

III. Carrying capacity and density dependence

ICES mar. Sci. Symp., 192: 41–47. 1991

Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance

Cédric Bacher

Bacher, C. 1991. Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance. – ICES mar. Sci. Symp., 192: 41–47.

L'influence du stock d'huîtres (*Crassostrea gigas*) cultivées dans le Bassin de Marennes-Oléron, sur les performances de croissance individuelles a été étudiée grâce à un modèle couplant des mécanismes biologiques et hydrodynamiques. Ce modèle comporte une équation du bilan énergétique d'un individu moyen et des termes de transport advectif de la matière particulaire organique et inorganique entre les 12 boîtes définies dans le découpage spatial du bassin. Une analyse de sensibilité permet de calculer l'influence de la répartition du stock dans ces boîtes sur la croissance moyenne individuelle dans chaque boîte. Il apparaît ainsi que cette influence est surtout notable dans le sud du bassin. De même, l'impact du stock des populations de compétiteurs filtreurs a été calculé et est apparu négligeable par rapport à l'impact précédent. Enfin, la différence de réponses selon les zones géographiques a été expliquée par l'existence d'une circulation résiduelle de marée dirigée vers le sud. Le milieu est ainsi appauvri au fur et à mesure du transit des masses d'eau au-dessus des populations d'huîtres.

A model coupling biological and hydrodynamical processes is used in order to study the influence of the amount of cultivated oysters (*Crassostrea gigas*) on growth performance in the Bay of Marennes-Oléron. The model is based on an energetic budget equation of a mean oyster and on a transport equation of particulate organic and inorganic matter through 12 spatial boxes. Sensitivity analysis is performed and allows computation of the impact of the distribution of oysters among the boxes on the growth performance of a mean oyster in each box. It is shown that, mainly in the south of the bay, individual growth is affected by the increase in the stock. The same approach also shows that the response of individual growth to the amount of natural benthic filter-feeding populations is negligible compared with the preceding effect. Finally, the spatial variability of these responses is explained by the tidally induced residual circulation of the water throughout the bay from north to south. The water column is thus impoverished as the organic matter is filtered by the oyster populations.

Cédric Bacher: Laboratoire Ecosystèmes Conchylicoles (LEC), IFREMER, B.P. 133, 17390 La Tremblade, France.

Introduction

Les relations trophiques entre une population d'huîtres (*Crassostrea gigas*), cultivées dans le Bassin de Marennes-Oléron, et la nourriture potentielle, ont été modélisées en tenant compte des caractéristiques du milieu estuarien (Bacher, 1989). Un modèle en boîtes (Fig. 1) permet de coupler le transport du matériel

particulaire et son assimilation par la population d'huîtres. Les échanges entre boîtes dépendent de leur volume, de l'excursion de marée et des débits résiduels calculés à partir des résultats d'un modèle numérique courantologique. La consommation, l'assimilation et la respiration sont les termes d'une équation de bilan énergétique permettant de simuler la croissance des huîtres (Fig. 2). Le modèle met en évidence un gradient

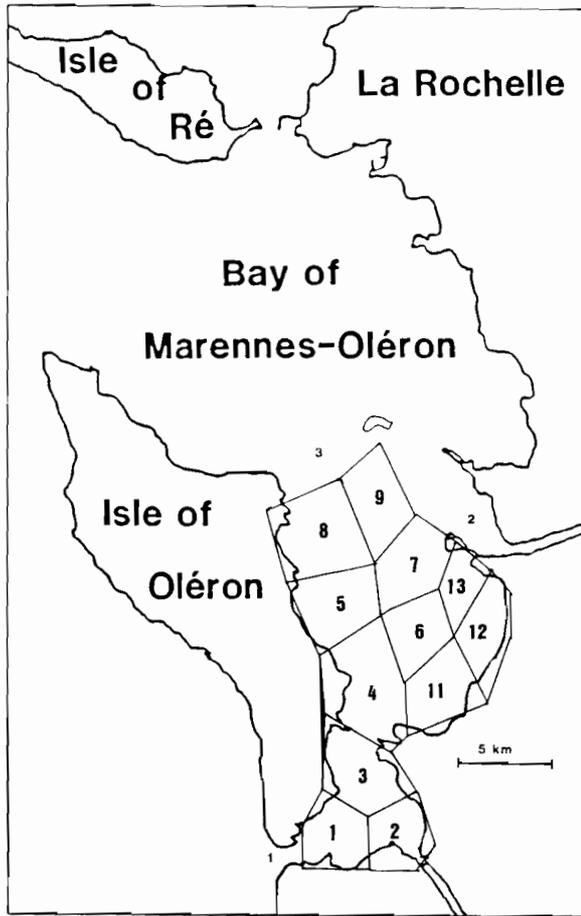


Figure 1. Structure en boîtes adaptée sur la zone de production ostréicole.

de croissance selon un axe sud-nord et l'interaction stock-performance de croissance (Bacher, 1989).

Une analyse plus fine des différents niveaux d'interaction entre la croissance des huîtres et les stocks d'huîtres ou de compétiteurs de chacune des boîtes, est présentée au moyen d'une analyse de sensibilité, consistant à mesurer le comportement des variables d'état en fonction des erreurs d'estimation ou de mesure des paramètres du modèle (Platt et Radach, 1981), ou de la structure de ce dernier (nombre de compartiments, algorithmes de résolution des équations différentielles, valeurs initiales, du pas de temps; Reknagel, 1984).

De façon générale, les buts de l'analyse de sensibilité sont les suivants:

1. Calculer la précision des variables d'état (sortie) en fonction de celle des paramètres (Majkowski *et al.*, 1981). Certains auteurs parlent de l'étude de la propagation de l'erreur (Huson, 1982) ou de l'analyse des erreurs ("error analysis", Bax, 1985).
2. Définir des axes de recherche, orienter l'acquisition de données de façon à affiner la valeur prédictive du modèle et diminuer sa sensibilité aux erreurs d'échantillonnage (Majkowski, 1982). Selon Argentesi et Olivi (1976), Summers et McKellar (1981), il s'agit du problème inverse du précédent, à savoir que la précision des paramètres mesurés est calculée en fonction de la précision du modèle. Johnson *et al.* (1987) testent les interactions entre paramètres. O'Neill *et al.* (1980) montrent que les corrélations entre certains paramètres permettent de diminuer la variance des variables simulées, d'où l'intérêt de mesurer ces paramètres simultanément.
3. Comparer le fonctionnement d'écosystèmes étudiés

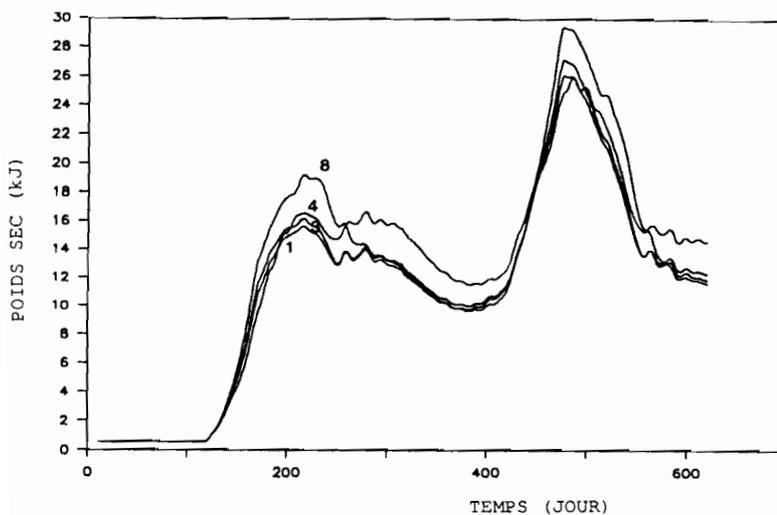


Figure 2. Croissances des huîtres simulées en différentes boîtes, selon un gradient Nord-Sud (boîtes 8, 4, 3, 1).

avec un même modèle, selon les valeurs des coefficients de sensibilité qui permettent de hiérarchiser les paramètres et les variables de sortie. Pour Platt et Radach (1981), le calcul des coefficients de sensibilité, en permettant de visualiser l'ensemble des interactions du système, est à comparer à d'autres outils du modélisateur, comme l'analyse des systèmes ("system analysis" ou "loop analysis").

4. Étudier l'impact d'une perturbation du milieu, introduite sous la forme de variation de paramètres, de conditions initiales ou de variables forçantes (Platt et Radach, 1981; Kelly et Spofford, 1977).
5. Valider le modèle (Majkowski, 1982; Recknagel, 1984). Argentesis et Olivi (1976) concluent ainsi à l'inadéquation du modèle du lac Endine, trop sensible à certains paramètres difficiles à estimer. Pour Fedra *et al.* (1981), l'utilisation du modèle est indissociable de l'analyse de sensibilité. Celle-ci permet de prendre en compte l'incertitude des données pour estimer un ensemble (au sens mathématique) de vecteurs paramètres possibles, qui produisent autant de résultats (simulations) acceptables. La prédiction se présente alors sous forme d'une distribution multidimensionnelle des variables de sortie. Les distributions des vecteurs paramètres et des variables de sortie sont une caractéristique mathématique de la structure du modèle qui introduit le problème d'identification des paramètres (définition, justification des mécanismes, estimation), et de la validité du modèle.

Dans le cas présent et étant données les hypothèses simplificatrices sur lesquelles repose le modèle (conditions moyennes aux limites, découplage entre les mailles primaire et secondaire, non prise en compte de l'interface eau-sédiment), il n'est pas question de prédire l'évolution du système dans des conditions radicalement différentes des conditions imposées. En attendant son développement ultérieur, qui intégrera les niveaux négligés jusque là, le modèle est capable d'estimer l'importance des interactions entre les différents compartiments au voisinage de la situation moyenne définie *a priori*.

S'il existe des solutions analytiques, faisant intervenir les dérivées partielles des variables d'état par rapport aux paramètres, adaptées aux modèles linéaires ou en régime permanent (Kelly et Spofford, 1977; Halfon, 1977), par contre les simulations sont utilisées dans le cas dynamique non linéaire (Majkowski, 1982). Ces auteurs opposent également les calculs "paramètre par paramètre" à l'approche globale (ou statistique; Bax, 1985) consistant à tirer aléatoirement des valeurs de paramètres dans des distributions indépendantes (méthode de Monte-Carlo), triangulaire (Bax, 1985), rectangulaire ou normale (Huson, 1982). Les interactions entre paramètres sont néanmoins calculées en fonction de leurs corrélations définies *a priori* par

O'Neill *et al.* (1980), ou testées par analyse de variance sur leurs effets croisés (Johnson *et al.*, 1987). L'étude multi-paramètres est facilitée par l'utilisation des techniques d'analyse multivariée, telles la régression multiple (hiérarchisation des paramètres pour chaque variable expliquée, Majkowski *et al.*, 1981) ou l'analyse en composantes principales (liens entre variables expliquées; Bax, 1985; Huson, 1982).

Methode

(a) Principe

Pratiquement, pour un paramètre p dont on veut étudier l'influence, un tirage aléatoire est réalisé à partir d'une loi normale $N(p_0, s)$, p_0 étant la valeur retenue dans le modèle, et s l'écart-type de la loi. La valeur de s est choisie arbitrairement dans la mesure où il ne s'agit pas d'étudier l'impact de l'incertitude de l'estimation du paramètre p sur les prédictions du modèle. Le modèle est utilisé avec une nouvelle valeur de p .

La comparaison des nouveaux résultats et des premiers nécessite le calcul d'un critère d'écart. Selon le but de l'étude, plusieurs critères peuvent être proposés (Recknagel, 1984). Pour mesurer l'impact sur la croissance, le critère suivant a été retenu:

$$F_1 = \Sigma(W_1(t) - W_0(t))^2$$

qui représente l'écart moyen sur 2 années de croissance, W_0 , W_1 désignant le poids individuel à l'instant t dans la simulation originale et la simulation du système perturbé.

Le critère choisi est calculé dans chaque boîte où la croissance est simulée, pour un nombre N de simulations avec des valeurs différentes du paramètre p d'une simulation à l'autre. L'étude statistique de l'évolution du critère en fonction de différents paramètres permet de hiérarchiser les impacts d'une fluctuation de ces paramètres sur la croissance.

Appelons (x_1^0, \dots, x_n^0) l'ensemble des valeurs moyennes des stocks de chaque classe d'âge dans les boîtes, (x_1, \dots, x_n) la réalisation d'un tirage aléatoire de n valeurs indépendantes et (y_1, \dots, y_q) l'ensemble des valeurs de la fonction critère choisie résultant de la modification des stocks d'huître et de compétiteurs. Puisque le critère se rapporte à la croissance sur 2 ans, q est le nombre de boîtes où cette croissance est simulée. On écrit alors:

$$y_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} \times (x_j - x_j^0), \quad i = 1, q.$$

Appelons $s(y_i)$ l'écart-type de y_i et $s(x_i)$ l'écart-type de x_i . On a:

$$s(y_i)^2 = \sum_{j=1}^n a_{ij}^2 \times s(x_j)^2,$$

si $(x_j - x_j^0)$ est petit (développement limité du 1er ordre). Il revient au même d'écrire:

$$y_i = \sum_{j=1}^n b_{ij} \times \frac{(x_j - x_j^0)}{s(x_j)}, \quad i = 1, q,$$

où

$$b_{ij} = a_{ij} \times s(x_j) \quad \text{et} \quad x_j' = \frac{(x_j - x_j^0)}{s(x_j)}.$$

b_{ij} exprime la sensibilité de la croissance à un taux de fluctuation du stock constante d'une boîte à l'autre; en effet:

$$s(y_i)^2 = \sum_{j=1}^n b_{ij}^2,$$

chaque terme b_{ij}^2 représentant la contribution de la fluctuation de x_j à la fluctuation de la croissance dans la boîte i .

Les b_{ij} sont calculés par régression linéaire de y_i en fonction des x_j' , à partir des résultats de N simulations. La matrice $B = (b_{ij})$ forme la matrice de sensibilité.

(b) Sensibilité au stock d'huîtres

Ce type de calcul a été appliqué dans un premier temps pour quantifier l'influence du stock d'huîtres et de sa répartition sur la croissance. Le stock d'huîtres varie dans chaque boîte et pour chaque classe d'âge selon une loi normale. Le tirage aléatoire de N conditions de stocks est réalisé de façon indépendante dans chaque boîte. La matrice $B = (b_{ij})$ désigne la matrice des coefficients de sensibilité des croissances simulées dans chaque boîte aux fluctuations des stocks. L'indice i représente le numéro de la boîte et l'indice j identifie la boîte et la classe d'âge dont le stock varie. La matrice B peut être analysée comme un tableau de contingence dont les cases représentent la répartition de la sensibilité globale du système. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) permet alors de visualiser sur un plan factoriel l'essentiel de la sensibilité du système.

(c) Sensibilité aux stocks de compétiteurs

L'influence des trois espèces de compétiteurs, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata* et *Cerastoderma edule* sur la croissance de *Crassostrea gigas*, a été étudiée à l'aide de l'analyse de sensibilité. Initialement, les compétiteurs sont entrés sous forme de variables forçantes d'assimilation dans chaque boîte du modèle. Pour chaque espèce, l'assimilation annuelle totale a été estimée. L'assimilation journalière totale en a été déduite puis modulée de façon à reproduire l'évolution saisonnière classiquement reliée à la température. Les

pourcentages de répartition dans les boîtes ont été appliqués aux estimations journalières. Les variables explicatives prises en compte dans cette étude sont donc ces pourcentages par espèce et par boîte. Les tirages aléatoires indépendants de nouveaux pourcentages, dont les moyennes sont les valeurs d'origine, permettent de lancer de nouvelles simulations et de mesurer l'impact de la répartition et du stock de compétiteurs sur la croissance des huîtres. La variable expliquée est le poids final au bout de deux années de croissance. Les coefficients de régression de la variable expliquée par rapport aux variables explicatives sont calculés à partir de 100 simulation puis analysés par une AFC.

Resultats

(a) Sensibilité au stock d'huîtres

L'analyse de sensibilité fournit la pente de la courbe: croissance = f (stock) (effets marginaux). Les résultats de 100 simulations concernant l'impact du niveau du stock sur la croissance ont été dépouillés par un calcul de coefficients de régression (tableau 1) et une analyse factorielle des correspondances. Les huîtres sont réparties dans 6 boîtes (1, 3, 4, 5, 8, 11) selon deux classes d'âge.

L'axe 1 oppose les boîtes où l'interaction est la plus faible (nord) à celles de sensibilités fortes (sud) (Fig. 3). Sur l'axe 2, il apparaît que les boîtes nord-est sont moins sensibles à l'évolution du stock. D'autre part, la proximité entre stocks et croissances illustre la sensibilité de la croissance d'une boîte donnée aux fluctuations du stock dans la même boîte et dans les boîtes situées en amont, c'est à dire plus au nord. La proximité des modalités des stocks 1 an et 2 ans d'une même boîte

Tableau 1. Coefficients de régression des performances de croissance (croissances au bout de 2 ans) en fonction des fluctuations du stock des classes d'âge de *Crassostrea gigas* dans les boîtes 1, 3, 4, 5, 8, 11. Les variables explicatives et expliquées sont centrées et réduites.

Stock	Performances de croissance						
	1	3	4	5	8	11	
1 an	1	-0.191	-0.052	-0.010	-0.006	-0.005	-0.006
	3	-0.139	-0.043	-0.010	-0.004	-0.004	-0.003
	4	-0.122	-0.038	-0.013	-0.004	-0.003	-0.004
	5	-0.114	-0.036	-0.013	-0.018	-0.009	-0.008
	8	-0.119	-0.037	-0.015	-0.012	-0.016	-0.010
	11	-0.128	-0.040	-0.016	-0.009	-0.006	-0.022
2 ans	1	-0.334	-0.091	-0.020	-0.006	-0.004	-0.007
	3	-0.248	-0.078	-0.016	-0.005	-0.003	-0.006
	4	-0.217	-0.068	-0.025	-0.007	-0.005	-0.009
	5	-0.199	-0.062	-0.023	-0.032	-0.015	-0.014
	8	-0.206	-0.066	-0.023	-0.019	-0.029	-0.018
	11	-0.221	-0.068	-0.024	-0.012	-0.011	-0.037

SENSIBILITE AUX STOCKS D'HUITRES

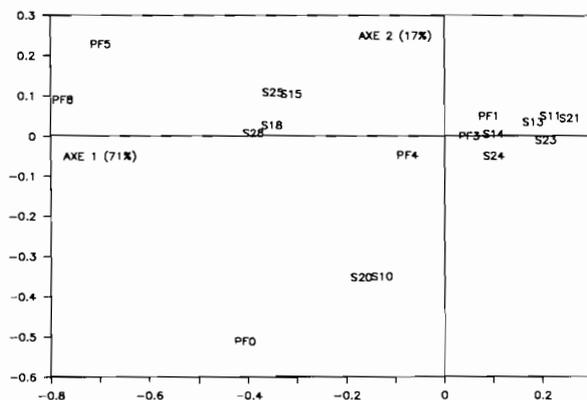


Figure 3. Analyse factorielle des correspondances appliquée aux coefficients de régression des croissances finales en fonction des fluctuations du stock dans chaque boîte. Le stock a été réparti entre les boîtes 1, 3, 4, 5, 8, 11. Sij: stock de la classe d'âge i dans la boîte numéro j (la boîte 11 est renumérotée 0). PFj; taille à la fin de la deuxième année de croissance dans la boîte j (la boîte 11 est renumérotée 0). Les axes 1 et 2 expliquent 88% de la sensibilité totale du modèle aux fluctuations des stocks. La proximité des modalités stock/performance de croissance indique le degré d'influence du stock sur la croissance (boîtes 5, 8). Les performances proches de l'origine sont sensibles à l'ensemble des stocks (PF1, PF3). La boîte 11 se singularise sur l'axe 2.

indique que les influences relatives de ces stocks sur les croissances de l'ensemble des boîtes sont comparables.

Les coefficients de régression sont ainsi tous négatifs et passent de la valeur -0.12 à -0.007 en moyenne pour la classe d'âge 1 de la boîte 1 à la boîte 8. Ces coefficients sont environ 2 fois plus élevés (en valeur absolue) pour la classe 2 ans, ce qui illustre l'amplification de l'impact de l'augmentation du stock au fur et à mesure de la croissance.

(b) Sensibilité aux stocks de compétiteurs

Le tableau 2 montre les répartitions des espèces dans les boîtes et les coefficients de régression issus de l'analyse de sensibilité (resp.). Les axes 1 et 2 de l'AFC expliquent 91% de la sensibilité globale représentée dans la table de contingence (75 et 16% resp.; Fig. 4). Les performances de croissance s'échelonnent sur l'axe 1 selon un axe nord-sud (boîtes 8, 5, 4, 3, 1). L'axe 2 oppose la boîte 11 aux autres boîtes. Les croissances sont perturbées par les fluctuations de stocks de compétiteurs dans les mêmes boîtes, lorsque ces stocks sont présents. Ainsi les croissances dans les boîtes 5 et 8 sont proches des espèces 1 et 3 (moule et coque resp.). La seule espèce présente dans la boîte 11 est la coque et la performance de croissance des huîtres dans cette boîte ne dépend que de cette espèce. La position des croissances de boîtes 1, 3, 4 près du centre de gravité du nuage des points montre que les huîtres de ces boîtes subissent l'influence des compétiteurs dans ces mêmes boîtes et dans les boîtes avoisinantes (1, 2, 3, 4, 5, 6). Les coques de la boîte 6 ont surtout un impact sur la croissance dans la boîte 4, tandis que les deux espèces présentes dans la boîte 4 (crépidule, coque) ont des effets sensibles sur la croissance dans la boîte 3.

Les coefficients de régression restent malgré tout assez faibles. Seuls deux d'entre eux, relatifs à la croissance dans la boîte 1, ont une valeur absolue supérieure à 0.1. Lorsque plusieurs espèces sont présentes dans la même boîte (moule et coque dans la boîte 8, coque et crépidule dans la boîte 4), leurs effets sur la croissance sont comparables.

L'impact des abondances de compétiteurs sur la croissance des huîtres est marqué par un important gradient nord-sud. Dans une moindre mesure, on observe également une opposition est-ouest. Qualitativement, ces résultats sont à rapprocher de la compétition intraspécifique déjà étudiée, qui montrent l'influence des boîtes amont sur la croissance en aval (sud).

Tableau 2. Coefficients de régression des performances de croissance (maximum de croissance au bout de 2 ans) dans les boîtes 1, 3, 4, 6, 8, 11 en fonction des fluctuations du stock des compétiteurs. Les variables explicatives et expliquées sont centrées et réduites. Les espèces sont: *Mytilus edulis* (M.E., boîte 8), *Crepidula fornicata* (C.F., boîte 4), et *Cardium edule* C.E., boîtes 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 11, 12).

Performance de croissance	Stock de compétiteurs										
	M.E. 8 (100%)	C.F. 4 (100%)	C.E.								
			1 (10%)	2 (10%)	3 (20%)	4 (10%)	5 (10%)	6 (10%)	8 (10%)	11 (10%)	12 (10%)
1	-0.153	-0.112	-0.037	-0.036	-0.035	-0.063	-0.029	-0.030	-0.029	-0.030	-0.030
3	-0.064	-0.047	-0.014	-0.014	-0.015	-0.027	-0.012	-0.013	-0.012	-0.012	-0.013
4	-0.026	-0.018	-0.003	-0.004	-0.004	-0.010	-0.004	-0.005	-0.005	-0.005	-0.005
5	-0.021	-0.005	-0.001	-0.001	-0.001	-0.003	-0.006	-0.003	-0.004	-0.002	-0.002
8	-0.028	-0.004	-0.001	-0.001	-0.000	-0.002	-0.003	-0.002	-0.005	-0.002	-0.002
11	-0.016	-0.007	-0.001	-0.001	-0.001	-0.003	-0.003	-0.004	-0.003	-0.007	-0.004

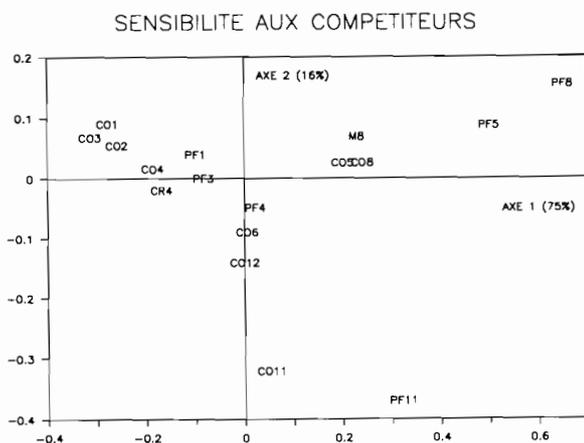


Figure 4. Analyse factorielle des correspondances appliquée aux coefficients de régression des croissances finales en fonction des fluctuations des stocks de compétiteurs dans chaque boîte. Les axes 1 et 2 expliquent 91% de la sensibilité totale du modèle. Xn: stock de l'espèce X dans la boîte n. X = M (moule), CR (crépidule), CO (coque). PFj: taille à la fin de la deuxième année de croissance dans la boîte j.

Discussion

L'analyse de sensibilité aux stocks d'huîtres et de compétiteurs benthiques permet d'approfondir les résultats préliminaires du modèle concernant l'impact du stock sur les performances de croissance des huîtres dans le bassin de Marennes-Oléron (Bacher, 1989). Il apparaît ainsi que la répartition du stock a un effet non négligeable sur ces performances, et que cet effet s'accroît selon l'axe nord-sud correspondant au sens de parcours des masses d'eau (Bacher, 1989). D'après la comparaison des coefficients de régression des deux études, il est évident que l'impact de la compétition entre espèces est bien inférieure à la compétition intraspécifique. Cela confirme l'hypothèse adoptée d'après la comparaison des stocks de moules, coques, crépidules (15 000 tonnes) et du stock d'huîtres (80 000 tonnes). Il est également clair que la modélisation de toutes les espèces de filtreurs n'est pas nécessaire. On peut se contenter des variables forçantes introduites dans chaque boîte.

Au niveau du stock actuel l'existence de ce gradient de croissance est la confirmation d'une capacité trophique propre au bassin, dont la limite est près d'être atteinte. Environ 10% de la nourriture transitant dans le bassin sous l'action de la marée, sont ainsi utilisés pour la croissance, malgré un temps de résidence des masses d'eau relativement faible (entre 4 et 10 jours). Au problème de ralentissement de croissance sont associés des risques de mortalité accidentelle accrue, d'épizooties, de déséquilibres entre les divers secteurs de production liés à l'affaiblissement de l'organisme

(Héral, comm. pers.). D'autres auteurs soulignent la nécessité du calcul de la capacité des sites de production à supporter les stocks cultivés. Carver et Mallet (sous presse), Incze *et al.* (1981) estiment les productions potentielles en rapportant flux de nourriture et taux de filtration des populations. Pour les populations naturelles, l'importance des apports exogènes, susceptibles d'être perturbés, peut entraîner le déséquilibre du système. Ainsi, d'après le modèle de Chardy (1987), 16% des apports exogènes (dus à la marée) sont assimilés par les filtreurs du système benthique dans le golfe normand-breton. Weigert et Penas-Lado (1982) soulignent également la dépendance du système côtier de la Ria de Arosa à l'égard d'un phénomène d'upwelling.

La prise en compte de la variabilité spatiale de la croissance et de la distribution de nourriture, à l'aide d'un modèle en boîtes, justifiée dans cette étude par le problème de la gestion des stocks d'huîtres cultivées, est une caractéristique des écosystèmes littoraux soumis à l'action de la marée. Il en résulte un couplage entre les phénomènes biologiques d'une part, les mécanismes de transport d'autre part (Uncles, 1983; Kremer et Nixon, 1978; Harris *et al.*, 1984). Le calcul simultané, en utilisant l'analyse de sensibilité, de l'impact d'une perturbation de l'environnement en divers points sur les variables de sortie dans l'ensemble des boîtes, s'avère un outil précieux. Kelly et Spofford (1977) l'appliquent par exemple à un problème de gestion des rejets de nitrates et phosphates dans l'estuaire du Delaware. Il faut cependant préciser les limites de telles études au voisinage des valeurs mesurées. L'analyse de sensibilité fournit en général les effets marginaux des variations de l'environnement, lorsque le manque de données ne permet pas de valider le modèle en dehors du domaine de validité des hypothèses. Dans le cas présent, il est nécessaire de rappeler que la production primaire n'a pas été modélisée. La nourriture est considérée comme variable forçante à partir des concentrations et flux advectifs aux limites géographiques du modèle. Le découplage entre productions primaire et secondaire limite alors l'utilisation du modèle à des niveaux de stocks voisins des niveaux mesurés.

Références

- Argentesi, F., and Olivi, L. 1976. Statistical sensitivity analysis of a simulation model for the biomass-nutrient dynamics in aquatic ecosystems, pp. 389-396. *In Proc. Summer Computer Simulation Conf.*, 4th, Simulation Councils, La Jolla, California.
- Bacher, C. 1989. Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulière et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat. Living Res.*, 2(4): 189-206.
- Box, N. J. 1985. Global sensitivity analysis of SKEBUB parametrized for Balsfjord, a fjord in Northern Norway. *NWAFIC Processed Report 85-07*, National Marine Fisheries Service, US Department of Commerce, 40 pp.

- Carver, C. E. A., and Mallet, A. L. 1989. Assessing the carrying capacity of a coastal inlet in terms of mussel culture. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, sous presse.
- Charly, P. 1987. Modèle de simulation du système benthique des sédiments grossiers du golfe normand-breton (Manche). *Oceanol. Acta*, 10(4): 421-434.
- Fedra, K., Van Straten G., and Beck, M. B. 1981. Uncertainty and arbitrariness in ecosystems modelling: a lake modelling example. *Ecol. Model.*, 13: 87-110.
- Gabriel, K. R. 1971. The biplot graphic display of matrices with application to principal component analysis. *Biometrika*, 58(3): 453-467.
- Halfon, E. 1977. Analytical solution of the system sensitivity equation associated with a linear regression. *Ecol. Model.*, 3: 301-307.
- Harris, J. R. W., Bale, A. J., Bayne, B. J., Montoura, R. F. C., Morris, A. W., Nelson, L. A., Radford, P. J., Uncles, R. J., Weston, S. A., and Widdows, J. 1984. A preliminary model of the dispersal and biological effect of toxins in the Tamar estuary, England. *Ecol. Model.*, 22: 253-284.
- Huson, L. W. 1982. A graphical aid to multivariate sensitivity analysis. *Ecol. Model.*, 16: 91-98.
- Incze, L. S., Lutz, R. A., and True, E., 1981. Modelling carrying capacities for bivalve molluscs in open, suspended-culture systems. *J. World Maricul. Soc.*, 12: 143-155.
- Johnson, D. H., Sparling, D. W., and Cowardin, L. M. 1987. A model of the productivity of the Mallard duck. *Ecol. Model.*, 38: 257-275.
- Kelly, R. A., and Spofford, W. O. Jr. 1977. Applications of an ecosystem model to water quality management: the Delaware estuary. *In Ecosystem modelling in theory and practice: an introduction with case histories.* pp. 419-443. Ed. by C. A. S. Hall and J. W. Day, Jr. John Wiley and Sons. 684 pp.
- Kremer, J., and Nixon, S. W. 1978. A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis. *Ecol. Stud.* 24. Ed. by W. D. Billings, F. Golley, O. L. Lange, and J. S. Olson. Springer-Verlag. 250 pp.
- Majkowski, J., Ridgeway, J. M., and Miller, D. R. 1981. Multiplicative sensitivity analysis and its role in development of simulation models. *Ecol. Model.*, 12: 191-208.
- Majkowski, J. 1982. Usefulness and applicability of sensitivity analysis in a multispecies approach to fisheries management. *In Theory and management of tropical fisheries.* Ed. by D. Pauly and G. I. Murphy. ICLARM Conference Proceedings 9. 360 pp.
- O'Neill, R. V., Gardner, R. H., and Mankin, J. B. 1980. Analysis of parameter error in a nonlinear model. *Ecol. Model.*, 8: 297-311.
- Platt, T., and Radach, G. 1981. Sensitivity analysis. *In Mathematical models in biological oceanography*, pp. 37-46. Ed. by T. Platt, K. H. Mann and R. E. Ulanowicz. Unesco Press. 156 pp.
- Recknagel, F. 1984. A comprehensive sensitivity analysis for an ecological simulation model. *Ecol. Model.*, 26: 77-96.
- Summers, J. K., and McKellar, H. N. Jr 1981. A sensitivity analysis of an ecosystem model of estuarine carbon flow. *Ecol. Model.* 13: 283-301.
- Uncles, R. J. 1983. Modeling tidal stress, circulation, and mixing in the Bristol Channel as a prerequisite for ecosystem studies. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 40 (Suppl. 1): 8-19.
- Weigert, R. G., and Penas-Lado, E. 1982. Optimal exploitation, by mussel rafts, of the Ria de Arosa, Spain: predictions of a first-generations model. *Marine Ecosystem Modelling. Proceedings from a Workshop NOAA:* 159-171.

