

**MODELISATION DE LA PRODUCTION DE L'HUITRE CRASSOSTREA  
GIGAS DU BASSIN DE MARENNES-OLERON (FRANCE). ETUDE DE  
L'INFLUENCE DES APPORTS DE NITRATES DU FLEUVE CHARENTE  
SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE ET OSTREICOLE**

par

O. Raillard<sup>1</sup> et A. Menesguen<sup>2</sup>

1 : IFREMER, B.P. 133, F-17390 La Tremblade  
2 : IFREMER, B.P. 70, F-29263 Plouzané

**RESUME** : La production ostréicole du bassin de Marennes-Oléron est simulée à partir d'un modèle qui intègre la croissance phytoplanctonique, la croissance de l'huître *Crassostrea gigas* et le transport particulaire et dissous. Dans un premier temps, la confrontation des calculs avec les mesures indiquent que le modèle reproduit correctement l'évolution des nitrates et de la chlorophylle à l'échelle de la saison. En revanche les oscillations vives-eaux / mortes-eaux des teneurs chlorophylliennes sont fortement estompées par le modèle.

Le comportement des productions phytoplanctonique et ostréicole est examiné pour des apports variables de nitrate du fleuve Charente. Les résultats montrent que l'influence de ces rejets terrigènes sur les capacités biotiques du bassin est limitée à la période estivale. D'autre part, cet impact (des variations de nitrates) est variablement ressenti suivant le secteur considéré. La production primaire des secteurs du nord et du nord-ouest s'avèrent peu conditionnée par la charente et présente une forme linéaire de réponse. Au nord-est, la forte activité photosynthétique locale maintient à un niveau élevé la sensibilité de cette zone aux apports de Charente. Dans la zone conchylicole, la réponse des productions primaire et ostréicole est non-linéaire avec une variation plus marquée pour un abattement des rejets de nitrate que pour leur accroissement ; les productions des secteurs du centre et de l'est apparaissent particulièrement conditionnées par les apports du fleuve.

Globalement, l'accroissement des productions primaire et secondaire que prédit le modèle pour une augmentation des rejets de nitrates démontre une fertilisation limitée du bassin par le fleuve. Cependant les imprécisions et les biais que comporte le modèle empêchent de statuer définitivement sur ce point.

**ABSTRACT** : Oyster production of the Marennes-Oléron Basin is simulated using a model integrating phytoplankton growth, oyster growth and horizontal transport of suspended matter. Firstly, the simulations are compared to the measurements. At season scale, the phytoplankton and nitrates evolution are well predicted by the model. In compensation, the model does not simulated well the spring/neap tidal variability of the phytoplankton.

Secondly, the phytoplankton and oyster productions are calculated as a function of the nitrates river inputs. Biotic capacity of the basin appears to be particularly influenced by these nutrients during summer. On the other hand, spatial variability of the impact of the nitrates variation is clearly shown. The primary productions of the north and north-west areas are poorly related to the nutrients from the river. In the north-east of the basin the high phytoplanktonic activity and the river proximity maintain to a quiet high level the sensitivity production. In the oyster production area, the responses of the primary and oyster productions to nitrate variation are non-linear : the sensitivity is more pronounced when decreasing nitrates than increasing. The trophics level of the center part and the east part of this area are the most river-dependent.

The growth of the the total primary and oyster productions predicted by the model for an increasing nitrate inputs, point out a limited fertilization of the basin by the river. However, the uncertainty of the present model call into question this results quality.

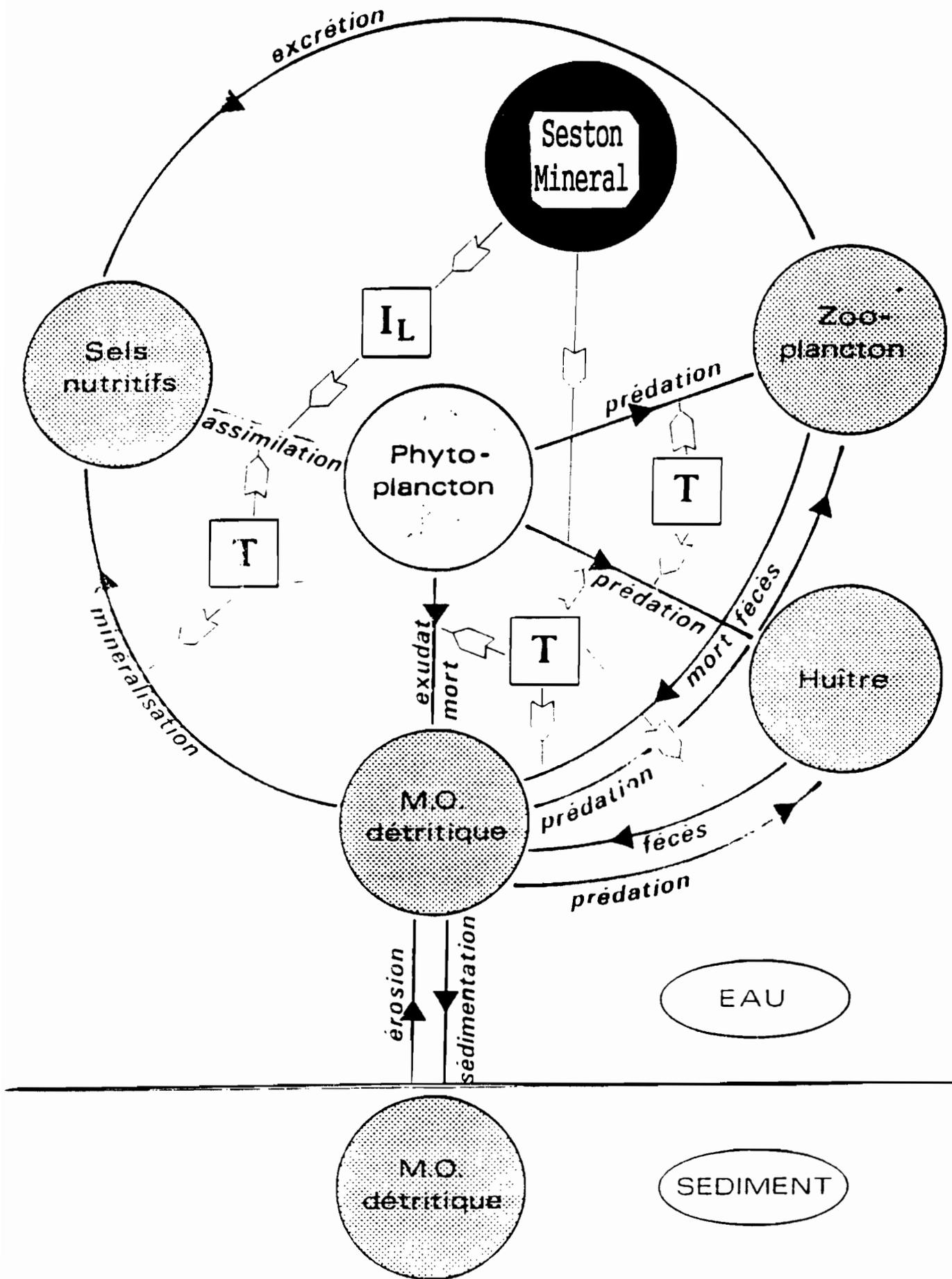


Fig. 1 : Schéma conceptuel des transferts de matière et d'énergie au sein de l'écosystème conchylicole.

$I_L$  : Intensité lumineuse disponible dans la colonne d'eau ;  $T$  : Température de l'eau

## INTRODUCTION

Depuis son implantation dans le Bassin de Marennes-Oléron (1970) l'huître *C. gigas* connaît une diminution graduelle de sa vitesse de croissance et un abaissement significatif de son taux de survie (Héral, 1986), entraînant ainsi une stagnation progressive de la production ostréicole. Cet affaiblissement général de l'état physiologique de l'animal est principalement dû à l'augmentation croissante des stocks en élevage qui a abaissé les capacités trophiques du Bassin pendant cette période. L'objectif, à long terme, est de redonner à *C. gigas* des vitesses de croissance acceptables en gérant plus efficacement la production du bassin conchylicole. De par ses propriétés prédictives et explicatives, le modèle mathématique a semblé l'outil le mieux adapté à la réalisation de ce projet. Les travaux de Bacher (1989) ont ainsi abouti à la mise en place d'un premier modèle qui a permis d'étudier l'impact du stock d'huître et de sa repartition sur les performances de croissance de *C. gigas*.

La présente étude s'inscrit dans le cadre d'un aménagement de la production ostréicole du Bassin qui se concrétiserait par une régulation des débits de la Charente (mise en place d'un barrage de soutien d'étiage, contrôle de l'utilisation urbaine et agricole de l'eau du fleuve). De par ses apports en nutriments le fleuve Charente favorise la croissance phytoplanctonique au nord du Bassin conchylicole (Ravail et al., 1988). Les huîtres, consommatrices de phytoplancton et positionnées au sud de l'estuaire, sont donc susceptibles, compte tenu de la résiduelle nord-sud des courants de marée dans ce secteur du Bassin, d'être aussi affectées dans leur croissance par les variations de débit du fleuve.

Le présent modèle intègre la croissance phytoplanctonique, la croissance des huîtres et le transport particulaire. Dans un premier temps les simulations obtenues dans des conditions nominales sont confrontées aux mesures effectuées en différents points du Bassin. On se propose ensuite, d'étudier la sensibilité de la production primaire et ostréicole aux apports de nitrates du fleuve Charente.

## I. MATERIEL ET METHODE

### A. Le modèle biologique

#### 1. Les variables d'état et forçantes (fig. 1)

L'azote se révélant être, sous sa forme minérale dissoute, l'élément limitant de la production primaire (Héral et al., 1981), et sous sa forme organique particulaire (protéine) une source nutritive importante des mollusques (Héral et al., 1980) le présent modèle simulera le cycle de l'azote dans la masse d'eau et le sédiment. Les composantes pélagiques de la chaîne alimentaire sont : l'azote minéral, le phytoplancton, le zooplancton et l'azote organique détritique. Pour la composante benthique, on distingue les huîtres, représentées par deux classes d'âge (1 an et 2 ans), et la matière organique détritique. La forte variabilité spatiale et temporelle de la turbidité enregistrée à Marennes-Oléron et l'action déterminante de ce paramètre sur la poussée phytoplanctonique (régulation de l'énergie lumineuse dans la colonne d'eau) et sur le comportement nutritionnel et de croissance de *C. gigas*, justifient l'adjonction d'une variable d'état "seston minéral", qui constitue en effet le principal élément explicatif de cette turbidité.

La température et le flux lumineux journalier moyen sont les deux variables forçantes du modèle.

#### 2. Les lois du modèle

Hormis l'introduction du compartiment huître le modèle biologique est celui mis au point par Menesguen (1989).

L'effet de la température sur la vitesse des processus est considérée comme exponentielle sur la plage habituelle des températures de la mer à Marennes. La croissance du phytoplancton est déterminée par une loi de Michaelis-Menten pour l'effet des sels nutritifs et de Steele pour celui de la lumière dont le coefficient d'atténuation est une fonction linéaire de la concentration de seston minéral (Cloern, 1987 ; Chapelle, com. pers.) ; sa mortalité naturelle est asservie au degré de limitation de croissance rencontrée par le phytoplancton. Le niveau

d'activité nutritionnelle du zooplancton (brouillage) est régulé par la concentration d'azote particulaire pélagique végétal d'après une loi d'Ivlev. L'efficacité d'assimilation (pourcentage assimilé de la nourriture consommée) est une fonction exponentielle inverse de la ration, le taux d'excrétion est calculé en prenant la valeur maximale entre une fraction constante de la nourriture assimilée et le taux d'excrétion basal croissant exponentiellement avec la température.

La prédation des mollusques sur le phytoplancton et la matière détritique est une fonction allométrique du poids, et régulée d'après une loi exponentielle décroissante de la charge sestonique pour des concentrations supérieures à un seuil donné, et ce, afin de simuler la baisse de l'activité de filtration provoquée par le colmatage des branchies (Widdows et al., 1979). Le taux de production des pseudo-fèces est une fonction exponentielle croissante de la consommation particulaire (inspirée de Bayne et al., 1976). L'ingestion de matière organique (azote particulaire) et minéral est calculée en retranchant les quantités émises sous formes de pseudo-fèces aux quantités consommées. L'efficacité d'assimilation est une fonction linéaire croissante de la température. L'azote assimilé par le mollusque est converti en calorie avec un coefficient supérieur pour le compartiment vivant (phytoplancton). L'énergie consacrée à la croissance somatique et gonadique est obtenue après retrait des dépenses métaboliques (respiration) de l'énergie ainsi assimilée. La mortalité des populations des deux classes d'âge (1 et 2 ans) est simulée par une loi du premier ordre (Bacher, 1989). L'effort de ponte est une fonction allométrique du poids (Deslous-Paoli et Héral, 1984). La date et la durée de la ponte ne sont pas simulées mais fixées d'après des mesures effectuées dans le milieu.

Une loi du premier ordre gouverne la reminéralisation de la matière organique. Ce modèle biologique est une représentation très simplifiée des relations trophiques au sein de l'écosystème conchylicole. Toutefois, comme le précise Jorgensen (1988), les choix de structure concernant les modèles d'écosystème doivent avant tout être déterminés par le niveau des connaissances acquises sur l'écosystème et par les objectifs de la modélisation. La formalisation actuelle nous paraît répondre de manière satisfaisante à ces deux critères. Les modèles complexes sont des outils lourds, coûteux en temps calcul. De plus, si le fait d'accroître le nombre des variables et des équations rend le modèle plus réaliste cela peut accroître l'incertitude de ses résultats (Jorgensen, 1988). Un modèle simple, à même de montrer les tendances générales, est, pour cette raison, préférable.

Les équations du modèle biologique sont présentées à l'annexe 1.

## B. Le modèle de transport hydrodynamique

La partition géographique du Bassin de Marennes-Oléron est imposée par la variabilité spatiale des différentes variables simulées. Le transport des éléments particuliers et dissous est assuré par un modèle physique d'advection-dispersion dont les paramètres sont calculés d'après le modèle courantologique bidimensionnel à bancs découvrants du L.C.H.F (Anon, 1979b).

La faible profondeur du Bassin, associée au brassage intense de la colonne d'eau par les courants de marée et le vent, permet de supposer une répartition homogène des composantes particulières et dissoutes de la masse d'eau selon l'axe vertical.

Les échanges avec le fond ne sont pas, à proprement parlé, simulés. La sédimentation est supposée constante et s'applique aux particules détritiques de la masse d'eau. La remise en suspension est exprimée d'après une fonction sinusoïdale, propre à reproduire l'engraissement du sédiment en été et son érosion en hiver.

### 1. Emprise du modèle, discrétisation spatiale et temporelle

L'emprise géographique du modèle doit être telle que l'on puisse supposer que les mécanismes simulés n'influencent pas les conditions aux limites. Le modèle est ainsi bordé, par une frontière Nord qui reçoit des apports de type

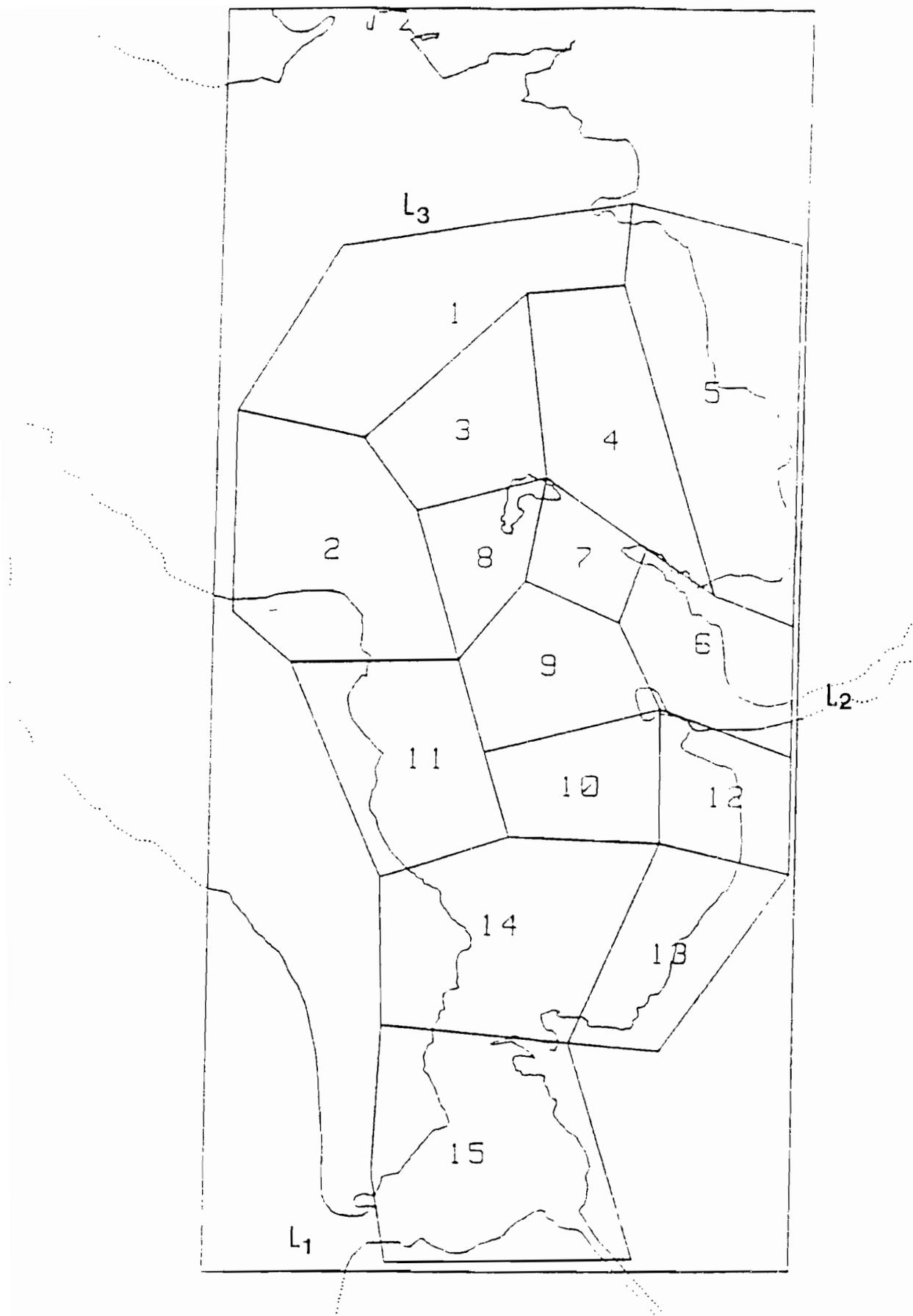


fig. 2 : Partition géographique du bassin de Marennes-Oléron

L1 : limite océanique sud ; L2 : limite Charente  
L3 : limite océanique nord

océanique (pertuis d'Antioche), par une frontière Est où se déverse la Charente, et une frontière au sud du bassin qui alimente le modèle par des apports de nature océanique identiques à ceux de la limite Nord (fig. 2).

La simulation des processus biologiques considérés dans le cas présent ne nécessite pas, eu égard aux incertitudes quant à leur formulation, la précision apportée par les modèles hydrodynamiques (Bird et Hall, 1988). En conséquence, le modèle courantologique du L.C.H.F est moyenné dans l'espace et le temps (modèle en boîtes) et ce, en accord avec les échelles de temps et d'espace des mécanismes biologiques. Les compartiments vivants de la chaîne alimentaire pélagique ainsi que les mollusques sont supposés intégrer les fluctuations dont la période est inférieure à celle de la marée (12h30). Cette échelle de temps est celle adoptée par d'autres auteurs pour des modèles du même type associant physique et biologie. (Baretta et Ruardij, 1988 ; Klepper et Scholten, 1988).

Plusieurs critères décident de la partition géographique de la zone :

- d'ordre courantologique, le tracé des boîtes aura soin de délimiter des zones hydrodynamiquement homogènes (en vitesse et en direction), définies approximativement à l'aide des grilles de courants résiduels eulériens du modèle physique du L.C.H.F. La taille de ces boîtes est de l'ordre de celle de l'excursion de marée responsable de l'homogénéisation des masses d'eau (quelques Km) (Bacher, 1989).

- d'ordre biologique, l'homogénéité est de ce point de vue plus difficile à cerner, étant donné le nombre des variables à considérer. Les boîtes Sud doivent tenir compte des zones ostreicoles ; l'estuaire de la Charente, qui présente d'importants gradients de salinité et de turbidité (Ravail et al., 1987), est scindé en 2 boîtes (fig. 2).

## 2. Equation d'advection-dispersion

En absence de processus d'ordre biologique, l'évolution de la concentration d'une variable pélagique dans la boîte  $i$  est calculée d'après un schéma décentré-amont.

$$V_i \cdot dC_i/dt = \sum_j D_{ij} \cdot C_i + \sum_j D_{ji} \cdot C_j + \sum_j K_{ij} \cdot (C_j - C_i)$$

$V_i$  est le volume de la boîte  $i$ .  $A$  désigne la quantité de la substance qui quitte la boîte  $i$  sous la condition que  $D_{ij}$  soit négatif, et  $B$  la quantité entrant dans cette même boîte si  $D_{ij}$  est positif. Le dernier terme  $C$  de l'équation traduit les échanges dispersifs dont le sens est fonction du gradient de concentration entre les boîtes adjacentes.

### C. Conditions initiales et aux frontières du modèle

L'importance du forçage courantologique rend le modèle peu sensible aux valeurs de départ des variables pélagiques, qui sont, pour cette raison, fixées approximativement d'après les mesures.

Le nombre d'huîtres par boîte et classe d'âge est estimé à partir des échantillonnages annuels réalisés pour deux classes de poids et par strate géographique, sur l'ensemble du Bassin, depuis 1984 (Bacher et al., 1986 ; Bodoy et al., 1987). Les poids de départ des individus de la première et de la seconde classe d'âge sont issus de valeurs moyennes mesurées sur le terrain. Les stocks de matière détritique sur le fond sont inconnus ; en première approximation, leur niveau est pris égal à 0 dans toutes les boîtes.

Les scénarii aux limites géographiques du modèle concernent l'ensemble des variables pélagiques. Afin de gommer les perturbations météorologiques du signal, une année hydrobiologique-type est reconstituée à l'aide des mesures effectuées pendant plusieurs années dans deux stations du Bassin, celle de Boyard et de l'estuaire de la Charente (voir fig. 3).

Cependant, la constitution des scénarii à la limite océanique pose problème. Il n'existe pas de mesures hydro-biologiques qui reflètent véritablement les

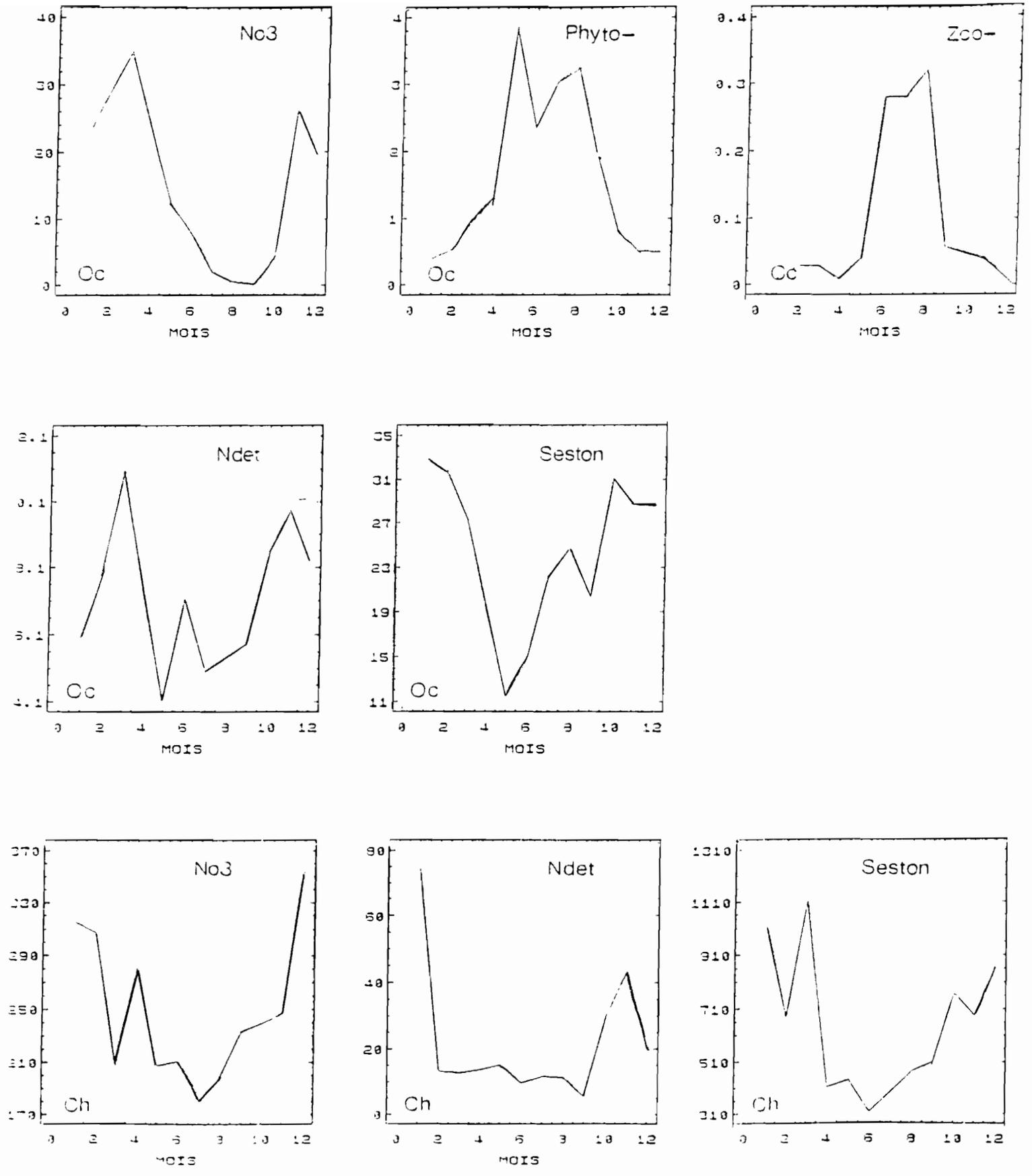


fig. 3 : Cycles annuels des conditions hydrobiologiques aux limites océaniques (Oc) et à la limite Charente (Ch). Les concentrations sont exprimées en  $\mu\text{MN/l}$  à l'exception de celles du seston minéral qui sont exprimées en mgPs/l.

conditions du large. En raison de sa proximité avec la Charente, la station Boyard (la plus proche de l'Océan) reste influencée par les apports de ce fleuve. Les teneurs des différentes variables hydro-biologiques mesurées en ce point ne sont donc pas en mesure d'alimenter le modèle dans son emprise géographique actuelle. Les pseudo-limites océaniques sont obtenues de la manière suivante :

Sous l'hypothèse, que le Bassin soit un facteur d'enrichissement des eaux océaniques (pour les variables concernées par le modèle biologique), on admet à l'inverse que l'évolution temporelle des concentrations au large peut être représentée par une certaine "dilution" des concentrations mesurées à Boyard. La valeur du facteur de dilution est déterminée en calant les courbes simulées, par le modèle de production primaire, de l'azote minéral et du phytoplancton dans la boîte 8, aux données de Boyard (fig. 4).

## II. RESULTATS

### A. Simulation nominale

Les simulations du nitrate et du phytoplancton sont comparées à leurs valeurs mesurées au Chapus et dans l'estuaire de la Charente (phytoplancton uniquement pour cette dernière station). Ces confrontations entre les mesures et les caculs constituent un premier test de la qualité des résultats du modèle mais ne peuvent-être utilisées pour juger strictement de sa validité. Si la valeur des paramètres des modèles d'azote et de croissance des huîtres a bien été déterminées en dehors du contexte actuel, le cacul préalable des séries temporelles de phytoplancton et de nitrate à la limite marine introduit un biais dans la procédure de validation.

A l'échelle de la saison, le calcul de l'évolution temporelle des nitrates de la boîte 14 s'ajuste aux données du Chapus (fig. 4). A l'instar de ce qui est observé, le modèle génère également des oscillations à plus hautes fréquences (celle du cycle de marée), induites par les différences de mélange en vives-eaux et en mortes-eaux entre les eaux de Charente et océanique.

La chlorophylle prédite en boîte 6 (Charente) présente des valeurs systématiquement plus basses que ce qui est mesuré dans l'estuaire (fig. 4). On peut supposer qu'au niveau de l'estuaire de la Charente, les apports de phytoplancton par la rivière, ici négligés, et le développement d'espèces locales, adaptées aux fortes turbidités, expliquent cette sous-estimation des teneurs chlorophylliennes par le modèle. D'autre part, il est possible que le modèle surestime en moyenne les turbidités printanières et estivales, en réalité régulées, pour une bonne part, par les échanges verticaux en ce point du Bassin (Ravail et al., 1987). L'absence des fluctuations hebdomadaires provient de cette sous-estimation des concentrations (absence de contraste entre les eaux marines et de l'estuaire) et de l'absence de simulation des échanges avec le fond auxquels sont également soumises les cellules phytoplanctoniques (Ravail et al., 1987).

Le phytoplancton calculé en boîte 14, retrouve un niveau semblable à celui mesuré au Chapus. Malgré un léger décalage en début d'année, les pics printaniers sont synchrones. Les mois suivants les courbes simulées et estimées se croisent sans présenter de différences importantes. C'est avant tout, et une fois encore, sur les oscillations tidales que le modèle est en désaccord profond avec la nature.

### B. Sensibilité de la production primaire et ostréicole aux apports de nitrates du fleuve Charente.

#### 1. Principe

Pour une simulation donnée, le scénario à la limite Charente correspondant est obtenu en multipliant les concentrations de la situation nominale par un facteur constant ( $f_{NO3}$ ).

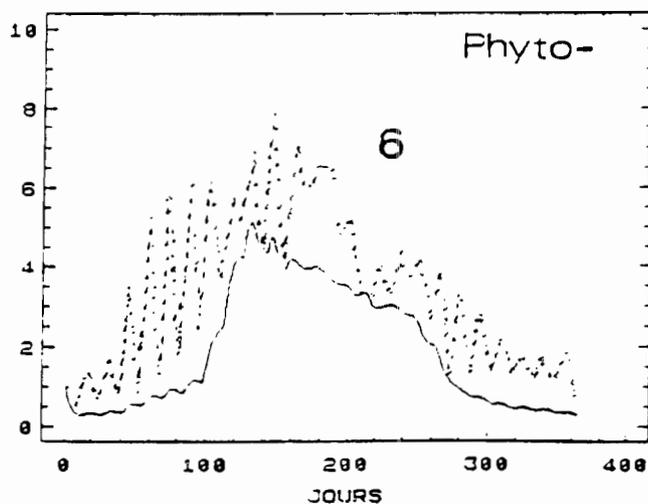
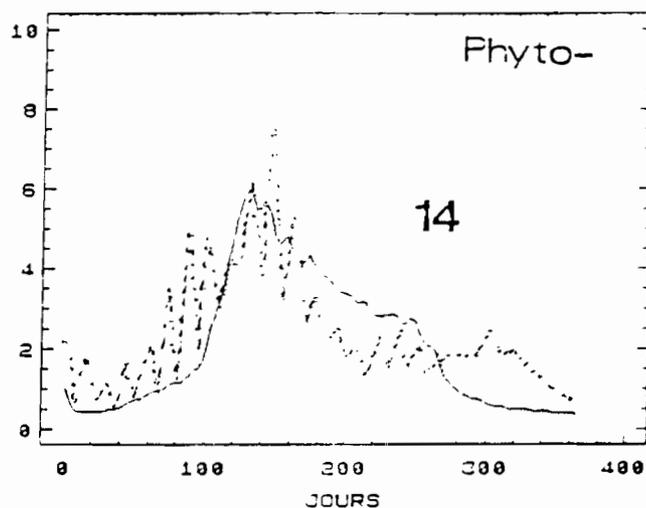
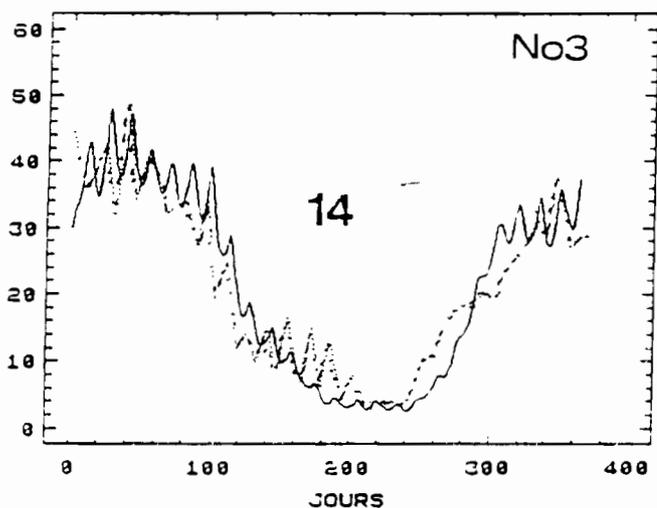
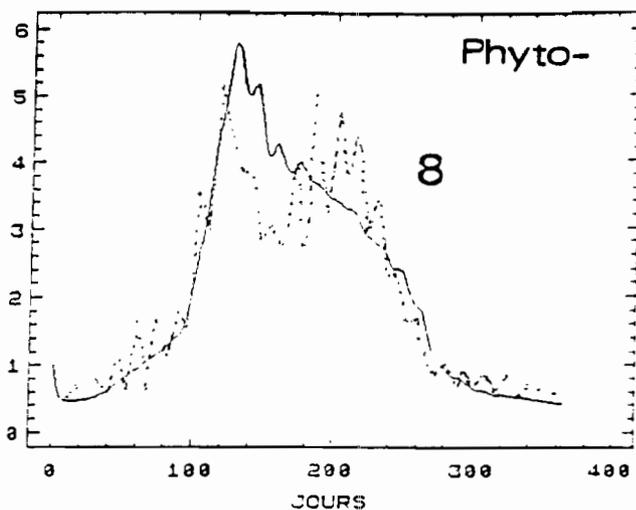
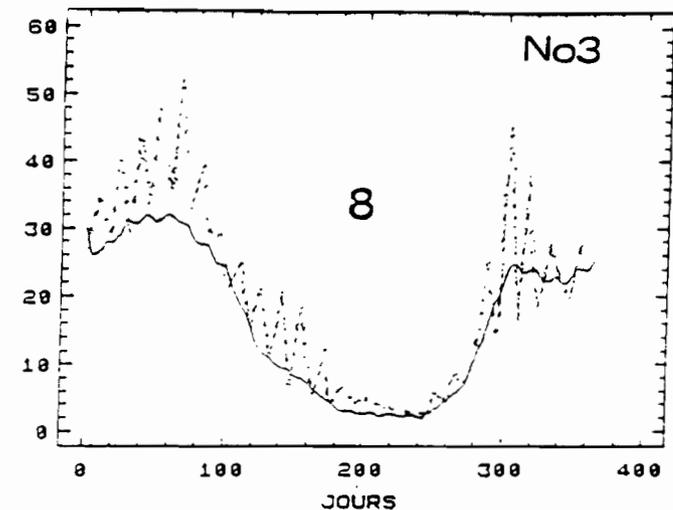


fig. 4 : Valeurs calculées (traits pleins) et mesurées (traits pointillés) des concentrations de nitrates ( $\mu\text{M/l}$ ) et de phytoplancton ( $\mu\text{MN/l}$ ) sur une période d'un an.

8 : résultats du calage des simulations aux mesures à Boyard pour l'obtention des conditions aux limites.

14 et 6 : comparaisons calculs / mesures au Chapus (14) et dans l'estuaire de la Charente (6).

Sur ce schéma, on procède suivant deux étapes. Dans un premier temps, les résultats concernant les modifications induites par ces perturbations sur l'évolution temporelle de la chlorophylle et du nitrate sont examinées dans une boîte de la zone ostreicole pour trois valeurs du facteur  $f_{NO_3}$  (0.25, 1 et 2), ensuite la dimension spatiale du problème est abordée à l'aide de 10 simulations. Les valeurs prises par  $f_{NO_3}$  sont alors, 0.05, 0.15, 0.25, 0.5, 0.75, 1., 1.25, 1.5, 2 et 3. La production phytoplanctonique annuelle, le poids maximal des huîtres des deux classes d'âge et la production ostréicole totale sont les paramètres extraits pour chaque cas de figure.

## 2. Evolution temporelle du nitrate et du phytoplancton (fig. 5)

En raison de sa situation géographique stratégique (au milieu de la zone de culture), c'est dans la boîte 14 que sont examinées les différentes simulations des nitrates et du phytoplancton.

Quel qu'en soit le sens, la variation des niveaux de nitrates à la limite Charente du modèle n'affecte guère le comportement printanier du phytoplancton : pour chacune des valeurs de  $f_{NO_3}$  les pics calculés de chlorophylle restent synchrones et leurs valeurs (pour  $f_{NO_3}$  croissant) évoluent autour de  $6 \text{ mgChla/m}^3$  (fig. 5). Il apparaît ainsi, qu'à cette époque de l'année les apports d'Antioche (limite Nord du modèle), marqués par la présence des eaux de Gironde (Dechambois, 1977), maintiennent des niveaux de nitrates au delà du seuil de limitation du développement phytoplanctonique. A la fin du printemps, la situation change, les eaux du large retrouvent des caractéristiques plus océaniques et rendent à la Charente et à ses apports de nitrate une partie du contrôle de la production primaire. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par le biais de la mesure et de l'expérimentation in situ (Ravail et al., 1988). Sans que cet effet soit spectaculaire sur un plan instantané (l'écart maximum est  $< 1 \text{ mgChla/m}^3$  pour les valeurs extrêmes de  $f_{NO_3}$ ), il se prolonge néanmoins pendant les 3 mois d'été et peut, à ce titre, influencer sur les capacités trophiques du Bassin et, par voie de conséquence, sur les performances de croissance des huîtres.

## 3. Evolution spatiale de la production primaire et ostreicole (fig.6)

La production primaire d'un secteur donné est d'autant plus marquée par les variations du régime de la Charente que ses concentrations de nitrate y sont sensibles, et qu'elles sont également proches du seuil de limitation de la croissance du phytoplancton. La région Nord-Ouest (boîtes 2 et 3) d'influence marine affiche une sensibilité faible (tableau 1), les concentrations de nitrates sont peu affectées par le changement des conditions à la limite Est, et constante sur la gamme de variation du facteur  $f_{NO_3}$ , en raison du maintien de ces concentrations à un niveau limitant (pas de saturation). Dans la boîte Nord adjacente (5) la marque des apports estuariens est plus prononcée et entraîne une réaction plus vive de la croissance du phytoplancton à leur variation, le transit relativement lent des masses d'eau sur ce secteur intensifie le pompage des nutriments et maintient la limitation malgré l'accroissement des rejets de Charente (forme linéaire de la réponse). Au niveau de l'estuaire et dans la zone de production ostreicole, la non-linéarité des réponses met en évidence, d'une part, un processus de saturation de la production primaire par rapport à l'accroissement des flux de nitrate charentais pour les fortes valeurs de  $f_{NO_3}$ , et d'autre part, une sensibilité de la production qui s'accroît lors de l'abaissement des rejets de Charente. La dépendance plus marquée de la boîte 13 et dans une moindre mesure de la boîte 14 met à jour le conditionnement particulier de ces secteurs par les régimes du fleuve.

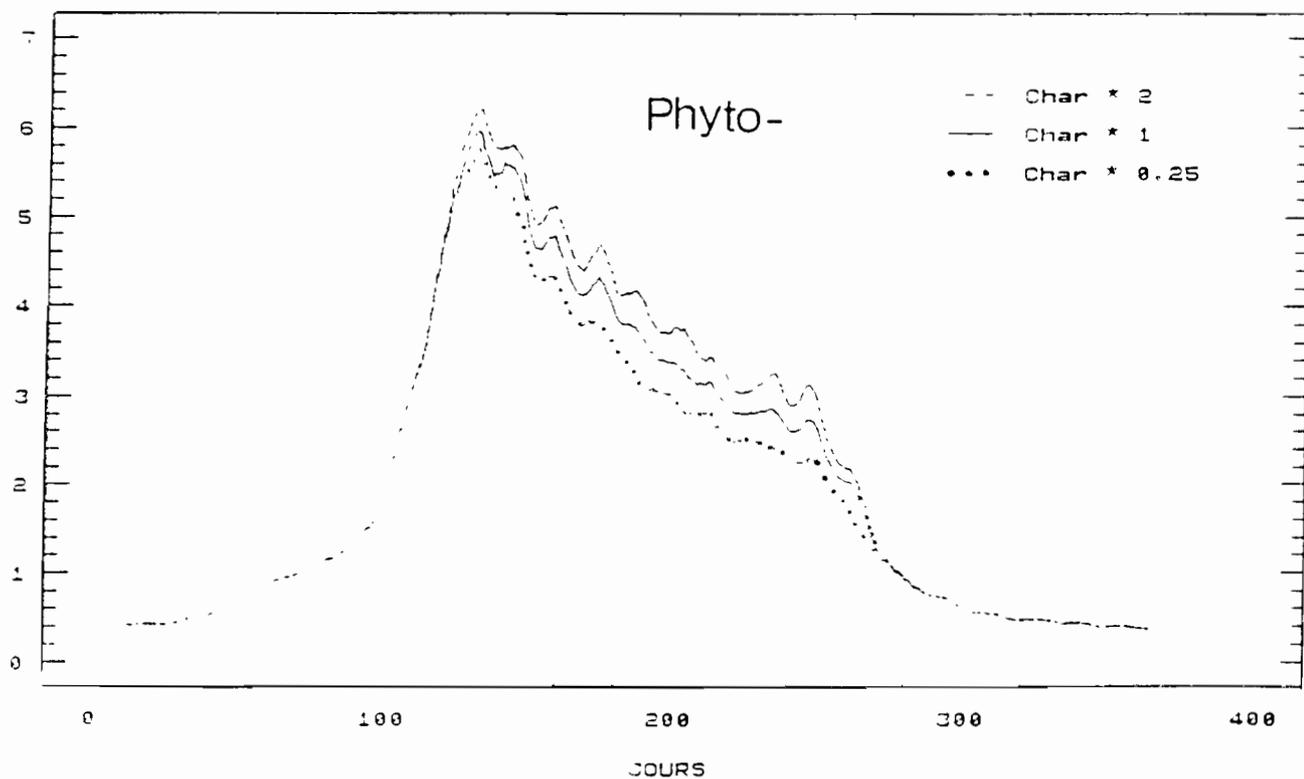
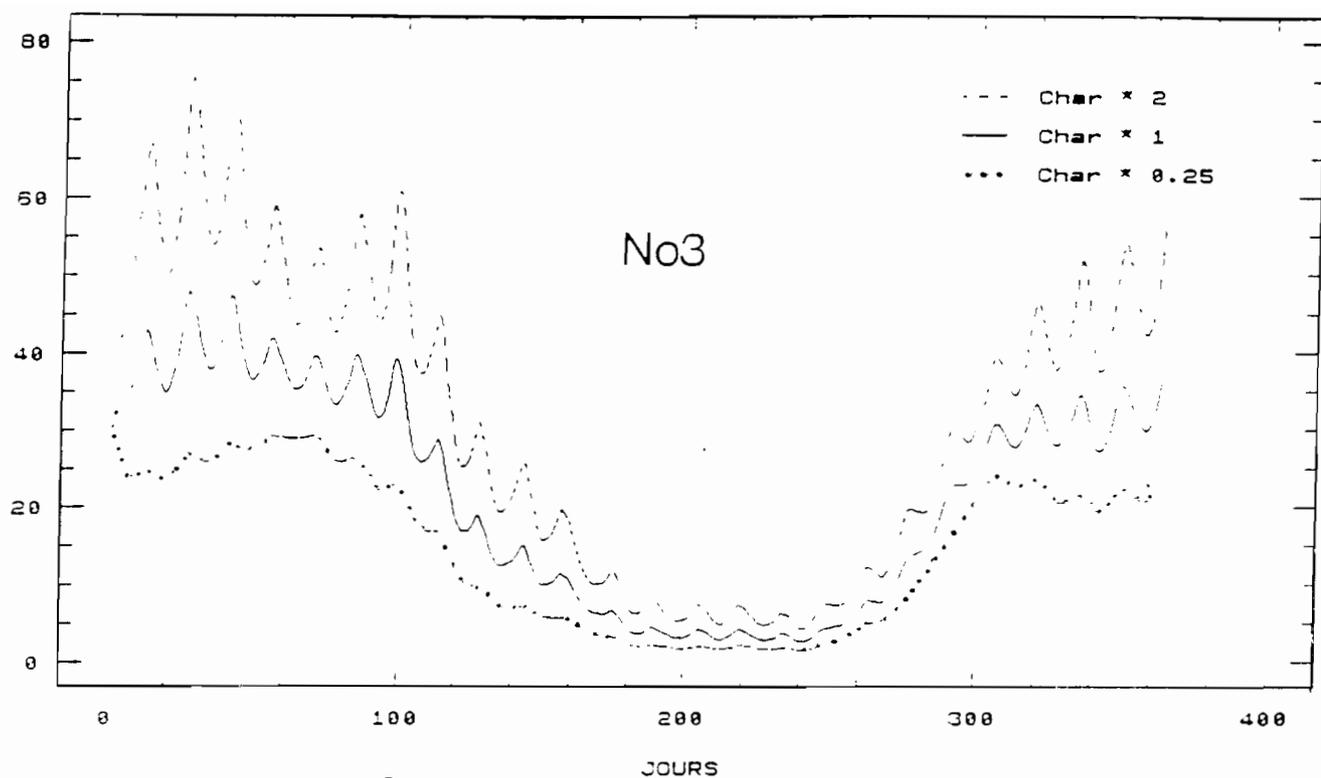


fig. 5 : Influence des apports de nitrates du fleuve Charente sur l'évolution temporelle des teneurs de nitrates et de chlorophylles au Chapus (boîte 14).

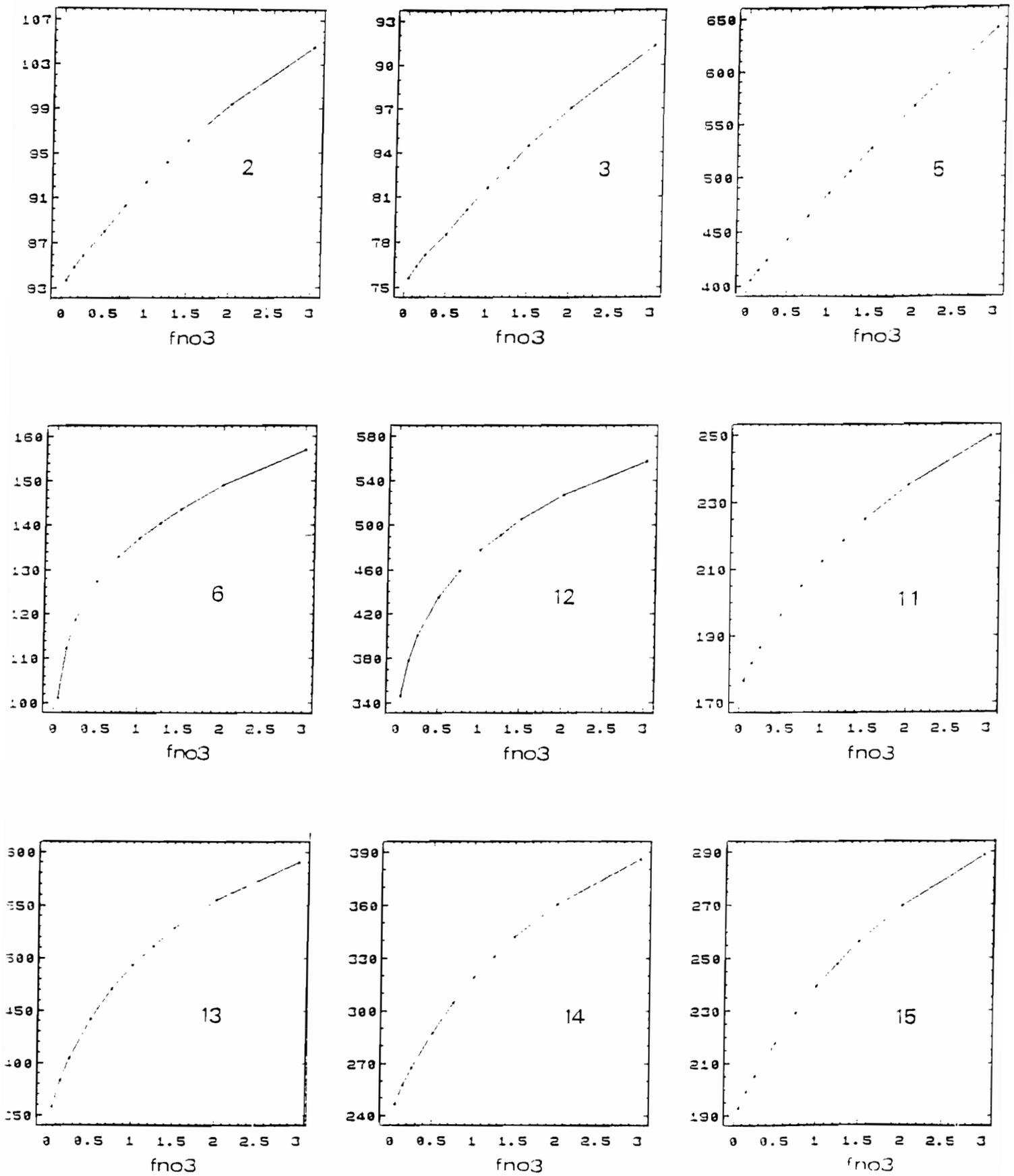


fig. 6 : Influence des apports de nitrates du fleuve Charente sur la production primaire brute annuelle ( $\mu\text{M/l/an}$ ) de différents secteurs du bassin.  
 2, 3 : nord-ouest ; 5 : nord-est ; 6 : estuaire ; 12, 13 : estran est ; 14 : central ; 15 : sud.  
 FNO3 : facteur multiplicatif du scénario de nitrates de la limite Charente.

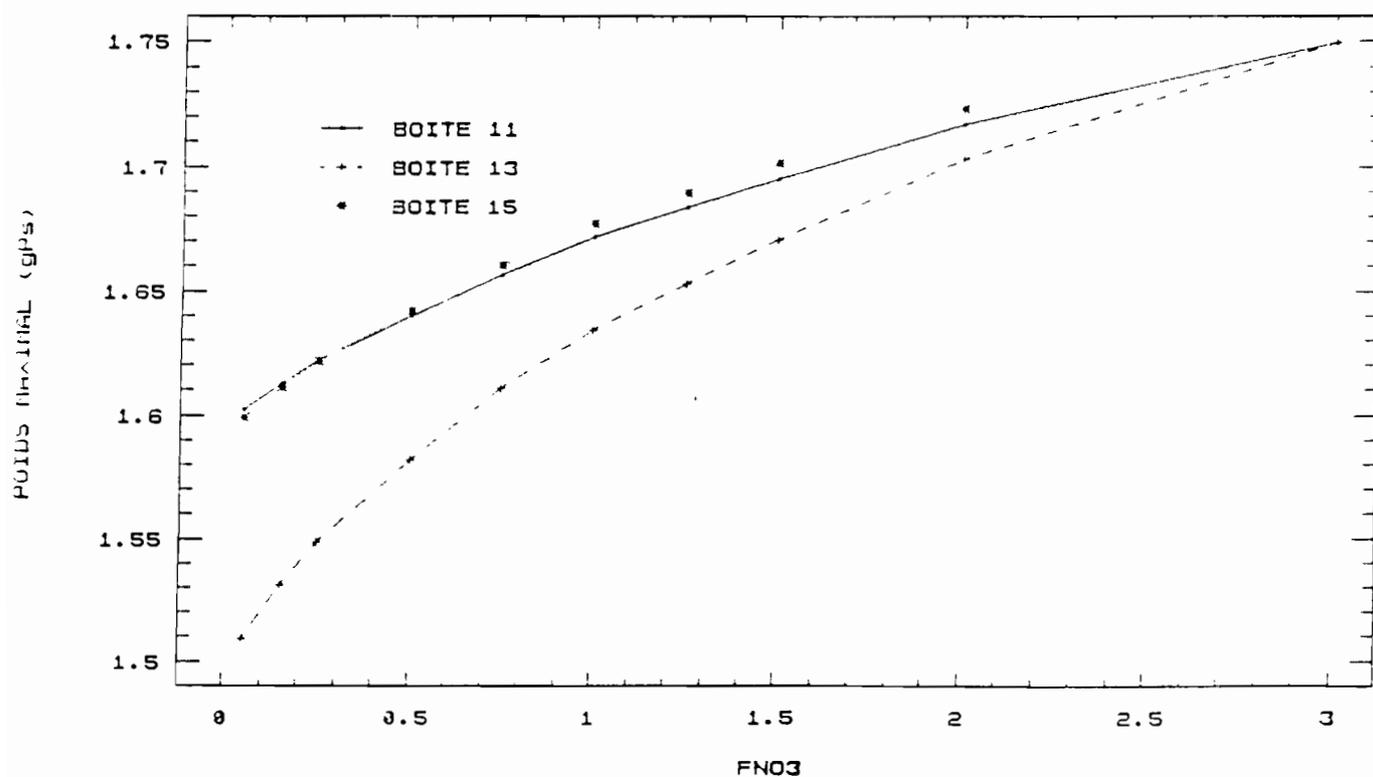
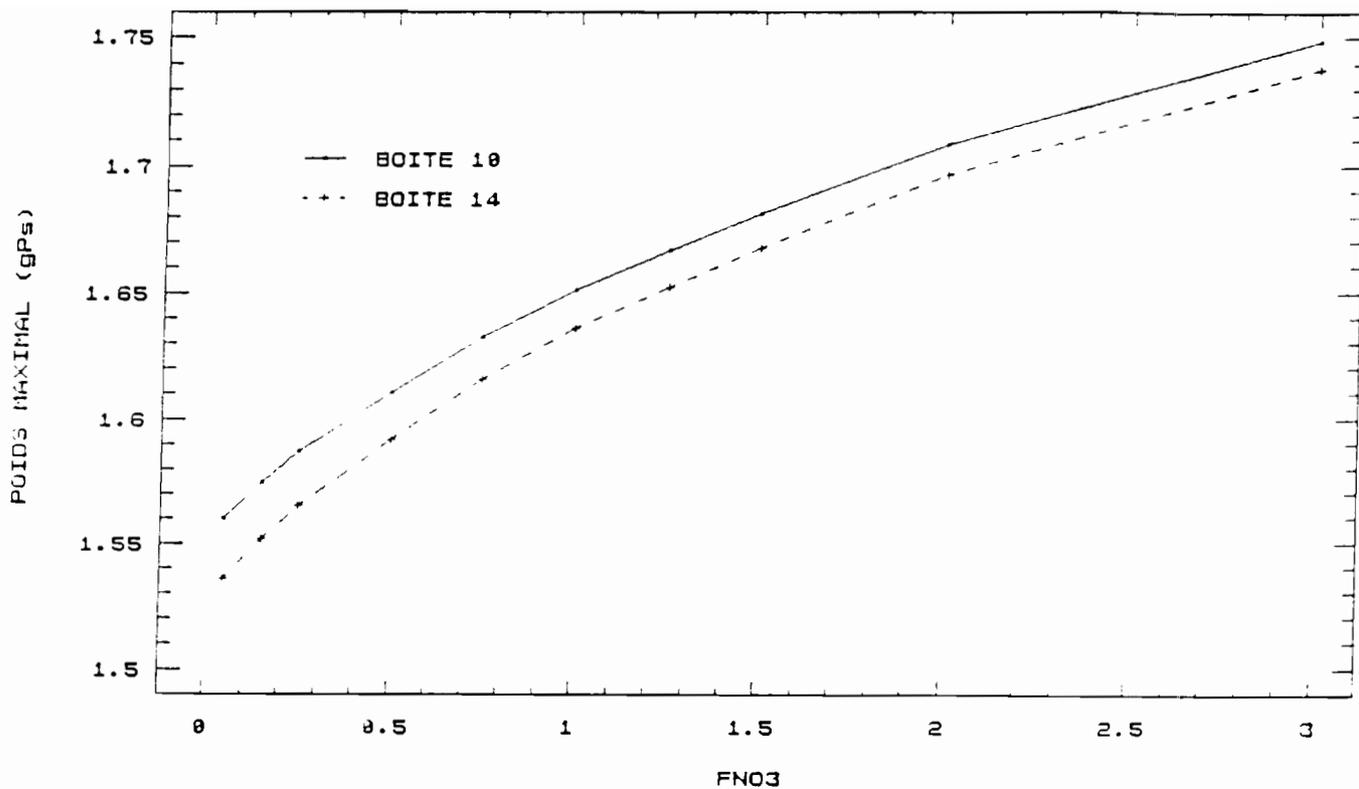


fig 7 : Réponses de croissance des huîtres de la seconde classe d'âge aux variations des apports de nitrates du fleuve Charente.  
 FNO3 : facteur multiplicatif du scénario de nitrates de la limite Charente.  
 10, 11 : nord ; 13 : estran est ; 14 : centre ; 15 : sud.

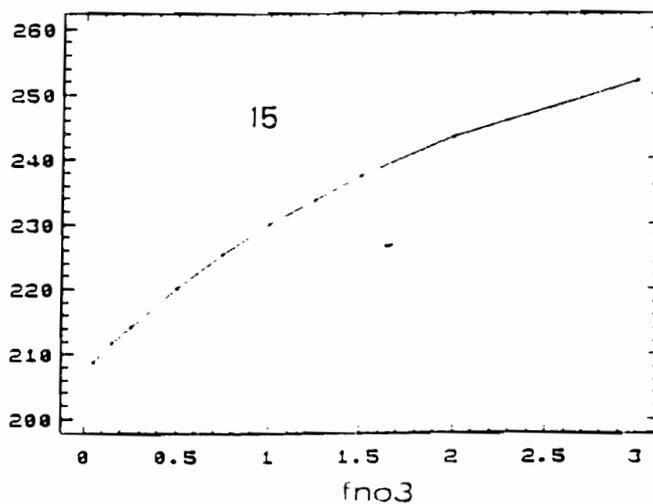
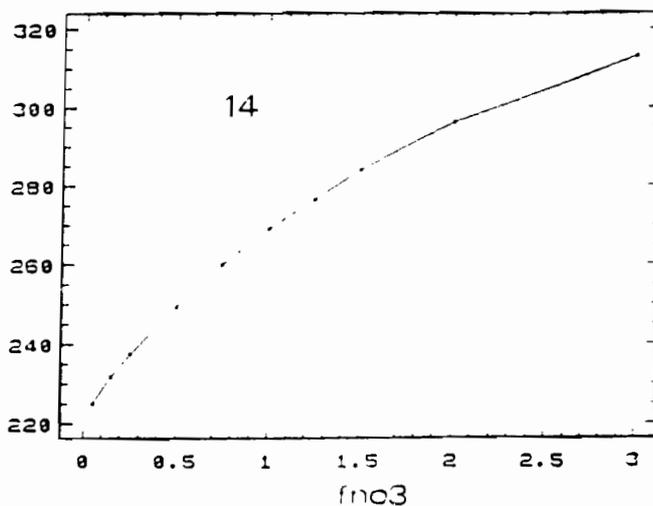
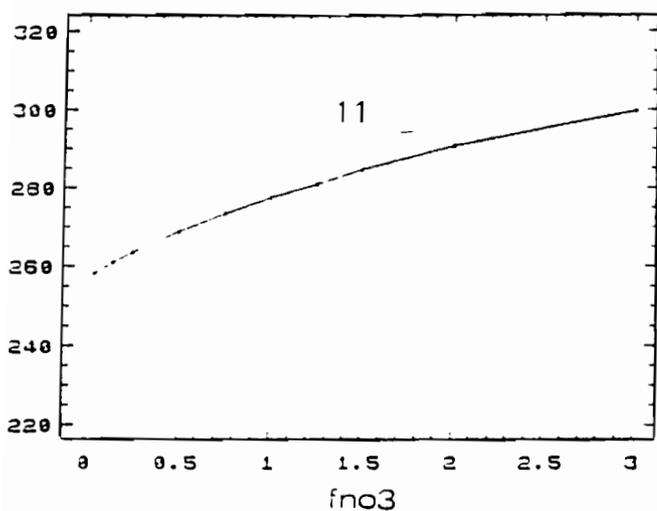
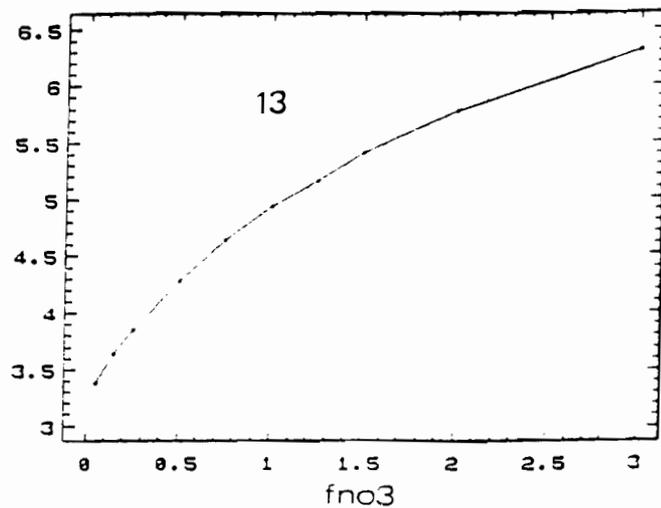
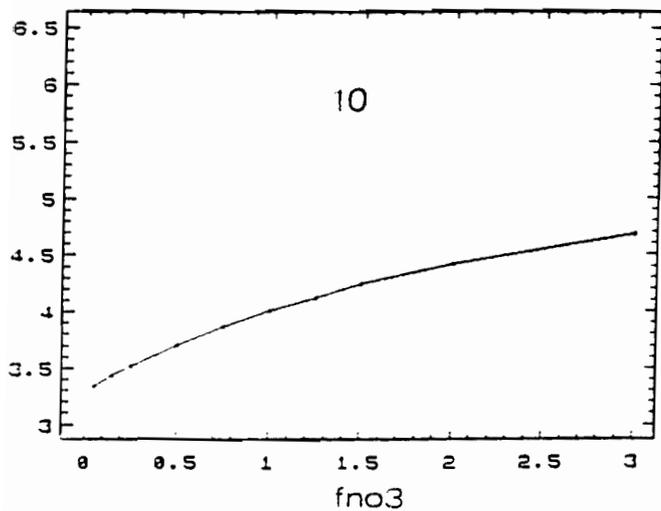


fig. 8 : Réponse de la production ostréicole annuelle (tonnes de poids sec) aux variations des apports de nitrates du fleuve Charente.

FNO3 : facteur multiplicatif du scénario de nitrates de la limite Charente.

10, 11 : nord ; 13 : estran est ; 14 : centre ; 15 : sud.

	boite N03	3	5	6	10	11	12	13	14	15
Phyto	0,25	-5,5%	-12,7%	-13%	-14,5%	-12,2%	-16,14%	-18%	-16,2%	-14%
	0,5	-3,7%	-8,7%	-7,1%	-8,8%	-7,6%	-8,9%	-10,5%	-9,9%	-9,31%
	1,50	-3,5%	-8,5%	-4,8%	-6,4%	-5,9%	+5,8%	-7%	+7,2%	+7,36%
	2	-6,6%	-16,7%	-8,7%	-11,6%	-10,7%	-10,4%	-12%	-13%	+12,7%
Huître	0,5				-7,5%	-3,2%		-13,2%	-7,3%	-4,3%
	1,5				-5,7%	-2,5%		+9,7%	+5,5%	-3,3%

Tableau 1. Variation de la production ostréicole en fonction des apports de nitrates.

Le comportement de croissance des mollusques est logiquement corrélé à celui du phytoplancton. Tant sur le plan des poids maximaux (fig. 7) que de la production totale (fig. 8), la diminution des apports de Charente a un effet plus prononcé que son augmentation. La comparaison des résultats obtenus sur les différentes boîtes révèle également des relations plus étroites entre les apports de nitrate charentais et la croissance des mollusques sur l'estran est (boîte 13) et au centre du Bassin (boîte 14) (tableau 1) que dans les secteurs périphériques (boîtes 11 et 15). Un résultat qui revet une importance particulière pour la boîte 14 qui est un secteur d'élevage relativement plus dense.

Un accroissement de 50 % de ces apports estivaux (valeur prédite après la mise en place du barrage) entrainerait une augmentation de la production ostréicole entre 3 et 10 % de sa valeur nominale selon les secteurs considérés. Dans une situation de sécheresse (division des apports estivaux nominaux par 4), cette production subirait une baisse comprise entre 6 et 18 % de sa valeur actuelle.

### III. DISCUSSION

La saturation observée sur les différentes courbes de réponses de croissance des huîtres à l'enrichissement en nitrates des eaux du Bassin par la Charente, et l'accroissement minime de la production ostréicole prédit pour un doublement des apports en nitrates de la Charente, semblent indiquer que le fleuve fertilise peu le bassin. Il paraît en effet illusoire de penser, aux vues de ces résultats, que l'huître puisse retrouver une vigueur de croissance équivalente à celle des années passées en accroissant les débits de la Charente. On peut supposer, à l'instar d'Héral (1989), que les fortes turbidités et les faibles temps de résidence du Bassin ne permettent pas l'utilisation efficace par le phytoplancton du surplus de nitrates en provenance de Charente. Hormis ces considérations d'ordre physique et biologique, dont la justesse n'est plus à discuter, il existe un autre responsable majeur de la censure des processus biologiques. Une étude récente (Lazure, com. pers.), a permis de mettre en évidence que l'application des schémas classiques de calcul employés pour résoudre le transport particulière au niveau de modèles "en boîtes" génère une accélération artificielle du transit des particules. Replacé dans le contexte actuel, ce biais induit une régulation accrue de la production primaire par la vitesse de déplacement des masses d'eau et corrélativement une sous-estimation du pompage des sels nutritifs par le phytoplancton.

Les simulations obtenues dans des conditions nominales, permettent de créditer le modèle d'une prédiction relativement correcte de l'évolution moyenne des teneurs en nitrates et en phytoplancton au niveau du bassin conchylicole. Il ne faudrait pas toutefois en déduire que l'on ait compris (même à cette échelle de temps) le processus de la croissance phytoplanctonique à Marennes. Il est ainsi probable que l'adéquation sur les niveaux de nitrates et de chlorophylle au Chapus soit en partie due au calage préalable du modèle sur les données de Boyard (voir II.), les stations Chapus et Boyard variant peu de ce point de vue.

Quant aux écarts observés entre le calcul et la mesure des concentrations chlorophylliennes à l'échelle du cycle vives-eaux/mortes-eaux de marée ils proviendraient en partie de l'absence de simulation des échanges particulières entre l'eau et le sédiment. Les variations de concentration à l'échelle du cycle de marée, initiées par les mélanges variables des eaux marine et estuarienne, sont accentuées par les échanges verticaux, avec une tendance au dépôt en mortes-eaux et à l'érosion en vives-eaux. Cette amortissement des oscillations vives-eaux/mortes-eaux reproduit par le modèle est de nature à fausser la forme effective de l'interaction entre les nitrates et le phytoplancton. Il semble donc que les résultats concernant l'impact des rejets de nitrates du fleuve sur la production primaire et ostréicole n'aient qu'une relative valeur prédictive et ne soient pas transposables à la réalité du terrain.

## CONCLUSIONS

En résumé, la modélisation de l'écosystème de marennes-Oléron a permis de mettre en évidence :

- . Un impact variable des rejets en nitrate du fleuve Charente sur la production primaire et ostréicole d'après la période et la région considérée.
- . Une sensibilité plus marquée de la production ostréicole à la baisse qu'à la hausse des flux de nitrate charentais
- . Un contrôle important de la production primaire par l'hydrodynamisme.

Ces trois points, qui soulignent l'importance que revêt l'aspect dynamique dans l'étude du phénomène de production primaire, justifient pleinement la démarche modélisatrice adoptée pour le site de marennes-Oléron. De plus, si le présent modèle n'a pu fournir que des tendances (et non pas des prévisions applicables au terrain) quant à l'incidence biotique de la Charente, il n'en demeure pas moins un outil de recherche qui a participé pleinement à l'élargissement de notre connaissance de l'écosystème conchylicole de Marennes-Oléron. Les auteurs engagés dans la modélisation d'écosystème s'accordent sur la primauté d'une telle valorisation de l'outil (Keizer et al., 1987 ; Baretta et Ruardij, 1988 ; Klepper et Scholten, 1988.). Il est en effet généralement admis que la complexité des systèmes abordés en écologie et l'état actuel de nos connaissances remettent en cause les capacités prédictives de ces modèles (Jorgensen, 1988 ; Chapelle, 1991). Cependant la mise à jour des propriétés et des faiblesses du modèle, par la confrontation des simulations avec les mesures et par l'analyse de sensibilité, permet de focaliser l'attention sur certains mécanismes et composants essentiels qui conditionnent l'évolution du système étudié, et de suggérer des priorités de recherche. En l'occurrence, la définition de la capacité trophique du Bassin pourra être mieux précisée à partir des actions suivantes:

1. La mise au point d'un modèle courantologique fiable. La résolution des problèmes de diffusivité numérique n'implique pas nécessairement l'abandon des modèles en boîtes au profit des outils plus précis, mais coûteux, développés par les hydrauliciens. Des améliorations peuvent être apportées à partir d'une réflexion sur la cohérence des échelles spatiales et temporelles et sur les schémas de calculs appropriés.

2. La représentation plus réaliste des variations temporelles et spatiales des concentrations particulières. Outre le fait que le modèle n'est pas en mesure de reproduire correctement le signal dans sa composante liée au cycle de marée, il ne prend pas en compte les perturbations induites par les phénomènes climatiques accidentels (le vent, principalement) et la variation des régimes de la Charente (qui perturbent la circulation des masses d'eau et le transport particulaire (Bacher, 1989). La mise en place d'un modèle sédimentaire devrait permettre d'intégrer de manière explicite différentes sources de variabilité du milieu (voir chapitre suivant).

3. L'acquisition de données sur le terrain. Il est apparu que les stratégies d'échantillonnage mise en place pour aborder la problématique des mollusques ne s'adaptent pas toujours aux exigences du modèle de production primaire (au moins sur un plan spatial). Des campagnes de mesures sont en cours pour étudier la variabilité spatiale et temporelle des paramètres hydrobiologiques aux frontières nord et sud du bassin.

## REFERENCES :

- Anon., 1979b. Dispersion de la pollution dans les pertuis charentais. Etudes sur modèles mathématiques. Rapport d'essais. Laboratoire Central Hydraulique de France, 12 p.
- 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 *C. gigas*. *Aquat. Living Resources*, 2, 199-214.
- Bacher C., J. P. Baud, J.-M. Deslous-Paoli, J.-P. Dreno, M. Héral, D. Maurer, J. Prou, 1986. A methodology for the stocks assessments of cultivated oyster along the french Atlantic coasts. *J. Cons. int. Explor. Mer.*, CM 1986/K, 36 p.
- Baretta J. W., P. Ruardij, 1988. Tidal flat estuaries (simulation and analysis to the Ems estuary). Springer Verlag Heidelberg, Ecological studies, Vol. 71.
- Bayne B. L., J. Widdows, R. J. Thompson, 1976. Physiological integrations. In : *Marine mussels : their ecology and physiology*. B. L. Bayne Ed., IBP n°10, Cambridge Univ. Press, 261-291.
- Bird S. L., R. Hall, 1988. Coupling hydrodynamics to a multiple-box water quality model. Technical report EL-88-7, US army engineers waterways experiment station, Vicksburg, Miss.
- Bodoy A., C. Bacher, P. Geairon, 1987. Estimation des stocks d'huîtres cultivés dans le Bassin de Marennes-Oléron en 1986. Rapp. IFREMER, DRV 87-005 RA/TREM, 71 p.
- Brock T.D., 1981. Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecol. Modell.*, 14, 1-19.
- Cloern J. E., 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity and productivity in estuaries. *Cont. Shelf Res.*, 7, 1367-1381.
- Dechambois C., L. Pontier, F. Siroiu, J. Vouve, 1977. Apport de la thermographie infra-rouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente - Seudre - Anse de l'Aiguillon). C.R. Acad. Paris, 284, 1269-1272.
- Deslous-Paoli J-M, M. Héral, 1984. Transferts énergétiques entre la nourriture disponible dans l'eau d'un bassin ostréicole et l'huître *Crassostrea gigas* âgée de 1 an. *Haliotis*, 14, 79-90.
- Foster-Smith R. L., 1975b. The effect of concentration of suspension on the filtration rate and pseudo-fecal production for *Mytilus edulis* L., *Cerastoderma edule* L. and *Venerupis pullastra*. *J. Exp. Mar. Ecol.*, 17, 1-22.
- Héral M., 1977. Etudes préliminaires des potentialités nutritives dans le Bassin de Marennes-Oléron. Océanexpo Bordeaux, 14 p.
- Héral M., 1989. Modélisation des écosystèmes conchylicoles : bassin de Marennes-Oléron. Rapport de fin de contrat M. E. R. S. 86-J00J1, IFREMER/CNRS, 186 p.

- Héral M., J-M Deslous-Paoli, J. Prou, 1986. Dynamiques des productions et des biomasses des huîtres (*Crassostrea gigas* et *Crassostrea angulata*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. Note C.I.E.M, CM 1986/F : 41.
- Héral M., D. Razet, S. Y. Maestrini, J. Garnier, 1980. Composition de la matière organique particulaire dans les eaux du Bassin de Marennes-Oléron. Apport énergétique pour la nutrition de l'huître. Note au conseil International Exploration de la Mer, Comité océano. bio. L 44, 20 p.
- Héral M., Robert J.M., Truquet J., Barbaroux O., Garnier J., Razet D., 1981. Composition en éléments dissous de l'eau du bassin conchylicole de Marennes-Oléron. Note au Conseil International Exploration de la Mer, comité de la qualité de l'environnement marin E58.
- Jorgensen S. E., 1988. Fundamentals of Ecological Modelling. Developements in Environmental Modelling 9. Elsevier, Amsterdam - Oxford - New-York - Tokyo.
- Keizer P. D., D. C. Gordon, Jr., P. Schwinghamer, G. R. Daborn, W. Ebenhoeh, 1987. Comberland Basin Ecosystem Model : Structure, Performance and Evaluation. *Can. Tech. Report of Fish. and Aqua. Sci.*, No 1547.
- Klepper O., H. Scholten, 1988. A model of carbon flows in relation to macrobenthic food supply in the Oostershelde estuary. Balans, nota 42.
- Menesguen A., 1989. Modélisation de la production primaire dans le bassin de Marennes-Oléron (France). ICES EMEM/N°60.
- Ravail B., M. Héral, S. Y. Maestrini, 1988. Incidence des débits de la Charente sur la capacité biotique du Bassin ostréicole de Marennes-Oléron. Rapp. MRS 86-50051, oct. 1987, 23-63.
- Ravail B., M. Héral, S-Y. Maestrini, J-M Robert, D. Razet, J. Prou, 1987. Indicence de la diminution des débits de la Charente sur la production primaire du Bassin de Marennes-Oléron. Rapp. Ifremer D.R.V, No 87008/RA/TREM.
- Widdows J., P. Fieth, C. M. Worrall, 1979. Relationships between seston, available food and feeding activity in the common mussel *Mytilus edulis*. *Mar. Biol.*, 50, 195-207.

## PRESENTATION DU MODELE DE PRODUCTION OSTREICOLE

1. Equations différentielles**Azote minéral ( $\mu\text{M/l}$ ) :**

$$d\text{No}_3/dt = \text{mineralisation} \cdot \text{Morge} + \text{excretion} \cdot \text{Zoo} - \text{rationphyto} \cdot \text{Phyto}$$

**Azote Phytoplanctonique ( $\mu\text{M/l}$ ) :**

$$d\text{Phyto}/dt = (\text{rationphyto} - \text{mortphyto}) \cdot \text{Phyto} - \text{rationzoo} \cdot \text{Zoo} - \text{ingphytH} / \text{volume}$$

**Azote Zooplanctonique ( $\mu\text{M/l}$ ) :**

$$d\text{Zoo}/dt = (\text{rationzoo} \cdot \text{assilmilzoo} - \text{xmortzoo} - \text{excretionzoo}) \cdot \text{Zoo}$$

**Azote organique détritique benthique ( $\text{mM}/\text{m}^2$ ) :**

$$d\text{Morgb}/dt = \text{Sediment} \cdot (\text{fluxfond} \cdot \text{Morge} \cdot \text{Hteau} - \text{Trelargage} \cdot \text{Morgb}) + (\text{fecphyt} + \text{fecmorge}) / \text{Volume} \cdot \text{Hteau}$$

**Azote vivant benthique ( $\text{mM}/\text{m}^2$ ) :**

$$d\text{Nhui}/dt = (\text{assiphyt} + \text{assimorge}) / \text{Volume} \cdot \text{Hteau}$$

**Azote detritique de l'eau ( $\mu\text{M/l}$ ) :**

$$d\text{Morge}/dt = - D\text{No}_3 - D\text{phyto} - (D\text{morgb} + D\text{Nhui}) \cdot \text{Hteau}$$

**Valeur énergétique de la chair des huitres de 1 et 2 ans (calories) :**

$$d\text{Hui1}/dt = \text{Sfg1} - D\text{ponte1}$$

$$d\text{Hui2}/dt = \text{Sfg2} - D\text{ponte2}$$

**Nombre d'huitres de 1 et 2 ans :**

$$d\text{Sto1}/dt = \text{morthui1} \cdot \text{Sto1}$$

$$d\text{Sto2}/dt = \text{morthui2} \cdot \text{Sto2}$$

Volume : volume de la boîte i (l)

Hteau : hauteur d'eau de la boîte i

fluxfond : Taux de dépôt de la matière organique détritique (m.o.d) (j-1)

Trelargage : Taux de remise en suspension de la m.o.d benthique (j-1)

2. Lois du modèle biologique

**mineralisation** : taux de remineralisation de la matière organique (j-1)

mineralisation = B1 . effetchaleur

**rationphyto** : taux de croissance brute du phytoplancton (j-1)

rationphyto = rationphytomax . effetselnut . effetlumiere

rationphytomax = B11 . effetchaleur

effetselnut = No3 / (No3 + B13)

effetchaleur = exp (B3 . Temperature)

**mortphyto** : taux de mortalité du phytoplancton (j-1)

mortphyto = B23 . effetselnut + B24 . (1 - effetselnut)

**rationzoo** : Ration zooplanctonique (j-1)

rationzoo = B41 . effetchaleur . effetphyto

effetphyto = 1 - exp (-azotivlev.effetchaleur.max (0.,phyto-phytoseuil))

azotivlev = B42 . 28 / (B17 + B18)

phytoseuil = B22 . (B17 + B18) / 28

**assimilzoo** : Fraction assimilée de la ration (s.d)

assimilzoo = B43 . exp (-B44 . rationzoo)

**excretionzoo** : Taux d'excretion du zooplancton (j-1)

excretionzoo = max (rationzoo . assimilzoo . B45 , B46 . effetchaleur)

**mortzoo** : Taux de mortalité du zooplancton (j-1)

mortzoo = B49

Si la boîte i est pourvue d'huitres on a alors :

avec, k : classe d'âge de l'huître, W<sub>kj</sub> : poids de l'individu (gPs) et TMP : température de l'eau.

**ingphyt** : Quantité de phytoplancton ingéré (μM/h).

$$\text{ingphyt} = \sum_{k=1}^2 \sum_{j=1}^{Stk} F_{kj} \cdot \text{Phyto} \cdot (1 - PF_{kj})$$

$$F_{kj} = B70 \cdot \exp (B50 \cdot \min (0, B51 - \text{SES})) \cdot W_{kj} \cdot B71$$

$$PF_{kj} = B52 \cdot (1 - \exp (B53 \cdot \min (0, B54 - \text{const}H_{kj})) + (1 - B52) \cdot (1 - \exp (B55 \cdot \min (0, B56 - \text{const}k_j)))$$

$$\text{const}k_j = F_{kj} \cdot \text{SES}$$

const<sub>kj</sub> : consommation de seston par unité de poids sec (mgPs/h/gPs)

F<sub>kj</sub> : taux de filtration individuel (l/h/huître)

PF<sub>kj</sub> : % de la nourriture consommée qui est émise sous forme de pseudo-fécès

SES : concentration de seston (mgPs/l)

**fecphyt** : Quantité de phytoplancton biodéposé (μM/h).

$$\text{fecphvt} = \text{ingphvt} \cdot (1 - \text{AE})$$

$$AE = B57 \cdot TMP + B58$$

AE : efficacité d'assimilation du phytoplancton ingéré (s.d)

**fecmorge** : Quantité de matière organique détritique biodéposée ( $\mu M/h$ ).

$$fecmorge = ingmorge \cdot (1 - AE)$$

ingmorge : quantité ingérée de matière organique détritique ( $\mu M/h$ )

**Sfgkj** : Gain de poids individuel des huitres de la k<sup>ème</sup> classe d'âge (calories/h/huitre).

$$Sfgkj = (assimorge_k \cdot B60 + assiphyt_k \cdot B61) / Sto_k - Rkj$$

$$assimorge_k = ingmorge_k \cdot AE$$

$$assiphyt_k = ingphyt_k \cdot AE$$

$$Rkj = B62 \cdot TMP + B63$$

assimorge<sub>k</sub> : quantité de matière organique détritique assimilée par les huitres de la K<sup>ème</sup> classe d'âge ( $\mu M/h/Sto_k$ ).

assiphyt<sub>k</sub> : quantité de phytoplancton assimilé par les huitres de la K<sup>ème</sup> classe d'âge ( $\mu M/h/Sto_k$ ).

R<sub>kj</sub> : perte calorique individuelle due à la respiration (calories/h/huitre)

**Dpontekj** : Energie individuelle consacrée à l'effort de ponte (calories/h/huitre)

$$Dpontekj = (B64 \cdot Wkj \cdot B65) \cdot (1 + B66)$$

**morthui1,2** : Taux de mortalité des populations H1 et H2 (s.d)

$$morthui1 = B92 ; morthui2 = B93$$

### 3. Liste des paramètres

B1 : Taux de reminéralisat <sup>3</sup> de l'Azote Org. Det. à 0°C	0.04 j <sup>-1</sup>
B3 : Taux d'augmentat <sup>3</sup> des vitesses selon la temperature	0.07 °C <sup>-1</sup>
B11 : Taux max de croissance brute du phytoplancton à 0°C	0.5 j <sup>-1</sup>
B13 : Constante de Michaelis du Phyto- pour l'azote	0.8 $\mu MN/l$
B17 : Quota min. d'azote du phytoplancton	15 gN/gChla
B18 : Quota max. d'azote du phytoplancton	25 gN/gChla
B22 : Seuil d'échappement à la prédation	0.5 $\mu gChla/l$
B23 : Taux min. de mortalité naturelle du phytoplancton	0.01 j <sup>-1</sup>
B24 : Taux max. de mortalité naturelle du phytoplancton	0.1 j <sup>-1</sup>
B41 : Ration relative maximum du zooplancton à 0°C	0.25 j <sup>-1</sup>
B42 : Delta d'Ivlev du zooplancton à 0°C	0.12 $\mu Chla^{-1}$
B43 : Taux d'assimilation du zooplancton	0.6 s.d
B44 : Taux relatif de décroissance d'assimilation selon la ration	0.5 s.d
B45 : Fraction de la nourriture assimilée excrétée à 0°C	0.15 s.d
B46 : Taux d'excretion basal du zooplancton à 0°C	0.025 j <sup>-1</sup>

B49 : Taux basal de mortalité du zooplancton à 0°C	0.035 j <sup>-1</sup>
B50 : coefficient de la fonction de colmatage branchial	0.07 s.d
B51 : Seuil de déclanchement du colmatage branchial	200 mg/l
B52 : Taux maximal de production de pseudo-fécès en présence de mécanismes selectifs	0.4 s.d
B53 : Exposant de la loi de production de pseudo-fécès	0.15 s.d
B54 : Seuil de déclanchement de l'émission de pseudo-fécès	10 mgPs/h/gPs
B55 : Exposant de la loi de production de pseudo-fécès	0.01 s.d
B56 : Seuil d'affaiblissement des processus sélectifs pré-ingestif	100 mgPs/h/gPs
B57 : Pente de la fonction AE = f (TMP)	0.033 C <sup>-1</sup>
B58 : Efficacité d'assimilation à 0°C	0.033 s.d
B60 : Coefficient de conversion calorique de la matière organique détritique	0.4 cal/mgPs
B61 : Coefficient de conversion calorique de la chlorophylle	0.684 cal/μgChla
B62 : Pente de la fonction R = f (TMP)	0.032 mlO <sub>2</sub> /h/gPs/°C
B63 : Ordonnée à l'origine de la fonction R = f (TMP)	-0.022 mlO <sub>2</sub> /h/gPs
B64 : Taux de ponte pour un individu de 1 gPs	0.27 s.d
B65 : Exposant allométrique de la ponte	1.28 s.d
B66 : Durée de la ponte	58 jours
B92 : Taux de mortalité des huitres de 1 an	1.5 10 <sup>-3</sup> j <sup>-1</sup>
B93 : Taux de mortalité des huitres de 2 ans	3.4 10 <sup>-4</sup> j <sup>-1</sup>