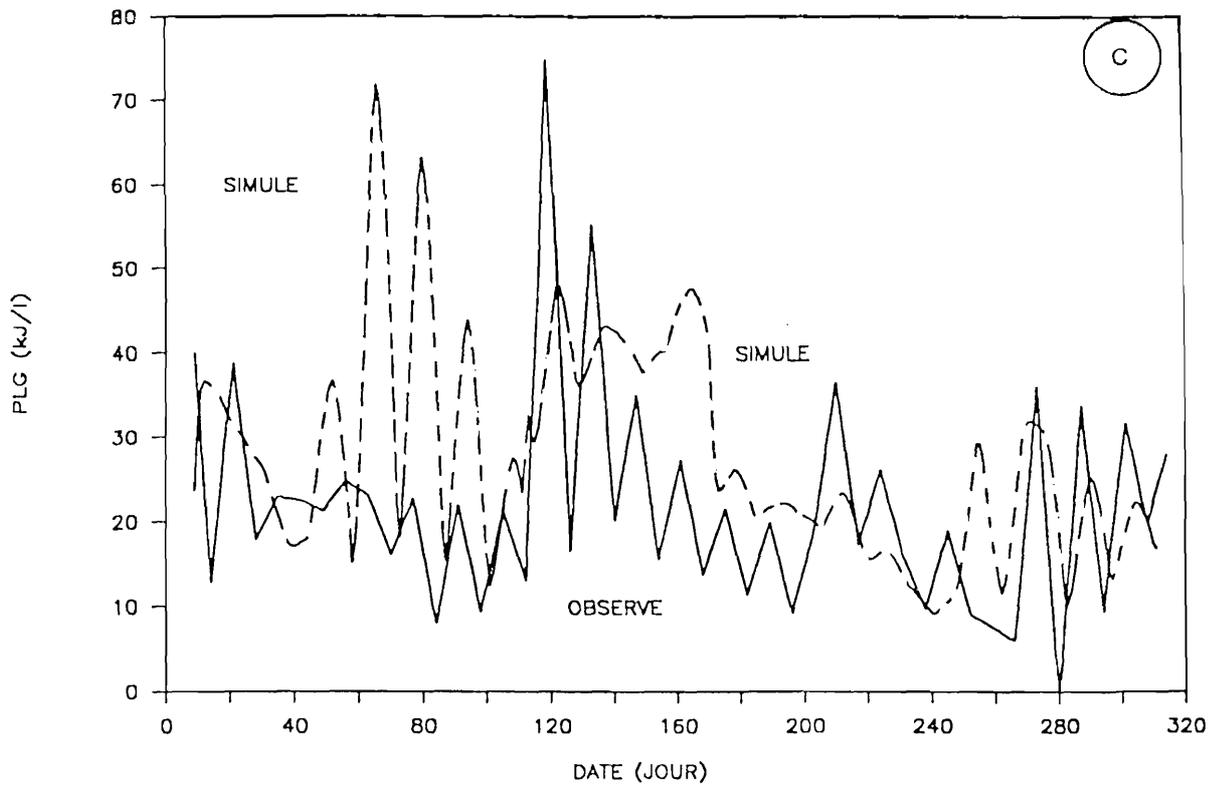


Figure 16

c) comparaison des variables PLG simulée (- -) et observée (—) dans la boîte 4.

d) comparaison des variables Seston simulée (- -) et observée (—) dans la boîte 4.

(Bacher 1989)

L'estimation du potentiel de nourriture disponible doit également tenir compte des effets de la circulation physique des masses d'eau, sous l'effet notamment du cycle de marée. Dans un premier temps, on assimilera le bassin à une seule grande boîte, dans laquelle le flux énergétique disponible correspond au volume d'eau entrant dans le bassin (Héral et al., 1988 ; Bacher et al., sous presse ; Carver et Mallet, sous presse ; Fréchette et al., ce symposium). Cette hypothèse revient à admettre un parfait mélange des masses d'eau dans l'ensemble du bassin. Si cette condition n'est pas satisfaite, on pourra construire un modèle multi-boîtes : la nourriture est alors injectée aux limites et va être transportée dans les différentes boîtes selon un modèle numérique d'advection-dispersion. L'avantage du modèle multi-boîtes, outre qu'il rend compte de l'hétérogénéité physique des masses d'eau, est qu'il permet d'envisager un aménagement spatial des cultures dans un bassin conchylicole (Bacher, 1989). (fig 15)

Les mollusques doivent être introduits dans ces modèles comme des consommateurs de nourriture, mais aussi comme des assimilateurs. En effet, la nourriture qui disparaît du milieu correspond à l'assimilation. Or la différence est grande entre consommation et assimilation, car les biodépôts (fécès + pseudofécès) peuvent représenter, pour l'huître japonaise, jusqu'à 70 % de l'énergie consommée (Héral et al., 1983 ; Deslous-Paoli et Héral, 1984). Dans les écosystèmes à marée caractérisés par leur fort hydrodynamisme, ces biodépôts sont remis en suspension et peuvent ainsi être réutilisés par les mollusques. L'apport de modèle sédimentologique sera alors nécessaire pour déterminer les conditions de dépôt et de suspension. (fig. 16)

Conclusion

La comparaison des résultats obtenus à l'aide de ces trois méthodes (modèle global, modèle analytique uni-boîte, modèle analytique multi-boîte) aboutit à des conclusions convergentes quant à l'existence de phénomènes très marqués de densité-dépendance se traduisant par une forte interaction entre la biomasse totale des mollusques et leur croissance individuelle (fig. 13). Le modèle analytique multi-boîtes permet en outre de localiser les secteurs où l'impact de l'augmentation générale du stock est le plus sensible.

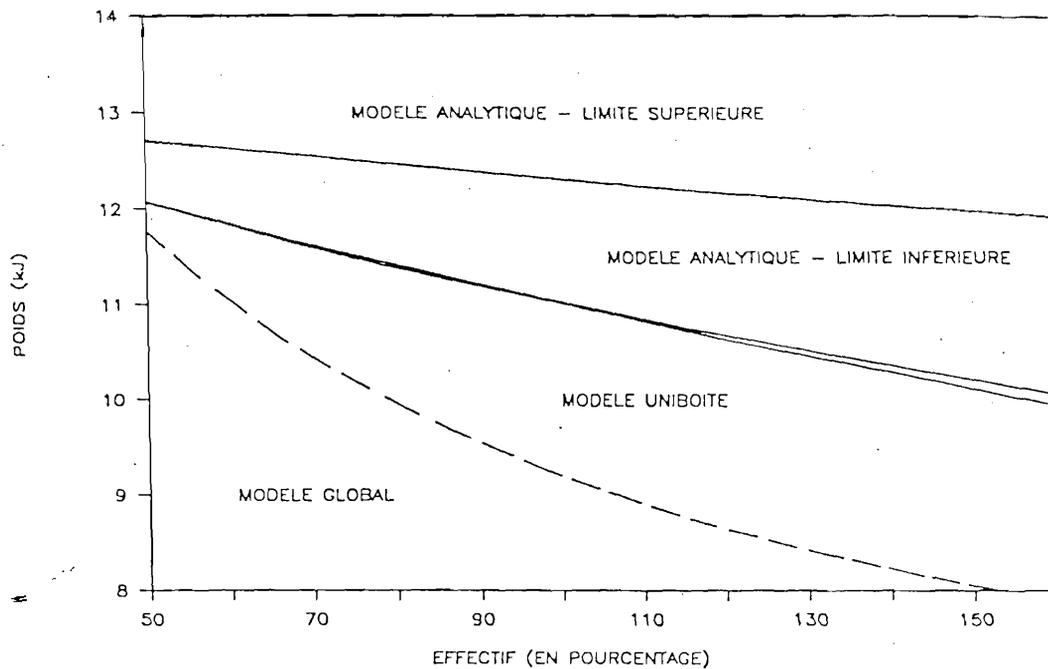


Figure 17 : Comparaisons des relations stocks/croissance annuelle du poids sec par individu (convertie en énergie), prédites par les modèles uni-boîte, couplé et global (Héral et al., 1986a). Le stock est exprimé en pourcentage par rapport à l'effectif actuel (100 %). Pour le modèle couplé, les limites inférieure et supérieure correspondent aux croissances extrêmes calculées dans les différentes boîtes.

Par rapport aux modèles analytiques, le modèle global indique une baisse plus rapide de la production individuelle en fonction de la biomasse cultivée. Pour analyser cette divergence, il faut se rappeler que les deux ensembles de modèles diffèrent non seulement par leur conception, mais aussi dans la prise en compte des effets des pratiques culturales. Les modèles analytiques admettent une densité uniforme optimale des élevages (200 huîtres/m²) : les modèles ont été calés sur cette hypothèse. Par contre, parce qu'il est synthétique, le modèle global rend implicitement compte des pratiques culturales effectives (différences locales de densité, rotation des élevages...) qui se traduisent par des pertes de performance (croissances plus faibles, mortalités plus fortes. Ainsi, nord du bassin n'est ouvert à l'élevage que de juillet à octobre. A cette période, des transferts de cheptels sont effectués entre les secteurs moins performants (sud) et certains bancs situés plus au nord. La durée d'élevage (4

ans) nécessaire à l'obtention de la taille commerciale ne peut donc pas être comparée directement à ce que prédit le modèle analytique, dont les résultats sont par ailleurs affectés par les hypothèses simplificatrices. Ultérieurement, un couplage des modèles de production primaire (Menesguen, ce symposium) et d'un modèle sédimentologique sera réalisé dans le bassin de Marennes-Oléron.

Bibliographie

- Bacher C., M. Héral, J.M. Deslous-Paoli, D. Razet, 1989. Modèle énergétique du bassin de Marennes-Oléron : modèle uni-boîte. Soumis Can. J. Fish. Aquat. Sci.
- Bacher C., 1989. Etude de la capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron : utilisation d'un modèle couplé de transport particulaire et de croissance de l'huître Crassostrea gigas. Aquat. Liv. Res. : sous presse.
- Bayne B.L., 1976. Marine Mussels : their ecology and physiology Ed. IBP n° 13 Cambridge Univ. Press : 261-291.
- Carver C.E.A. et A.L. Mallet, 1989. Assessing the carrying capacity of a coastal inlet in terms of mussel culture : sous presse.
- Chardy P., 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossis du golfe normand breton (Manche). Oceanol. Acta, 10, 4 : 421-434.
- Dame R.F., F. Vernberg, R. Bonnel, W. Kitchens, 1977. The North-Inlet marsh estuarien ecosystem : a conceptual approach. Helg. wis. Meer, 30 : 343-356.
- Dame R.F., B.C. Patten, 1981. Analysis of flows in an intertidal oyster reef. Mar. Ecol. Prog. Ser., 5 : 115-124.
- Deslous-Paoli J.M., M. Héral, 1984. Transferts énergétiques entre la nourriture potentielle disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître Crassostrea gigas âgée de 1 an. Haliotis, 14 : 79-90.
- Fréchette M., E. Bourget, 1985. Energy flow between the pelagic and benthic zones : factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42 : 1158-1165.
- Fréchette M., C.A. Butman, D. Geyer, 1989. The importance of boundary layer flows in supplying phytoplankton to the benthic suspension feeder, Mytilus edulis L.. Limnol. Oceanogr., 34 (1) : 19-36.
- Gouletquer P., C. Bacher, 1988. Empirical modelling of the growth of Ruditapes philippinarum by means of non linear regression on factorial coordinates. Aquat. Living Resour., 1 : 141-154.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli, J.M. Sornin, 1983. Transferts énergétiques entre l'huître Crassostrea gigas et la nourriture potentielle disponible dans le bassin ostréicole : premières approches. Océanis, 9 : 169-194.

- Héral M., 1985. Evaluation of the carrying capacity of the molluscan shellfish ecosystems. Shellfish culture Development and Management, Aquaculture : 4-9 mars 1985 IFREMER Ed. : 297-318.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli, J. Prou, 1986. Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (Crassostrea angulata et Crassostrea gigas) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. Note Cons. Int. Explor. Mer, CM 1986 F : 41 p.
- Héral M., J.M. Deslous-Paoli, J. Prou, D. Razet, 1987. Relation entre la nourriture disponible et la production de mollusque en milieu estuarien : variabilité temporelle de la colonne d'eau. Haliotis, 16 : 149-190.
- Héral M., 1989. Oyster culture in European countries in Estuarine and Marine Mollusc culture, Ed. Menzel CRC Press (under press).
- Héral M., C. Bacher, J.M. Deslous-Paoli, 1989. La capacité biotique des bassins ostréicoles. Ed. J.P. Troadec Gauthier Villars, Paris (sous presse).
- Incze L.S., R.A. Lutz, E. True, 1981. Modeling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture system. J. World Maricul. Soc., 12 (1) : 143-155.
- Odun H.T., 1972. An energy circuit language for ecological and social systems. In : Patten B.C. ed. System analysis and simulation in ecology, vol. 2, Academic Press, New-York : 139-211.
- Pace M.L., J.E. Glasser, L.R. Pomeroy, 1984. Simulation analysis of continental shelf food webs. Mar. Biol., 82 : 47-63.
- Patten B.C., R.W. Bosserman, J.J. Finn, W.G. Cale, 1976. Propagation of cause in ecosystems. In : Patten B.C. ed. system analysis and simulation in ecology vol. IV Academic Press New-York : 457-579.
- Rosenberg R., L.O. Loo, 1983. Energy flow in a Mytilus edulis culture in wester Sweden. Aquaculture, 35 : 151-161.
- Verhagen J.H.G., 1985. A distribution and population model of Mytilus edulis in lake Grevelingen. Report R 131O-12. Water loop Kudig laboratorium delft hydraulis laboratory, 52 p.
- Wiegert R.G., 1974. A general mathematical representation of ecological flux processes : description and use in ecosystem modes : In Proceeding 16 th Ann. S.E. System Symposium R. Kinney ed. TP-2 : 15 p.
- Wiegert R.G., R.R. Christian, R.L. Wetzel, 1981. A model view of the marsh In : The Ecology of a Salt Marsh, Pomeroy and Wiegert (ed.) Springer Verlag Publishers : 183-218.
- Wiegert R.G., E. Penas-Lado, 1982. Optimal exploitation by mussel softs of the Ria de Arosa, Spain : predictions of a first-generation Model In Marine Ecosystem Modelling. Proceeding from a Workshop held April 6-8 1982. NOAA : 159-171.

