

**UNIVERSITE DE MONTPELLIER II**  
**SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

**THESE**

pour obtenir le grade de

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER II**

*Spécialité* : Biologie des populations et Ecologie  
*Formation Doctorale* : Biologie de l'Evolution et Ecologie  
*Ecole Doctorale* : Biologie Intégrative

Etude et modélisation de la dynamique des populations de bivalves en élevage (*Crassostrea gigas* et *Mytilus galloprovincialis*) dans le bassin de Thau (Méditerranée, France) et des ascidies solitaires associées



présentée et soutenue publiquement par

**Aline GANGNERY**

Le 17 Mars 2003, devant le jury composé de :

M. Philippe Gros, Directeur des Ressources Vivantes, Ifremer	Rapporteur
M. Aad Smaal, Directeur de Laboratoire, RIVO (Yerseke, Pays-Bas)	Rapporteur
M. Paul Nival, Professeur, Université Paris VI	Examinateur
M. Thang Do Chi, Professeur, Université Montpellier II	Président
M. André Vaquer, Cadre de Recherche CNRS, Univ. Montpellier II	Directeur de thèse
M. Dominique Buestel, Cadre de Recherche, Ifremer	Responsable scientifique
M. Cédric Bacher, Cadre de Recherche, Ifremer	Responsable scientifique, membre invité

*A mes parents, parce que vous êtes ce que j'ai de plus précieux,*

*Et puis au shaddock aussi, cette petite bête incroyable,*

## REMERCIEMENTS

Je suis très heureuse de pouvoir compter Messieurs Aad Smaal et Philippe Gros parmi les membres de mon jury et je leur suis très reconnaissante d'avoir accepté de rapporter ce travail.

Après m'avoir accueillie au sein du DEA d'Océanologie Biologique et Environnement Marin, je suis heureuse d'accueillir Monsieur Paul Nival au sein de ce jury et le remercie d'avoir accepté d'y participer.

Je remercie également Monsieur André Vaquer pour avoir accepté de diriger cette thèse, ainsi que Monsieur Thang Do Chi pour leurs conseils éclairés lors de mes comités de thèse.

Mes plus vifs remerciements et toute ma reconnaissance vont à mes Responsables scientifiques, à ce duo si complémentaire :

A Monsieur Dominique Buestel tout d'abord. Merci pour ta confiance et l'autonomie que tu m'as laissée, ce sont les maîtres mots. Tu m'as accueillie pour deux stages successifs au sein du Laboratoire Conchylicole de Méditerranée, puis nous avons construit ensemble ce sujet de thèse et tu m'as finalement laissé carte blanche pour le réaliser. Tu m'as toujours considérée comme un membre à part entière du laboratoire et tu as su mettre à ma disposition tous les moyens dont j'avais besoin. Tu as toujours été disponible quel que soit le sujet de nos discussions. J'ai trouvé au LCM une équipe à taille humaine, ancrée dans les réalités du terrain où d'autres qualités toutes aussi importantes que les qualités scientifiques sont nécessaires pour avancer.

A Monsieur Cédric Bacher. Partie prenante dès mon stage de DEA, bienveillant tout au long de mes deux premières années de thèse passées dans le grand sud, tu as brillamment pris le relais pour ma troisième et dernière année (et pas la plus facile...) passée à La Rochelle. Merci pour cet encadrement sans faille aucune. Tu m'as aidée à transformer et valoriser les données acquises, tu as donné une autre dimension à ce travail de thèse. De la modélisation à la rédaction d'articles en passant par les statistiques : le temps que tu m'as consacré et l'excellence de tes conseils et idées ne se mesurent pas. Le CREMA m'a permis de découvrir une autre façon de fonctionner, une Recherche plus thématique et moins appliquée, mais aussi de nouveaux horizons.

J'exprime également ma reconnaissance à Messieurs Antoine Dosdat, Henri Grizel et Patrick Gentien pour m'avoir successivement accueillie à la station Ifremer de Palavas-les-Flots, à la station Ifremer de Sète puis au CREMA L'Houmeau.

Enfin, je remercie la Région Languedoc-Roussillon et l'Ifremer pour m'avoir attribué cette bourse de thèse et le chantier « Lagunes Méditerranéennes » du PNEC pour avoir financé une partie des travaux effectués dans le cadre de la thèse.

Cette thèse n'aurait pas vu le jour sans le concours de bien d'autres personnes, alors je me dois de remercier :

### Dans le grand sud

L'équipe du LCM :

A Jean-Michel Chabirand et Jocelyne Oheix pour avoir assuré avec moi les expérimentations durant la première année de la thèse, à Patrik Le Gall et à Franck Lagarde pour avoir brillamment pris le relais la seconde année. Une pensée toute particulière pour Franck avec qui le verbe travailler devient synonyme de s'amuser (mais sans altérer la qualité, ça va de soi !) et avec qui je ne désespère pas de retravailler un jour. N'oubliez pas que cette thèse repose, entre autres, sur plus de 250 jours passés sur la lagune, plus de 3 000 prélèvements de chlorophylle et seston, plus de 15 000 animaux mesurés ..... et que sans vous, de thèse il n'y aurait pas.

A Catherine Vercelli pour sa chaleur, sa gentillesse, de nombreux coups de main pendant les expérimentations et notamment celle sur la reproduction de l'huître.

A Yves Pichot, alias Mister Fisherman, pour tous les super bons moments passés sur l'eau (oui, pour moi c'était des bons moments !!!!!) et pour tous les services que tu m'as rendus, des biométries aux frottis de gonades (!) en passant par les campagnes stocks et toutes ces maudites cordes que je t'ai fait soulever. J'espère que les campagnes stocks ne te laisseront pas que des mauvais souvenirs...

Merci à Hélène Rey pour toutes les discussions éclairées que nous avons eues sur le fonctionnement socio-économique du bassin de Thau et pour m'avoir fait profiter de ton expérience.

Merci à tous ceux qui nous ont aidé à mener à bien les campagnes d'estimations de stocks ou autres sorties: les équipes RA de Palavas, DEL et RH de Sète, la DRIM, Claudine Lose et Nabila Mazouni du Cepalmar, Nathalie Tostin de la SRC, Agnès Méchin de l'OP, les stagiaires, Julie et Dominique, et j'en oublie peut-être.

Je remercie les Affaires Maritimes et en particulier Monsieur Serrano, la SRC, la Coopérative des 5 Ports et l'Organisation de Producteurs du bassin de Thau pour m'avoir toujours fourni les renseignements demandés pour les enquêtes et merci à la soixantaine de conchyliculteurs du bassin qui ont accepté de me recevoir et de me consacrer du temps lors de ces enquêtes.

Je n'oublie pas non plus Danielle Ritzen et Eliane Caylus à Palavas pour leur gentillesse et puis je manquerai à tous mes devoirs si j'oubliais Agnès Louis, Geneviève Constantin (ma grande Gene) et Danièle Martin (la grande mouette) à Sète ! Toutes les trois avez su me faciliter les choses à un moment ou un autre et surtout quelle bonne humeur incroyable !! Mon passage à Sète fut décidément trop court et j'ai bien hâte de vous revoir !

### Dans la contrée charentaise

Mon premier merci va à Pierre Garen parce qu'on est sur la même longueur d'ondes.

Un très grand merci à Marcel Fréchette : ta sabbatique ici était bien trop courte à mon goût ! merci pour tout le temps que tu as passé avec moi à corriger le chapitre 3 de cette thèse et merci pour les innombrables discussions que nous avons eues à propos de tout et de rien !

Je remercie également Jennifer Guarini pour ces corrections en anglais des chapitres 4 et 5 de cette thèse et pour plein de remarques et de questions judicieuses sur ces manuscrits.

Mes autres merci vont à tous ceux qui m'ont fait rire (et oui après Palavas et Sète, c'est tout le CREMA qui a découvert mon rire...) et à tous ceux qui, même par des petits riens, ont rendu cet endroit agréable : Didier, dit Didi le roi de la scipine, Michel, Martine, Françoise, Maïté, Annick & Evelyne, Jean-Louis, les deux Alain et Hervé.

Il y a aussi tous les thésards mais à ceux-là je réserve une place à part parce-qu'ils ont fait bien plus que des petits riens !

### Sous les tropiques

Une dédicace toute particulière à mon passé d'avant la thèse, à ces deux séjours inoubliables à Tahiti, le début de tout, et d'une histoire que j'espère longue !

Merci à Jean-Claude Cochard, mon tout premier maître de stage, Jacques & Jacqueline (à très très bientôt sur Brest et ziboux au roi du tracteur !), Stéphane Robert & Doris, Dominique Ansquer & son Ranouil, Vincent Vonau & Eliane, Sharky, Stan, Axel (cf. plus loin), Steph et Vally (cf. plus loin), Mizou & Geneviève.

### Et puis les voilà, ceux qui ont tant fait et peut-être sans le savoir :

A François, toujours là, même loin et même si ta présence m'a cruellement manquée au cours de cette dernière année,

A Mimi et Axel, mon couple fétiche !!!!! à mon gros quick pour sa spontanéité légendaire et à mon axoubidouchou pour son incroyable générosité, bon vent à tous les deux les p'tits loulous,

A Stéphane, celui que je considère un peu comme le grand frère que je n'ai jamais eu. Il y a maintenant 6 ans (et oui déjà !), j'écrivais à ton propos : « Je n'oublierai jamais ton enthousiasme pour la Recherche, ta passion pour l'huître perlière, ta rigueur scientifique, ton acharnement au travail, ton souci du détail... qui font que tu représentes pour moi un modèle au niveau scientifique ». Et bien, chaque jour de cette thèse, je me suis appliquée à ne pas oublier et cette thèse est un peu la tienne.

A Vally, celle du belvédère et de Saint Pabu, ma trosnevaf, ma confidente, tu n'es plus à Tahiti ni au Japon mais tu es encore beaucoup trop loin à mon goût, comme beaucoup d'autres,

A Marianne, celle que je considère un peu comme la grande sœur que je n'ai jamais eu ! Et dire qu'il aura fallu attendre le LCM pour que je puisse faire ta connaissance ! quel gâchis. Tu es au féminin ce que Stéphane est au masculin, que dire de plus ? (plein de ziboux au passage à Denis et Camillou),

A Francis, Caro et Anne-Gaëlle, les incontournables !

Francis, mon Loulou d'amour, juste avant moi sur la liste ... mille mercis pour nos fous rires à en faire trembler les murs du CREMA ! tu ne le sais peut-être pas mais ton énoôôorme travail a toujours contribué à tirer le mien vers le haut ; tu as toujours réussi à me communiquer ta motivation.

Caro ? c'est encore bien plus qu'une incroyable co-loc. de bureau ! très forte aussi pour les fous rires et les trucs débiles, c'est celle qui m'a supportée pendant toute cette année, quand ça allait bien, pis quand ça n'allait pas ... mais toujours à l'écoute des autres. Merci pour le document maître, pour les prises de tête sur Matlab (et notre phrase fétiche : mais pourquôô ça fait ça ?). Bon courage pour la fin M'dame !

Et Anne-Gaëlle, juste après moi sur la liste ... Sans Anne-Gaëlle, le trio ne serait pas complet ! dotée d'un humour décalé (demandez-lui de vous raconter l'histoire du peigne du Président) et incollable en variété française, je dirai qu'Anne-Gaëlle est au trio ce que le plongeur est au petit bonhomme en mousse ou encore le tirelipinpon au chihuahua, alors vous imaginez ! C'est bientôt la fin pour toi aussi, alors tiens bon.

Ce qui était bien avec le trio (enfin le quatuor avec moi !), c'est que quand y'en avait un qui n'allait pas et ben y'en avait toujours un autre pour l'écouter !

Ce qui était bien aussi, c'est que l'ambiance entre les thésards du CREMA est excellente et stimulante ! alors outre ceux que j'ai déjà cités, merci à Plaff & Céline, Delphine et Nathalie, Fariba et puis aussi pour les multiples bouffes chez les uns et chez les autres, merci à : Christine & Tony, Oliv' & Grumo, Boris & Bigoudi, Nicolas, Paco & Fernando, Seb.

A Claire pour le souvenir de merveilleuses vacances au Portugal et à très bientôt à Roscoff,

A Vona et Christelle pour nos très très bons souvenirs de DEA (bon courage à toi aussi Vovo !).

Incontestablement, la thèse est un aboutissement.  
Et pourtant, je ne peux m'empêcher de penser à demain...

# TABLE DES MATIERES

## Introduction générale

<b>Les écosystèmes lagunaires et le bassin de Thau</b>	<b>1</b>
<b>La conchyliculture à Thau</b>	<b>2</b>
Espèces élevées, structures et méthodes d'élevage	3
Biomasses en élevage et production commercialisée	5
<b>Les acquis scientifiques sur le fonctionnement de l'écosystème Thau</b>	<b>6</b>
Un écosystème dynamique	6
Un écosystème productif	7
La production primaire et les flux de nutriments	7
La production conchylicole exploitée	8
Un écosystème anthropisé	9
Les crises dystrophiques	9
Le phytoplancton toxique et les contaminations bactériennes	9
L'évolution des apports du bassin versant : cas du phosphore	10
<b>Objectifs de la thèse</b>	<b>10</b>

## Partie 1

### Modélisation de la dynamique de population: quel outil pour quelles utilisations ?

Chapitre 1: Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau Lagoon (Mediterranee, France) with a population dynamics model

▪ <b>Résumé</b>	<b>13</b>
▪ <b>Abstract</b>	<b>13</b>
<b>Introduction</b>	<b>14</b>
<b>Material and Methods</b>	<b>15</b>
Population dynamics model	15
Seeding, harvest and mortality	17
Seeding	17
Harvest	17
Mortality	17
Formulation of the growth rate	17
Assessment of the inter-individual growth variability	18
Simulation of the stock and production	18
Impact assessment	18
<b>Results</b>	<b>19</b>
Growth parameters	19
Variations in stock and production	19
Clearance time	23
<b>Discussion</b>	<b>24</b>

## Partie 2

### Le système de production conchylicole utilisé à Thau

Chapitre 2: Stratégies d'élevage en conchyliculture : la cas du bassin de Thau (Méditerranée, France)

▪ <b>Résumé</b> _____	<b>26</b>
▪ <b>Abstract</b> _____	<b>26</b>
<b>Introduction</b> _____	<b>27</b>
<b>Méthodes</b> _____	<b>29</b>
Enquêtes _____	29
Stratégie d'échantillonnage _____	29
Constitution de l'échantillon d'entreprises _____	30
Informations obtenues _____	30
Analyse des données _____	31
Estimation <i>in situ</i> des stocks en élevage _____	32
Stock total _____	32
Stock par catégorie d'élevage _____	33
<b>Résultats</b> _____	<b>33</b>
Description des stratégies d'élevage _____	33
Degré de diversification des entreprises conchylicoles _____	33
Calendriers d'élevage _____	34
Densités d'élevage _____	36
Production _____	37
Estimation des stocks _____	39
Typologie des entreprises conchy-licoles du bassin de Thau _____	39
Critères de stratification vs degré de diversification des entreprises conchylicoles _____	39
Stratégies pour l'élevage des huîtres collées _____	42
Stratégies pour l'élevage des huîtres en pignes _____	43
Stratégies pour l'élevage des moules _____	44
<b>Discussion</b> _____	<b>45</b>
Degré de diversification des entreprises _____	45
Calendriers d'élevage _____	46
Densités d'élevage _____	46
Production _____	47
Typologie des entreprises conchy-licoles en fonction de la zone d'élevage _____	48
Stratégie d'élevage pour chaque type de production _____	48
<b>Conclusion</b> _____	<b>48</b>

## Partie 3

### Dynamique des populations d'huîtres creuses, *Crassostrea gigas*

<b>Introduction générale à la partie</b> _____	<b>50</b>
--	-----------

Chapitre 3: Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France)

▪ <b>Résumé</b> _____	<b>51</b>
▪ <b>Abstract</b> _____	<b>51</b>

<b>Introduction</b>	<b>52</b>
<b>Material and methods</b>	<b>54</b>
Study area	54
Environmental parameters	54
Growth measurement	55
Biological material	55
Sampling design	56
Biometry	56
Statistical analyses	56
Environmental parameters	56
Growth	56
Growth model	56
<b>Results</b>	<b>57</b>
Environmental parameters	57
Oyster growth	60
Growth rates	60
Length-mass relationships	62
Growth model	64
<b>Discussion</b>	<b>66</b>
Environmental parameters	66
Oyster growth	68
Temporal and spatial variations	68
Effect of farming conditions	70
Comparison with other areas	70
Modelling strategy	70
<b>Conclusion</b>	<b>71</b>

Chapitre 4: Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions

▪ <b>Résumé</b>	<b>72</b>
▪ <b>Abstract</b>	<b>73</b>
<b>Introduction</b>	<b>73</b>
<b>Material and methods</b>	<b>74</b>
Population dynamics model	75
Growth model	75
Inter-individual growth variability	75
Seeding, harvest and mortality	77
Seeding	77
Harvest	78
Mortality	78
Observed standing stock distributions	78
Model calibration and production assessment in years 2000 and 2001	78
Sensitivity analyses	79
Case studies	79
Scenario 1	79
Scenario 2	79
Scenario 3	80
Scenario 4	80
<b>Results</b>	<b>80</b>
Inter-individual growth variability	80
Observed distributions	80

Simulations in 2000 and 2001 _____	82
Seeding _____	82
Final distributions _____	83
Variations in standing stock and marketable production _____	84
Sensitivity analyses _____	85
Scenarios _____	87
Scenario 1: seasonal variations in oyster growth rate _____	87
Scenario 2: inter-annual variations in oyster growth rate _____	89
Scenario 3: effect of a harvesting closure _____	90
Scenario 4: effect of a massive mortality _____	91
<b>Discussion _____</b>	<b>91</b>
Parameterisation of the model: comparison with the previous study _____	91
Growth variability _____	91
Seeding _____	91
Harvest _____	92
Model calibration _____	92
Oyster production in the lagoon _____	92
Resource management _____	93
<b>Conclusion _____</b>	<b>94</b>

## Partie 4

### Dynamique des populations de moules, *Mytilus galloprovincialis*

Chapitre 5: Application of a population dynamics model to the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis* reared in Thau Lagoon (France)

▪ <b>Résumé _____</b>	<b>95</b>
▪ <b>Abstract _____</b>	<b>95</b>
<b>Introduction _____</b>	<b>96</b>
<b>Material and methods _____</b>	<b>97</b>
Population dynamics model _____	97
Growth model _____	98
Inter-individual growth variability _____	99
Seeding, harvest and mortality _____	99
Seeding _____	99
Harvest _____	99
Mortality _____	100
Simulations _____	100
Sensitivity analyses _____	101
<b>Results _____</b>	<b>101</b>
Growth and environmental parameters _____	101
Inter-individual growth variability _____	104
Simulations _____	105
Effect of the seeding date on the marketable production _____	107
Sensitivity analyses _____	108
<b>Discussion _____</b>	<b>109</b>
Modelling strategy _____	109
Mussel growth _____	110
Inter-individual growth variability _____	112
Seeding and harvesting timetables _____	112
Mortality _____	113

Mussel population dynamics in the Thau Lagoon and marketable production _____	114
<b>Conclusion</b> _____	<b>114</b>

## Partie 5

### Dynamique des populations d'ascidies solitaires associées aux bivalves d'élevage

#### Chapitre 6: Dynamique des populations d'ascidies solitaires associées aux bivalves d'élevage et impact sur l'écosystème Thau

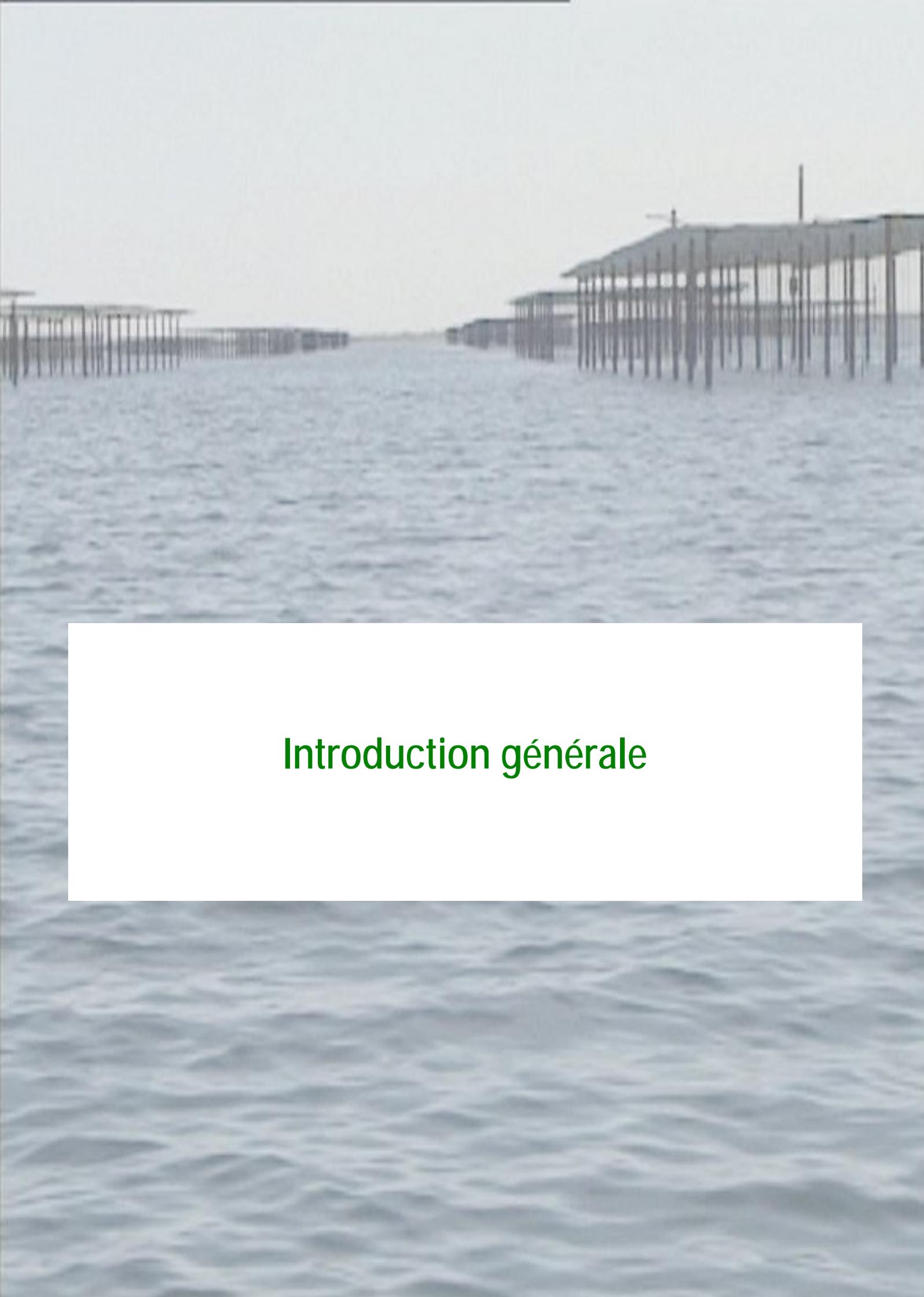
▪ <i>Résumé</i> _____	115
▪ <i>Abstract</i> _____	115
<b>Introduction</b> _____	<b>116</b>
<b>Matériel et Méthodes</b> _____	<b>117</b>
Evaluation des stocks d'ascidies solitaires associées aux élevages de mollusques _____	117
Recrutement naturel et croissance _____	118
Plan d'expérience et variables mesurées _____	118
Relations longueur – masse _____	118
Analyse de la variabilité spatiale de la croissance _____	118
Modélisation de la croissance _____	119
Modélisation de la dynamique de population _____	119
Equation générale _____	119
Modèle stochastique du recrutement des ascidies _____	119
Calculs du stock et de la production d'ascidies _____	120
Simulations _____	120
Impact sur l'écosystème et comparaison avec les bivalves _____	121
<b>Résultats</b> _____	<b>122</b>
Stocks d'ascidies solitaires dans le bassin de Thau _____	122
Espèces recrutées et périodes de recrutement _____	123
Croissance d' <i>Ascidiella aspersa</i> _____	125
Relations longueur – masse _____	125
Variabilité spatiale et temporelle de la croissance _____	125
Modèle de croissance _____	126
Dynamique de population _____	127
Impact sur l'écosystème _____	131
Temps de filtration _____	131
Consommation de nourriture _____	132
<b>Discussion</b> _____	<b>134</b>
Dynamique de population des ascidies _____	134
Recrutement _____	134
Croissance _____	136
Longévité des ascidies et mortalité _____	137
Stock et production d'ascidies dans le bassin de Thau _____	138
Impact des ascidies sur l'éco-système du bassin de Thau et comparaison avec les bivalves _____	139
Efficacité de rétention des différentes espèces _____	139
Temps de filtration et consommation de nourriture _____	140
Interactions des communautés d'ascidies avec les bivalves d'élevage _____	141
<b>Conclusion</b> _____	<b>144</b>

## Synthèse et Perspectives

<b>Introduction</b>	<b>145</b>
<b>Influence du système de production conchylicole sur les filtreurs en élevage</b>	<b>146</b>
Cas des bivalves d'élevage	146
Cas des ascidies solitaires associées aux mollusques	149
<b>Influence de l'écosystème sur les filtreurs à l'échelle des individus</b>	<b>149</b>
Variabilité temporelle de la croissance des filtreurs	150
Variabilité spatiale de la croissance des filtreurs	150
Apports et limites des modèles empiriques de croissance	151
<b>De l'individu à la population</b>	<b>151</b>
Modèle de dynamique de population développé pour les bivalves	152
Modèle développé pour les ascidies solitaires associées aux huîtres	152
Variations temporelles des stocks et estimations des productions dans le bassin de Thau	152
<b>Influence des filtreurs sur l'écosystème du bassin de Thau</b>	<b>154</b>
<b>Influence de l'écosystème sur les filtreurs à l'échelle des populations</b>	<b>155</b>
<b>Perspectives</b>	<b>155</b>
A l'échelle de cette étude	155
Amélioration et pérennité des modèles de dynamique de population de bivalves et d'ascidies	155
Implantation de ce type de modèle dans d'autres sites conchylicoles	156
A l'échelle des travaux réalisés sur le bassin de Thau	157
Intégration de la dynamique de population au modèle d'écosystème de Chapelle et al. (2000)	157
Substitution de modèles d'écophysiologie aux modèles empiriques de croissance	158

## Références bibliographiques

### Annexe



# Introduction générale

## Les écosystèmes lagunaires et le bassin de Thau

Les lagunes côtières occupent jusqu'à 13 % du linéaire côtier mondial et sont présentes sur une large aire de répartition allant des tropiques aux pôles (Lasserre et Postma, 1982). Leurs caractéristiques sont très variables tant au niveau de leur morphologie (taille, forme, profondeur) que du climat (situation géographique), du bassin versant (conditionnant les apports d'eau douce) ou encore de l'ouverture sur la mer ou l'océan (conditionnant les apports d'eau marine). Malgré ces différences, certaines similitudes existent

et ces écosystèmes sont classés parmi les plus productifs de la biosphère, généralement caractérisés par une forte production primaire ( $200 \text{ à } 400 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ , Nixon, 1982). Cette richesse a entraîné le développement d'importantes activités anthropiques directement sur les lagunes (pêche artisanale, aquaculture de poissons ou de bivalves) auxquelles s'ajoutent des activités développées sur le bassin versant impliquant des incidences sur l'écosystème lagunaire (urbanisation, tourisme, agriculture, industrie). La multitude de ces activités rend ces milieux particulièrement fragiles et leur développement durable nécessite une gestion intégrée (Vallejo, 1982).

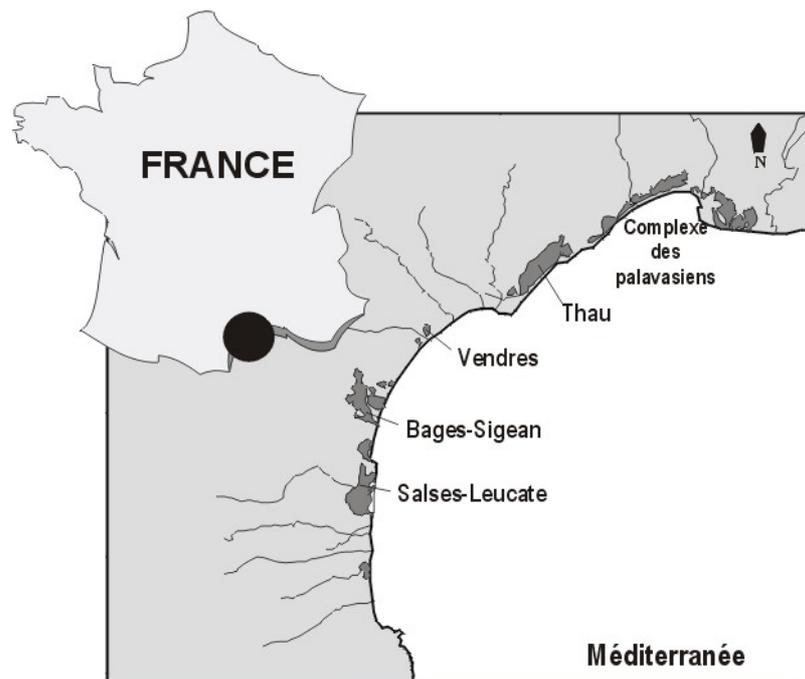


Figure 0. 1 : Principales lagunes du Languedoc-Roussillon.

Réparties de façon inégale, les lagunes sont très présentes sur la côte méditerranéenne française et plus particulièrement sur la côte du Languedoc-Roussillon, qui en compte une vingtaine, occupant près de 50 % du linéaire côtier (Figure 0. 1). Elles sont issues de l'isolement de la côte par la formation d'un cordon littoral sableux ou lido.

Avec une superficie de 7 500 ha (19 km x 4,5 km), le bassin de Thau, qui s'étend de Sète à Marseillan selon un axe NE – SW, est la plus grande des lagunes de la région (Figure 0. 2). Elle est aussi la plus profonde (4 m en moyenne et un maximum de 11 m). Les canaux de la ville de Sète (NE) et le grau de Pisses-Saumes (SW)



activités conchylicoles. En dédommagement, les pêcheurs reçoivent un certain nombre de tables dont la gestion est assurée par la coopérative des 5 Ports. Aujourd'hui, on distingue classiquement trois zones conchylicoles en fonction de leur position géographique : les zones de Bouzigues, Mèze et Marseillan. Elles occupent environ le cinquième de la superficie du bassin.

### Espèces élevées, structures et méthodes d'élevage

Deux espèces sont principalement élevées dans le bassin de Thau : l'huître creuse, *Crassostrea gigas* (Thunberg), et la moule de Méditerranée, *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck). Grâce à sa haute valeur marchande, l'huître plate, *Ostrea edulis* (Linné), a longtemps été élevée dans la lagune mais les conchyliculteurs s'en sont progressivement désintéressés, les élevages étant régulièrement affectés par une mortalité importante au cours de leur deuxième année d'élevage dans la lagune.

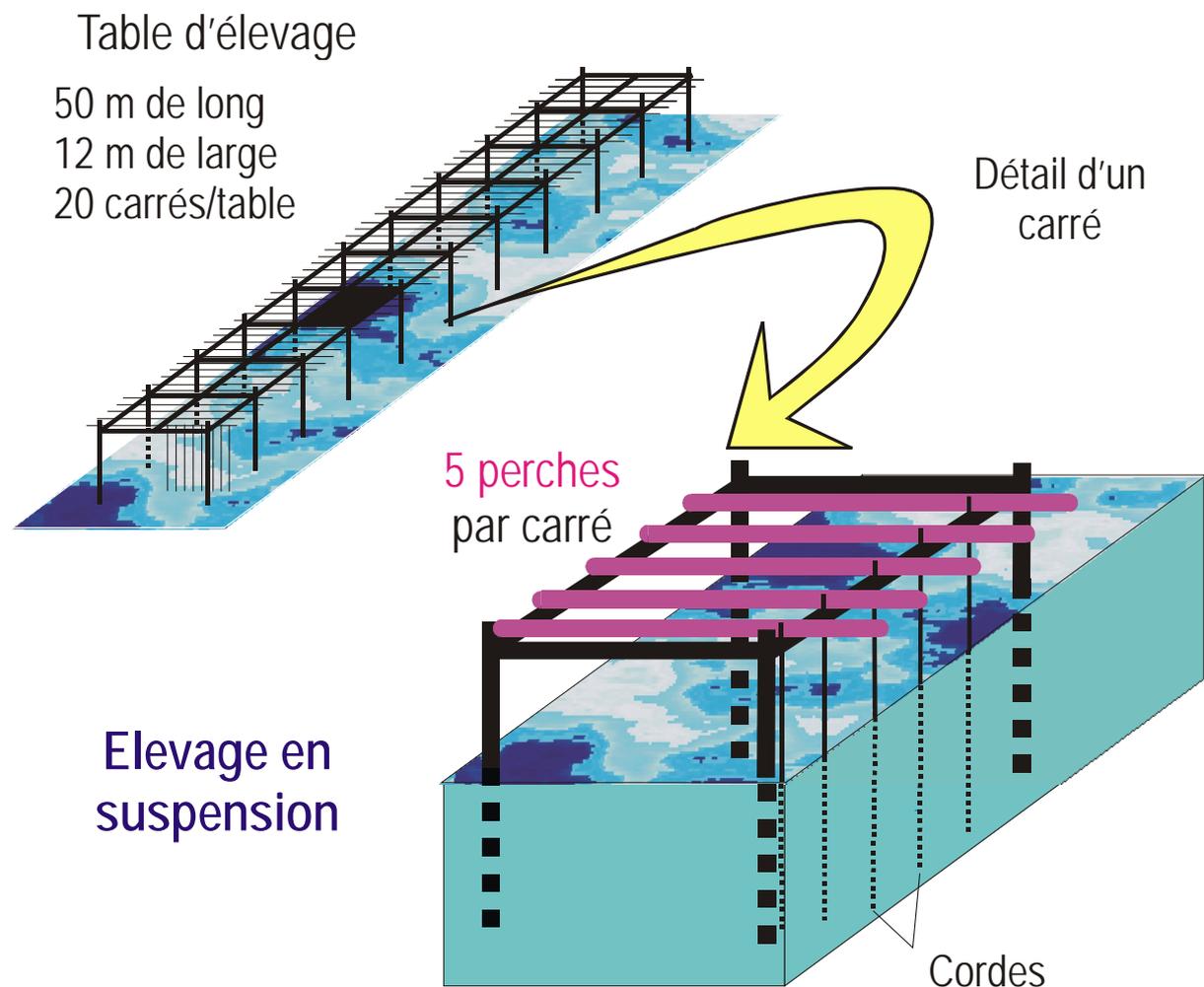


Figure 0. 3 : Structures d'élevage utilisées dans le bassin de Thau.

L'élevage conchylicole se fait en suspension. Les bivalves sont fixés sur des cordes qui sont elles-mêmes suspendues à des tables d'élevage (Figure 0. 3). A ce jour, le nombre de tables est stable aux

alentours de 2 620 tables plantées pour 2 816 emplacements possibles. Les tables d'élevage sont toutes identiques, constituées de rails de chemins de fer plantés dans le sédiment. Chaque unité s'étend sur

## Introduction générale

une longueur de 50 m et une largeur de 10 m et peut ainsi être divisée en 20 sous-unités égales (5 m x 5 m) habituellement nommées « carrés ». Ces carrés sont délimités par des traverses. Une table comporte environ 100 perches, placées latéralement et soutenues par les traverses. Ces perches soutiennent les cordes d'élevage. Pour les conchyliculteurs, l'unité d'élevage est le carré au sens où c'est la plus grande unité homogène en

termes d'espèce, de technique d'élevage et de densité.

Les tables d'élevage sont structurées en blocs et îlots (Figure 0. 4). Quatre tables séparées par des couloirs d'eau de 20 m constituent un bloc, et quatre blocs séparés par des couloirs de 25 m forment un îlot. Les îlots sont eux-mêmes séparés par des couloirs de 100 m en zone de Bouzigues, et 150 m dans les zones de Mèze et Marseillan.

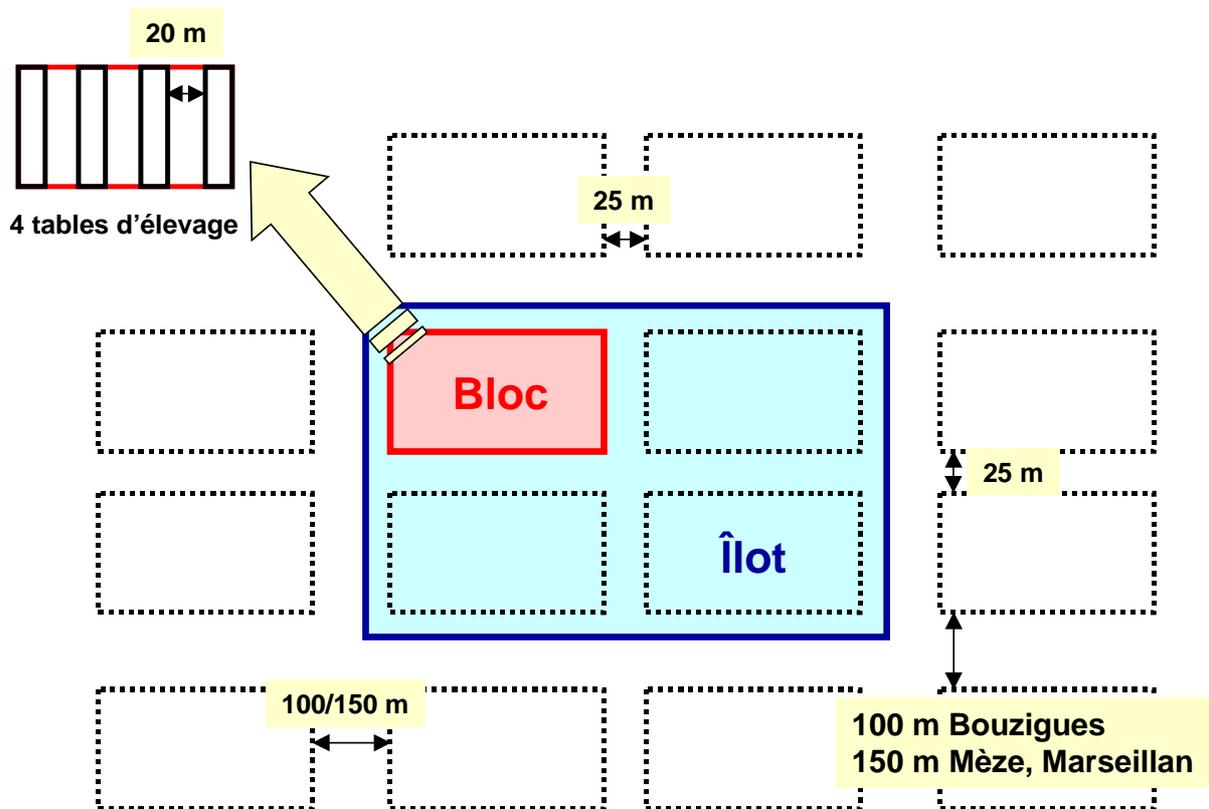


Figure 0. 4 : Implantation des structures d'élevage dans le bassin de Thau, vocabulaire associé.

Les méthodes d'élevage ont évolué depuis les débuts de la conchyliculture dans le bassin. Actuellement, l'élevage ostréicole se résume globalement à deux techniques. Un premier type d'élevage consiste à cimenter des huîtres sur les cordes par groupes de 3 individus : on parle alors d'huîtres « collées » (Figure 0. 5). Une seconde technique consiste à insérer dans les torons des cordes des valves de coquilles d'huîtres garnies de naissain. Les huîtres grandissent à même les collecteurs pour former des agglomérats qu'on appelle

localement des « pignes ». On parle alors d'huîtres en pignes. La longueur des cordes est fonction de la bathymétrie de la zone d'élevage et les nombres d'individus ou collecteurs sont définies par les conchyliculteurs.

Une technique est essentiellement utilisée aujourd'hui pour l'élevage mytilicole : les moules sont placées dans des filets tubulaires dont le diamètre est variable suivant la taille des individus à la mise en élevage (Figure 0. 5). Un filet biodé-

gradable peut éventuellement être ajouté si les individus sont très petits. Cette méthode d'élevage a remplacé la traditionnelle marseillaise où les moules

étaient emprisonnées dans un filet de tissu à grosses mailles refermé ensuite par une couture.



Huîtres  
collées



Huîtres  
en pignes



Moules

Figure 0. 5 : Méthodes d'élevage des bivalves dans le bassin de Thau.

### Biomasses en élevage et production commercialisée

Au début des activités conchylicoles, le bassin de Thau était essentiellement tourné vers l'élevage mytilicole (Deslous-Paoli et al., 1998). L'élevage ostréicole est devenu majoritaire entre 1975 et 1980. Entre 1980 et 1987, des évaluations directes des stocks de bivalves en élevage estimaient le stock total à plus de 30 000 t (Hamon et Tournier, 1981, 1984, 1990). Durant cette période, l'élevage mytilicole a très largement diminué au profit de l'élevage ostréicole. Cependant, une étude a montré que la stratégie d'échantillonnage utilisée n'était pas bien adaptée, induisant une surestimation importante (Gangnery, 1998). Aussi, une nouvelle méthode d'échantillonnage a été mise au point et testée au cours de l'été 1998 (Gangnery, 1998). En juillet 1998, le stock total a été estimé à 19 600 t ( $\pm 2\,200$  IC) dont les trois quarts sont représentés par l'huître creuse (15 200 t) et le quart restant par les moules (4 400 t). Une nouvelle estimation,

conduite en avril 1999, a permis d'évaluer le stock total en élevage à 14 000 t ( $\pm 1\,600$  IC) dont 80 % d'huîtres (Gangnery, 1999).

La production conchylicole issue du bassin est mal connue. Deslous-Paoli et al. (1998) l'estiment à plus de 15 000 t.an<sup>-1</sup> pour les huîtres. Les estimations du Cefralmar (Anonyme, 1998) évaluent la production annuelle d'huîtres à 13 000 t (soit 10 % de la production nationale) pour l'ensemble des lagunes du Languedoc-Roussillon, et une production mytilicole de 500 t. Ces valeurs de production sont traditionnellement obtenues à partir d'hypothèses formulées par les conchyliculteurs sur les rendements des tables d'élevage. Selon les zones du bassin, le rendement moyen annuel d'une table est estimé à 3, 5 ou 7 t. Il varie en fonction de la bathymétrie et de la richesse nutritive des zones conchylicoles.

## Les acquis scientifiques sur le fonctionnement de l'écosystème Thau

Depuis 1985, trois programmes scientifiques ont été successivement développés sur le bassin de Thau impliquant l'ensemble des institutions présentes dans la région. Le premier programme, ECOTHAU (1985-1990) s'est attaché à étudier la structure spatio-temporelle des phénomènes écologiques, à hiérarchiser les processus qui structurent l'écosystème et enfin à modéliser certains processus en faisant appel à la modélisation statistique (Amanieu et al., 1989). La poursuite des travaux s'est ensuite effectuée au sein du programme OXYTHAU (1991-1995) développé dans le cadre du PNOC (Programme National d'Océanographie Côtière) et dont l'un des objectifs était d'intégrer les secteurs conchylicoles à l'étude du fonctionnement de cet écosystème. Enfin, sur la base des connaissances acquises dans le cadre des deux précédents programmes, un chantier « Lagunes Méditerranéennes » a été initié en 1997 dans le cadre du PNOC, puis poursuivi au sein du PNEC (Programme National d'Environnement Côtier). Les objectifs, tels qu'ils ont été définis par le chantier sont « d'analyser et de modéliser, sur des bases pluridisciplinaires, différents processus physiques et biologiques qui contrôlent la productivité et l'état sanitaire de ces écosystèmes pour améliorer la compréhension, les capacités de diagnostic et de prédiction en matière de phénomènes environnementaux majeurs ou d'aménagements ». L'outil de modélisation est ainsi omniprésent, accompagnant chacune des actions menées au sein du chantier. C'est dans ce contexte que s'est déroulé le travail de thèse qui sera exposé par la suite.

Pour synthétiser les principaux acquis scientifiques obtenus sur le bassin de Thau, nous reprendrons les trois adjectifs déjà

utilisés pour caractériser les spécificités de cet écosystème : dynamique, productif et anthropisé (Anonyme, 2001). En effet, l'écosystème du bassin de Thau présente un certain dynamisme lié aux échanges avec la mer, aux apports du bassin versant. Sa productivité permet le soutien d'une activité conchylicole intensive qui, pour être préservée, nécessite une gestion intégrée du système bassin versant - lagune et notamment une maîtrise des activités anthropiques développées au niveau de ce bassin versant. L'objectif des paragraphes qui suivent n'est pas de dresser une liste exhaustive des études menées sur le bassin de Thau mais plutôt d'instruire les processus liés à l'activité conchylicole ou susceptibles de l'influencer.

### Un écosystème dynamique

L'hydrodynamisme du bassin de Thau a été décrit à l'aide d'un modèle tridimensionnel (Lazure, 1992). Ce modèle a confirmé l'importance du vent dans la circulation intérieure déjà mise en évidence par les travaux de Millet (1989) et Millet et Cecchi (1992) avec un modèle bidimensionnel. Les vents les plus importants dans le bassin de Thau sont la Tramontane (NW), le Mistral (NE) puis le Marin (SE). La circulation intérieure est complexe, caractérisée par des courants moyens organisés en cellules très variables suivant la profondeur et le type de vent. Des mouvements verticaux sont parfois observés principalement près des côtes. Les échanges avec la mer sont assurés par la marée astronomique, les marées barométriques et le vent dont les influences se superposent. La marée astronomique est le principal facteur d'échange dans les canaux de la ville de Sète mais dans la lagune, les courants de marée sont faibles. Les variations de pression atmosphérique (marées barométriques) constituent le second facteur d'échanges avec la mer et permettent d'en expliquer environ un tiers. Le temps de résidence des masses d'eau est variable. Il est maximal dans la partie SW

de la lagune ( $\approx 400$  jours sans inclure l'action du vent) et minimal près des canaux de la ville de Sète ( $\approx 100$  jours) (Anonyme, 2001). Les apports fluviaux du bassin versant ont un rôle plus épisodique dus à des débits très variables des cours d'eau se jetant dans la lagune. Le modèle hydrodynamique représente le cœur des travaux de modélisation réalisés sur le bassin de Thau, et il a été couplé avec un certain nombre d'autres modèles décrivant d'autres compartiments de l'écosystème dont nous allons voir quelques exemples.

### Un écosystème productif

#### *La production primaire et les flux de nutriments*

La production primaire de la lagune de Thau a été largement étudiée depuis le programme ECOTHAU. A l'aide de suivis *in situ* réalisés selon un maillage spatial très serré (environ 60 stations), Jarry et al. (1990) ont montré l'existence d'un gradient positif de la concentration en chlorophylle *a* selon l'axe SW-NE de la lagune, les zones d'élevage conchylicoles constituant des puits. La composition taxonomique du phytoplancton varie également en fonction de la position dans le bassin avec des taxa d'origine marine (diatomées marines) prépondérants dans la partie NE du bassin (Jarry et al., 1991). Dans la partie SW, les diatomées marines sont toujours présentes mais on trouve également des flagellés fréquents en milieu lagunaire.

Puis, l'étude de la production primaire s'est poursuivie en relation avec les nutriments et la production secondaire (Collos et al., 1997 ; Gasc, 1997 ; Lam-Hoai et al., 1997). C'est au cours de cette phase d'étude qu'une des très grandes spécificités du bassin de Thau s'est révélée avec la découverte et la quantification du picoeucaryote, *Ostreococcus tauri*, plus petite cellule eucaryote ( $< 1 \mu\text{m}$ ) décrite à

ce jour (Courties et al., 1994 ; Chrétiennot-Dinet et Courties, 1997). En abondance, le picoplancton domine la production primaire de la lagune de Thau avec une valeur moyenne de  $3,5 \cdot 10^4 \text{ cellules.ml}^{-1}$  mesurée entre 1991 et 1994 (Vaquer et al., 1996). Cette valeur fait partie des plus fortes parmi celles mesurées dans des eaux marines. Le picophytoplancton représente 30 % de la biomasse et 40 % de la production primaire phytoplanctonique (Vaquer et al., 1996). La biomasse moyenne du phytoplancton exprimée en concentration en chlorophylle *a* varie entre 1 et  $4 \mu\text{g.l}^{-1}$  (Gasc, 1997) et la production primaire totale est estimée à environ  $58 \cdot 10^3 \text{ t C.an}^{-1}$  (Anonyme, 2001). Le phytoplancton présente un cycle saisonnier avec des plus fortes valeurs observées en période estivale et des valeurs hivernales plus faibles (Vaquer et al., 1996).

En termes de modélisation, le modèle hydrodynamique 2D (Millet, 1989) a été couplé avec un modèle d'écosystème planctonique où les nutriments (azote ammoniacal et nitrates) de la colonne d'eau et du sédiment, le phytoplancton et le zooplancton sont simulés (Chapelle et al., 2000). Ce modèle utilise de nombreux résultats obtenus sur les flux de nutriments au sein de la colonne d'eau et du sédiment (Mesnage et Picot, 1995 ; Mazouni, 1995 ; Mazouni et al., 1996) et intègre un sous-modèle reproduisant les cycles de l'azote et du phosphore dans les sédiments de la lagune (Chapelle et al., 1994 ; Chapelle, 1995). Des simulations ont permis de montrer l'importance de la production primaire régénérée dans le bassin de Thau. En période estivale, l'azote est recyclé dans le bassin en liaison avec l'excrétion des bivalves et du zooplancton, la minéralisation et le relargage par les sédiments. L'azote produit via ces processus soutient une production de pico- et de nanophytoplancton à l'origine de la production régénérée. Les apports du bassin versant liés à des épisodes pluvieux (période automnale) stimulent la

croissance du microphytoplancton à l'origine d'une production primaire nouvelle. Ce modèle a récemment été enrichi d'un compartiment regroupant les espèces les plus abondantes de macrophytes et intégré sous la forme d'une variable forcante (Plus, 2001).

### ***La production conchylicole exploitée***

C'est avec le programme OXYTHAU que l'influence des élevages conchylicoles sur l'écosystème Thau a réellement commencé à être décrite (voir Deslous-Paoli et al., 1993 et 1998 pour une synthèse). Mazouni (1995) a étudié l'influence des bivalves d'élevage et des épibiontes associés sur la dynamique saisonnière et/ou spatiale des flux de nutriments au sein de la colonne d'eau (Mazouni et al., 1998 ; Souchu et al., 2001) et à l'interface eau - sédiment (Mazouni et al., 1996). Les résultats ont permis de montrer que le rôle des sédiments dans les échanges de nutriments et d'oxygène avec la colonne d'eau était très inférieur à celui des élevages. Les bivalves d'élevage et les épibiontes associés libèrent en quantité importante des nutriments azotés dans la colonne d'eau permettant aux producteurs primaires (phytoplancton et macrophytes) de proliférer. En rétroaction, ils limitent la production primaire du fait d'une consommation intense. Les filtreurs induisent un décalage dans la composition qualitative du phytoplancton en favorisant le picophytoplancton qui présente un taux de croissance plus élevé que les cellules de plus grande taille (Souchu et al., 2001). Mazouni (1995) a montré que les filtreurs étaient capables d'épurer efficacement l'ensemble des particules de la colonne d'eau et qu'il existait un partage de la ressource entre les huîtres et leurs épibiontes. Le picoplancton ne constituerait qu'une ressource d'appoint pour les huîtres. Ces résultats ont été confirmés par les travaux de Dupuy et al. (2000) et Deslous-Paoli et al. (2001). Les huîtres présentent en effet une efficacité de rétention très faible voire nulle pour le

picophytoplancton dont la taille est trop petite pour pouvoir être retenu directement par le filtre branchial. Par contre, le picoplancton est consommé par les épibiontes associés aux huîtres (Deslous-Paoli et al., 2001).

Du point de vue de la modélisation, un modèle d'écosystème couplé à un modèle d'écophysiole de l'huître développé par Raillard et al. (1993) pour les huîtres élevées en baie de Marennes-Oléron a été développé par Bacher et al. (1995). Cette étude montre l'importance du piégeage de l'azote par le compartiment huîtres lors de la consommation de phytoplancton. Cet azote est partiellement recyclé par le biais de l'excrétion et de la biodéposition des bivalves. Ce modèle, couplé au modèle hydrodynamique 2D de Millet (1989) et au modèle reproduisant les échanges d'azote à l'interface eau - sédiment (Chapelle, 1995), a permis de confirmer l'influence des filtreurs sur les flux d'azote (Bacher et al., 1997). Dans les travaux les plus récents menés en modélisation (Chapelle et al., 2000), le stock de bivalves d'élevage est représenté par une biomasse constante ( $\approx 30\,000$  t, Hamon et Tournier, 1990) et est inclus sous la forme d'une variable forcante.

Enfin, outre les travaux de Mazouni et al. (2001) qui concernent aussi les épibiontes associés aux bivalves, les travaux de Lamy (1996) ont été l'occasion d'acquérir des connaissances sur la dynamique spatio-temporelle des communautés épibiontiques associées aux élevages conchylicoles (fixées sur les bivalves ou sur les structures d'élevage) ou se développant sur le fond. Lors de ces deux études, les ascidies et particulièrement l'espèce *Ciona intestinalis* ont été reportées comme des espèces prépondérantes des biosalissures associées à l'activité conchylicole.

## Un écosystème anthropisé

### *Les crises dystrophiques*

Le bassin de Thau subit régulièrement des crises dystrophiques, localement appelées malaïgues (Hamon, 2000) et qui peuvent engendrer des pertes importantes au niveau des cheptels conchylicoles. Ainsi, environ un tiers de la production conchylicole a été perdue au cours de la dernière malaïgue, en été 1997 (Souchu et al., 1998a). Les processus biologiques et physiques mis en jeu lors des crises anoxiques ont été décrits par Souchu et al. (1998a, b). Pendant la période estivale, la lagune présente naturellement d'importantes diminutions de concentrations en oxygène dissous liées à l'augmentation de la température. Simultanément, l'augmentation de la température accélère le métabolisme des organismes vivant dans l'écosystème. Cette période se traduit par une respiration accrue des élevages conchylicoles et une stimulation des bactéries de la minéralisation. Ces dernières assurent le recyclage de la matière organique (plancton, organismes benthiques, bio-dépôts, déchets conchylicoles ...) qui s'accumule à l'interface eau - sédiment. Elles utilisent l'oxygène dissous pour assurer la minéralisation. En cas d'épuisement du stock d'oxygène, elles utilisent d'autres oxydants et notamment les sulfates qu'elles transforment en sulfures. Le retour des sulfures à la forme sulfates consomme également de l'oxygène et peut conduire à l'épuisement total de la colonne d'eau quand la demande en oxygène est trop forte. Ces sulfures sont à l'origine de l'odeur nauséabonde des eaux en période de malaïgue. Deux types de malaïgues peuvent être distingués : les malaïgues de fond principalement observées dans les zones les plus profondes, et les malaïgues de bord près de foyers sensibles tels que les ports conchylicoles ou les embouchures de cours d'eau aux écoulements faibles.

Le modèle hydrodynamique 3D couplé à un modèle de l'oxygène, de la matière organique et des sulfures a montré l'importance du vent et la diminution des courants, liée aux structures conchylicoles, dans la propagation des malaïgues (Chapelle et al., 2001). Ce modèle souligne également l'importance des foyers initiaux et l'état trophique du milieu. Récemment, une analyse conduite sur des séries à long terme de données météorologiques en relation avec les dates de malaïgues a montré que la probabilité d'apparition des malaïgues augmente quand la température de l'air s'élève et la vitesse du vent diminue en août (Harzallah et Chapelle, 2002). Les malaïgues sont fréquemment précédées par une augmentation des précipitations en juillet, contribuant à un apport de nutriments et modifiant l'état trophique de la lagune. Enfin, la fréquence d'occurrence des malaïgues a également été mise en relation avec les oscillations climatiques Nord Atlantique et El-Niño Australe.

Au-delà des études de recensement, de description et de compréhension des phénomènes de malaïgues, des recommandations en terme d'aménagement ont également été proposées pour les éviter même si une diminution de la fréquence des malaïgues est observée ces dernières années (Hamon, 2000). Ainsi, la mise en place de zones pare-feu, dégagant un espace plus important entre la côte et les structures d'élevage, la diminution des densités d'élevage de bivalves, l'entretien des fonds sous les tables et autour des zones conchylicoles, et l'aménagement des apports du bassin versant sont autant de solutions possibles (Souchu et al., 1998a ; Chapelle et al., 2001).

### *Le phytoplancton toxique et les contaminations bactériennes*

Pour la première fois en 1998, l'algue toxique *Alexandrium sp.*, produisant des toxines paralysantes (PSP), a été détectée à des concentrations dangereuses pour les

consommateurs. En effet, au maximum de l'efflorescence, la concentration en toxines dans la chair des moules a été évaluée à environ 850 µg de PSP pour 100 g de chair alors que la réglementation définit le seuil de dangerosité à 80 µg de PSP pour 100 g de chair (Abadie et al., 1999). Cette efflorescence a impliqué une interdiction des ventes de mollusques produits dans le bassin de Thau durant les mois de novembre et décembre, alors que les conchyliculteurs préparaient la saison des fêtes de fin d'année. Depuis, ce phénomène a été de nouveau observé en 2001 où l'interdiction de ventes a duré 1 mois (novembre 2001). A ce jour, les raisons expliquant la présence d'*Alexandrium* dans le bassin de Thau sont assez mal connues. L'algue a pu être introduite via des eaux de ballast, des transferts de mollusques ou bien elle existait depuis longtemps dans le bassin à des concentrations trop faibles pour pouvoir être détectées (Abadie et al., 1999). Des actions sont actuellement entreprises pour analyser la genèse et le devenir des efflorescences, déterminer les facteurs (environnementaux) qui les régulent, modéliser leur dynamique et préciser les processus de contamination et décontamination des mollusques (Anonyme, 2001).

L'anthropisation du bassin versant implique également des rejets de bactéries entériques pouvant avoir un effet indirect sur l'homme via la consommation des mollusques. Un des récents travaux menés sur le bassin de Thau a consisté à coupler le modèle hydrodynamique 3D à un modèle d'évolution des abondances bactériennes intégrant l'effet de différents facteurs environnementaux sur la survie et l'état physiologique des bactéries (Anonyme, 2001). Les résultats ont mis en évidence l'importance des processus biologiques dans la décroissance de la contamination à l'inverse des écosystèmes ouverts où les processus hydrodynamiques sont les plus importants.

### ***L'évolution des apports du bassin versant : cas du phosphore***

Les concentrations moyennes annuelles en phosphates de la lagune de Thau ont diminué de 90 % entre 1971 et 1994 alors même qu'aucune volonté particulière de diminution de ces apports n'avait été mise en place autour du bassin (La Jeunesse, 2001 ; La Jeunesse et al., 2002). Cette régression trouve son origine dans les activités anthropiques du bassin versant et de la lagune elle-même, à savoir les activités urbaines (effluents domestiques), agricoles (érosion des sols) et industrielles (effluents industriels) ainsi que dans l'activité conchylicole où la récolte des mollusques et des épibiontes associés contribue à exporter du phosphore de la lagune. Plus particulièrement, les effluents domestiques et industriels ont diminué en liaison avec la taxation des rejets (redevance pollution) et l'amélioration de l'épuration des effluents domestiques, ainsi que les apports agricoles en liaison avec le déclin de la viticulture, culture très sensible à l'érosion des sols. Parallèlement, l'accroissement des stocks de bivalves en élevage a augmenté l'utilisation du phosphore par les élevages conchylicoles. Actuellement, les apports moyens annuels en phosphore sont estimés à environ 70 t contre 135 t en 1971, les effluents domestiques restant la principale source (La Jeunesse, 2001).

## Objectifs de la thèse

L'importance de l'impact des populations de bivalves sur les écosystèmes a été largement démontrée (Dame, 1993), engendrant un ensemble de processus directs (e.g. consommation du phytoplancton) ou rétroactifs [e.g. biodéposition et excrétion, voir Prins et al. (1998) pour une synthèse]. Dans le bassin de Thau, le stock de bivalves d'élevage est élevé et a montré l'existence de variations temporelles [14 000 t en avril 1999 contre près de 20 000 t en juillet 1998 ; Gangnery (1998,

1999)]. Or à ce jour les travaux de modélisation de l'écosystème Thau incluent le compartiment bivalves sous la forme d'une variable forçante où la biomasse est représentée par une valeur globale du stock constante dans le temps (Chapelle et al., 2000). De plus, cette biomasse ne distingue pas les différentes espèces en élevage (huîtres, moules et épibiontes associés). Une connaissance détaillée des stocks de mollusques en terme de composition spécifique, de composition en taille et d'évolution temporelle permettra d'estimer de façon plus précise les interactions avec l'écosystème ainsi que la capacité trophique de la lagune, i.e. capacité d'un milieu naturel à supporter une production cultivée (Dame et Prins, 1998 ; Smaal et al., 1998). Le premier objectif de cette thèse est d'apporter une connaissance détaillée des stocks de mollusques d'élevage.

En outre, la production conchylicole du bassin de Thau est actuellement mal connue reposant sur des hypothèses empiriques de rendement des tables. Un second objectif de cette thèse réside dans l'estimation de la production annuelle ostréicole et mytilicole du bassin.

Enfin, les épibiontes et notamment les ascidies représentent des biomasses importantes (Mazouni et al., 2001). Des estimations menées conjointement à celles des bivalves ont permis d'estimer les stocks d'épibiontes totaux à près de 9 000 t en juillet 1998 et avril 1999 (Gangnery, 1998, 1999). Toutefois, ces valeurs restent très approximatives dans la mesure où des quantités non négligeables de débris de coquilles et de fécès d'huîtres se trouvaient mélangés aux épibiontes. Les ascidies sont des épibiontes filtreurs susceptibles d'entrer en compétition avec les bivalves cultivés pour l'accès à la ressource trophique. Un troisième objectif de cette thèse vise donc à quantifier les biomasses d'ascidies solitaires associées aux

mollusques d'élevage et à étudier l'évolution de ces biomasses à une échelle annuelle.

La thèse doit donc permettre de répondre à quatre questions :

1. Quel est le système de production utilisé par les conchyliculteurs de la lagune de Thau ?
2. Comment évoluent les biomasses de bivalves cultivés à une échelle annuelle ?
3. Quelle est la production liée à cette évolution ?
4. Quelle est l'importance de la biomasses d'ascidies solitaires associées aux mollusques et comment évolue-t-elle à une échelle annuelle ?

Pour remplir chacun de ces objectifs, la modélisation a été utilisée comme un outil privilégié, à l'image des autres études développées sur le bassin de Thau. Un modèle démographique de l'évolution des différents stocks (i.e. modèle de dynamique de population) a été développé et chaque action menée dans le cadre de la thèse a eu pour objectif d'aider à la paramétrisation et à la calibration de ce modèle. Utilisé seul, ce modèle permet d'estimer la production conchylicole et de fournir une aide en matière de gestion des stocks. Couplé à de équations d'éco-physiologie (filtration), il permet d'estimer plus précisément les interactions entre les bivalves et le milieu.

Le mémoire qui suit est organisé en 5 parties, qui sont représentatives de l'approche méthodologique utilisée et sont suivies d'une synthèse.

La **partie 1** décrit le modèle de dynamique de population qui a été développé pour les bivalves (huîtres et moules). Elle s'attache à montrer les utilisations potentielles de ce

modèle par des exemples utilisant des données déjà disponibles et à souligner les manques au niveau de la paramétrisation de chacun des termes du modèle. Les conclusions de cette partie ont directement servi à définir les différentes actions (en acquisition de données et en modélisation) qui ont été mises en œuvre dans le cadre de la thèse et qui sont détaillées dans les parties suivantes.

La **partie 2** consiste à réaliser un diagnostic du système de production utilisé à Thau. Elle fait le point sur les espèces élevées, les techniques d'élevage utilisées et leur répartition dans le bassin, les conditions de mise en élevage et de récolte (calendriers et taille des individus) et les densités pratiquées. Certains résultats ont permis de paramétrer la mise en élevage et la récolte dans le modèle présenté précédemment. Elle contient également une typologie des conchyliculteurs en fonction de leurs stratégies d'élevage.

La **partie 3** concerne la dynamique des populations d'huîtres et comporte 2 chapitres. Le premier chapitre a pour objectif le développement d'un modèle de croissance de l'huître creuse élevée à Thau. La mise en place de ce modèle repose sur une étude *in situ* de la croissance en relation avec les conditions trophiques régnant dans la lagune. Le second chapitre consiste à modéliser la dynamique de populations des huîtres en utilisant le modèle tel qu'il a été conceptualisé dans la partie 1 et en utilisant les résultats des parties 2 et 3 (premier chapitre). Des simulations permettent d'estimer la production ostréicole du bassin de Thau et de présenter les utilisations du modèle en termes de gestion des stocks.

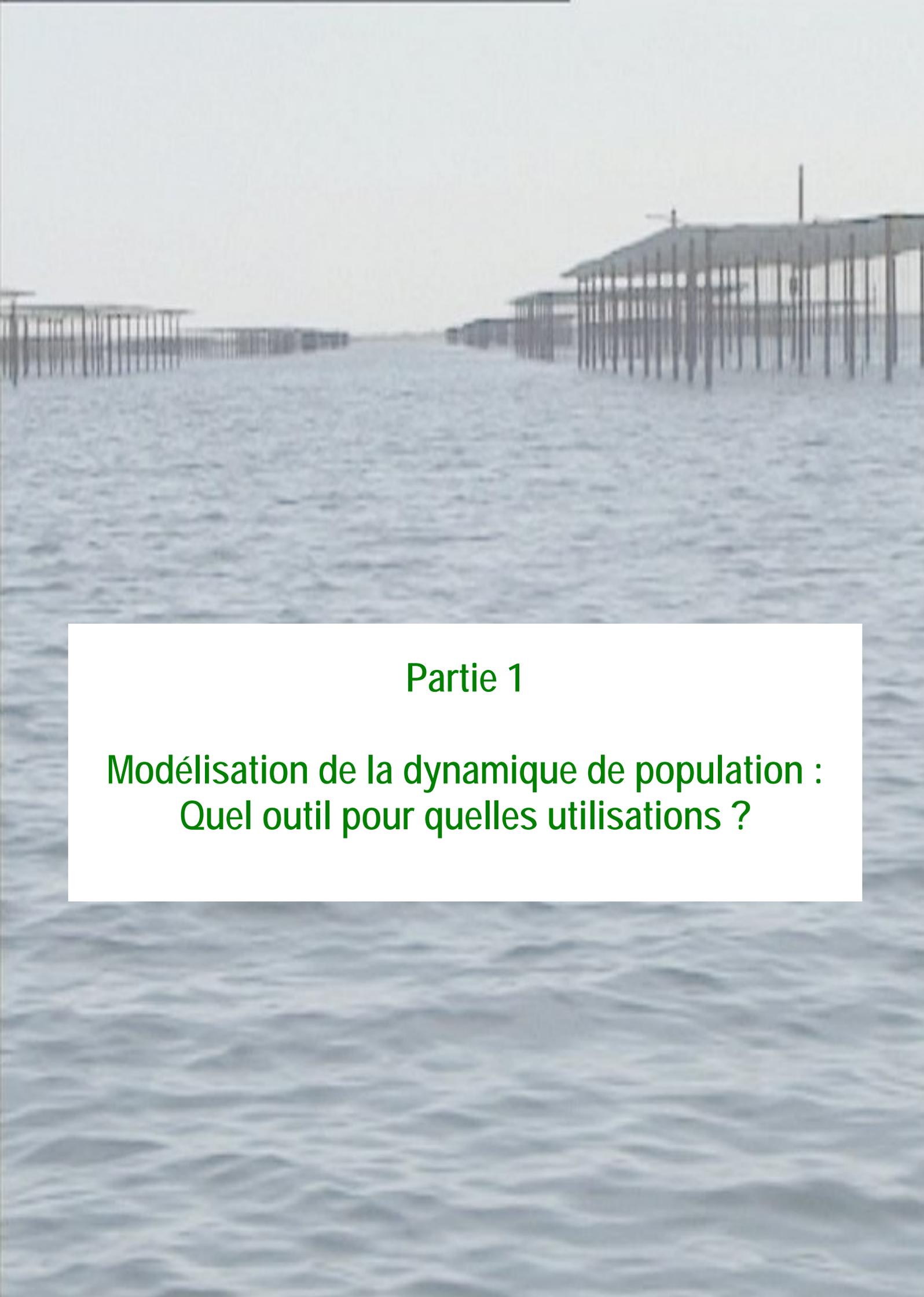
La **partie 4** concerne la dynamique des populations de moules. Le modèle développé dans la partie 1 est appliqué aux populations de moules avec une paramétrisation adaptée à cette espèce et

permet d'estimer la production mytilicole du bassin.

Enfin, la **partie 5** est l'occasion d'élaborer un modèle d'évolution temporelle du stock d'ascidies solitaires fixées aux élevages d'huîtres par une approche étroitement associée à la dynamique des populations d'huîtres. A la fin de cette partie, les résultats des différents modèles sont couplés à des équations de filtration dans le but d'effectuer des estimations préliminaires de l'impact des stocks de filtreurs (huîtres, moules, ascidies) sur l'écosystème Thau. Des temps de filtration et des consommations en azote phytoplanctonique sont calculés pour chacune des espèces.

La **synthèse** a pour objectif de reprendre les principaux acquis de ce travail tout en le replaçant dans un contexte plus général du fonctionnement de l'écosystème du bassin de Thau. Elle fournit également des perspectives de travail à cette étude.

Excepté la partie 5, chaque partie fait l'objet d'un ou plusieurs articles (en anglais ou en français) soumis pour publication dans des revues de rang A. Certains articles sont parus (2), acceptés (2) ou à soumettre (1) au moment de l'impression de ce manuscrit. Par ailleurs, ce travail a également permis l'élaboration d'un sixième article actuellement soumis et présenté en annexe de ce manuscrit.



## Partie 1

**Modélisation de la dynamique de population :  
Quel outil pour quelles utilisations ?**

## Chapitre 1

# Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranean, France) with a population dynamics model

---

*De l'article publié en 2001 dans la revue Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences sous la référence 58, 1012-1020 (Gangnery A., Bacher, C. Buestel D.).*

### ▪ Résumé

Ses nombreuses activités économiques (élevage conchylicole, tourisme, industrie) font de l'étang de Thau (France), un site intéressant d'un point de vue écologique. C'est pourquoi, des études y sont menées depuis plusieurs années. La biomasse de mollusques en élevage dans l'étang est de l'ordre de 20 000 tonnes. Deux espèces y sont élevées : l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, et la moule de Méditerranée, *Mytilus galloprovincialis*. Un modèle mathématique de dynamique de population a été élaboré permettant de prédire les variations temporelles de la biomasse ainsi que la production annuelle du bassin. Ce modèle est basé sur une équation continue de la densité, fonction de la mortalité, de la croissance individuelle et de la variabilité inter-individuelle. Le taux de croissance dépend de la concentration en phytoplancton et du poids total individuel. Le modèle intègre également les stratégies d'élevage, i.e. l'ensemencement et la récolte, définies à partir d'enquêtes réalisées auprès des producteurs. Il permet ainsi de simuler des cas réels de variations de biomasse. Dans un second temps, le calcul de la consommation phyto-

planctonique par les bivalves permet d'estimer leur impact sur l'écosystème. La consommation est comparée au temps de résidence et à la production primaire dans l'étang.

### ▪ Abstract

The Thau lagoon (France) has been studied for many years because of its ecological interest related to economic activities: shellfish cultivation, tourism, industry. The standing stock of cultivated filter feeders is around 20,000 tons and consists of two main species, the Japanese oyster *Crassostrea gigas* and the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis*. To predict changes in the standing stock and the annual production, a mathematical model of the population dynamics was defined. It was based on the continuous equation of the density as a function of the mortality rate, the individual growth rate and the inter-individual variability. The daily growth rate was derived from field surveys and depended on the phytoplankton concentration and individual weight. The model also took into account the rearing strategy of the producers defined by the timetable of seeding and harvesting, obtained by an inquiry among the producers and used to simulate real cases of standing stock changes. The model was also used to assess the potential impact on the environment through the

computation of the food consumption which was compared to the residence time and the primary production.

## Introduction

The Thau lagoon is an important shellfish centre for both Japanese oysters (*Crassostrea gigas*) and Mediterranean mussels (*Mytilus galloprovincialis*) (Figure 1. 1). The annual production is not known accurately, but is estimated to be around 13,000 tonnes for oysters only, representing most of the regional production and roughly 10% of the national production (Anonyme, 1998). This situation has led to a large number of scientific studies. Among others, the National Coastal Oceanographic Programme, launched in 1991, has a dual objective: a general analysis of the behaviour of this lagunar ecosystem, and the creation of tools both to monitor and to simulate the changes of such systems. The present work

is carried out within the scope of this programme.

Shellfish farming is part of the ecosystem and interacts with the other components of the environment. The impact of shellfish farming on the ecosystem depends on the quantities reared (Mazouni et al., 1998) and its assessment requires an accurate knowledge of the standing stock of cultivated bivalves and of the weight distribution. Evaluations of the standing stock of cultivated shellfish were undertaken in the Thau lagoon from 1980 to 1987 (Hamon and Tournier, 1980, 1984, 1990). A new sampling strategy was developed in 1998 (Gangnery, 1998) and tested in July 1998 and April 1999. The estimates of standing stock yield discrete values whereas there are, all around the year, important variations in both the total biomass and its distribution, depending on season, environment, and rearing practices.

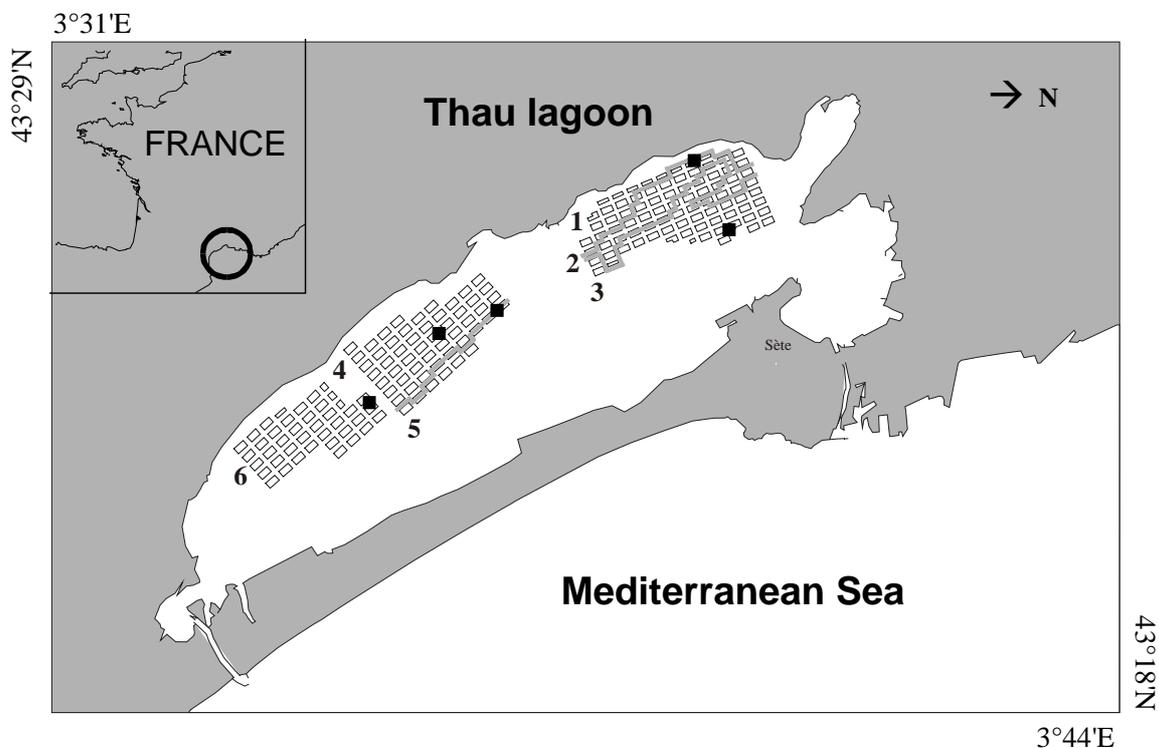


Figure 1. 1: Map of the Thau lagoon showing the six geographic strata and the five sampling sites (■) of the oyster growth monitoring network (REMORA).

From this perspective, a modelling effort has been undertaken, and this work is devoted to deriving a preliminary model of the population dynamics. The population is structured in weight classes and the model simulates the variation in time of the abundances in each weight class, the total standing stock and the production of the system. The mathematical background can be found in Gurney and Nisbet (1998), and applications of such models have been carried out on cultivated mussels in Saint Brieuc Bay (Guarini, 1994) to quantify the energy needs of the standing stock and the flux of particulate matter with the other parts of ecosystem (water column and sediment). The same type of population model has been coupled with an ecosystem model to estimate the carrying capacity of Carlingford Lough (Ireland) (Ferreira et al., 1998). In our study, we focused on the detailed description of the short-term variability and the weight distribution of the population and how the production is related to the population dynamics. The driving processes are the individual growth, the variation between individuals, the seeding (which is the input into the model), and the harvest and mortality (which are the outputs). The model accounts for geographical location but is not yet able to account for the mussels and the different rearing methods of oysters, due to insufficient data on growth. As a first step, this study concerns only a fraction of the oyster standing stock, corresponding to one culture method that represents about 60% of the total oyster biomass in the lagoon. Then, the model is used to simulate the variations in the biomass in 1999, the initial conditions being those given by the estimate of the standing stock in April 1999. The model is applied to assess the impact of the population in terms of consumption of the available food.

## Material and Methods

### Population dynamics model

The model chosen for this study is a continuous temporal model of the demographic structure of the *C. gigas* standing stock. The character chosen as representative of the demographic structure was the total individual fresh weight (including shell). The standing stock dynamics were described with the standard equation based on growth and mortality (Gurney and Nisbet, 1998). The equation was augmented with a harvesting rate and individual growth variation expressed as a random dispersion of the weight; this formulation is commonly used in physics to quantify the random diffusion of particles. Equation 1.1 expresses the variation in the number of individuals whose weight is  $w$  at time  $t$  :

$$1.1) \quad \frac{\partial}{\partial t} n(w,t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w,t) \cdot n(w,t) = \\ K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w,t) - m \cdot n(w,t) \\ - r(w,t) \cdot n(w,t)$$

where  $n(w,t) \cdot dw$  is the number of individuals whose weight is in the range  $w$  to  $w + dw$  at time  $t$ ,  $G(w,t)$  is the growth rate ( $\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$ ) and is a function of the weight of the individuals and of the chlorophyll *a* concentration in the environment,  $K$  is the diffusion coefficient ( $\text{g}^2 \cdot \text{day}^{-1}$ ) and is related to the individual growth variance,  $m$  is the mortality rate ( $\text{day}^{-1}$ ) and is independent of both individual weight and time,  $r(w,t)$  is the harvest rate ( $\text{g} \cdot \text{day}^{-1}$ ) and is a function of individual weight and time. The population level is maintained through the seeding  $e(t)$  ( $\text{day}^{-1}$ ) of new individuals of weight  $w_0$  which is the minimum weight class (Figure 1. 2). Equation 1.1 has no analytical solution. In the following, the semi-implicit Crank-Nicholson method, which is

unconditionally stable, has been used (Churchhouse, 1981; Koutitas, 1988).

The total standing stock in the lagoon,  $S$  (tons), can be obtained for time  $t$  with:

$$1.2) \quad S(t) = \int_{W_0}^{w_{\max}} n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

where  $w_0$  is the weight of the new animals and  $w_{\max}$  is the maximum individual weight.

Similarly, the instantaneous production  $P$  (tons), which represents the fraction of the standing stock which can be harvested at time  $t$ , can be derived with:

$$1.3) \quad P(t) = \int_{w_{\min}}^{w_{\max}} r(w, t) \cdot n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

where  $w_{\min}$  is the minimum weight for the beginning of the harvest.

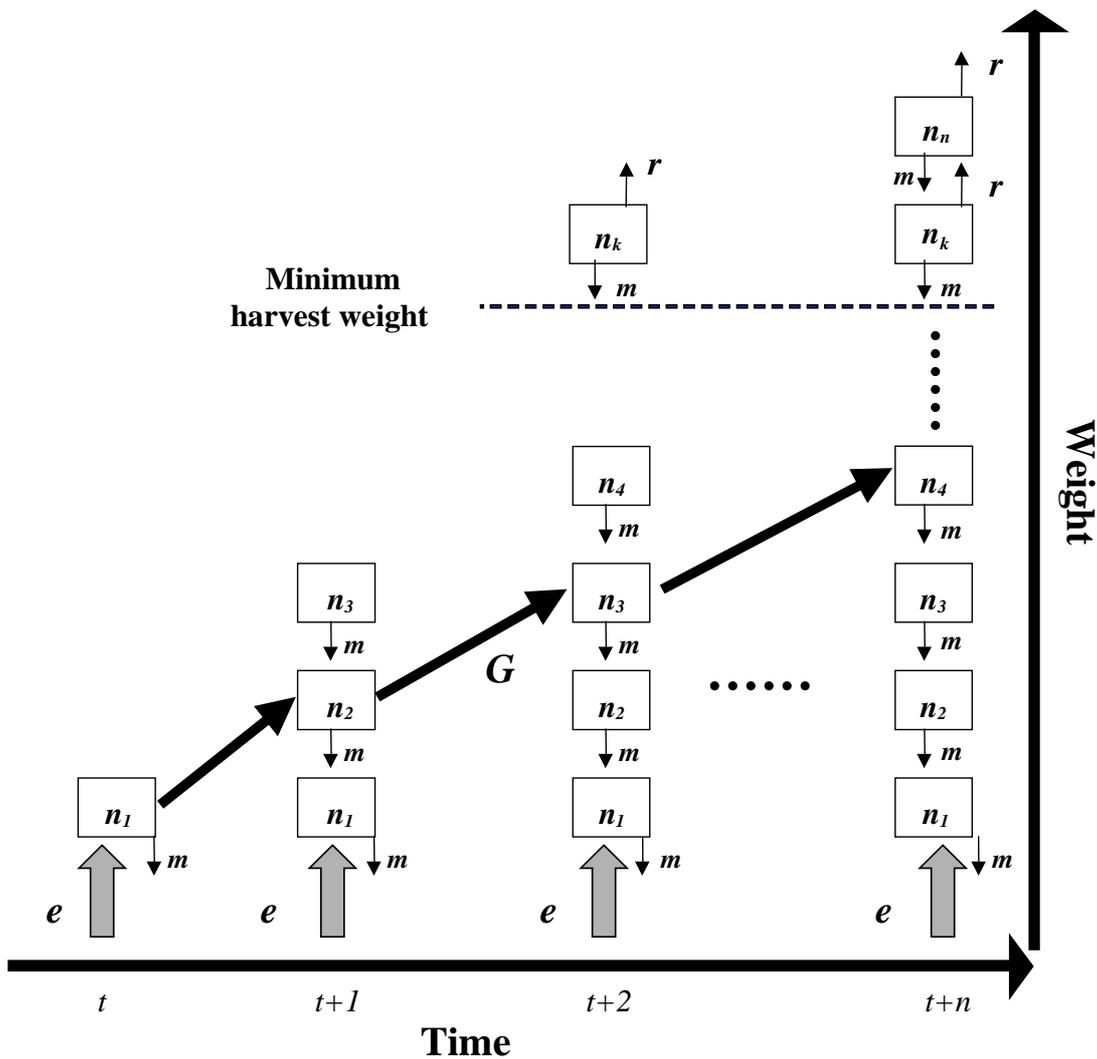


Figure 1. 2: Conceptual scheme of the population dynamics model. where  $n$  is the number of individuals whose weight is in the range  $w$  to  $w + dw$  at time  $t$ ,  $G$  is the growth rate ( $g \cdot \text{day}^{-1}$ ),  $K$  is the diffusion coefficient ( $g^2 \cdot \text{day}^{-1}$ ) and is related to the individual growth variance,  $m$  is the mortality rate ( $\text{day}^{-1}$ ),  $r$  is the harvest rate ( $g \cdot \text{day}^{-1}$ ) and  $e$  is the seeding.

## Seeding, harvest and mortality

### *Seeding*

Seeding parameters have been gathered from the oyster farmers through inquiries concerning the timing of farming activities. The main aim of these inquiries was to clarify the farming strategy of the Thau lagoon oyster farmers during the different rearing stages: seeding of young oysters, growth duration with the different rearing techniques, harvesting periods and marketing characteristics of oysters (weight).

Based on this inquiry, a preliminary timetable of oyster farming has been established. These inquiries have also given some data on the quantities and characteristics of young individuals being bred, have helped to formulate the harvest model and have given insights into mortality. For the sake of simplicity, seeding has been considered to be constant the year-round, except during the summer (July, August and September) when it is zero.

### *Harvest*

The harvest depends on the weight of the individuals and the period of the year. The dependency with weight has been taken into account with the sigmoid function given by:

$$1.4) \quad r = \left( \frac{w - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right)^{\alpha}$$

where  $w$  is the total individual fresh weight of the animals (g),  $w_{\min}$  is the minimum weight set for harvest (60g),  $w_{\max}$  is the maximum weight set for an individual in the lagoon (120 g),  $\alpha$  is the curvature parameter for the sigmoid.

The animals can be harvested from 60 g up, and all the animals above 120 g are

harvested. The curvature of the sigmoid has been set at 3, implying an average weight at harvesting about to 90 g. The probability of harvest during different periods of the year as given by the sigmoid function is corrected by a coefficient. According to the inquiries, it was considered that 50% of the harvest takes place at the end of the year (October 1 to December 31), 30% in summer (July 1 to September 30) and the remaining 20% spread out during the rest of the year. The following coefficients have been chosen for each of these periods :  $r_1 = r$  for the end of the year (October 1 to December 31),  $r_2 = 0.5 \times r$  for the summer (July 1 to September 30),  $r_3 = 0.1 \times r$  for the rest of the year.

### *Mortality*

Save for exceptional events, such as accidental anoxic crises occurring in summer, storms, or predation by oyster drills, natural mortality is generally low in the Thau lagoon. Based on a growth-monitoring network named REMORA (Fleury et al., 1999) and on the inquiries, the annual mortality rate was set at about 10% and was taken as constant.

### **Formulation of the growth rate**

Formulation of the growth rate rests mainly on the REMORA network data and on chlorophyll  $a$  measurements carried out in the Thau lagoon in 1998. The French REMORA network, established in 1993, consists of the simultaneous introduction of homogeneous sets of individuals (same origin and approximately same weight) in all the shellfish cultivated areas, in order to monitor their growth rate. In 1998, the introduction took place in the beginning of March, in five sites in the lagoon (Figure 1. 1), the average weight of the individuals being 29.6 g. Three growth measurements were made on the oysters: June, September and December. For each, 30 individuals randomly chosen on a rope were weighed and measured.

The growth of the oysters is a direct function of the available food in the environment. Bimonthly measurements of chlorophyll *a* have also been carried out in the lagoon from April 28 to November 24. Water samples have been taken in the five REMORA sites (Figure 1. 1). The growth rate is assumed to depend on the individual weight, and we used an allometric growth rate as a function of chlorophyll *a* concentration and individual weight:

$$1.5) \quad G(w, t) = a \cdot C(t) \cdot w^b$$

where  $C(t)$  is the chlorophyll *a* concentration ( $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) and  $w$  the individual weight (g).

The growth model is represented by:

$$1.6) \quad dw/dt = G$$

The initial conditions were those observed for REMORA: a group of individuals with a known average weight. The numerical integration was achieved with a time step of 1 day over a 1-year simulation period. The parameters  $a$  and  $b$  were adjusted with the REMORA measurements: three observations in each of five out of six strata, spread out during the year, of the average population growth. An optimisation algorithm based on the simplex method (Press et al., 1992) yielded the  $a$  and  $b$  coefficients which gave the closest simulated weight to that observed in REMORA.

### Assessment of the inter-individual growth variability

The  $K$  coefficient was also adjusted to the measurements made during REMORA in 1998. The population model, without seeding or harvest (the REMORA conditions), simulated the average growth and gave the standard deviation of the average weight. The observed points, together with their standard deviation, were placed on the same diagram. The

coefficient  $K$  can then be adjusted in such a manner that the individual simulated variance will fit as well as possible with the experimentally observed variance. The simulation period was 1 year, with a time step of 1 day and weight classes of 4 g.

### Simulation of the stock and production

Starting from the different variables parameterised previously (seeding, growth rate, variability between individuals, harvesting and mortality rates), the population model was used to simulate the changes in the standing stock and in the production of Japanese oysters. The initial conditions were the distribution of the standing stock in April 1999 and the total number of oysters for each geographic stratum. The same initial distribution of the sample was adopted for the whole lagoon, so that all the geographic strata presented the same initial distribution. The simulation period was 9 months (April to December 1999) and the model was integrated with a time step of 1 day and weight classes of 4 g. The weight distributions, the standing stocks and the productions of the five strata were computed.

### Impact assessment

Consumption of phytoplankton, excretion of dissolved organics and inorganics, and biodeposition may result in environmental impact due to modifications to ecosystem dynamics (Dame, 1993; Bacher et al., 1997). We focused here on food consumption, which was derived from the population dynamics model by adding an equation for the individual clearance rate as a function of temperature and individual weight (Bougrier et al., 1995):

$$1.7)$$

$$c(w, t) = [(4.83 - 0.013) \cdot (T - 18.95)^2] \cdot w^{0.44}$$

where  $T$  is the water temperature (measured series of values),  $w$  the individual dry weight of the soma and  $c$  the clearance rate ( $\text{m}^3 \cdot \text{day}^{-1} \cdot \text{ind}^{-1}$ ). The REMORA data yielded a conversion factor from total fresh weight to dry meat weight equal to 0.0234. This coefficient was used to re-write Equation 1.7 as a function of the total weight. The total clearance rate ( $\text{m}^3 \cdot \text{day}^{-1}$ ) was calculated as:

$$1.8) \quad C(t) = \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, t) \cdot c(t) \cdot dw$$

The clearance time  $CT$  (day) is a key parameter used in the carrying capacity assessments (Dame and Prins, 1998) and was written as:

$$1.9) \quad CT(t) = V/C(t)$$

where  $V$  is the volume of the lagoon.  $CT$  quantified the time needed by the population to clear the surrounding water and can be compared to the water residence time and the food production time (Dame and Prins, 1998).

## Results

The unknown parameters, e.g. the growth rate and the dispersion coefficients, were first determined. Their values were used in the population model to simulate the weight distribution and to derive the standing stock and production variations. Combining individual clearance rates and variation of the weight distribution allowed the computation of the clearance time by the population.

## Growth parameters

The optimised coefficients were  $a = 0.65$  and  $b = -0.38$  and comparison between the adjusted simulation values and those observed with the REMORA network showed an acceptable goodness-of-fit (Figure 1. 3). A simple linear regression comparing the observed average weights to those simulated confirmed that the model was adequate, with a slope equal to 1 and a significant correlation ( $P < 0.001$ ). After simulating the dynamics of the REMORA data and comparison of the simulated and observed standard deviations, the diffusion coefficient was set at 0.8. The observed and simulated standard deviations showed a reasonable agreement (Figure 1. 4) and the correlation between the two series was still highly significant ( $P < 0.001$ ). However the slope was equal to 0.57 instead of 1 and the model overestimated the lowest values and underestimated the highest values.

## Variations in stock and production

The model of the population dynamics was run with the initial weight distribution in April 1999 (Figure 1. 5) using the above growth parameters. In April 1999, two major cohorts were identified in the sample of oysters. The first cohort contained young individuals with an average weight ranging from 10 to 20 g, whereas the second contained adults with an average weight ranging from 50 to 60 g total individual fresh weight. The population also contained many individuals having reached a commercial weight, with an individual weight ranging from 60 to 90 g. There was a deficit in the classes 20-40 g.

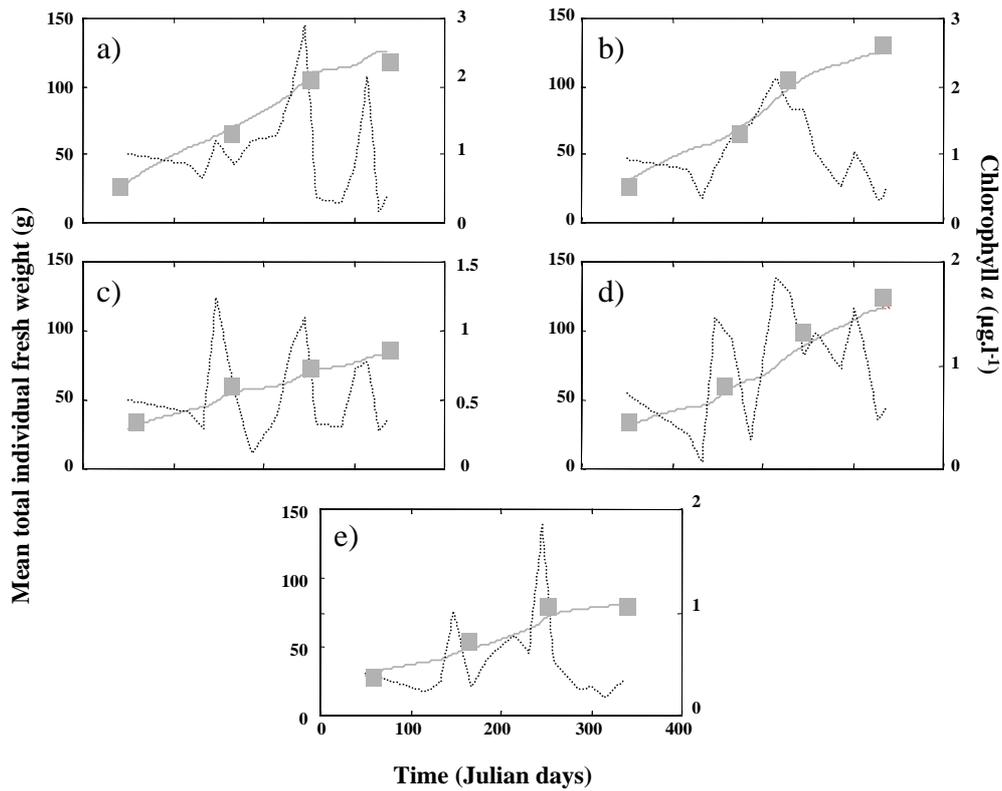


Figure 1. 3: Mean individual growth (g) simulated by the growth model (solid grey line) and compared to the observed values (grey squares). The chlorophyll *a* measured in 1998 is also shown for the different geographic strata (dotted line): a) stratum 1, b) stratum 3, c) stratum 4, d) stratum 5, e) stratum 6.

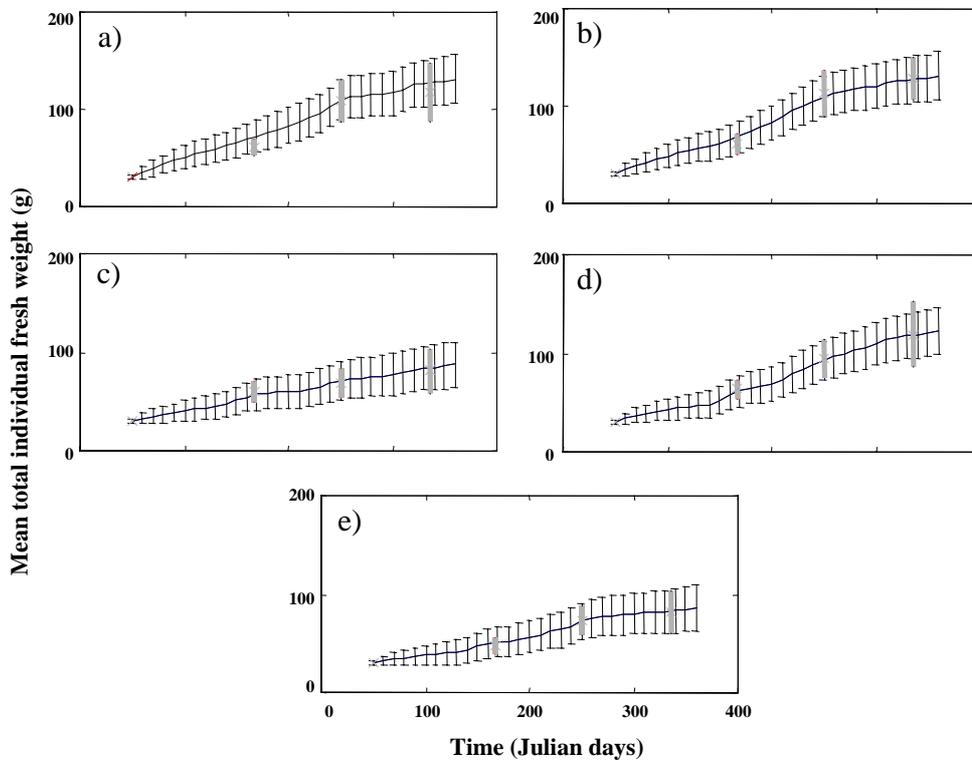


Figure 1. 4: Mean individual growth (g) and standard deviation measured (thick grey bar) during the oyster growth monitoring period (REMORA network) and simulated (thin black bar) by the population dynamics model applied to the REMORA initial weight distribution: a) stratum 1, b) stratum 3, c) stratum 4, d) stratum 5, e) stratum 6.

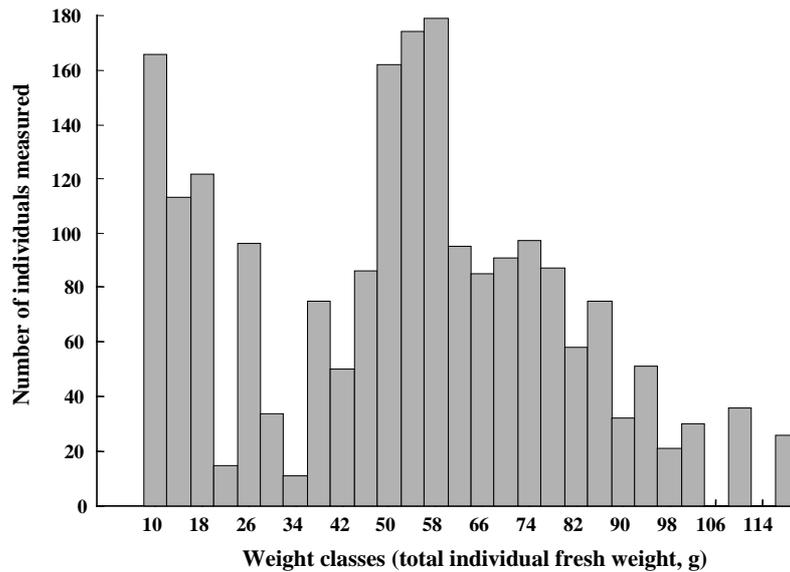


Figure 1. 5 : Weight distribution of the oyster population derived from the standing stock assessment carried out in April 1999 used as the initial condition in the population dynamics model.

The model predicted a slight decrease in the standing stock beginning in April, then an increase until mid-June, close to 1,000 t, to reach a maximum about 7,000 t (Figure 1. 6). Starting mid-June, the standing stock again decreased until November, reached a minimum of less than 3,000 t, and then increased slightly to about 3,000 t by year's end. The cumulative production showed an important harvest in the first week of the simulation period. It then grew

steadily and reached a total of 11,000 t for the whole period April to December 1999. A sensitivity analysis to the dispersion coefficient representing the individual growth variability was carried out. A second simulation with no variability ( $K=0$ ) was run and the comparison of the productions and standing stocks showed that the differences between the two simulations were less than 3% (Figure 1. 6).

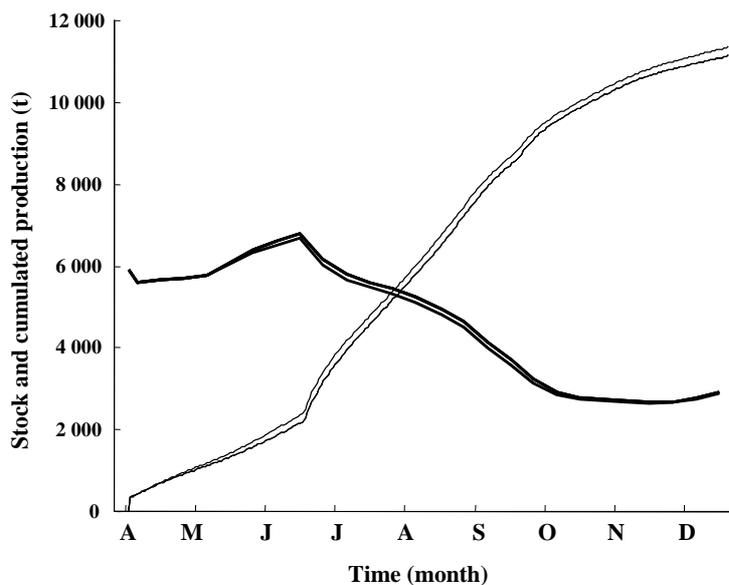


Figure 1. 6 : Simulated stock (thick line) and cumulative production (thin line) between April and December 1999 for two different values of the dispersion coefficient used to represent the individual growth variability.

Regarding the weight distribution, there was again an important cohort around an average weight of 60 g at the beginning of April, soon harvested since the individuals had reached a commercial weight (Figure 1. 7). The young oysters present at the start of the simulation reached a peak of 60 g in September. During the summer, the lack of seeding lead to a depletion of individuals in the lower weight classes. Frequencies of

the weight distribution were determined for each stratum on the last day of the simulation (Figure 1. 8). Since the seeding and the harvesting rates are the same for all strata, as well as the initial conditions of the simulation, the chlorophyll *a* concentration was responsible for the differences in the variations in the standing stock in the different strata. These different growth rates also yielded different harvests.

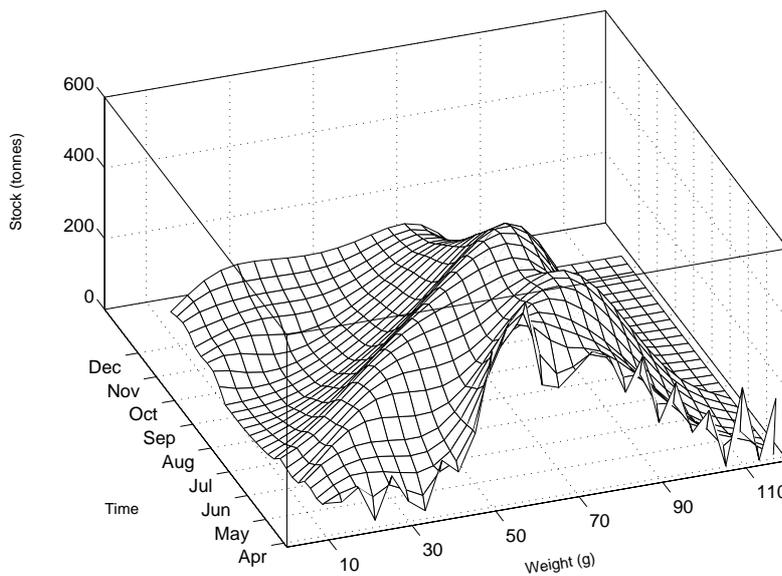


Figure 1. 7 : Simulated standing stock as a function of weight and time.

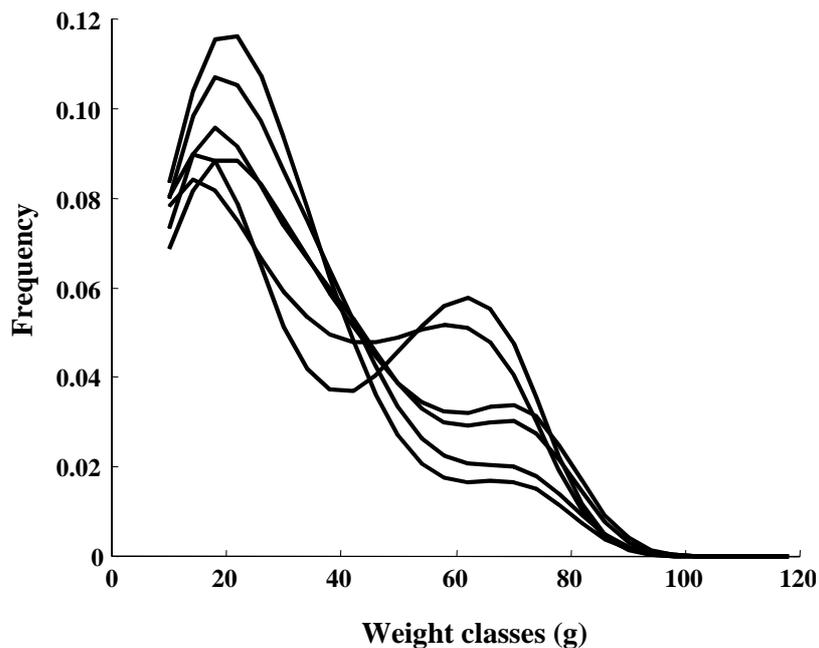


Figure 1. 8 : Simulated final weight distribution in the different strata of the lagoon.

## Clearance time

The individual clearance rate was computed for each weight class as a function of time using the temperature data (Figure 1. 9). The values lay between 40 and 160  $\text{l}\cdot\text{day}^{-1}\cdot\text{ind}^{-1}$ , the highest values being obtained when the temperature reached the value corresponding to the maximum of the clearance rate in the function given by Bougrier et al. (1995).

The temporal fluctuations were minor compared with the influence of the individual weight, and the clearance rate was lower during low temperature events, e.g. at the end of the year. Combining this function with the simulation of the population dynamics yielded clearance time estimates between 3 and 8 days with low values in April when the stock was maximal (Figure 1. 10).

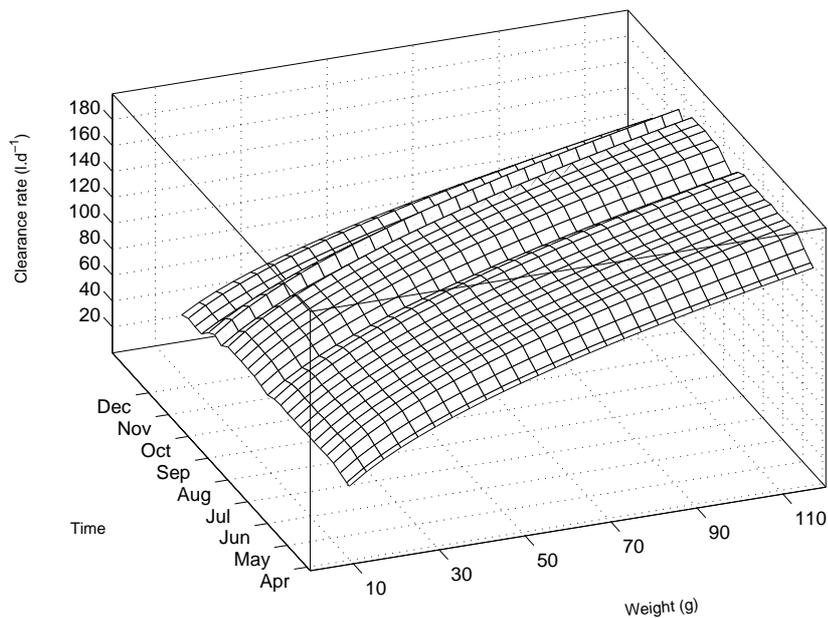


Figure 1. 9 : Individual clearance rate ( $\text{l}\cdot\text{day}^{-1}$ ) for each weight class as a function of time.

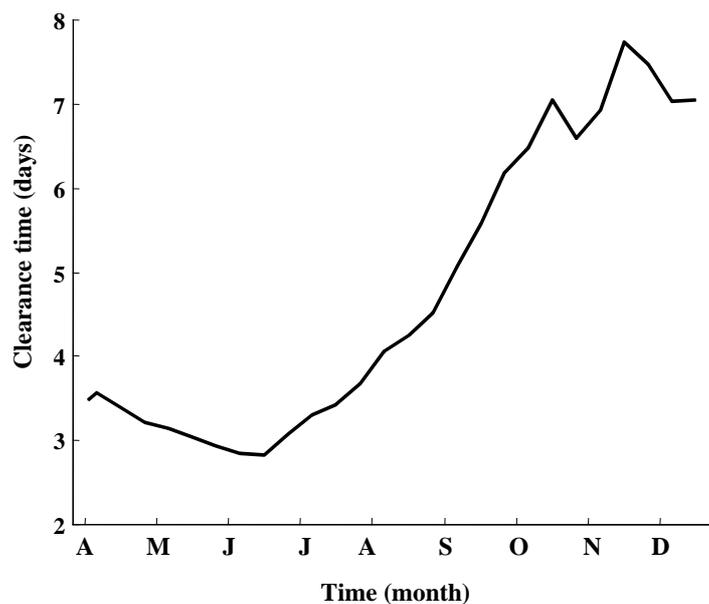


Figure 1. 10 : Total clearance time (day) of the simulated cultivated population per month.

## Discussion

In this study, population dynamics are represented with a continuous time- and weight-dependent equation, which includes the seeding and harvesting strategies. Ferreira et al. (1998) used a similar equation (however, without the individual variability term) coupled with an ecosystem model in their study of the trophic capacity of Carlingford Lough (Ireland). This approach was well adapted to our first objective, which was to assess the standing stock changes and composition, and the production for given trophic conditions and farming practices. As noted in the present simulation, the presence of a high weight mode observed in the initial distribution (April 1999), coupled with a rapid growth rate, explained a large production as early as the middle of the year, and a steady decrease in the standing stock as the production was marketed. We found that the annual production was almost three times as high as the average standing stock, which demonstrates the high productivity of the lagoon. One must look into the events of 1998 (the sales embargo for sanitary reasons at the end of the year; Gangnery, 1999) to explain the origin of this initial distribution. Other simulations (not shown in this paper) showed the sensitivity of the standing stock and production to the seeding timetable. Modifying the duration and the intensity of the seeding yield considerable change to the production and the standing stock and the weight distribution. In order to make the model operational, i.e. to predict with enough accuracy the expected production, a more complete inquiry will be carried out among the farmers.

By comparing geographic strata between and within cultivated areas, we have demonstrated the influence of different trophic conditions such as food concentrations (e.g. chlorophyll *a*) on weight distributions. Monitoring of food

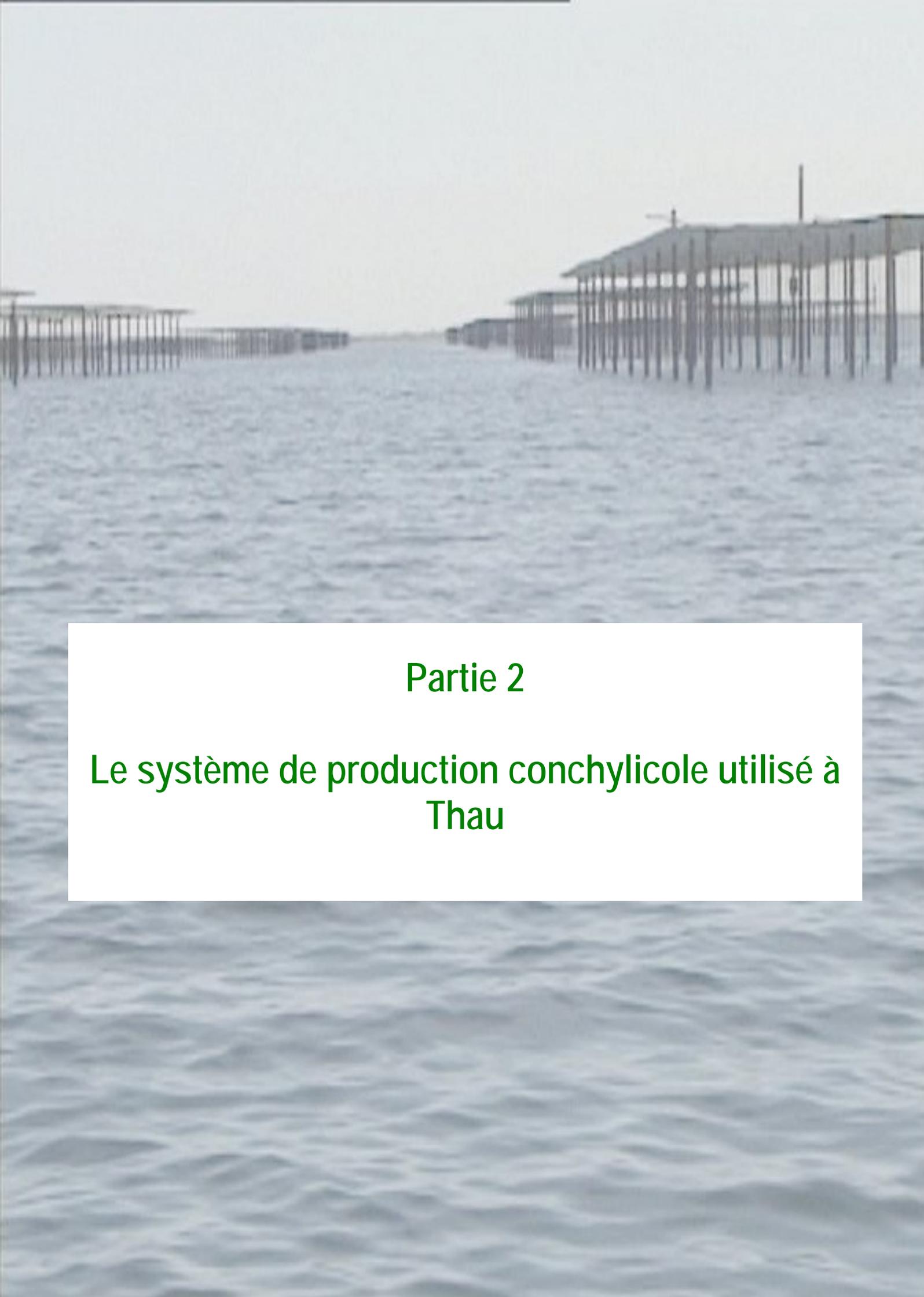
concentration at different sites only provides an idea of the spatial variability and remains a source of uncertainty affecting model outputs (e.g. production and weight distribution). These uncertainties could be addressed by running several simulations with different food concentrations using Monte Carlo techniques.

Differences in experimental growth between individuals could have provided another source of variability. These variations were addressed with the use of a random diffusion coefficient (Brownian motion). Although individual growth rates are, in part, related to non-random genetic factors, we did not consider individual trajectories in our analysis and application of this coefficient was acceptable. However, results showed that the use of such a coefficient could underestimate or overestimate the variability between individuals, even if the increase in variability with time was correctly predicted. We then used a sensitivity analysis that showed that although unexpected, growth variability did not actually change the mean growth of the population, although incorporation provided a more accurate picture of weight distribution.

As far as the oyster growth rate could be predicted by a simple function of the chlorophyll *a*, which characterised the available phytoplanktonic food, a detailed description of the ecophysiology of the *C. gigas* was not required here to simulate the population dynamics as in Powell et al. (1992), Hofmann et al. (1992, 1994) for the American oyster *Crassostrea virginica*, Raillard and Ménesguen (1994), and Kobayashi et al. (1997) for *C. gigas*. In those studies, the ecophysiological responses to environmental factors such as temperature and particulate inorganic and organic matter must be quantified in order to predict the individual growth. As for environmental impact assessment, ecophy-

biological models may be coupled with ecosystem models to account for the effect of food consumption by the cultivated species on the nitrogen dynamics (Raillard and Ménesguen, 1994; Bacher et al., 1998; Ferreira et al., 1998). In the Thau lagoon, the effect of the oyster stock on the ecosystem dynamics has been simulated by Bacher et al. (1997) and Chapelle et al. (2000). It was shown that the food consumption and biodeposition due to the oysters would modify the food concentration and the primary production. These impacts are varying in time due to several environmental factors, e.g. temperature, nutrient inputs from the watershed, and wind. In these studies, however, the standing stock was kept constant because of the lack of information on its temporal variation, and it is one of our goals to fill in this gap and provide some complementary clues on the impact. We focused here on the assessment of the clearance time variability due to the temporal variability of the standing stock. For this estimation, we assessed the volume of water within the cultivated area considered in the population dynamics model, e.g. 10% of the total area of the lagoon. The simulated standing stock represented only a fraction of the total standing stock, since we considered only one cultivation technique due to the lack of information on the individual growth rates in the other cases. The oyster density is not uniform since the oysters are attached to ropes hanging from tables that are separated by large alleys (Mazouni et al., 1998). As a consequence, the local density is higher than the uniform density we put in our calculation. The average figure of 5 days that we obtained should therefore be considered as a reasonable approximation of the clearance time at the scale of the cultivated area. The effect of the cultivated filter feeders on the ecosystem and the feedback on growth depend on several factors; among these, the water renewal time, the rate of primary production and the degree of nutrient recycling, the clearance time and the

biodeposition rate due to the cultivated filter feeders are the most important (Bacher et al., 1997; Dame and Prins, 1998; Prins et al., 1998). In the Thau lagoon, the renewal time of the water in the cultivated areas depends on the wind, which drives the whole hydrodynamics (Millet, 1989). Whatever the meteorological conditions, however, the current velocity in the lagoon is generally lower than  $10 \text{ cm.s}^{-1}$  and an average value of  $5 \text{ cm.s}^{-1}$  is realistic. We considered a typical length of 2,000 m, which yielded a residence time of 0.5 day. Actually, the water residence time depends on the spatial scale and the calculation does not consider that the lagoon is almost a closed system having small exchanges with the sea. An estimation of the average primary production was given by Chapelle et al. (2000) as  $60 \text{ mg N.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ . Considering an average phytoplankton concentration of  $1 \text{ mmole N.m}^{-3}$ , an average depth of 4 m yielded a turnover rate of 1 day. Again, this computation does not account for the temporal and spatial variability, which may change this value by an order of magnitude. Comparing the residence time, the turnover time and the clearance rate shows that the standing stock would probably influence the food concentration. It is therefore likely that this impact would in turn modify the individual growth rate and the population dynamics of the cultivated mussels and oysters. To make our model operational, we have to address more thoroughly the links between the ecosystem dynamics and the feedback on the cultivated population dynamics. Our next effort will be to develop the same type of population model for the mussels and the whole oysters standing stock and to include the ecosystem dynamics described by Chapelle et al. (2000).



## Partie 2

Le système de production conchylicole utilisé à  
Thau

## Chapitre 2

# Stratégies d'élevage en conchyliculture : cas du bassin de Thau (Méditerranée, France)

---

*De l'article à soumettre à la revue Aquaculture Economics & Management (Gangnery A., Bacher, C. Buestel D.).*

### ▪ Résumé

Dans cette étude, des enquêtes sont réalisées auprès des conchyliculteurs dans le but d'analyser le système de production des mollusques élevés dans le bassin de Thau. Le stock de bivalves élevés à Thau se situe autour de 20 000 tonnes. Il se compose de l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, qui représente les trois quarts du stock total et de la moule de Méditerranée, *Mytilus galloprovincialis*. Les bivalves sont élevés en suspension et deux méthodes d'élevage sont utilisées pour l'huître. Les enquêtes portent sur la mise en élevage, la récolte (périodes, taille des individus, densité à la mise en élevage et durées d'élevage) et les techniques d'élevage en fonction des zones géographiques. Une typologie des entreprises conchylicoles est établie en fonction des stratégies utilisées. Les entreprises qui exploitent des tables en zone de Bouzigues apparaissent plus diversifiées dans le nombre d'espèces et de techniques d'élevage utilisées que celles dont les tables sont situées en zones de Mèze ou Marseillan. Les entreprises de la zone de Mèze sont spécialisées dans la culture des huîtres collées. Ces résultats sont en adéquation avec des résultats mesurés *in situ* lors de campagnes d'estimation de stocks réalisées dans le bassin. Globalement, deux stratégies d'élevage se distinguent pour les huîtres avec, d'une part, les entreprises qui tentent de

maximiser leur production en optimisant les rotations d'élevage sur les tables et, d'autre part, les entreprises qui ne présentent pas de volonté particulière de maximisation. Pour les moules, plusieurs stratégies coexistent et cette absence de structure forte indique qu'il s'agit d'une activité annexe pour beaucoup d'exploitations.

### ▪ Abstract

In this study, we interviewed oyster farmers in order to analyse the production system of cultured bivalves used in Thau lagoon. Standing stock of bivalves reared in the lagoon, i.e. the Pacific oyster *Crassostrea gigas* and the Mediterranean mussel *Mytilus galloprovincialis*, is about 20,000 tonnes. Oysters represent the three quarters of the total biomass. Bivalves are cultured in suspension and two methods are used for oysters. Interviews focus on seeding, harvest (time, individual size, density at seeding and rearing duration) and culture methods as a function of geographical areas. They allowed to define a typology of shellfish companies as a function of rearing strategies. For instance, companies, whose tables are in Bouzigues area, appear more diversified in terms of species and culture methods than companies, whose tables are in Mèze and Marseillan areas. Companies of Mèze area are specialised in the culture of "collées" oysters. These results agree with standing stock assessments. Globally, two strategies are distinguishable for oyster culture. On the one hand, some companies optimise rotations on rearing structures in order to

maximise their production and on the other hand, the other companies do not present this will of maximisation. For mussel rearing, many strategies coexist and the absence of structure indicates a complementary activity for many farms.

## Introduction

En 1997, les productions françaises conchylicoles et mytilicoles s'élèvent respectivement à 139 700 et 61 000 tonnes (Bourcereau et al., 2000). Dans la lagune de Thau, principal site de production en Méditerranée, le stock conchylicole se situe autour de 20 000 tonnes, dont les trois quarts sont constitués par l'huître creuse, *Crassostrea gigas*, et le quart restant par la moule de Méditerranée, *Mytilus gallo-provincialis*. La production annuelle d'huîtres est estimée à 13 000 tonnes (Anonyme, 1998), la lagune assurant ainsi environ 10 % de la production française et occupant la quatrième position après les sites de Basse Normandie, Bretagne et Poitou-Charentes (Bourcereau et al., 2000). La production mytilicole issue du bassin n'est pas connue. Dans ce contexte, une étude a récemment été entreprise afin de connaître précisément la production conchylicole du bassin de Thau. Elle repose sur le développement d'un outil de modélisation permettant de reconstituer l'évolution temporelle des stocks ostréicoles et mytilicoles et de prédire la production qui en découle (Gangnery et al., 2001 ; cf. Partie 1, Chapitre 1). L'élaboration de ce modèle requiert la connaissance d'un certain nombre de paramètres parmi lesquels *i*) la croissance des mollusques dans l'étang, *ii*) l'entrée des animaux dans le bassin (i.e. mise en élevage) et *iii*) la sortie des animaux (i.e. mortalité naturelle et récolte). En effet, la croissance et la mortalité naturelle des bivalves permettent de reconstituer l'évolution d'un stock. Ces paramètres sont quantifiables par des études *in situ* (Gangnery et al., 2003 ; cf. Partie 3, Chapitre 3). La connaissance des critères

régissant la récolte (i.e. taille marchande, calendriers de récolte) permettra d'estimer la production issue d'un stock (=flux sortant). Enfin, pour pérenniser une production, il est nécessaire d'entretenir le stock en apportant régulièrement de nouveaux individus (=flux entrant). Il est donc indispensable de connaître les paramètres définissant la mise en élevage (i.e. taille, densité et calendriers de mise en élevage). La récolte et la mise en élevage sont fonction des espèces et techniques d'élevage.

Dans la lagune de Thau, les bivalves sont élevés en suspension. Les huîtres sont fixées sur des cordes elles-mêmes suspendues à des tables d'élevage. Deux techniques d'élevage, localement appelées huîtres collées et huîtres en pignes, sont utilisées dans des proportions à peu près équivalentes. Elles diffèrent par la façon dont les huîtres sont fixées sur les cordes (Tableau 2. 1). Les moules sont placées dans des filets de plastique tubulaire, également suspendus aux tables. Le naissain de moules est présent naturellement dans la lagune de Thau et assure le renouvellement d'une partie du stock. Pour les huîtres, le recrutement naturel est très limité et ne permet pas de renouveler le stock. Les conchyliculteurs s'approvisionnent donc auprès d'autres bassins de production et gèrent ainsi la quasi-totalité des mollusques élevés à Thau, de la mise en élevage à la récolte. Dans ce contexte, ces deux paramètres (i.e. mise en élevage et récolte) ne pouvaient pas être obtenus par des expériences *in situ* et des enquêtes auprès des conchyliculteurs ont été conduites. Les conchyliculteurs du bassin de Thau ont déjà fait l'objet de deux enquêtes socio-économiques en 1986 et 1996 dont l'objectif était la réalisation d'un diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon (Antona et Rey, 1988 ; Rey et al., 1997a,b,c,d ; Bodren et Houdayer, 1997). Les conchyliculteurs de Marennes Oléron et de l'île de Ré ont également fait l'objet d'enquêtes dont

l'objectif était la mise en place de mesures de gestion dans le but de pallier à un dépassement de la capacité trophique du milieu (Bailly, 1989, 1991, 1994 ; Kopp, 1995). Mis à part les travaux de Kopp (1995) qui couplent au volet socio-économique un important volet zootechnique, ces enquêtes n'abordaient que très partiellement les questions relatives aux stratégies d'élevage. C'est globalement la même démarche qui est utilisée dans cette étude centrée sur les aspects zootechniques.

Cette étude présente deux objectifs :

1) Analyser le système de production utilisé par les conchyliculteurs du

bassin de Thau en termes de stratégies d'élevage (e.g. répartition des différentes espèces et techniques d'élevage, origine des animaux, durées d'élevage) et fournir des paramètres nécessaires à l'estimation des flux entrant et sortant du bassin. Les résultats des enquêtes ont été comparés à des données obtenues lors d'estimations de stocks *in situ*,

2) Définir une typologie des entreprises conchylicoles de l'étang de Thau en fonction de leurs stratégies d'élevage.

Tableau 2. 1 : Glossaire des techniques d'élevage conchylicoles utilisées dans le bassin de Thau.

Nom local	Descriptif
<i>Huîtres collées</i>	Les huîtres sont cimentées sur des cordes par groupe de deux, trois (essentiellement) ou quatre, à intervalles réguliers.
<i>Huîtres en pignes</i>	Les pignes sont issues de naissain fixé naturellement sur une valve de coquille d'huître qui sert de support de captage. Ces valves sont insérées dans les torons des cordes suspendues aux tables d'élevage. Les huîtres se développent en bouquets, en se fixant les unes aux autres pour former des agglomérats dénommés pignes.
<i>Naissain d'huîtres une à une</i>	Lorsque le naissain est individualisé, i.e. non fixé sur un support de captage, on parle de naissain une à une. Ce type de naissain peut alors être directement collé ou subir une phase de pré-grossissement (en lanternes) précédant le collage.
<i>Naissain sur coquilles ou tubes</i>	Le naissain d'huîtres s'est fixé naturellement sur des valves de coquilles d'huîtres ou des tubes de plastique, qui ont servi de collecteurs. Ces supports sont ensuite placés dans l'étang pour le pré-grossissement.
<i>Collée de coquilles ou de tubes</i>	Une fois que le naissain sur coquilles ou tubes a atteint une taille collable (quelques cm), les huîtres sont détachées ( <i>i.e.</i> séparées) de ces supports, collées sur des cordes et replacées dans l'étang pour la phase de grossissement (si cette opération n'est pas effectuée pour les coquilles, les supports deviennent alors des pignes).
<i>Retombée de pignes</i>	A la fin d'un cycle d'élevage complet, les huîtres en pignes sont détachées et commercialisées. La fraction des animaux qui n'a pas atteint la taille marchande est alors collée et remise en élevage.
<i>Moule pezzoulaine</i>	Moule dont la longueur de coquille n'excède pas quelques mm ( <i>i.e.</i> naissain).
<i>Demi - moule</i>	Moule issue de pré-grossissement et de longueur de coquille variable autour de 30 mm.

## Méthodes

### Enquêtes

#### *Stratégie d'échantillonnage*

La stratégie choisie est un échantillonnage aléatoire stratifié et l'unité d'échantillonnage est l'entreprise conchylicole. Trois critères, susceptibles d'influencer les stratégies d'élevage, ont été retenus pour la stratification :

(1) la taille de l'entreprise, représentée par le nombre de tables d'élevage exploitées. Une entreprise de grande taille peut avoir

tendance à uniformiser ses choix techniques et assurer un rendement moyen sur toutes ses tables. Inversement, une entreprise de petite taille doit optimiser ses choix techniques afin de tirer le maximum de produit de son exploitation.

(2) la localisation géographique des tables, exploitées par une entreprise, en zone de Bouzigues, Mèze ou Marseillan (Figure 2. 1). L'existence de sites plus propices que d'autres à la croissance des bivalves (Gangnery et al., 2003) peut modifier les choix techniques (répartition des espèces et techniques d'élevage). De même, la bathymétrie influence directement la longueur des cordes et donc les stratégies d'élevage (densité).

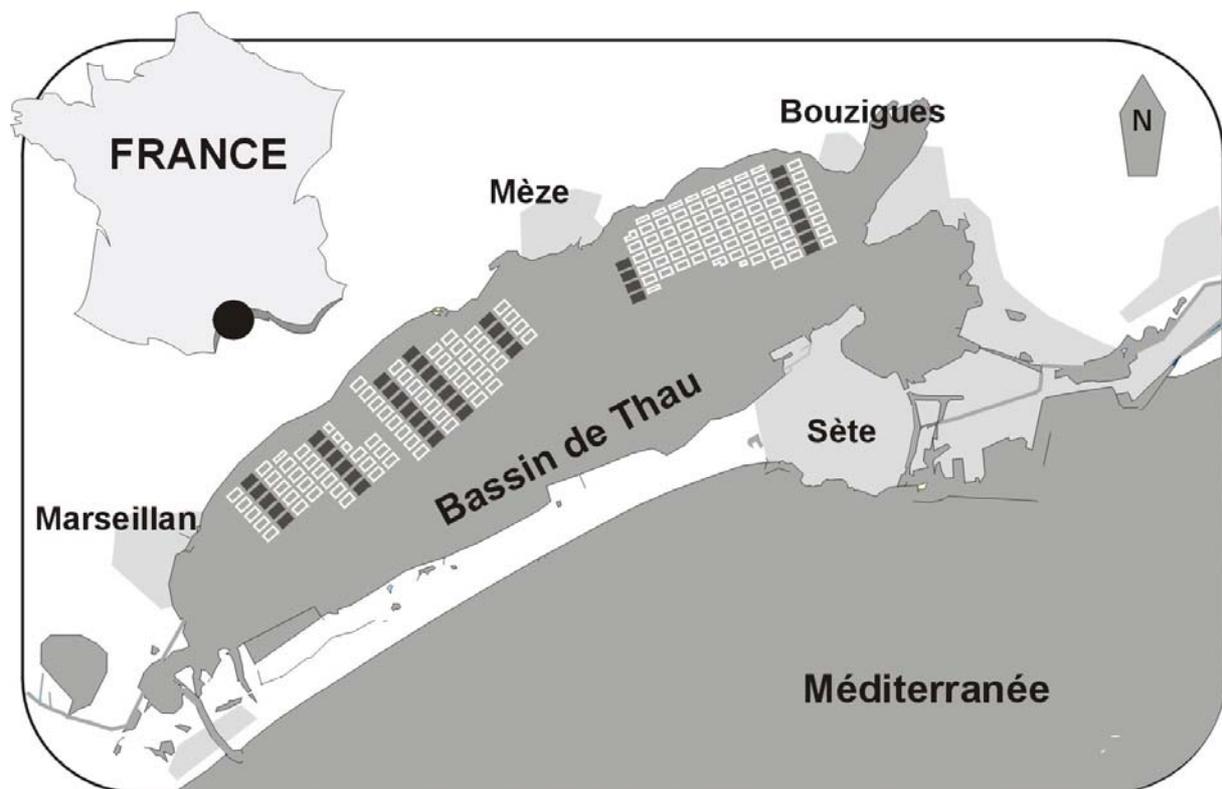


Figure 2. 1 : Carte du bassin de Thau montrant les zones conchylicoles (rectangles noirs et blancs). Les zones gérées par la coopérative des 5 Ports sont représentées par les rectangles noirs.

(3) l'appartenance d'une ou plusieurs tables exploitées par une entreprise à la coopérative des 5 Ports. Traditionnellement, c'est à partir d'une base adminis-

trative fondée sur la notion de concessionnaire que le secteur de la conchyliculture est régulièrement suivi. Dans le bassin de Thau, il est possible de

distinguer deux types de concessionnaires : les concessionnaires en titre et les adhérents de la coopérative des 5 Ports, qui ont un statut particulier puisque c'est la coopérative qui est concessionnaire. Ce statut particulier est hérité du remembrement des activités conchylicoles (à partir de 1970), qui s'est traduit par l'attribution de nouvelles zones à la conchyliculture. En dédommagement de la perte des zones de pêche, les pêcheurs ont obtenu par le biais d'une coopérative un certain nombre de concessions (Figure 2. 1). C'est donc la coopérative qui est historiquement concessionnaire et qui redistribue, par lot de deux tables, les parcelles à ses adhérents. Les adhérents sont pluri-actifs : pêcheurs dans un premier temps, tandis que l'activité de conchyliculture est généralement secondaire. Cette pluri-activité, et indirectement le degré d'implication des producteurs dans l'activité de conchyliculture, peut influencer les choix stratégiques en matière d'élevage.

### *Constitution de l'échantillon d'entreprises*

Une base de sondage contenant l'information pour les trois critères et l'ensemble des entreprises conchylicoles (environ 600, Rey et al., 1997a) a été élaborée d'après des informations fournies par les Affaires Maritimes et la Section Régionale Conchylicole de Méditerranée. Une classification ascendante hiérarchique (CAH) a permis de répartir les entreprises en quatre strates. L'interprétation de chaque strate a ensuite été conduite par une analyse factorielle discriminante.

L'analyse discriminante révèle que les axes 1 et 2 expliquent 82 % de la variance totale. La strate 1 (n=372) rassemble les entreprises adhérentes à la coopérative des 5 Ports et les entreprises dont les tables ne sont pas préférentiellement situées dans une zone géographique. La strate 2 (n=100) réunit les exploitations dont les tables sont majoritairement situées en zone de Mèze. La strate 3 (n=100) est constituée par les exploitations dont les tables sont

essentiellement situées dans la zone de Bouzigues, tandis que dans la strate 4 (n=18), les tables sont positionnées dans la zone de Marseillan. Au critère de localisation s'ajoute le critère de taille et la strate 1 réunit les exploitations dont le nombre total de tables est faible (3,1 tables en moyenne), tandis que dans les strates 2, 3 et 4, le nombre moyen de tables est plus élevé (respectivement 5,6 ; 6,7 et 10,6 tables).

Le nombre d'exploitants à interroger a été fixé à 60 (10 % de l'ensemble des exploitations) répartis dans chacune des strates selon la méthode de l'allocation proportionnelle.

### *Informations obtenues*

Le mode de sondage choisi est l'entretien individuel accompagné d'un questionnaire d'enquête. Les entretiens ont été réalisés entre février et juin 2001. Les questions posées peuvent être regroupées au sein de quatre thèmes :

(1) le degré de diversification des entreprises, i.e. le nombre d'espèces et de techniques d'élevage utilisées (voir Tableau 2. 1 pour un glossaire des techniques d'élevage et Figure 2. 2 pour une synthèse du système d'élevage utilisé à Thau) et leurs différentes associations, l'utilisation du pré-grossissement et l'origine du naissain (notamment l'utilisation de naissain d'écloserie) pour les huîtres collées.

(2) le calendrier d'élevage mis en place, i.e. les dates de mise en élevage et de récolte pour les différentes espèces et techniques d'élevage.

(3) les densités pratiquées, i.e. le nombre de cordes par table, le nombre d'individus (huîtres collées) ou de collecteurs (huîtres en pignes) par mètre de corde, la longueur des cordes.

(4) la production des entreprises, i.e. la durée du cycle d'élevage, la masse totale individuelle à la mise en élevage et à la

récolte pour les différentes espèces et techniques d'élevage.

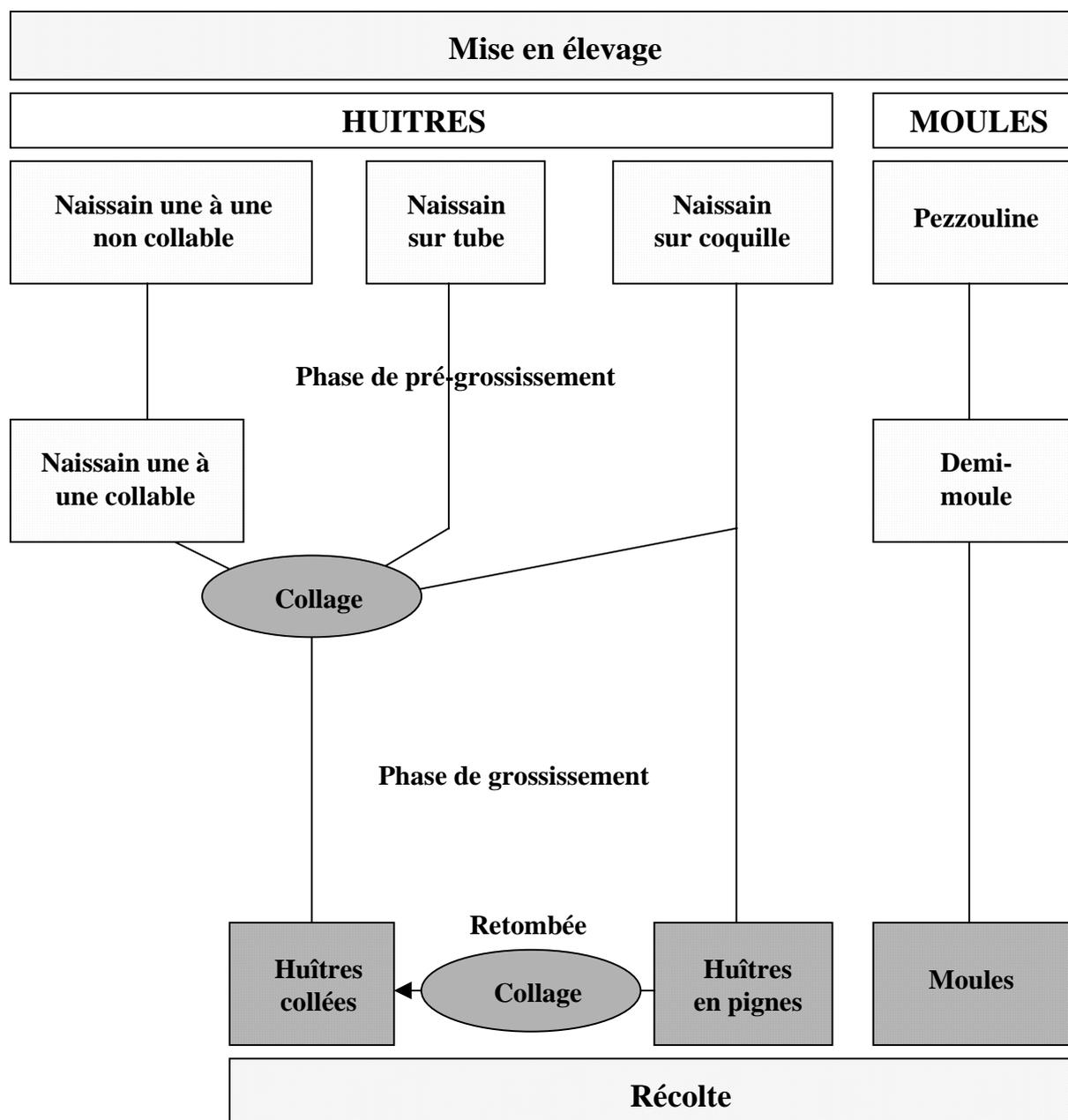


Figure 2. 2 : Système d'élevage utilisé dans la lagune de Thau.

### Analyse des données

Deux types d'analyse ont été menées afin de décrire les stratégies d'élevage utilisées dans l'étang de Thau. Dans un premier temps, une analyse descriptive des différents thèmes abordés dans les questionnaires d'enquêtes a été réalisée. Dans cette partie, les informations sont

traitées séparément, question par question. Dans un second temps, des analyses de correspondances multiples (ACM) ont été conduites pour regrouper un certain nombre de variables et créer une typologie des entreprises conchylicoles du bassin de Thau. L'ACM est classiquement utilisée en économie dans le traitement de données issues d'enquêtes car elle permet de traiter simultanément des données qualitatives et

quantitatives (Volle, 1980). Ce traitement simultané requiert un codage préalable des variables. Différentes méthodes ont été développées pour effectuer ce codage en fonction de la nature des variables :

(1) Les variables qualitatives sont codées par un numéro attribué à chacune des modalités possibles pour la réponse. Pour les questions à réponse fermée (oui/non), le codage est binaire, la valeur 0 code pour une réponse négative et la valeur 1 code pour une réponse positive. Pour d'autres types de réponses et notamment les calendriers de mise en élevage et de récolte, le codage est plus complexe. La reconstitution des calendriers annuels repose sur une information mensuelle de type présence - absence pour la mise en élevage. Pour la récolte, il y a en plus une information sur l'intensité du processus. Une CAH a été conduite sur la base des informations mensuelles afin de regrouper les entreprises dont les calendriers étaient similaires. Chaque groupe correspond à un calendrier type et définit une modalité.

(2) Les variables quantitatives sont recodées dans des classes d'effectifs homogènes (variables qualitatives ordinales). Les limites de classes ont été définies à partir des résultats obtenus par les analyses descriptives.

Plusieurs ACM ont permis de dégager des correspondances entre les variables puis entre les entreprises en étudiant :

(i) les relations entre les critères de stratification (localisation des tables et adhésion à la coopérative des 5 Ports) et les différents thèmes (degré de diversification, calendriers, densité et production),

(ii) les stratégies utilisées pour chaque espèce et technique d'élevage (huîtres collées, pignes, moules) en termes de calendriers d'élevage, densité et production.

Une fois les ACM conduites et interprétées, des groupes d'entreprises aux stratégies similaires ont été définis. Des CAH ont permis de vérifier la pertinence de ces groupes et de confirmer l'analyse des variables de l'ACM. Les entreprises qui étaient mal projetées dans les plans étudiés ou qui ne correspondaient à aucun des groupes définis ont été écartées.

### **Estimation *in situ* des stocks en élevage**

Ces expériences présentent un double objectif : d'une part, évaluer ponctuellement le stock total de mollusques élevés à Thau, et d'autre part, évaluer les stocks par catégorie d'élevage (huîtres collées, pignes, moules). La stratégie, mise au point et testée en 1998, combine les méthodes de l'échantillonnage aléatoire stratifié et de l'échantillonnage par degré (Frontier, 1983).

#### ***Stock total***

Les zones conchylicoles ont été divisées en six strates selon des critères bathymétriques et géographiques (Figure 1. 1). Un échantillonnage du second degré est ensuite appliqué dans chacune des six strates. Les tables d'élevage plantées dans l'étang sont toutes identiques. Chaque table s'étend sur 50 mètres de long et 10 mètres de large et peut être divisée en 20 carrés égaux de 5 x 5 m<sup>2</sup>. Chaque carré est homogène en regard à la catégorie d'élevage qu'il supporte, ce qui n'est pas le cas de la table. Le carré a donc été choisi comme unité primaire d'échantillonnage tandis qu'un segment de 50 cm de corde a été choisi comme unité secondaire. Sur chaque carré échantillonné, le nombre de cordes supportées est relevé. Une corde est choisie aléatoirement et sa longueur utile est mesurée. Les mollusques fixés sur un segment de 50 cm sont prélevés et ramenés au laboratoire pour être pesés après séparation des épibiontes et nettoyage. Le produit du nombre de cordes, de la

longueur d'une corde et de la masse des bivalves sur 50 cm de corde permet d'estimer la biomasse en élevage pour le carré échantillonné.

### ***Stock par catégorie d'élevage***

L'estimation d'une biomasse par catégorie reprend les données acquises précédemment. (nombre de cordes par carré échantillonné, longueur de corde et masse des bivalves fixés sur un segment de corde) auxquelles une variable supplémentaire est ajoutée : la catégorie d'élevage (huîtres collées, huîtres en pignes ou moules) est répertoriée sur chaque carré échantillonné. Comme pour le stock total, une biomasse sur chaque carré échantillonné puis une biomasse moyenne par carré et enfin une biomasse totale sont estimées pour chaque catégorie d'élevage et chaque strate. Le stock total par catégorie est obtenu en additionnant les biomasses par strate.

Depuis 1999, les estimations de stocks en élevage dans l'étang de Thau sont conduites deux fois par an, au printemps (mars - avril) et en automne (octobre - novembre). Pour établir une comparaison avec les résultats des enquêtes obtenus au printemps 2001, les résultats de l'évaluation de stocks conduite en mars 2001 seront utilisés.

## **Résultats**

### **Description des stratégies d'élevage**

#### ***Degré de diversification des entreprises conchylicoles***

Les entreprises conchylicoles du bassin de Thau sont assez diversifiées et 42 % des exploitations sondées cultivent simultanément des huîtres collées, des huîtres en pignes et des moules. Cette proportion s'élève à 52 % si on y inclut les entreprises

ne produisant comme huîtres collées que des retombées (Tableau 2. 1, Figure 2. 2). 11 % des exploitations n'utilisent qu'une seule espèce ou technique d'élevage. Les huîtres sont globalement plus représentées que les moules et 22 % des exploitants ne cultivent pas de moules dans l'étang. Enfin, 10 % des entreprises ont une activité mytilicole en mer en plus d'une activité conchylicole dans l'étang.

Le pré-grossissement est pratiqué régulièrement par 38 % des exploitants alors que 11 % le pratiquent de temps en temps. Le tube est le support de captage privilégié pour le pré-grossissement (62 % des ostréiculteurs pratiquant le pré-grossissement l'utilisent) tandis que 38 % des exploitants importent du naissain une à une dont ils assurent le pré-grossissement dans des structures de type lanternes japonaises. Pour les huîtres collées, plus de 40 % des ostréiculteurs utilisent simultanément du naissain d'écloserie et du naissain issu de captage naturel, mais la majorité s'approvisionne exclusivement en naissain de captage naturel (57 % pour les huîtres collées). Pour les huîtres en pignes, les exploitants montrent une préférence assez marquée pour le naissain provenant du bassin d'Arcachon et 43 % d'entre eux ne travaillent qu'avec du naissain issu de ce bassin. L'autre aire de captage approvisionnant l'étang de Thau est le bassin de Marennes Oléron et 37 % des conchyliculteurs s'approvisionnent indifféremment dans l'un ou l'autre des bassins. Plus de 80 % des producteurs utilisent du naissain de moules capté à Thau. Une grande partie de l'élevage mytilicole provient de la remise en élevage des moules captées sur les cordes d'huîtres. 13 % des mytiliculteurs importent des moules d'autres pays européens (Italie et Grèce essentiellement). Il s'agit soit d'animaux de taille marchande en transit dans l'étang ou d'individus nécessitant un complément d'élevage de quelques mois (2-4 mois). La majorité des moules remises en élevage sont des demi-moules associées

ou non à de la pezzouline (respectivement 66 et 29 %, voir Tableau 2. 1).

### *Calendriers d'élevage*

La CAH a permis de différencier deux calendriers types de mise en élevage. Pour les huîtres en pignes et les moules, le premier calendrier type (correspondant aux modalités eP-1 et eM-1 utilisées dans les ACM, Tableau 2. 2) regroupe les entreprises dont la mise en élevage est concentrée sur une ou deux périodes restreintes dans l'année. Pour les huîtres collées (modalité eC-1), il regroupe les exploitations dont la mise en élevage est exclusivement réalisée pendant le premier semestre de l'année. Le second calendrier type (modalités eC-2, eP-2 et eM-2) permet de regrouper les entreprises dont la mise en élevage est plus régulière tout au long de l'année. Pour les huîtres, des périodes d'absence de mise en élevage peuvent se produire en été (juillet-août) et/ou en décembre. Les effectifs concernés par chacun des types sont présentés dans le Tableau 2. 2.

Un calendrier annuel moyen, toutes stratégies confondues, peut également être défini (Figure 2. 3). Pour les huîtres collées, ce calendrier varie selon le type d'animaux. Le naissain de type une à une prêt à coller est essentiellement mis en place au début de l'année (de janvier à avril). La mise en élevage diminue largement pendant l'été et devient même quasiment nulle en juillet et août. Après une nouvelle phase d'ensemencement en début d'automne (septembre et octobre), la mise en élevage diminue à nouveau. Le naissain issu de pré-grossissement sur des tubes est semencé suivant le même calendrier avec toutefois une diminution moins prononcée en été et un pic en septembre. Le naissain issu de pré-grossissement en lanternes et les retombées sont semencés de façon régulière au cours de l'année. Les huîtres en pignes

sont principalement mises en élevage en début d'année (de janvier à avril) et dans une moindre mesure en automne (d'octobre à novembre). Il y a très peu de mise en élevage en décembre et quasiment aucune en juillet et août. Les moules sont placées régulièrement en élevage avec une légère diminution en été.

Pour la récolte, la classification a également permis de définir trois calendriers types (Tableau 2. 2). Le premier regroupe les entreprises dont la récolte est très concentrée : limitée principalement à décembre pour les huîtres (modalité rhuî-1) et limitée à l'été et/ou l'automne pour les moules (rM-1). Le second et le troisième sont caractérisés par un plus grand étalement des récoltes au cours de l'année. Toutefois, pour les huîtres, le second calendrier type (rhuî-2) se caractérise par l'absence de périodes de forte récolte (mis à part éventuellement en décembre) alors que le troisième (rhuî-3) traduit des périodes de forte récolte en été (juillet-août) et/ou en hiver. Pour les moules, le second type (rM-2) montre systématiquement une absence de récolte en été tandis que le troisième (rM-3) présente un pic de production en hiver.

Le calendrier annuel moyen de récolte des huîtres (toutes stratégies confondues) permet d'identifier deux périodes importantes de récolte : un premier pic très élevé au mois de décembre et un second d'intensité plus faible en juillet et août (Figure 2. 3). Le début de l'année correspond à une période plus creuse pour beaucoup d'entreprises qui consacrent ces quelques mois à renouveler les stocks. Le printemps et l'automne correspondent à des périodes moyennes de récolte pour la plus grande partie des entreprises. Le même calendrier pour les moules indique une période principale de récolte en été (de juin à septembre). Le début d'année se caractérise également une période creuse.

Tableau 2. 2 : Variables retenues pour les ACM ; nom, signification et effectifs présents pour chaque modalité.

Variables		Modalités			
<b>Critères de stratification</b>					
Tables exploitées par zone géographique		<b>Bouz-0</b> Aucune table (23)	<b>Bouz-1</b> Présence de tables (37)		
		<b>Mèze-0</b> Aucune table (36)	<b>Mèze-1</b> Prés. tables (24)		
		<b>Mars-0</b> Aucune table (44)	<b>Mars-1</b> Prés. tables (16)		
Adhésion à la Coopérative des 5 Ports		<b>5P-0</b> Aucune table (30)	<b>5P-1</b> Prés. tables (30)		
<b>Degré de diversification</b>					
Culture des différentes espèces et techniques	<i>huîtres collées*</i>	<b>C-0</b> Non utilisation (11)	<b>C-1</b> Utilisation (49)		
	<i>huîtres en pignes</i>	<b>P-0</b> Non utilisation (13)	<b>P-1</b> Utilisation (47)		
	<i>moules (en étang)</i>	<b>M-0</b> Non utilisation (22)	<b>M-1</b> Utilisation (38)		
Nombre d'espèces et de techniques utilisées ( <i>huîtres collées, pignes, moules</i> )			<b>netk-1</b> 1 espèce et technique (11)	<b>netk-2</b> 2 espèces et techniques (24)	<b>netk-3</b> 3 espèces et techniques (25)
Utilisation du pré-grossissement		<b>PG-0</b> Non utilisation (26)	<b>PG-1</b> Parfois (11)	<b>PG-2</b> Régulière (23)	
Utilisation de naissain d'écloserie		<b>eclos-0</b> Non utili. (41)	<b>eclos-1</b> Utilisation (19)		
<b>Calendrier d'élevage</b>					
Calendrier de mise en élevage	<i>huîtres collées*</i>	<b>eC-0</b> Pas de réponse (16)	<b>eC-1</b> Concentré (21)	<b>eC-2</b> Régulier (23)	
	<i>huîtres en pignes</i>	<b>eP-0</b> Pas de réponse (9)	<b>eP-1</b> Concentré (20)	<b>eP-2</b> Régulier (31)	
	<i>moules</i>	<b>eM-0</b> Pas de réponse (22)	<b>eM-1</b> Concentré (17)	<b>eM-2</b> Régulier (21)	
Calendrier de récolte	<i>huîtres**</i>	<b>rhuî-0</b> Pas de réponse (4)	<b>rhuî-1</b> Concentré (6)	<b>rhuî-2</b> Rég. sans pics (21)	<b>rhuî-3</b> Rég. avec pics (29)
	<i>Moules</i>	<b>rM-0</b> Pas de réponse (22)	<b>rM-1</b> Concentré (10)	<b>rM-2</b> Rég. et absence en été (5)	<b>rM-3</b> Rég. avec pic en hiver (23)
<b>Densité d'élevage</b>					
Nombre moyen de cordes par table	<i>huîtres collées*</i>	<b>ncC-0</b> Pas de réponse (2)	<b>ncC-1</b> < à 1000 (29)	<b>ncC-2</b> > à 1000 (29)	
	<i>huîtres en pignes</i>	<b>ncP-0</b> Pas de réponse	<b>ncP-1</b> < à 1000 (40)	<b>ncP-2</b> > à 1000 (12)	
	<i>moules</i>	<b>ncM-0</b> Pas de rép. (22)	<b>ncM-1</b> < à 1000 (32)	<b>ncM-2</b> > à 1000 (6)	
<b>Production</b>					
Durée moyenne d'élevage	<i>huîtres collées*</i>	<b>delC-0</b> Pas de rép. (17)	<b>delC-1</b> < à 12 mois (23)	<b>delC-2</b> > à 12 mois (20)	
	<i>huîtres en pignes</i>	<b>delP-0</b> Pas de rép. (14)	<b>delP-1</b> < à 18 mois (32)	<b>delP-2</b> > à 18 mois (14)	
	<i>moules</i>	<b>delM-0</b> Pas de rép. (29)	<b>delM-1</b> < à 10 mois (20)	<b>delM-2</b> > à 10 mois (11)	
Masse totale individuelle moyenne à la récolte	<i>huîtres collées</i>	<b>mrC-0</b> Pas de réponse (4)	<b>mrC-1</b> < à 90 g (32)	<b>mrC-2</b> > à 90 g (24)	
	<i>huîtres en pignes</i>	<b>mrP-0</b> Pas de rép. (19)	<b>mrC-1</b> < à 90 g (27)	<b>mrP-2</b> > à 90 g (14)	

\* : hors retombées, \*\* : toutes techniques confondues.

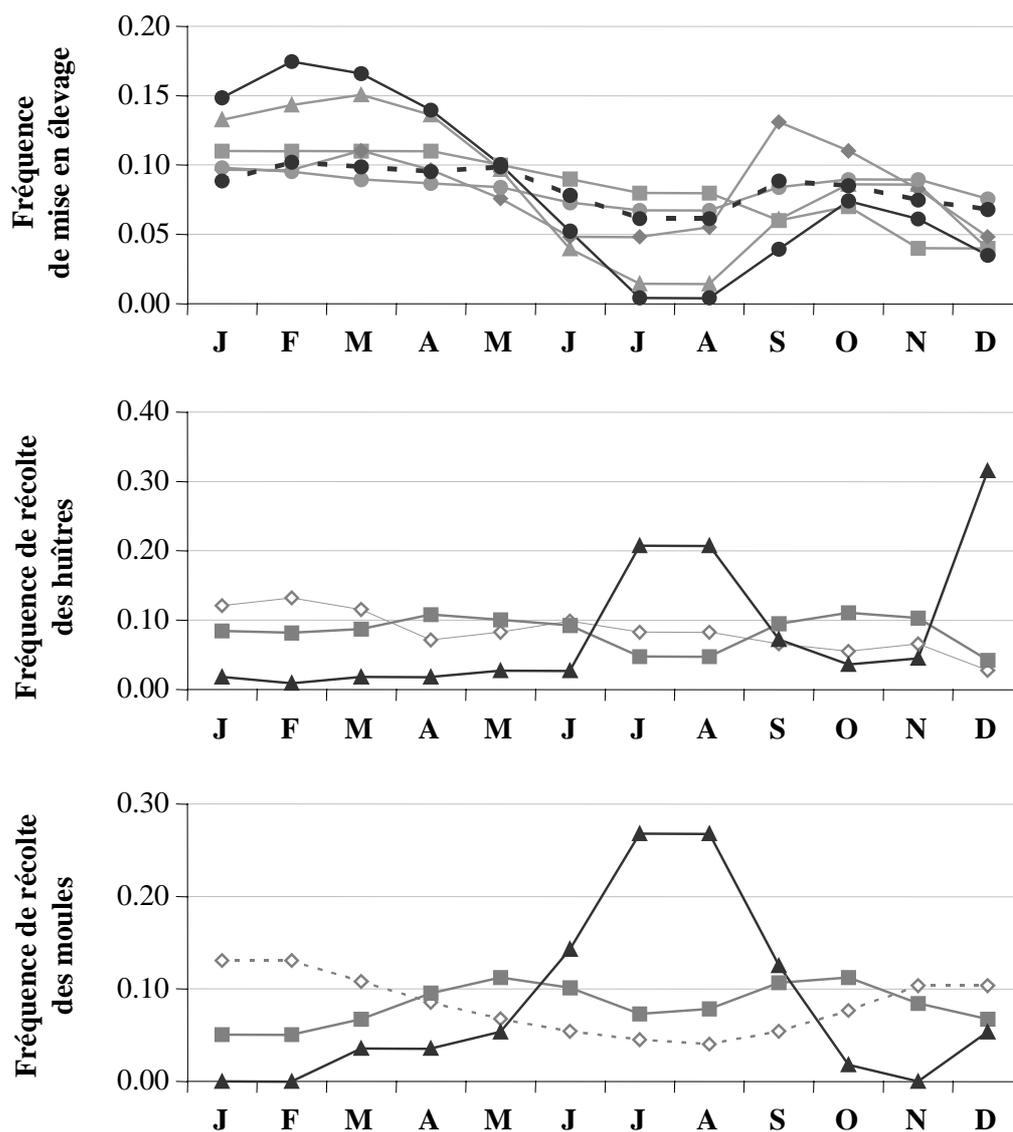


Figure 2. 3 : Fréquences mensuelles de mise en élevage ( ▲ naissain une à une prêt à coller, ■ naissain une à une pré-grossi dans la lagune, ◆ collées de coquilles/tubes, ● retombées, —●— huîtres en pignes, ···●··· moules) et de récolte ( ▲ période de pointe, ■ période moyenne, ◇ période creuse).

### Densités d'élevage

Le nombre de cordes par table, le nombre d'individus (huîtres collées) ou de collecteurs (huîtres en pignes) par corde et le diamètre du filet de plastique (moules) sont des moyens de contrôle des densités d'animaux en élevage. Les longueurs de corde apparaissent fortement corrélées à la bathymétrie de l'étang ( $r=0,79$ ,  $P<0,001$ ) et les résultats fournis par les enquêtes et par

les estimations de stocks sont homogènes (comparaison de moyenne,  $P>0,05$ ). Le nombre de cordes par table ne varie pas entre les trois zones conchylicoles (ANOVA,  $P>0,05$ ) alors qu'il varie de façon significative en fonction de l'espèce et de la technique d'élevage (ANOVA,  $P<0,001$ ). Pour les huîtres collées, le nombre moyen de cordes par table se situe entre 1000 et 1100 alors qu'il se situe entre 950 et 1000 pour les huîtres en pignes et les moules (Figure 2. 4). Globalement, les

densités obtenues par les enquêtes apparaissent sous-estimées par rapport à celles mesurées *in situ* en mars 2001 (comparaison de moyenne,  $P < 0,001$ ). Les densités d'huîtres au collage varient significativement suivant les types de naissain (ANOVA,  $P < 0,05$ ). Le naissain une à une et pré-grossi par l'exploitation est mis en élevage à des densités plus élevées que les autres types de naissain (36 huîtres par mètre de corde). Les collées de

tubes et les retombées présentent des densités significativement plus faibles, de l'ordre de 30 huîtres par mètre de corde. Le naissain une à une prêt à coller est placé à une densité intermédiaire de 33 huîtres au mètre de corde. Le nombre de cordes par table est corrélé au nombre d'individus par corde ( $r = 0,27$ ,  $P > 0,01$ ). Pour les huîtres en pignes, le nombre de collecteurs (i.e. coquilles) par mètre de corde se situe autour de 5.

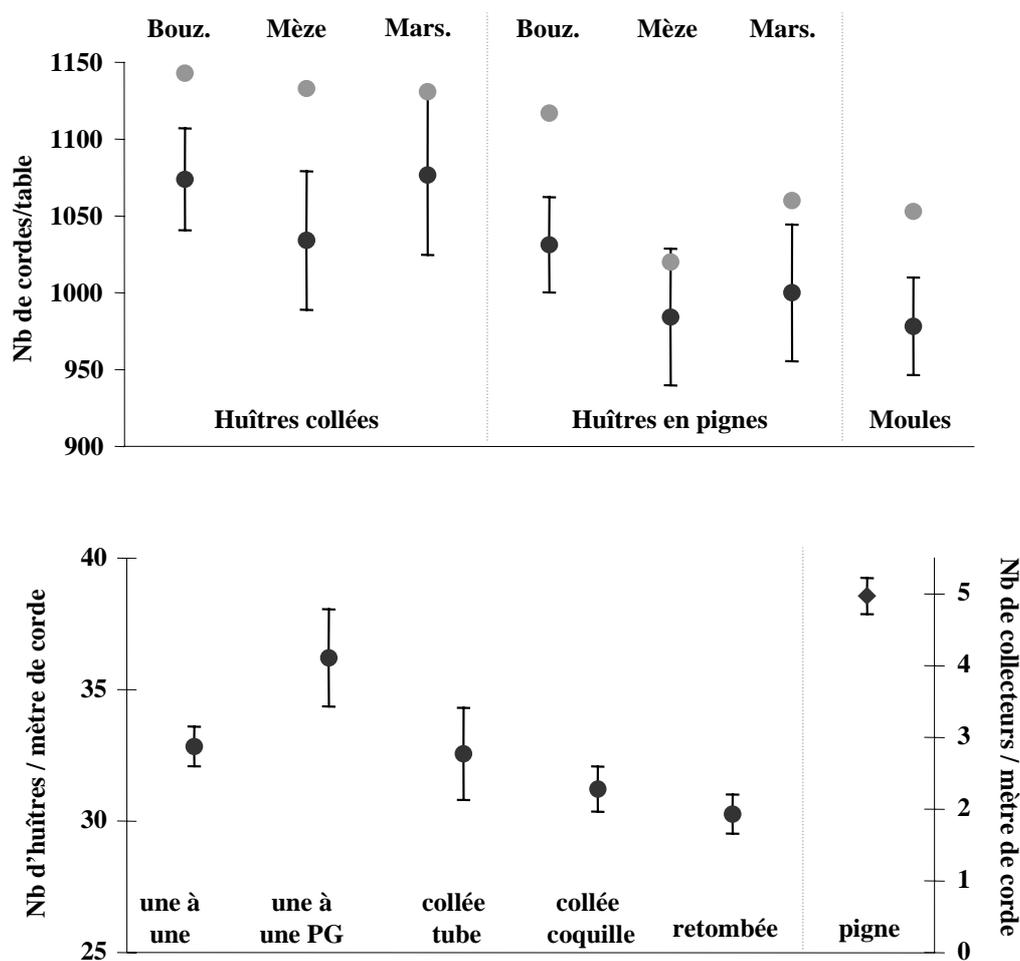


Figure 2. 4 : Nombre moyen de cordes par table pour les différentes zones, espèces et techniques d'élevage obtenu par les enquêtes (●) ou par l'estimation de stocks conduite en mars 2001 (●) et nombre moyen d'individus ou de collecteurs par mètre de corde. Les moyennes sont accompagnées de leur intervalle de confiance à 95 %.

### Production

D'après les enquêtes, la masse totale individuelle des huîtres à la mise en

élevage se situe entre 6 et 10 g pour le naissain une à une (avec ou sans phase de pré-grossissement en étang), autour de 30 g pour les collées de coquilles et de tubes et autour de 45 g pour les retombées (Figure

2. 5). Les huîtres collées (tous types d'élevage confondus) et en pignes sont récoltées à des masses individuelles sensiblement équivalentes. La masse moyenne de récolte est de l'ordre de 90 g, pour un minimum moyen de 75 g et un maximum moyen de 125 g.

La durée du pré-grossissement varie considérablement selon la technique utilisée, elle est de 2 à 4 mois pour le pré-grossissement de naissain une à une (lanternes), de 6 à 9 mois pour un pré-grossissement sur tubes (Figure 2. 5). Elle est maximale pour le pré-grossissement sur coquilles, de l'ordre de 10 à 13 mois.

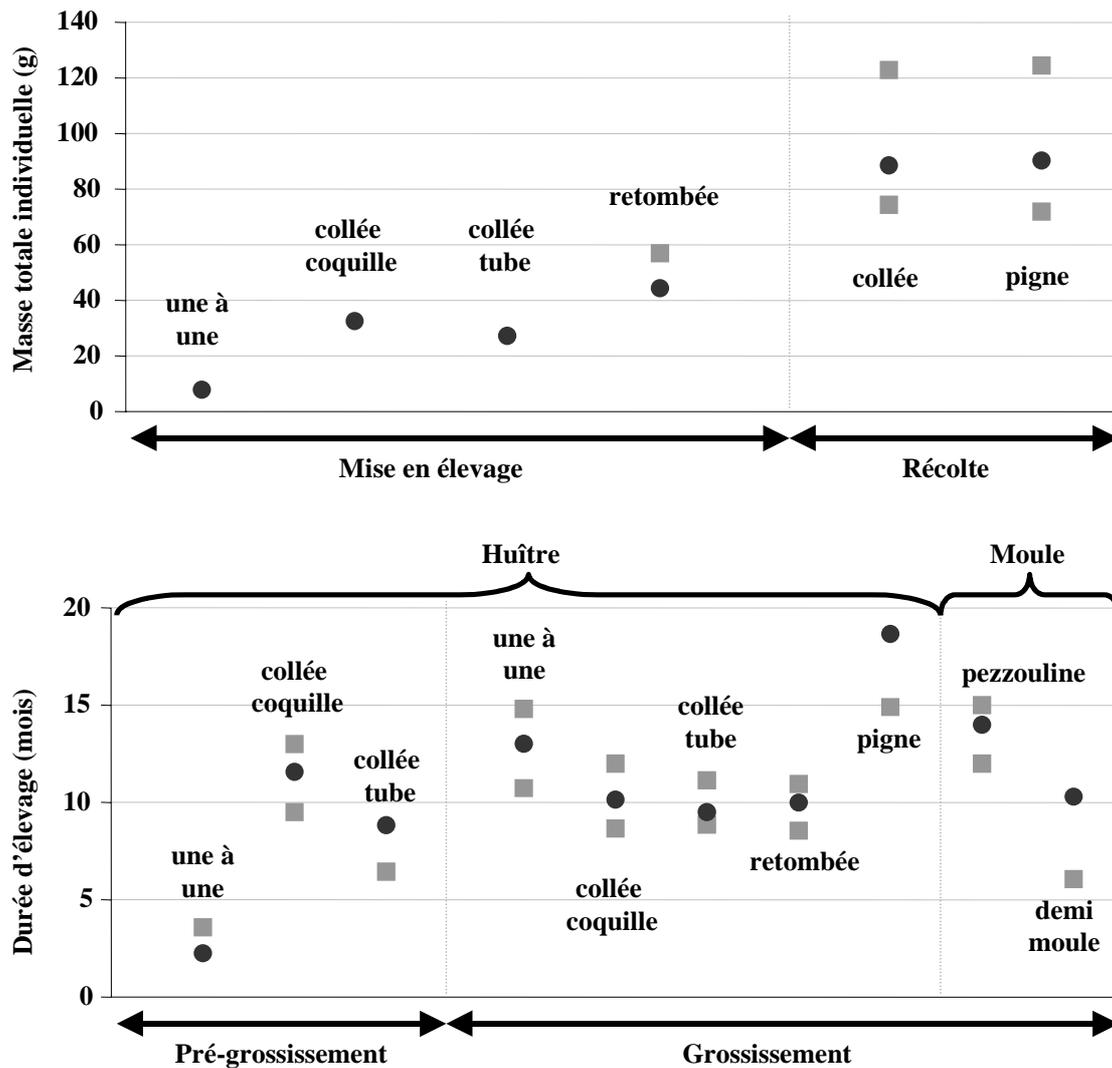


Figure 2. 5 : Masse individuelle à la récolte et durée d'élevage pour les différentes espèces et techniques d'élevage. ● valeur moyenne, ■ valeurs minimales et maximales.

La phase de grossissement varie également selon les techniques utilisées. Elle est de l'ordre de 10 mois pour les collées de coquilles, de tubes et les retombées qui ont déjà subi une phase plus ou moins longue de pré-élevage. La durée du grossissement se situe autour de 1 an pour les huîtres collées issues de naissain de type une à une

et de 19 mois pour les huîtres en pignes. Pour les moules, la durée d'élevage est d'autant plus élevée que la taille initiale du naissain est faible avec une moyenne de 14 mois pour la pezzouline et de 10 mois pour les demi-moules (Tableau 2. 2). La durée minimale d'élevage des demi-moules peut

atteindre 6 mois en fonction de la taille des individus mis en élevage.

### Estimation des stocks

Le stock total de bivalves élevés à Thau varie entre 14 000 et 20 000 t suivant la période l'année et sur la période considérée (Figure 2. 6). Mise à part la valeur estimée en mars 2001, les biomasses relevées au printemps sont plus faibles que celles

relevées en fin d'année. A partir de 1999 et jusqu'en mars 2000, la biomasse d'huîtres collées est plus élevée que celle d'huîtres en pignes. Cette tendance s'inverse à partir d'octobre 2000. Globalement, les deux techniques restent utilisées dans des proportions similaires. La biomasse de moules augmente régulièrement depuis avril 1999 pour atteindre, en mars 2001, la valeur de 5 000 t.

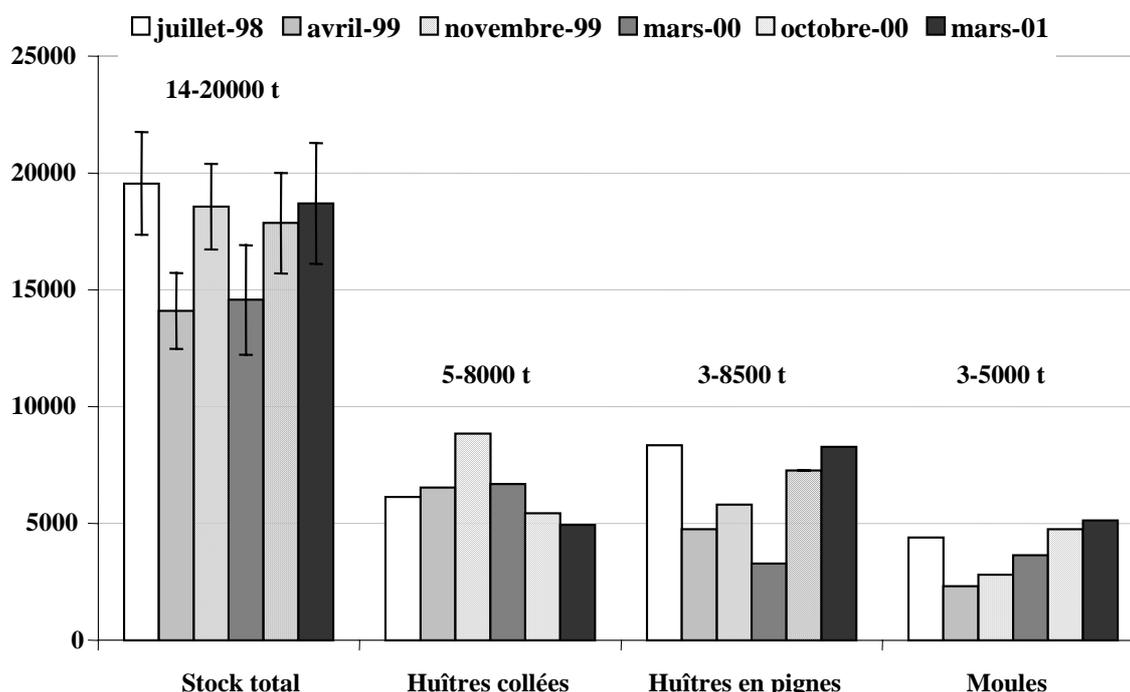


Figure 2. 6 : Estimations des stocks de bivalves en élevage dans le bassin de Thau entre 1998 et 2001. Les valeurs du stock total sont accompagnées de leur intervalle de confiance à 95 %.

### Typologie des entreprises conchylicoles du bassin de Thau

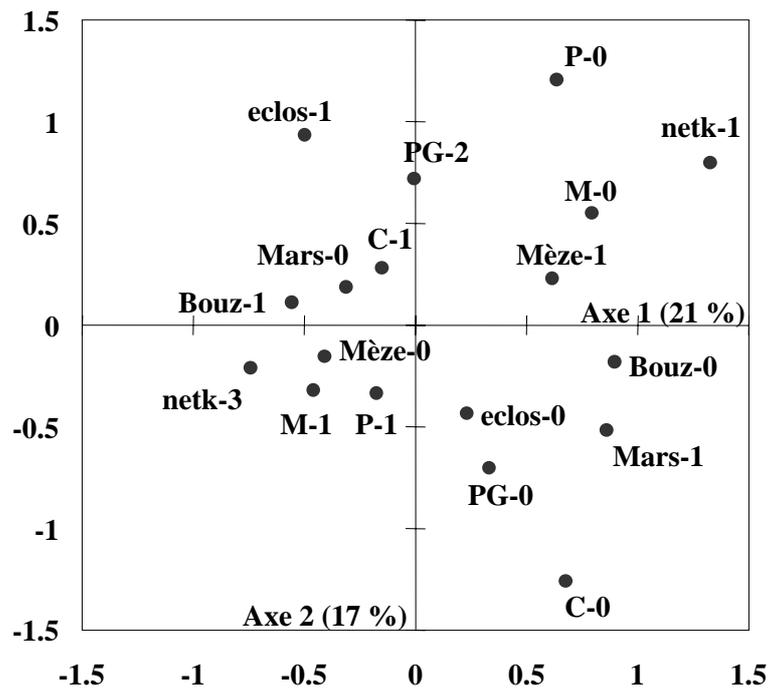
#### *Critères de stratification vs degré de diversification des entreprises conchylicoles*

Les ACM entre les critères de stratification et les variables concernant les calendriers, les densités et la production n'ayant pas

permis de dégager des correspondances, nous nous intéresserons uniquement à l'analyse menée avec l'ensemble des variables représentatives des critères de stratification et du degré de diversification (soit 10 variables, voir Tableau 2. 2).

Les deux premiers axes expliquent 38 % de la variance totale (Figure 2. 7a). Cette valeur s'élève à 62 % quand on considère les quatre premiers axes.

a



b

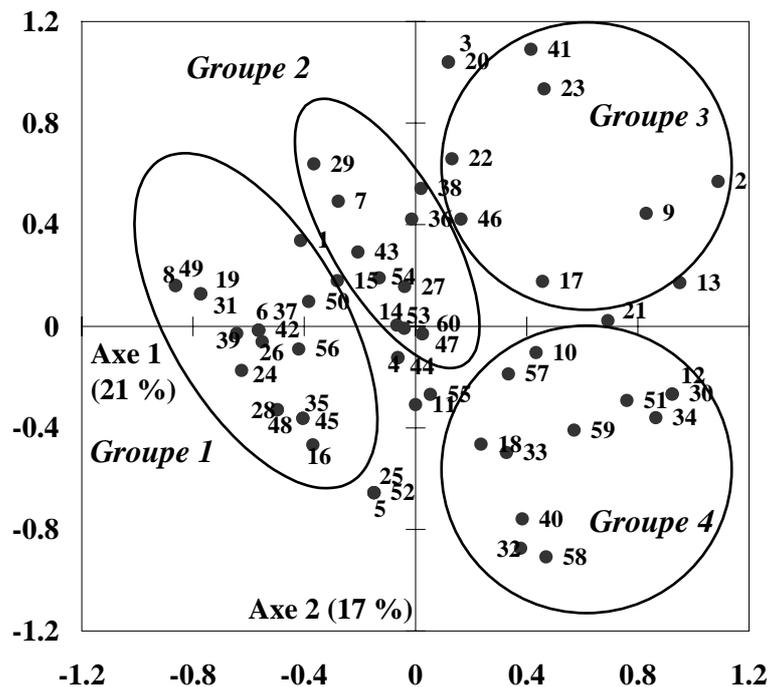


Figure 2. 7 : Analyse de correspondances multiples entre les critères de stratification et le degré de diversification des entreprises : projection des modalités (7a) et des entreprises (7b) dans le plan factoriel 1-2.

L'axe 1 est principalement expliqué par la localisation géographique des tables (contribution totale relative, CTR, de 41 %), le nombre d'espèces et de techniques utilisées (CTR=23 %) et par la

pratique de l'élevage mytilicole (CTR=15 %). Ces variables présentent des valeurs de cosinus carrés comprises entre 0.25 et 0.5, indiquant une bonne représentation sur l'axe 1. Les coordonnées

sur l'axe 1 montrent une opposition entre les exploitations qui possèdent des tables en zone de Bouzigues (Bouz-1) et celles qui possèdent des tables en zones de Mèze (Mèze-1) et Marseillan (Mars-1). Une exploitation ne possède donc que très rarement des tables dans les trois zones. Par contre, la présence simultanée de tables en zones de Mèze et de Marseillan est plus fréquente. La présence de tables en zone de Bouzigues (Bouz-1) est corrélée positivement avec le nombre d'espèces et de techniques utilisées : une exploitation possédant des tables en zone de Bouzigues est généralement très diversifiée cultivant simultanément des huîtres collées, des huîtres en pignes et des moules (netk-3). A l'inverse, les exploitations possédant des tables en zone de Marseillan (Mars-1) et surtout en zone de Mèze (Mèze-1) sont assez peu diversifiées et apparaissent spécialisées dans la production d'huîtres (netk-1, M-0). La présence de tables en zone de Bouzigues est corrélée positivement à la pratique de la mytiliculture (M-1).

L'axe 2 est expliqué par l'utilisation du pré-grossissement et du naissain d'écloserie (CTR=20 % dans les deux cas) ainsi que par la pratique de l'élevage d'huîtres collées et d'huîtres en pignes, avec des contributions respectives de 17 et 20 %. Logiquement, la culture des huîtres collées (C-1) est corrélée positivement à l'utilisation régulière du pré-grossissement (PG-1) et de naissain d'écloserie (eclos-1). Ces critères s'opposent à la culture des huîtres en pignes (P-1).

La proximité entre les modalités représentées significativement sur l'axe 1 ( $P < 0.05$ ) permet de corrélérer négativement la culture d'huîtres en pignes à la présence de tables en zone de Mèze (P-0, Mèze-1) et positivement à la présence de tables en zone de Bouzigues (P-1, Bouz-1). L'utilisation d'huîtres collées, du pré-grossissement et de naissain d'écloserie est corrélée négativement avec la présence de

tables en zone de Marseillan (C-0, eclos-0, Mars-1).

L'appartenance de tables à la coopérative des 5 Ports (5P-0/1) n'est bien représentée que sur le troisième axe et apparaît négativement corrélée à la présence de tables en zone de Bouzigues. Effectivement, la localisation géographique des tables gérées par la coopérative montre qu'elles sont, en proportion, mieux représentées dans les zones de Mèze et de Marseillan (Figure 2. 1). Cette variable apparaît donc peu structurante de la population des entreprises conchylicoles pour les stratégies d'élevage et sera délaissée dans les autres analyses.

Les entreprises conchylicoles peuvent être réparties en quatre groupes qui intègrent environ 78 % des exploitations (Figure 2. 7b) :

Groupe 1 : il est constitué d'entreprises qui exploitent des tables situées en zone de Bouzigues (Bouz-1). Elles sont très diversifiées (la combinaison des deux espèces et des deux techniques d'élevage est représentée, netk-3). Ce groupe représente 28 % des entreprises.

Groupe 2 : il comporte des entreprises exploitant principalement des tables situées en zone de Bouzigues (Bouz-1). Elles pratiquent la culture des huîtres collées (C-1), combinée soit aux huîtres en pignes (P-1) soit aux moules (M-1). Elles ont régulièrement recours au pré-grossissement (PG-2) et au naissain d'écloserie (eclos-1). Ce groupe représente 17 % des entreprises.

Groupe 3 : il réunit les entreprises dont les tables sont surtout situées en zone de Mèze (Mèze-1). Ce sont des exploitations très peu diversifiées, mono spécifiques (netk-1) et centrées sur l'élevage des huîtres collées (M-0 et P-0). Ces entreprises représentent 13 % du total.

Groupe 4 : il rassemble les entreprises dont les tables sont principalement situées en zone de Marseillan (Mars-1). Ces exploitations sont peu diversifiées (netk-1/2) et caractérisées par l'absence de culture d'huîtres collées (C-0). Cette observation s'accompagne d'une absence d'utilisation de naissain d'écloserie (eclos-0) et de pré-grossissement (PG-0). Elles représentent 20 % du total.

Les adhérents à la coopérative des 5 Ports (5P-1) se retrouvent principalement dans les groupes 3 et 4.

### ***Stratégies pour l'élevage des huîtres collées***

Dans cette analyse, l'ensemble des variables concernant les calendriers, les densités et la production pour les huîtres collées ont été intégrées (soit 5 variables, le nombre d'individus par corde et la longueur des cordes ont été écartés de l'analyse du fait de leur corrélation respective avec le nombre de cordes et la bathymétrie). Les entreprises qui ne pratiquent pas l'élevage de l'huître collée ont été exclues de l'analyse de même que celles qui n'avaient pas pu fournir de réponse pour au moins une des variables. L'analyse porte finalement sur 38 entreprises. Les axes 1 et 2 expliquent 50 % de la variance totale (Figure 2. 8a). Le nombre de cordes par table et la durée d'élevage expliquent l'axe 1 avec des contributions respectives de 41 et 35 %. L'axe 2 est expliqué par le calendrier de mise en élevage (CTR=44 %) puis par la masse individuelle à la récolte et le calendrier de récolte (24 % dans les deux cas). Les projections sur l'axe 1 montrent qu'une durée d'élevage courte (<12 mois, delC-1) est liée à une densité élevée (>1000 cordes par table, ncC-2) et inversement. De même, les projections sur l'axe 2 montrent qu'une mise en élevage concentrée sur le début de l'année (eC-1) est liée à un calendrier de récolte très étalé sur l'année sans période de pics (rhuî-2) et une masse individuelle à la récolte plutôt

élevée (mrC-2). Une mise en élevage étalée sur l'année (eC-2) est liée à un calendrier de récolte étalé mais présentant des pics de production en été et/ou hiver (rhuî-3) et une masse individuelle à la récolte plutôt faible (mrC-1).

Les entreprises peuvent être réparties en quatre groupes qui intègrent 89 % du total :

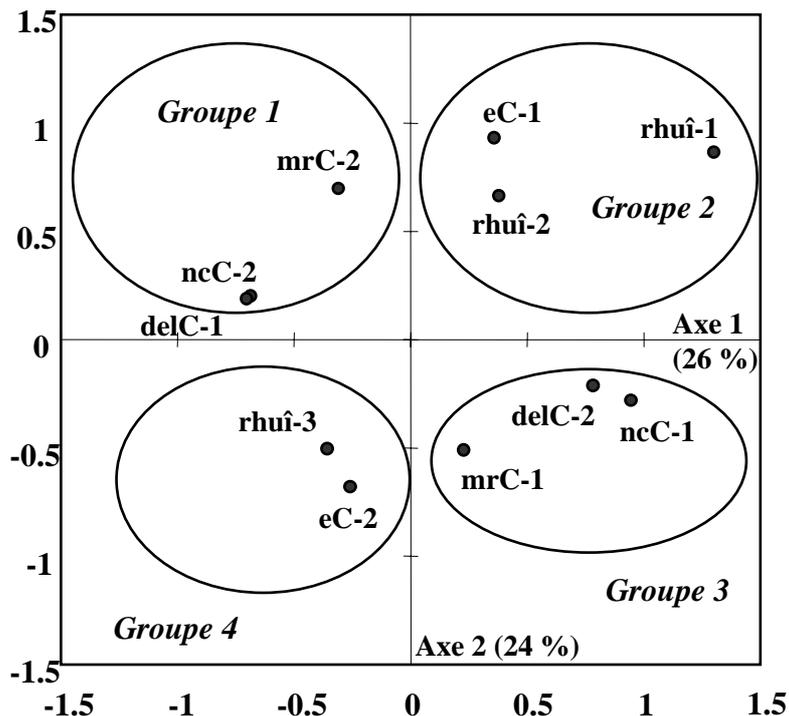
Groupe 1 : Il se caractérise par une mise en élevage concentrée sur le début de l'année (eC-1), un cycle d'élevage court (<12 mois, delC-1), une densité forte (>1000 cordes/table, ncC-2), une masse individuelle à la récolte élevée (>90 g, mrC-2) et une récolte étalée sur l'année avec ou sans pics (rhuî-2 et rhuî-3). 18 % des entreprises sont concernées par cette stratégie.

Groupe 2 : Il rassemble les entreprises dont la mise en élevage est concentrée sur le début de l'année (eC-1), la densité est faible (<1000 cordes/table, ncC-1), la durée d'élevage est longue (>12 mois, delC-2), la masse à la récolte est faible (<90 g, mrC-1) et la récolte étalée sur l'année sans pics de forte récolte (rhuî-2). Cette stratégie concerne 16 % des entreprises.

Groupe 3 : Ses caractéristiques sont identiques à celles des entreprises du groupe 2 à l'exception d'une mise en élevage régulière tout au long de l'année (eC-2) et une récolte régulière également, mais marquée par des pics en été et/ou hiver (rhuî-3). 24 % des entreprises sont concernées par cette stratégie.

Groupe 4 : Il concerne 32 % des entreprises qui se caractérisent par une mise en élevage régulière sur l'année (eC-2), une densité forte (ncC-2), une durée d'élevage courte (delC-1), une masse à la récolte élevée et une récolte étalée avec des pics (rhuî-3).

a



b

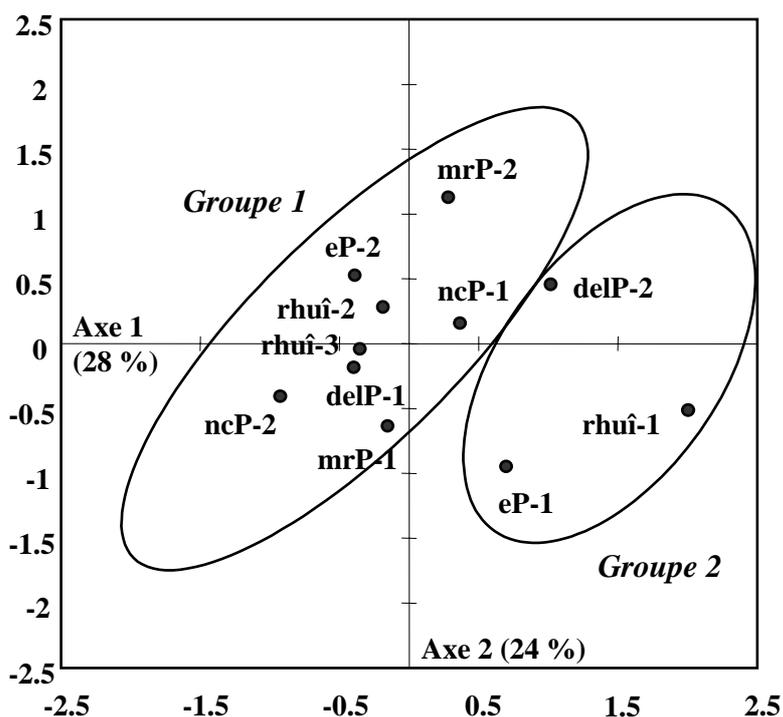


Figure 2. 8 : Analyses de correspondances multiples entre les variables techniques de l'élevage d'huîtres collées (8a) et d'huîtres en pignes (8b). Les variables sont projetées dans le plan factoriel 1-2.

### Stratégies pour l'élevage des huîtres en pignes

L'analyse est conduite de façon identique à celle réalisée pour les huîtres collées et sur

39 entreprises. Les axes 1 et 2 expliquent 52 % de la variance totale (Figure 2. 8b). L'axe 1 est expliqué par le calendrier de récolte (CTR=36 %), la durée d'élevage (CTR=25 %) et le nombre de cordes par

table (CTR=20 %). L'axe 2 est expliqué par la masse individuelle à la récolte (CTR=50 %) et par le calendrier de mise en élevage (CTR=35 %). Malgré sa faible contribution à l'axe 1, le calendrier de mise en élevage est correctement projeté sur cet axe (valeur du cosinus carré égale à 0,27). Les proximités entre variables permettent de répartir les entreprises selon deux stratégies possibles (soit 90 % des entreprises qui utilisent cette technique d'élevage) :

Groupe 1 : Les entreprises qui le composent se caractérisent par un étalement de la mise en élevage avec éventuellement des périodes d'arrêt en été ou en début d'hiver (eP-2). Le cycle d'élevage est court (<18 mois, delP-1) et le calendrier de récolte est étalé sur l'année (rhuî-2 et rhuî-3). Ce groupe rassemble 69 % des exploitations.

Groupe 2 : Il se caractérise par une mise en élevage concentrée sur des périodes restreintes (eP-1). Le cycle d'élevage est long (>18 mois, delP-2) et la récolte est concentrée sur des périodes restreintes (rhuî-1). Ce groupe réunit 21 % des entreprises.

La masse moyenne individuelle et le nombre de cordes par table ne peuvent être associées à aucun groupe en particulier.

### *Stratégies pour l'élevage des moules*

L'analyse a porté sur 31 entreprises. Les axes 1 et 2 expliquent 51 % de la variance

totale (Figure 2. 9). Comme pour les huîtres, le nombre de cordes par table et la durée d'élevage expliquent l'axe 1 (CTR respectives de 51 et 23 %). Mais dans le cas des moules, une densité faible (ncM-1) est liée à une durée d'élevage courte (delM-1) et inversement. Les calendriers de récolte et de mise en élevage expliquent l'axe 2 (CTR respectives de 49 et 40 %). Quatre stratégies peuvent être identifiées :

Groupe 1 : il se caractérise par une mise en élevage et une récolte concentrées (eM-1 et rM-1). Le cycle d'élevage est court (<10 mois).

Groupe 2 : il se caractérise par une mise en élevage concentrée (eM-1) et une récolte étalée sur l'année avec un pic de production en début d'hiver (rM-3). La durée du cycle d'élevage est variable.

Groupe 3 : les entreprises de ce groupe présentent une mise en élevage et une récolte régulières avec un pic de récolte en hiver (eM-2 et rM-3). Le cycle d'élevage est court (delM-1).

Groupe 4 : il présente les mêmes caractéristiques que le troisième excepté pour le cycle d'élevage (>10 mois, delM-2).

La partition en quatre groupes intègre 81 % des entreprises qui cultivent cette espèce dont 19 % sont réunies par les deux premiers groupes, 29 % par le troisième et 13 % par le quatrième.

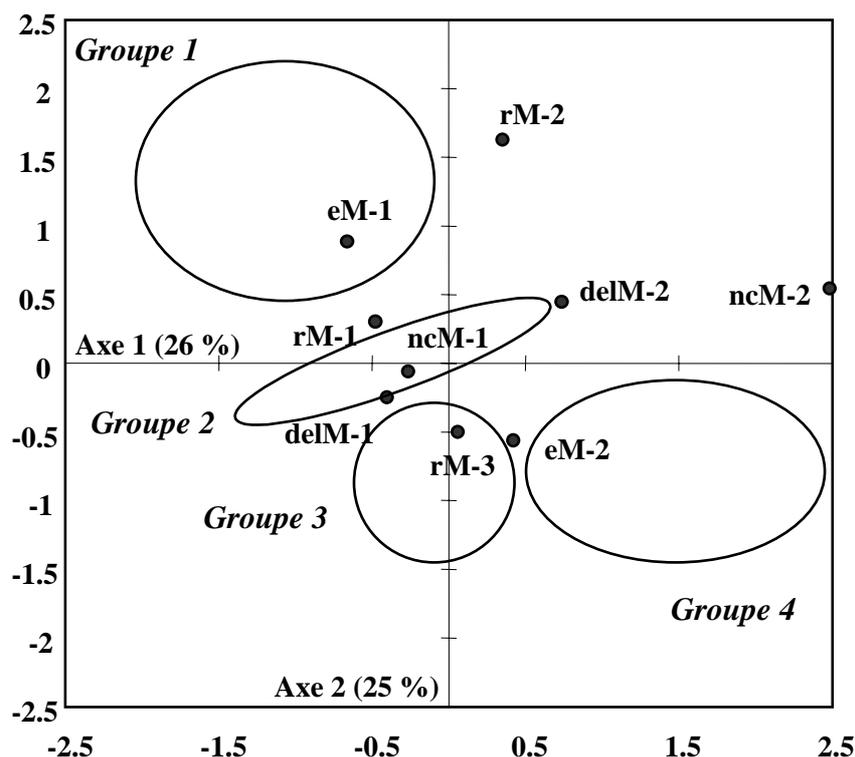


Figure 2. 9 : Analyse de correspondances multiples entre les variables techniques de l'élevage mytilicole. Les variables sont projetées dans le plan factoriel 1-2.

## Discussion

### Degré de diversification des entreprises

Les enquêtes réalisées en 1986 et 1996 avaient montré une légère diminution des exploitations mono spécifiques (-10 %) au profit des exploitations pluri-spécifiques cultivant deux (+4 %) et surtout trois espèces (+8 %) (Antona et Rey, 1988 ; Rey et al., 1997b). En 1996, la culture de l'huître plate, *Ostrea edulis*, est encore pratiquée à Thau bien que cette production soit marginale. Notre enquête montre une disparition de l'élevage de l'huître plate qui est également confirmée par les évaluations de stocks. Le report des entreprises qui assuraient la culture de l'huître plate en association avec de l'huître creuse et des moules (21 % en 1986) s'est fait de façon équitable entre les exploitations cultivant une ou deux espèces (respectivement, 39 et 61 % en 2001 contre

28 et 49 % en 1996). Parmi les exploitations mono spécifiques, l'élevage exclusif de la moule reste très rare (moins de 2 % des entreprises) ce qui n'a pas changé ces dernières années.

Concernant les techniques d'élevage de l'huître creuse, notre enquête montre que les huîtres en pignes et les huîtres collées (hors retombées) sont utilisées dans des proportions équivalentes (respectivement, 47 et 49 % des exploitants interrogés). En 1996, l'enquête avait montré un développement de l'huître collée au détriment de l'huître en pignes, même si cette dernière était encore la plus répandue. A ce jour, la pratique de l'élevage d'huîtres collées s'est généralisée un peu plus encore. La technique du collage est associée à une meilleure qualité des huîtres présentant des indices de condition plus élevés et une forme de coquille moins longue et plus ronde (Buestel et al., 1998 ; Gangnery et al., 2003). C'est la raison principale expliquant son développement au cours des dernières années. Cependant, les coûts plus élevés de naissain à l'achat,

les manipulations plus importantes au moment de la mise en élevage et enfin une valorisation commerciale qui n'est pas toujours à la hauteur de ce travail supplémentaire expliquent le maintien de l'élevage en pignes dans l'étang. Pour remédier à la première de ces contraintes, une solution possible réside dans la pratique du pré-grossissement de naissain une à une de petite taille moins onéreux à l'achat que le naissain prêt à coller. C'est aussi pour les conchyliculteurs un moyen de contrôler la qualité du naissain qu'ils mettent en élevage. Cette forme de pré-grossissement utilisée aujourd'hui par 38 % des ostréiculteurs qui pratiquent le pré-grossissement tendrait à se développer dans la lagune bien qu'aucune donnée antérieure sur l'utilisation de cette technique ne soit disponible. Cette pratique n'a pas été abordée lors des enquêtes menées en 1986 et 1996, probablement parce qu'elle était encore ignorée à cette époque. Globalement, l'origine du naissain d'huîtres repose essentiellement sur des approvisionnements par les bassins d'Arcachon et de Marennes Oléron. La préférence marquée pour le bassin d'Arcachon ne coïncide pas avec les résultats de l'enquête réalisée en 1996 où la préférence allait à Marennes Oléron.

Pour les moules, le naissain provient majoritairement de l'étang dont le recrutement observé ces dernières années est très abondant, comme en témoignent les biomasses en élevage mesurées ces dernières années et sans cesse croissantes (Figure 2. 6). L'activité mytilicole est rarement dominante dans les entreprises et dans beaucoup de cas, sa présence apparaît fortement liée au recrutement naturel et à la fixation de naissain sur les cordes d'huîtres. Dans les cas où la production mytilicole n'est pas une activité annexe, les producteurs se tournent alors vers une collecte de naissain capté en mer ouverte dont la récolte est faite par leurs soins ou par l'intermédiaire de « graineurs », personnes spécialisées dans cette activité.

Environ 10 % des entreprises importent des moules adultes sur cordes d'Italie ou de Grèce dont l'objectif est de pallier aux périodes (variables) où l'exploitation ne peut offrir de produits à la vente.

### **Calendriers d'élevage**

Les calendriers de mise en élevage et de récolte dans le bassin de Thau n'ont encore jamais été abordés dans des études antérieures. Les entreprises qui pratiquent l'élevage d'huîtres collées et/ou de moules se répartissent de façon équitable entre un calendrier très concentré et un calendrier régulier sur l'année (Tableau 2. 2). Les entreprises pratiquant la culture d'huîtres en pignes ont, en grande partie, préféré une mise en élevage plus régulière. Le captage de naissain a lieu en été dans les bassins d'Arcachon et de Marennes Oléron (juillet à septembre en fonction des années) et les ostréiculteurs de l'étang de Thau utilisent largement l'ensemble des plages de temps où le naissain sur collecteurs est disponible. De janvier à juin, c'est encore le naissain collecté l'année précédente qui est mis en élevage. A partir de septembre-octobre, le naissain de la nouvelle année est mis en élevage.

A Thau, le calendrier de récolte est encore très concentré sur la période de fin d'année et cette forte saisonnalité est une caractéristique de l'élevage ostréicole (Bailly, 1989 ; Kopp, 1995). Dans une moindre mesure, la période estivale correspond également à une période de pointe et répond à une demande touristique importante dans la région. Cependant et à l'image de ce qui est observé dans d'autres bassins (Bailly, 1989), de nombreuses entreprises essaient de régulariser leurs ventes.

### **Densités d'élevage**

Les nombres moyens de corde par table estimés par enquêtes apparaissent sous-estimés par rapport aux valeurs mesurées

lors de l'estimation de stock en mars 2001. Cependant, l'écart n'excède jamais 10 % et les données restent homogènes. De plus, les nombres de cordes par table mesurés *in situ* découlent de nombres par carré ramenés proportionnellement à l'échelle d'une table. Cette proportionnalité n'est pas toujours vérifiée et peut biaiser l'estimation *in situ*. Les longueurs de corde mesurées *in situ* sont également homogènes avec les données issues de l'enquête. Les nombres d'individus par corde varient selon les types d'huîtres en fonction de leur taille : plus les huîtres sont de grande taille au moment du collage et plus la densité est faible.

## Production

Concernant les masses individuelles à la récolte, le bassin de Thau est connu pour sa production d'huîtres plus lourdes que celles des autres bassins conchylicoles français (Buestel et al., 1998). Deux échantillonnages réalisés successivement en décembre 1996 et 1999 ont montré que 50 % des huîtres commercialisées à cette époque avaient une masse totale individuelle comprise entre 80 et 100 g avec une moyenne de 95 g en 1996 et 102 g en 1999 (Buestel et al., 1998, 2001). Les variations inter-annuelles sont dues à la variabilité de la croissance en liaison avec la ressource nutritive. Globalement, la récolte débute pour une masse minimale de l'ordre de 75 g et la masse maximale peut fréquemment aller jusqu'à 140 g. Ces résultats correspondent aux résultats issus de notre enquête.

En terme de durée d'élevage, le naissain une à une prêt à coller est l'option la plus rentable car présentant le cycle d'élevage le plus court avec un nombre maximal de rotations sur les structures d'élevage. C'est aussi la forme de naissain la plus onéreuse à l'achat. Afin de diminuer ce coût de production, le naissain une à une pré-grossi sur l'exploitation semble être un bon compromis. Mais le cycle total d'élevage

est alors de l'ordre de 17 mois, ce qui reste supérieur au cycle d'élevage des huîtres une à une prêtes à coller. Mis à part le faible coût à l'achat du naissain, les collées de coquilles et de tubes ne semblent pas présenter d'avantage puisque le cycle d'élevage est au moins aussi long que celui des huîtres en pignes (18 mois) et impliquent une manipulation intermédiaire (détroquage et collage en cours d'élevage) qui représente un coût non négligeable pour l'exploitant. La production de retombées est liée à celle d'huîtres en pignes. Son rendement reste le plus faible avec un cycle d'élevage de plus de deux ans. Au moment de la récolte des huîtres en pignes, certains producteurs échangent avec leurs homologues de l'Atlantique ces huîtres trop petites contre du naissain. La fraction des retombées est estimée avec difficulté de la part des conchyliculteurs autour de 20 %.

Pour l'élevage mytilicole, les exploitants préfèrent travailler des demi-moules au cycle d'élevage moins long et pour lesquels ils n'effectueront quasiment jamais de manipulations intermédiaires. En effet, plus le naissain de moules est petit au moment de la mise en élevage, plus il devra subir d'étapes de dédoubleage au cours du cycle d'élevage. Les moules sont sorties de l'eau, séparées les unes des autres et du support d'élevage puis triées et remises en corde à des densités plus faibles. Si les demi-moules subissent au maximum un dédoubleage (mais généralement aucun), la pezzouline subit fréquemment deux voire trois dédoubleages. Il n'a pas été possible d'obtenir des informations quantitatives sur les masses individuelles des moules à la récolte car la récolte des moules relève finalement d'une période de l'année plutôt que d'une taille marchande (ventes estivales au moment où le pourcentage de chair est le plus élevé). Globalement, les moules sont vendues sous trois appellations qui correspondent à un critère de taille plus ou moins bien défini : « moules marinières » (longueur de

coquille  $\approx$  4 cm), « moules à la vente » (longueur  $\approx$  6 cm) et « moules à farcir » (longueur  $>$  6 cm).

### **Typologie des entreprises conchylicoles en fonction de la zone d'élevage**

La répartition des différentes espèces et techniques d'élevage en fonction de la zone d'élevage peut être comparée avec les résultats issus des estimations de stocks. C'est habituellement dans la zone de Bouzigues et plus spécialement dans sa partie la plus profonde que les biomasses de moules les plus élevées sont mesurées. En mars 2001, 84 % de la biomasse totale de moules (soit  $\approx$  4300 t) était située dans la zone de Bouzigues et 65 % dans la partie de cette zone où la profondeur est la plus importante ( $>$ 7 mètres).

En mars 2001, l'estimation de stocks montre que c'est en zone de Mèze que se trouve le plus grand pourcentage d'occupation des huîtres collées : 39 % des carrés échantillonnés dans cette zone sont occupés par cette technique contre respectivement 31 et 26 % pour les zones de Bouzigues et de Marseillan. En revanche, c'est dans la zone de Mèze que l'on trouve le plus faible taux d'occupation des huîtres en pignes avec 19 % des carrés échantillonnés contre respectivement 30 et 33 % en zones de Bouzigues et de Marseillan. En terme de taux d'occupation, les huîtres en pignes et collées sont présentes dans des proportions équivalentes dans les zones de Bouzigues et de Marseillan. Les mêmes résultats étaient observés lors de l'estimation de stocks réalisée en octobre 2000, à la différence de la zone de Marseillan qui présentait un déséquilibre de la répartition collées vs pignes en faveur des huîtres en pignes [20 % des carrés échantillonnés pour les huîtres collées contre plus de 45 % pour les huîtres en pignes, Buestel et al. (2001)].

Ces résultats concordent avec les résultats des enquêtes et tendent à confirmer la fiabilité des données issues des enquêtes.

### **Stratégie d'élevage pour chaque type de production**

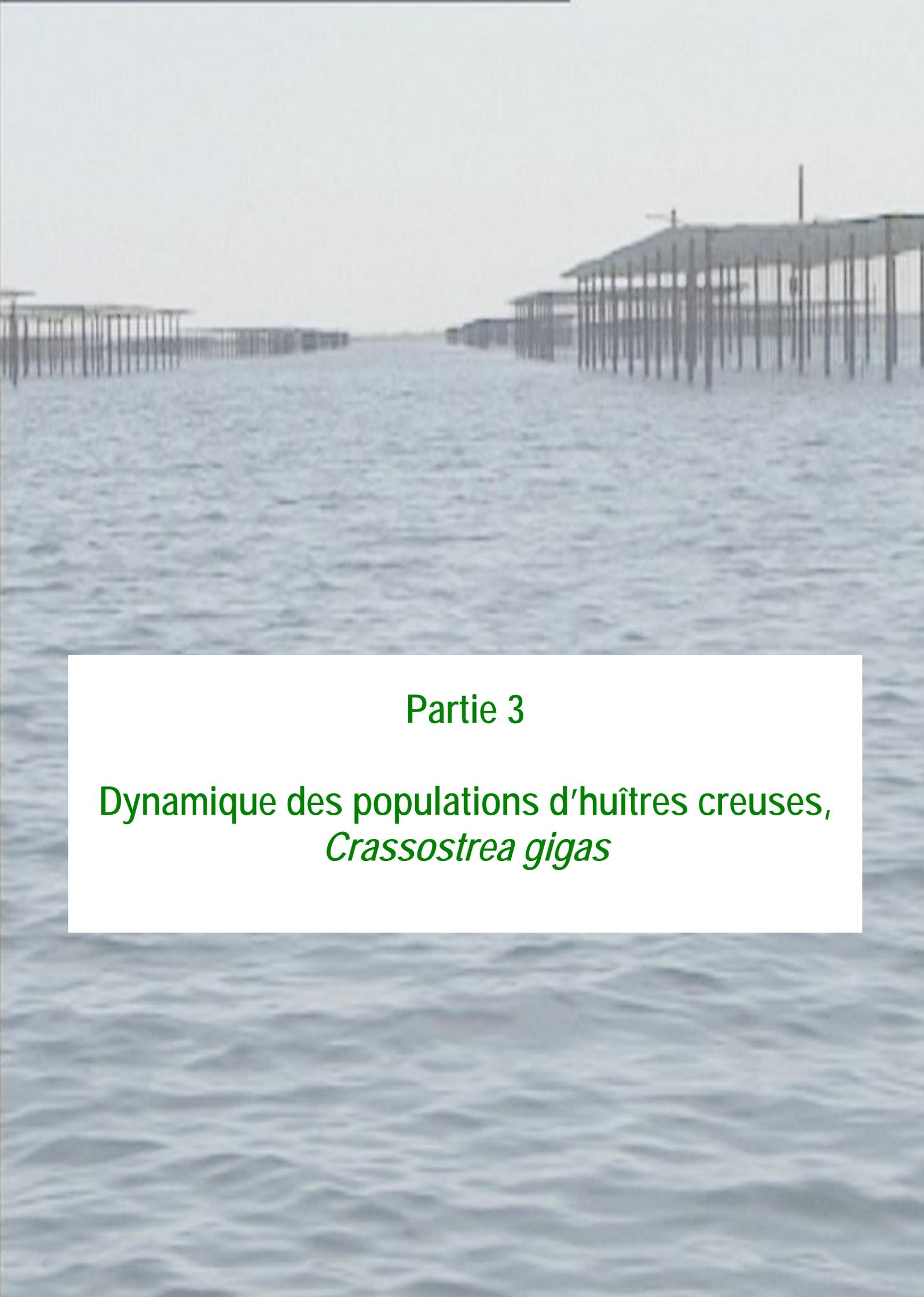
Pour les huîtres, la typologie oppose globalement deux stratégies avec néanmoins une absence de structure forte. Dans la première stratégie, les entreprises tentent de maximiser le nombre de rotations sur les tables d'élevage et donc la production (cycle d'élevage court/densité forte, groupes 1 et 4 pour les huîtres collées, groupe 1 pour les huîtres en pignes). Excepté pour le groupe 1 – huîtres collées, le calendrier de mise en élevage associé à cette première stratégie apparaît plutôt régulier. Dans la seconde stratégie, les entreprises ne présentent aucune volonté de maximisation des rendements (cycle d'élevage long/densité faible, groupes 2 et 3 pour les huîtres collées, groupe 2 pour les huîtres en pignes). Excepté pour le groupe 3 – huîtres collées, le calendrier de mise en élevage associé à cette stratégie apparaît concentré, limité au début de l'année. La masse individuelle à la récolte est variable pour ce qui concerne la première stratégie tandis qu'une masse faible est souvent associée à la seconde. Les circuits de commercialisation utilisés par les entreprises déterminent en grande partie les stratégies d'élevage.

Pour les moules, la présence de plusieurs de stratégies renforce l'idée d'une production complémentaire pour beaucoup d'entreprises pour lesquelles il n'y a pas d'obligation de résultats.

## **Conclusion**

Cette étude a permis de réaliser ponctuellement une synthèse du système d'élevage des bivalves dans le bassin de Thau. Ce système a évolué par rapport aux enquêtes précédentes avec notamment des changements dans la répartition des

espèces et techniques d'élevage utilisées. L'huître plate, déjà marginale en 1996, a aujourd'hui disparu de l'étang. L'élevage des huîtres collées, présentant une meilleure qualité, s'est développé encore un peu plus même si l'élevage d'huîtres en pignes persiste. L'élevage mytilicole en étang est croissant grâce à un captage naturel important sur les cordes d'huîtres. Ces résultats, confirmés par des résultats mesurés *in situ*, témoignent d'une fiabilité des données issues d'enquêtes. Ce type de démarche apparaît donc adapté et, de toute façon indispensable, à l'obtention de certaines informations non quantifiables par des études *in situ* (e.g. calendriers de mise en élevage et de récolte). Néanmoins, un taux d'échantillonnage plus élevé permettrait d'accroître cette fiabilité. Appliquée régulièrement, cette démarche, associée aux enquêtes cadres socio-économiques (dont le taux d'échantillonnage est de l'ordre de 30 %), permettrait de suivre plus finement l'évolution de la conchyliculture dans l'étang de Thau. Connaissant les taux d'occupation de chaque type de culture, le calendrier, les densités et les caractéristiques du naissain à la mise en élevage, il est possible d'estimer le nombre d'individus par type de culture entrant chaque jour dans l'étang. De même, connaissant le calendrier et les caractéristiques des animaux à la récolte, il est possible de paramétrer la récolte. Ces informations seront intégrées au modèle de dynamique de population pour estimer les flux entrants et sortants. Enfin, l'analyse des variables zootechniques pour chaque type de culture permet de distinguer deux stratégies pour les huîtres, l'une caractérisant une volonté de maximisation de la production et l'autre non. Pour les moules, la même analyse dégage plusieurs stratégies concomitantes qui font de cette production une activité souvent complémentaire.

The background image shows a vast expanse of blue water with gentle ripples. In the distance, a long, low structure made of numerous vertical wooden posts extends across the horizon. This structure is likely an oyster farming rack, used for growing oysters. The sky is a pale, overcast grey, suggesting a cloudy day.

## Partie 3

Dynamique des populations d'huîtres creuses,  
*Crassostrea gigas*

## Introduction générale à la partie

Cette partie se décompose en deux chapitres. Le premier a pour objectif l'élaboration d'un modèle de croissance des huîtres élevées dans le bassin de Thau. Dans un premier temps, la variabilité spatio-temporelle des conditions physico-chimiques (température et salinité) et trophiques (matière particulaire en suspension et chlorophylle *a*) régnant dans la lagune est analysée sur la base de données mesurées lors d'un suivi d'un an et demi réalisé dans six sites du bassin. En parallèle, la variabilité spatio-temporelle de la croissance des huîtres élevées selon les deux techniques utilisées par les ostréiculteurs du bassin (huîtres collées et pignes) est également étudiée dans quatre des six sites. Dans un second temps, les variables environnementales clés, expliquant la croissance des huîtres, sont identifiées grâce à la mise en place d'un modèle de croissance empirique. Un modèle unique est développé pour l'ensemble des deux techniques d'élevage.

Le second chapitre utilise les résultats des parties 2 (i.e. calendriers d'élevage, caractéristiques des individus à la mise en élevage et à la récolte) et 3 (chapitre 3 : modèle de croissance) afin d'actualiser et d'améliorer la paramétrisation du modèle de dynamique de population présenté dans la partie 1. Ce modèle est calibré sur des données de distribution en masse des deux stocks d'huîtres mesurées *in situ*, puis il est utilisé pour simuler l'évolution des stocks d'huîtres et prédire la production annuelle. Le comportement à long terme du modèle est analysé et les paramètres les plus sensibles sont identifiés. Enfin, le modèle est utilisé pour examiner l'effet d'accidents environnementaux déjà observés dans la lagune (i.e. diminution des performances de croissance des huîtres liée à une diminution de la ressource trophique,

efflorescence algale toxique entraînant une suspension de la commercialisation et crise anoxique impliquant un épisode de mortalité important) sur l'évolution à long terme des stocks et de la production annuelle d'huîtres.

## Chapitre 3

# Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau Lagoon (Méditerranée, France)

---

De l'article publié en 2003 dans la revue *Aquaculture sous la référence 215*, 267-290 (Gangnery A., Chabirand J.M., Lagarde F., Le Gall P., Oheix J., Bacher, C. Buestel D.).

### • Résumé

Un modèle de croissance est élaboré pour l'huître *Crassostrea gigas* cultivée dans le bassin de Thau. Le stock d'huîtres en élevage dans le bassin varie entre 10 000 et 15 000 t selon la période de l'année. Actuellement, deux méthodes d'élevage sont utilisées dans des proportions équivalentes. La taille des huîtres au moment de la mise en élevage est différente selon ces deux techniques. Le modèle est calibré 1) sur des données de croissance mesurées sur les deux techniques d'élevage et 2) sur des données hydrobiologiques (température, salinité, matière particulaire en suspension et chlorophylle *a*) qui ont été enregistrées dans plusieurs sites du bassin entre mars 2000 et octobre 2001. Le bassin de Thau est peu eutrophisé avec des concentrations moyennes de 1,2 µg.l<sup>-1</sup> pour la chlorophylle *a* et 2,2 mg.l<sup>-1</sup> pour la matière totale en suspension. Le contenu organique du seston est de l'ordre de 40 à 50 %. Les variations du seston ne montrent aucune tendance saisonnière alors que la température et la salinité sont minimum en hiver. La croissance des huîtres varie selon les sites en réponse aux variations spatiales du seston. La croissance est maximale en été et minimale en hiver en relation avec la

saisonnalité de la température. Pour chaque site, la croissance a été modélisée en fonction de la matière organique particulaire et de la température. La chlorophylle *a* n'a pas été intégrée en raison d'un ajustement moins bon. La croissance est représentée par l'équation  $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot Y^d$ , où *G* est le taux de croissance en longueur de coquille (mm.j<sup>-1</sup>) ou en masse (g.j<sup>-1</sup>), *POM* représente la matière organique particulaire (mg.l<sup>-1</sup>), *T* est la température (°C) and *Y* représente soit la longueur de coquille (mm) ou la masse (masse totale individuelle ou masse de chair sèche en g). Une allométrie (*Y*<sup>*d*</sup>) permet d'utiliser le même modèle pour chacune des deux techniques d'élevage. Le modèle reproduit correctement la croissance, qu'elle soit mesurée en longueur de coquille (*R*<sup>2</sup>=0,96) ou en masse totale individuelle (*R*<sup>2</sup>=0,93).

### • Abstract

We developed a growth model for the oyster *Crassostrea gigas* cultured in Thau Lagoon. The oyster standing stock in the lagoon ranged between 10,000 and 15,000 tons a year. Two culture methods are presently in use in Thau Lagoon which are used in about the same proportions. At seeding, initial size of oysters is different among methods. The model was calibrated on 1) growth data accounted for both culture methods and 2) hydrobiological data (temperature, salinity, suspended particulate matter and chlorophyll *a*), both recorded in several sites in the lagoon

between March 2000 and October 2001. The lagoon is slightly eutrophic: total chlorophyll *a* and total particulate matter averaged  $1.2 \mu\text{g.l}^{-1}$  and  $2.2 \text{ mg.l}^{-1}$ , respectively. Organic content accounted for ca. 40-50% of particulate matter. There was no seasonal trend in seston whereas temperature and salinity were minimal in winter. Oyster growth varied among sites in response to spatial variations in seston. Growth was maximal in summer and minimal in winter because of temperature seasonality. For each location, we modelled growth as a function of particulate organic matter and temperature. Chlorophyll *a* was left out of the model because of a weaker fit with growth. Growth was modelled as  $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot Y^d$ , where *G* is the growth rate in shell length ( $\text{mm.day}^{-1}$ ) or in mass ( $\text{g.day}^{-1}$ ), POM is particulate organic matter ( $\text{mg.l}^{-1}$ ), *T* is temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and *Y* is either shell length (mm) or mass (total

individual mass or dry flesh mass in g). Allometry ( $Y^d$ ) allowed us to use the same model for both culture methods. The model yielded a good fit with actual size, either as measured by shell length ( $R^2=0.96$ ) or total individual mass ( $R^2=0.93$ ).

## Introduction

Thau Lagoon (France) is an important shellfish culture area of Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) and Mediterranean mussels (*Mytilus galloprovincialis*) (Figure 3. 1). Total standing stock varies between 14,000 and 20,000 tons a year (Gangnery, 1999). Oysters account for about three quarters of the total cultured biomass. In Thau Lagoon, shellfish are fixed on ropes, which are suspended in the water column from culture tables (see Legend to Figure 3. 2). Rope length varies between 2 and 6 m depending on water depth.

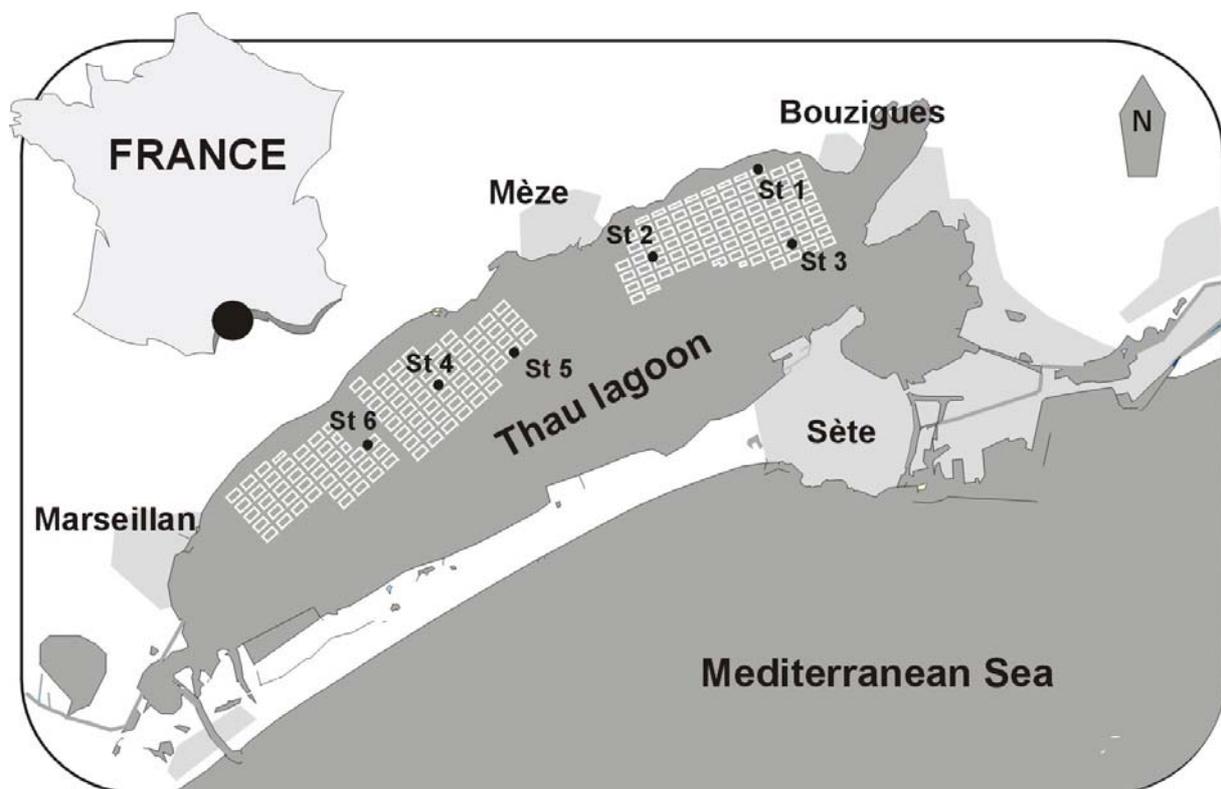


Figure 3. 1: Map of Thau Lagoon showing the sampling sites.

In order to assess annual shellfish production of the lagoon and predict changes in standing stock, Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1) recently developed a population dynamics model, based on a continuous equation of oyster density as a function of mortality rate, individual growth rate and inter-individual variability. In this first study, a sub-model simulated growth of oysters known as “collées” whereas a second method, known

as “pignes” (see Legend to Figure 3. 2), is also in use. Both methods are used in about the same proportions. Oyster growth in the lagoon and especially “collées” oysters has been documented in a number of studies in terms of spatial variability or density effects on growth (Medelgi, 1988; Pichot et al., 1991; Fleury et al., 2001a; Alunno-Bruscia et al., 2001). The effect of culture method on growth, however, was never studied.

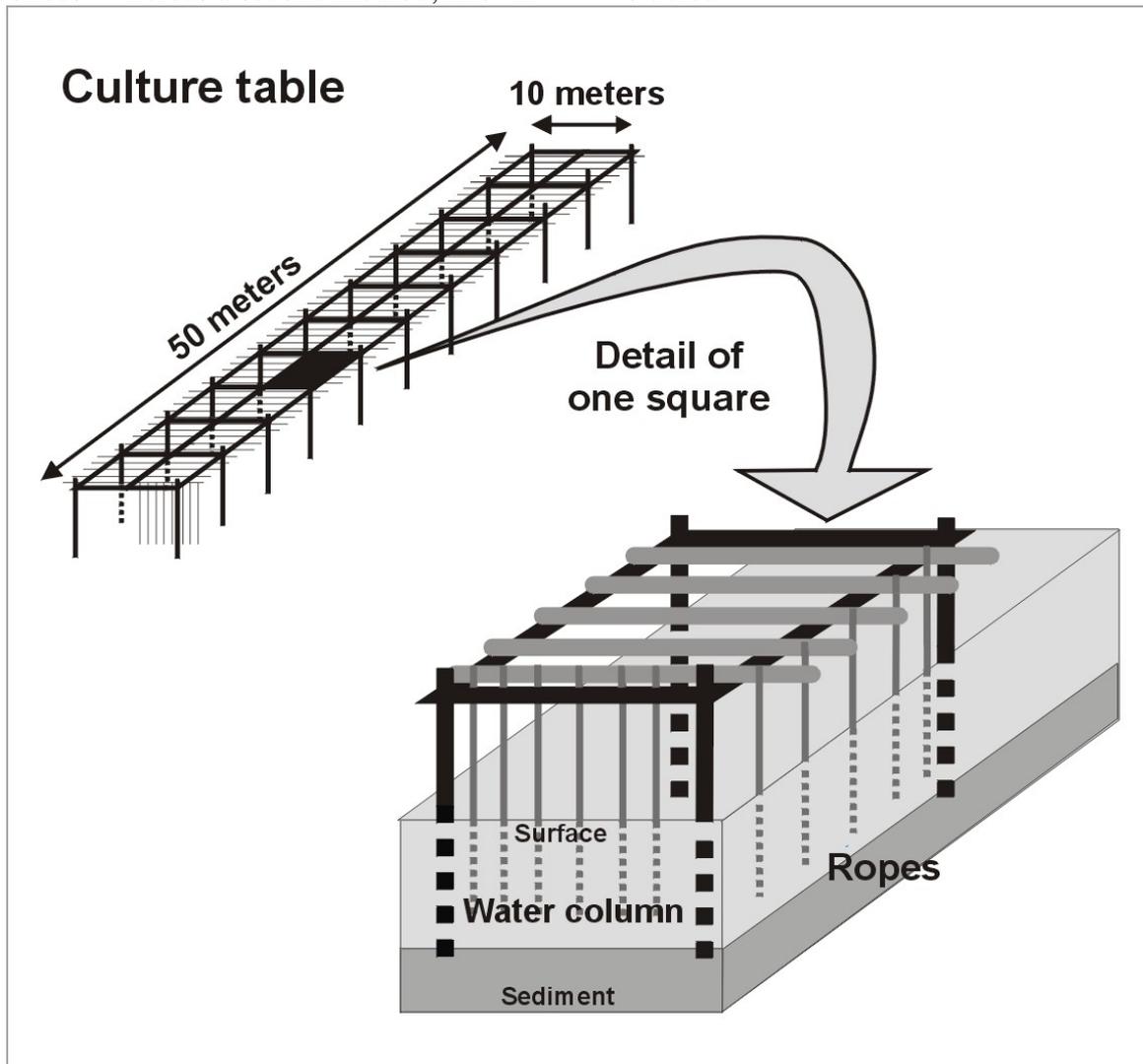


Figure 3. 2 : Sketch of typical oyster table used in Thau Lagoon. Tables are made of railway bars pushed in the sediment (in black on the figure). These bars support horizontal iron bars (in grey) from which the ropes are suspended in the water column. Each table typically supports a total of 1000 ropes. “Collées” oysters are glued on ropes in groups of three individuals using cement. “Pignes” oysters are obtained from individual oysters settling naturally on empty oyster shells used as collectors. These collectors are inserted in the strands of ropes (ca. 1 collector every 20 cm). Oyster farmers may use the word “pignes” to designate either the set made of a collector and its associated oysters or individual oysters obtained by this method. As growth proceeds, “pignes” end up making large, intricate oysters hummocks. “Collées” oysters reach market size in 12 months while “pignes” oysters need ca. 18 months.

Growth is also dependent on environmental parameters (e.g. food supply, temperature) whose effects have been documented in a large body of literature (see Bayne and Newell, 1983 for a review on mussels; Wilson, 1987 and Brown and Hartwick, 1988a for *C. gigas*). In Thau Lagoon, there are spatial variations in food availability (Tournier and Pichot, 1987; Jarry et al., 1990, 1991). These variations are reflected in oyster growth (Pichot et al., 1991; Fleury et al., 2001a) but the relationship was not fully established.

In the present study, we collected growth data so as to account for a maximum of growth variability including culture method and spatial variability. In addition, to investigate the effect of the seeding date on growth, two surveys were initiated at two different phases of the annual cycle. Environmental parameters were recorded to explain oyster growth and a growth model was calibrated. The objectives of this study were threefold :

- (1) to assess food availability for oysters in Thau Lagoon,
- (2) to assess the effect of site, culture method and seeding date on oyster growth,
- (3) to develop a more realistic growth sub-model for *C. gigas* cultured in Thau Lagoon than that used in Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1).

In a further step, which is not included in the present study, this sub-model will be used in the population model to account for the dynamics of the whole oyster stock as explained by Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1).

## Material and methods

### Study area

The study was carried out between March 2000 and October 2001. Thau Lagoon is 19 km long, 4.5 km wide (Latitude 43°20'N and Longitude 3°40'E, Figure 3. 1) and mean depth is 5 m. Shellfish are cultured in three areas of the lagoon (Bouzigues, Mèze and Marseillan), which cover about 20% of the total surface. The lagoon connects with the Mediterranean Sea through the narrow channel of Sète. Other connections are negligible.

### Environmental parameters

Environmental parameters were measured every second week in six sites located in the three shellfish farming areas (Figure 3. 1). Sampling sites 1, 2 and 3 were located in the Bouzigues area, where standing stock is the highest. Sampling sites 4 and 5 were located in the Mèze area and site 6 was in the Marseillan area. Sites 1, 4 and 6 were ca. 4-m deep, sites 2 and 5 were 5-m deep and site 3 was the deepest with 6 m.

Temperature and salinity were routinely recorded using a WTW-LF-197S conductivity meter one meter below the surface and 0.5 m above the bottom. Salinity data near the bottom are not available from October 2000 to January 2001 because of instrument failure.

In order to estimate trophic resources potentially available for oysters, suspended particulate matter (total, organic and inorganic fractions) and phytoplankton biomass, as estimated by total and size-fractionated chlorophyll *a* were sampled. Picoplanktonic cells are very abundant in Thau Lagoon (Vaquer et al., 1996) but are not consumed efficiently by oysters (Dupuy et al., 2000). Therefore, water samples were size-fractionated to remove picoplankton from the chlorophyll *a*

estimates. Triplicate samples (2 l for suspended matter and 60 ml for chlorophyll *a*) were taken using a Niskin bottle at one meter below the surface, based on the assumption that the water column was homogeneous (Gasc, 1997). Samples were kept in dark bottles and taken back to the laboratory as soon as sampling (occurring between 0900 and 1300 h) was finished.

Particulate matter samples were filtered through pre-combusted (500°C for 3 h) and pre-weighed Whatman GF/F filters, rinsed with isotonic ammonium formate to remove salts and stored at -20 °C until analysis. Filters were dried for 24 h at 60°C and weighed for total particulate matter (TPM, mg dry mass.l<sup>-1</sup>). Inorganic matter (PIM, mg ash dry mass.l<sup>-1</sup>) was given by mass of ash remaining after burning at 500°C for 5 h. Organic matter (POM, mg ash free dry mass.l<sup>-1</sup>) was given by losses at ignition. Organic content (OC) was estimated as the ratio of POM to TPM.

Total chlorophyll *a* samples (total chl *a*, µg.l<sup>-1</sup>) were directly filtered through Whatman GF/F filters whereas size-fractionated chlorophyll *a* samples were filtered through 2 µm Nuclepore membrane filters to collect the phytoplankton fraction larger than 2 µm (chl *a*>2, µg.l<sup>-1</sup>). Filtrates were re-filtered through Whatman GF/F filters to obtain the small size fraction (chl *a*<2, µg.l<sup>-1</sup>). Filters were frozen at -20°C until analysis. Chlorophyll *a* and pheopigments were extracted in 90% acetone for 12 h and analysed with a Turner Designs TD 700 fluorometer (Neveux, 1983). Size-fractionated chlorophyll *a* was estimated only in sites 2, 3, 4 and 6. PC<2 was defined as the ratio of chlorophyll *a* particles smaller than 2 µm.

## Growth measurement

### *Biological material*

Oysters were installed on ropes on two occasions (i.e. two seeding dates) for the two culture methods : in late March 2000 and late September 2000 for “collées” oysters (groups C1 and C2, respectively) and in late March 2000 and mid-October 2000 for “pignes” oysters (groups P1 and P2, respectively). In further developments, seeding dates 1 and 2 refer to groups C1-P1 and C2-P2, respectively. The oysters were installed in four sites (sites 2, 3, 4 and 6, Figure 3. 1). Growth was measured over one year. Therefore, we obtained 16 growth curves (2 culture methods x 2 seeding dates x 4 sites). All procedures and materials were similar to those used by oyster farmers. Because natural spat fall in Thau Lagoon is insufficient, oyster farmers import spat from hatcheries or other French areas where natural spat fall is abundant (mainly in Bay of Arcachon and Marennes-Oléron Basin). In our experiment, “collées” oysters were from hatcheries (GRAINOCEAN, for C1 and SATMAR, for C2). C1 oysters were pre-grown in Ireland for 12 months. They were 49.5 ± 2.5 (CI) mm long and weighed 7.9 ± 0.7 (CI) g at seeding. C2 oysters were pre-grown in Brittany for 13 months. They were 46.5 ± 3.1 (CI) mm and weighed 11.9 ± 1.4 (CI) g at seeding. P1 and P2 oysters were collected (and shortly pre-grown) in Marennes-Oléron Basin during the summers of 1999 and 2000, respectively. P1 oysters were a few millimetres long while P2 oysters were barely visible to the naked eye at the time of seeding. Rope length varied according to water depth. They were 4.5 and 5 m long at sites 2 and 3, respectively, and 3 m long at sites 4 and 6. Shellfish density on the ropes was adjusted to 34 individuals per meter of rope for “collées” oysters and 5 “pignes” hummocks per meter of rope for “pignes”

oysters. These values are commonly used by oyster farmers.

### ***Sampling design***

Growth was monitored monthly during spring and summer and every second month during fall and winter. On each occasion, one rope for each culture method was randomly sampled. All individuals of a “collées” rope were declumped, cleaned of fouling organisms and taken back to the laboratory. For “pignes” oysters, 5 “pignes” hummocks were randomly sampled from the rope and oysters were handled in the same way as for “collées”. A sub-sample of 30 individuals was randomly chosen for growth measurements.

### ***Biometry***

Shell length (L in mm) and total wet mass (MTOT in g) were measured on each individual (digital calliper MITUTOYO, accuracy : 0.01 mm and OHAUS balance, accuracy : 0.1 g). Flesh was separated from the shell and total wet flesh mass (after draining for 5 min, WFM in g) and total dry flesh mass (after a complete freeze-drying cycle, DFM in g) were recorded (METTLER balance, accuracy : 0.001 g). Dry shell mass (DSM in g) was measured after 4 drying days at ambient temperature. At the beginning of the study, “pignes” oysters were too small to allow for routine measurements. Such measurements were made from April 2000 (P1) and March 2001 (P2) onwards.

### **Statistical analyses**

#### ***Environmental parameters***

Temporal and spatial variations of environmental parameters were tested by analysis of variance (ANOVA, Sokal and Rohlf, 1981). In the statistical designs, three fixed factors were crossed (i.e. date, depth and site) for physical parameters (i.e.

T, S) and two factors (i.e. date and site) were crossed for trophic parameters (i.e. POM, PIM, chl  $a < 2$ , chl  $a > 2$  and total chl  $a$ ). For temperature and salinity, the interaction of date, depth and site was not tested because the readings were not replicated. All data were tested for normality and homoscedasticity (F-test). Heteroscedastic data were log-transformed ( $\log(x+1)$ , Sokal and Rohlf, 1981). All percentage data (i.e. PC<2 and OC) were arcsine-transformed (Sokal and Rohlf, 1981). Modalities of each factor were classified by multiple comparison analyses (Tukey test) to test for differences among groups.

### ***Growth***

Length-mass relationships were fitted according to the equation  $M = a_1 \cdot L^{b_1}$ , where M are mass variables (MTOT, DFM and DSM) and  $a_1$  and  $b_1$  are adjusted parameters. L-M relationships were calculated for each site, culture method and seeding date (16 equations for each mass variable). Effects of site, culture method and seeding date were assessed by comparing the allometric exponent  $b_1$  using ANCOVA (Sokal and Rohlf, 1981).

### ***Growth model***

A numerical model of growth was developed to predict growth as a function of environmental variables. Growth rate (G, mm.d<sup>-1</sup> or g.d<sup>-1</sup>) was modelled as a function of temperature, food source and individual size according to the following equation :

$$3.1) \quad G = a \cdot F^b \cdot T^c \cdot Y^d = dY/dt$$

where F is food concentration ( $\mu\text{g.l}^{-1}$  or  $\text{mg.l}^{-1}$ ), T temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and Y is individual length (mm) or mass (g).

Growth estimates at the beginning of the experiment were used as initial conditions in the model. The model was run for 1 year with a 1-day time step. The parameters of

Equation 3.1 were identified by minimisation using an optimisation algorithm based on the simplex method (Press et al., 1992).

## Results

### Environmental parameters

Salinity and temperature showed a clear seasonal pattern with maximal values observed during summer (40 psu in October 2000 and 27°C in August 2001; Figure 3. 3) and minimal values recorded during winter (34 psu and 8.5°C in February 2001). Temperature always reached maximal values before salinity, which suggested an annual basis for correlation between these two parameters. Spatial variations between the sites were

significant only for temperature ( $P < 0.01$ ). Site 1 exhibited slightly higher mean temperature ( $\Delta T = +0.2^\circ\text{C}$ ) than the other sites. This difference, however, may be due only to the fact that the shallow site 1 was always sampled at the end of our lap (at midday) when temperature was often higher. Salinity did not vary between sites ( $P > 0.1$ ). Depth effects were significant for both salinity and temperature ( $P < 0.001$ ). Thermal stratification of the water column was stronger in spring and summer. In such instances, the difference between surface and bottom could reach  $3^\circ\text{C}$ , as seen in July 2001, especially in sites 1, 2 and 3. Salinity was not stratified with depth, except on a single episode in January 2001, for sites 1, 2 and 3 only ( $\Delta S = 2$  psu).

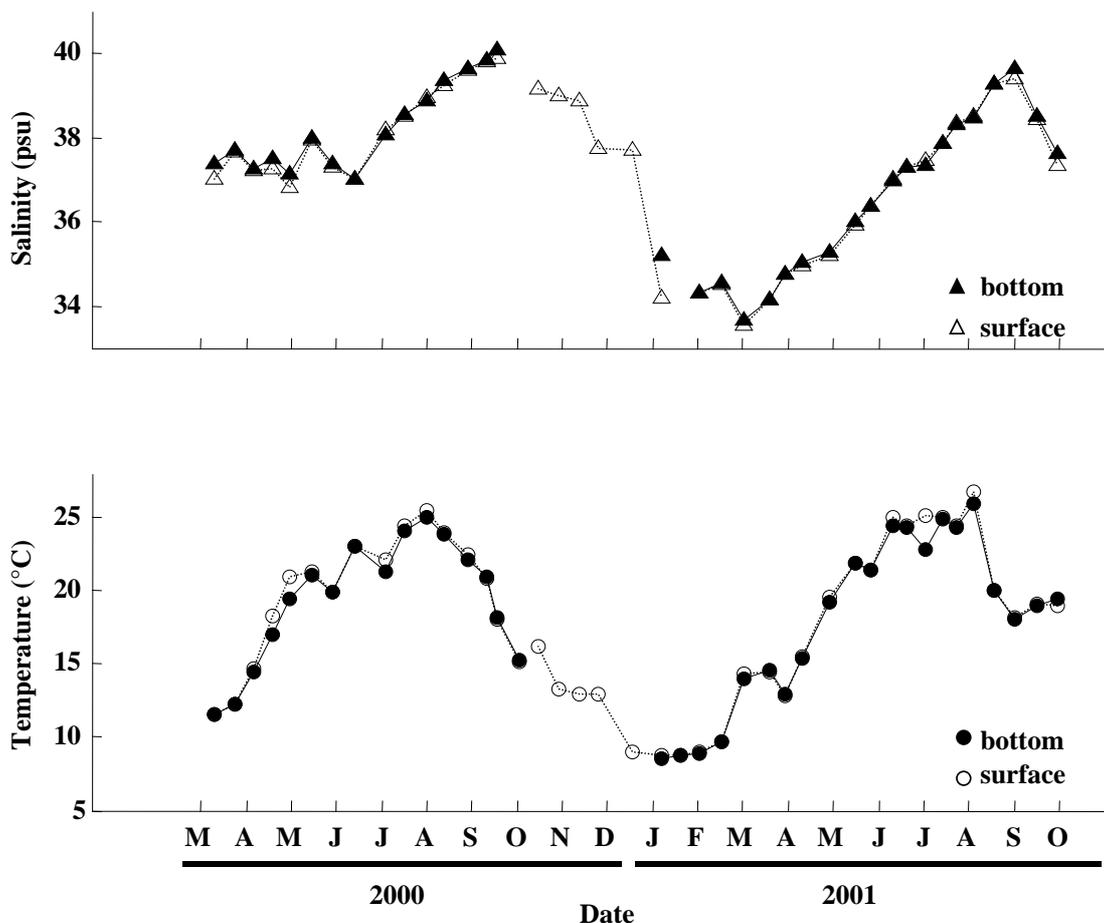


Figure 3. 3 : Mean salinity and temperature over the six sites between March 2000 and October 2001.

Concentration in TPM averaged 2 mg.l<sup>-1</sup> over the study period. TPM typically ranged between 0.5 – 5 mg.l<sup>-1</sup> (with a maximum of 10 mg.l<sup>-1</sup>, data not shown). TPM, PIM and POM reached higher values the first year of the study, which showed an inter-annual variability (P<0.001). However, no seasonal trend was recognisable. PIM and POM were correlated (r=0.68, P<0.001) and differed significantly among sites (P<0.01; Figure 3. 4). The significant interaction between temporal and spatial variations for PIM, POM and OC (P<0.001) indicated that

ranking of sites was not constant date by date. But generally speaking, according to Tukey's tests, sites 1 and 5 had the highest average PIM values ca. 1.3 mg.l<sup>-1</sup>, site 6 had the lowest average value (1.1 mg.l<sup>-1</sup>) and sites 2, 3 and 4 were intermediate. Four different groups with decreasing mean POM concentrations were identified: site 5 (1 mg.l<sup>-1</sup>), site 6 (0.91 mg.l<sup>-1</sup>), sites 1 and 4 (ca. 0.83 mg.l<sup>-1</sup>) and sites 2 and 3 (ca. 0.75 mg.l<sup>-1</sup>). Consequently, sites 5 and 6 had a high OC value (ca. 48%), as compared to the other sites (ca. 42%).

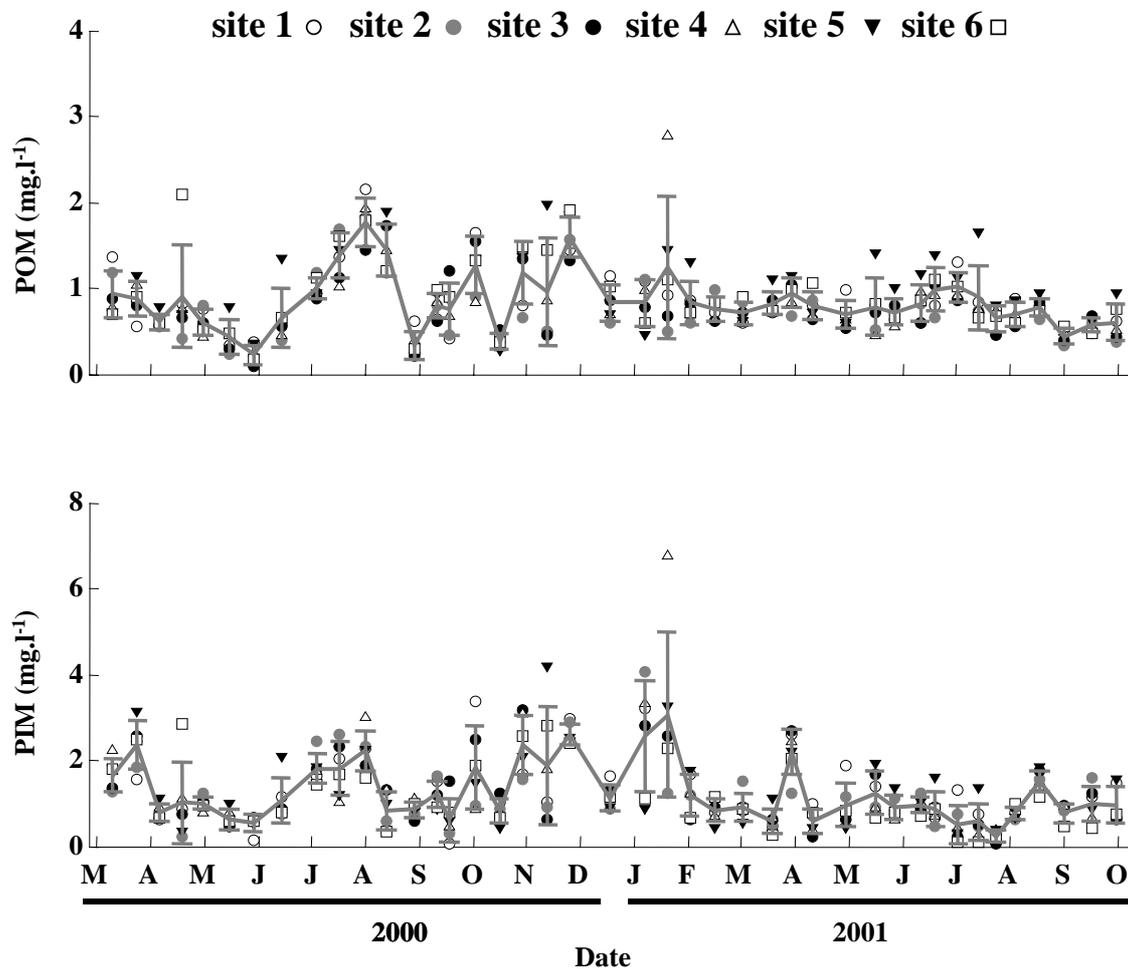


Figure 3. 4 : Variations in POM and PIM between March 2000 and October 2001. The solid grey line is mean concentration with standard deviation over the six sites.

All chl *a* fractions exhibited both significant temporal and spatial differences with a significant interaction effect (P<0.001; Figure 3. 5). Chl *a*>2 and total

chl *a* were strongly correlated (r=0.94, P<0.001) whereas chl *a*<2 was less correlated to both these variables (r=0.4 for correlation with total chl *a* and r=0.2 for

correlation with chl  $a_{>2}$ ,  $P < 0.01$  in both cases). Total chl  $a$  and chl  $a_{>2}$  concentrations were maximum in summer at all sites, especially in August 2001 with a peak around  $6.5 \mu\text{g.l}^{-1}$ . Total chl  $a$  and chl  $a_{>2}$  concentrations were lowest in November 2000 (ca.  $0.4 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). Mean total chl  $a$  averaged  $1.2 \mu\text{g.l}^{-1}$  over the study period and showed a greater spatial variability during periods with highest

concentrations. On average, chl  $a_{>2}$  accounted for 70% of total chl  $a$ . Chl  $a_{<2}$  concentration was quite variable from date to date. High values of  $\text{PC}_{<2}$  were generally associated with low total chl  $a$  concentrations. Unlike POM, chlorophyll  $a$  and especially chl  $a_{<2}$  reached higher values the second year of the study. POM and total chl  $a$  were slightly correlated ( $r=0.27$ ,  $P < 0.01$ ).

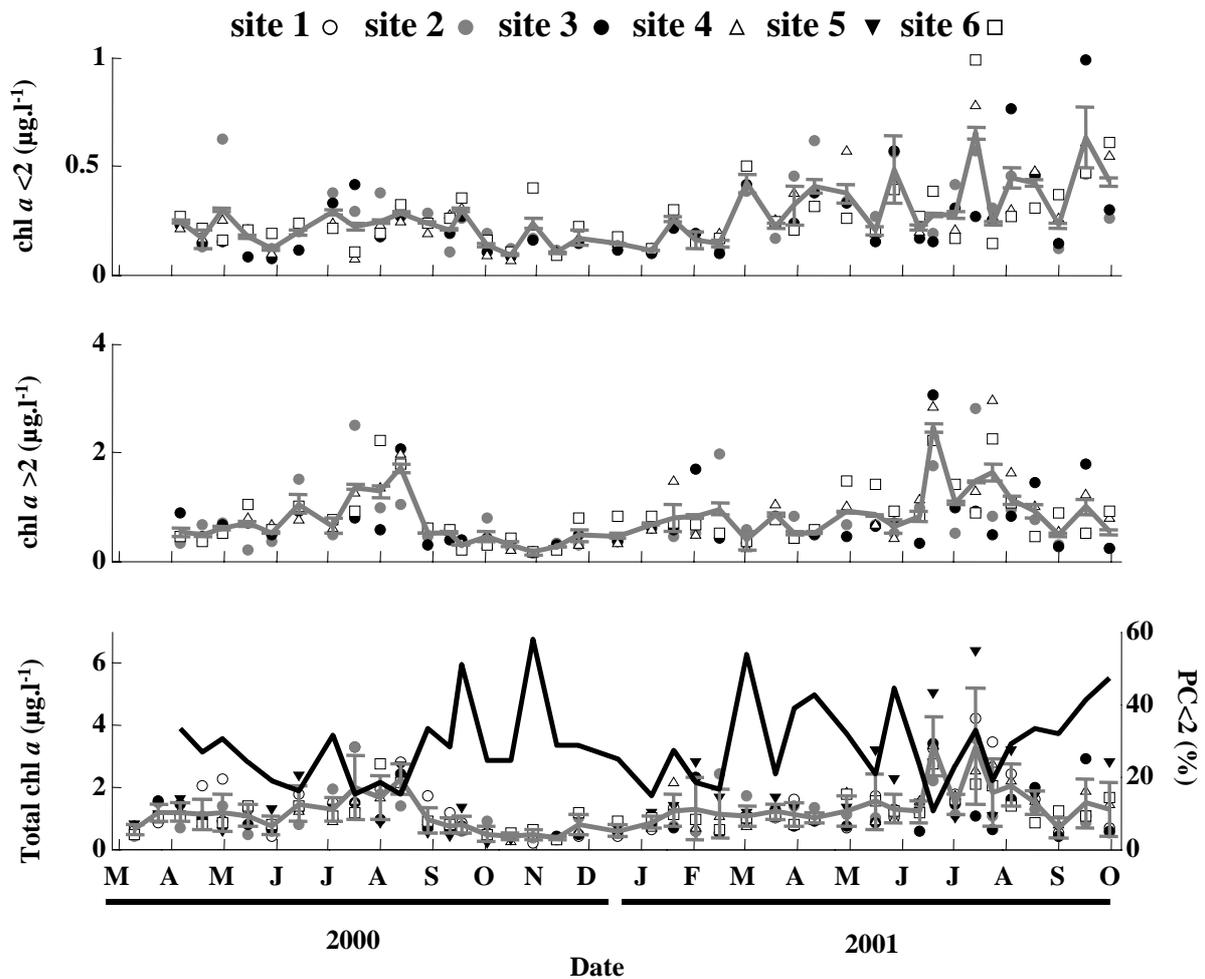


Figure 3. 5 : Variations in total and size-fractionated chlorophyll  $a$  between March 2000 and October 2001. The solid grey line is mean concentration with standard deviation over sites. The solid black line is the percentage of chlorophyll  $a$  lower than  $2 \mu\text{m}$  in total chlorophyll  $a$ .

Mean total chl  $a$  was highest in site 5 ( $1.5 \mu\text{g.l}^{-1}$ ), lowest in site 3 ( $1 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) and decreased regularly from site 1, 4, 6 to 2. Site 2 showed the highest mean chl  $a_{<2}$  concentration ( $0.28 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) and the highest mean  $\text{PC}_{<2}$  value. Sites 4 and 6 had

significant higher mean chl  $a_{>2}$  (ca.  $0.85 \mu\text{g.l}^{-1}$ ) than sites 2 and 3 (ca.  $0.74 \mu\text{g.l}^{-1}$ ).

Combining results obtained for suspended matter and chlorophyll  $a$  allowed us to rank the sites and to define a spatial trophic

gradient. Site 5 appeared as the richest site. Site 6 and then sites 1 and 4 were intermediate. Site 6 also showed the highest OC value. Finally, sites 3 and 2 were the poorest sites with a special situation in site 2, which presented the highest content of chl *a*<2.

## Oyster growth

### Growth rates

#### Seeding date 1

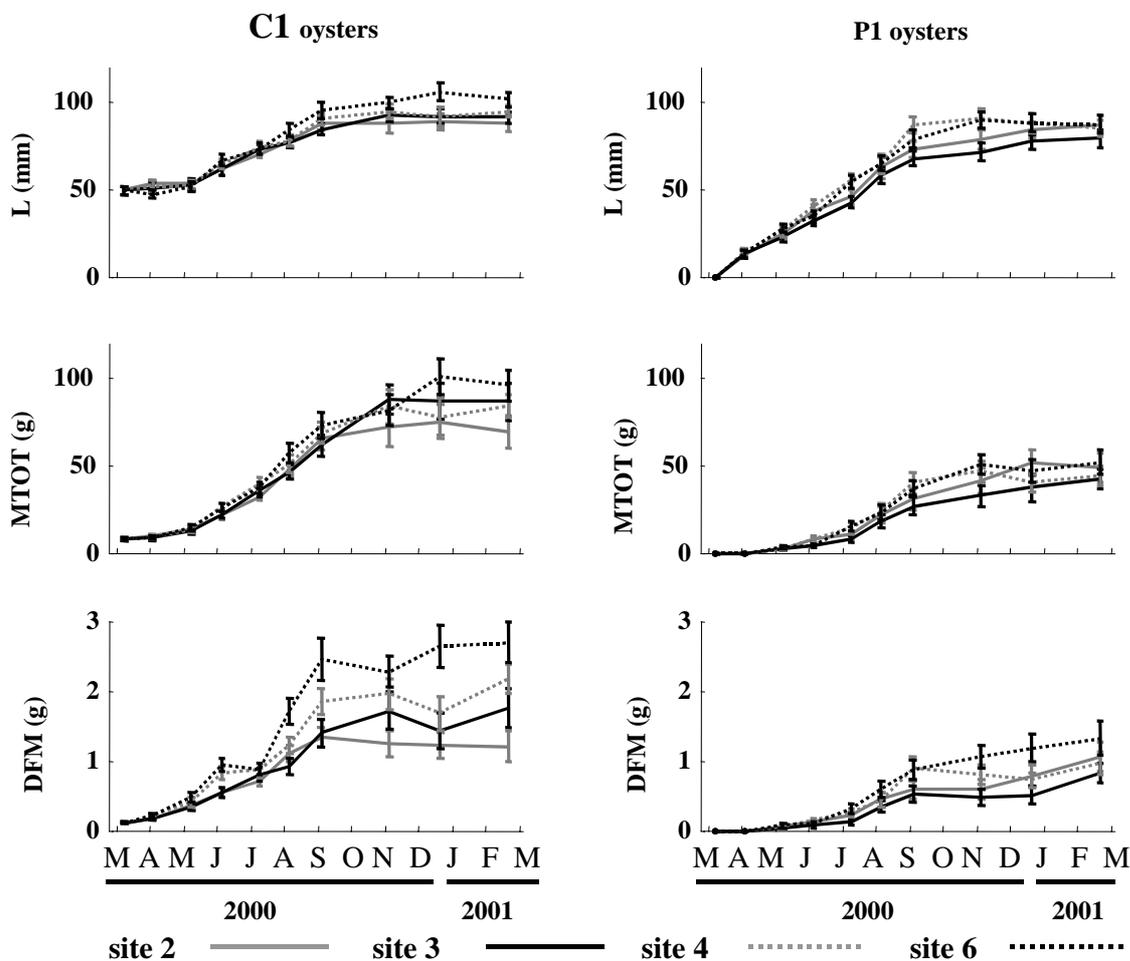


Figure 3. 6 : Variations (means and 95% confidence limits) in L, MTOT and DFM of oyster groups C1 and P1 for each site and culture method.

Growth (length or mass) of C1 oysters was seasonal (Figure 3. 6). The annual growth cycle could be divided into three parts: (1) a lag phase (from late March to late May 2000) (2) an exponential phase during summer (from June to late September 2000) and (3) a stationary phase during fall and winter (from October 2000 to mid-March 2001). After one year, mean final shell length ranged between 88.1 mm (site 2) and 101.8 mm (site 6). Mean MTOT ranged between 69.3 g (site 2) and 96 g

(site 6). Individual mass at harvest ranged between 60 and more than 100 g. DSM followed the same pattern as MTOT (data not shown). Spatial variability was stronger for dry tissue mass growth than for other growth variables. Mean final DFM ranged between 1.2 g (site 2) and 2.69 g (site 6). DFM seemed to vary according to short-term patterns. As judged from the rather high within-site variation coefficients calculated for DFM (ca. 35%), these variations were non significant in

many cases. In other cases, growth of shell and flesh were both negative, which suggests that variability in mass was attributable to inter-individual variability among oysters sampled on successive dates rather than to temporal variability.

Growth of P1 oysters was seasonal for both flesh mass and shell length (Figure 3. 6). There was, however, a lag phase in flesh growth but not in shell growth. Shell length increase was exponential during spring and summer (from late March to late September 2000), but negligible during fall and winter (from November 2000 to mid-March 2001). For mass

variables, the annual cycle was identical but a lag phase preceded the exponential one. At the end of the experiment, mean final shell length ranged between 79.3 mm (site 3) and 87.2 mm (sites 2 and 6). By March 2001, oysters had not yet reached a marketable MTOT with a maximum at 51.8 g (site 6). DSM showed similar temporal patterns. Like C1 oysters, the effect of site on P1 oyster growth was more pronounced for dry tissue mass than for other variables. Mean final DFM varied between 0.82 and 1.32 g (sites 3 and 6, respectively).

Seeding date 2

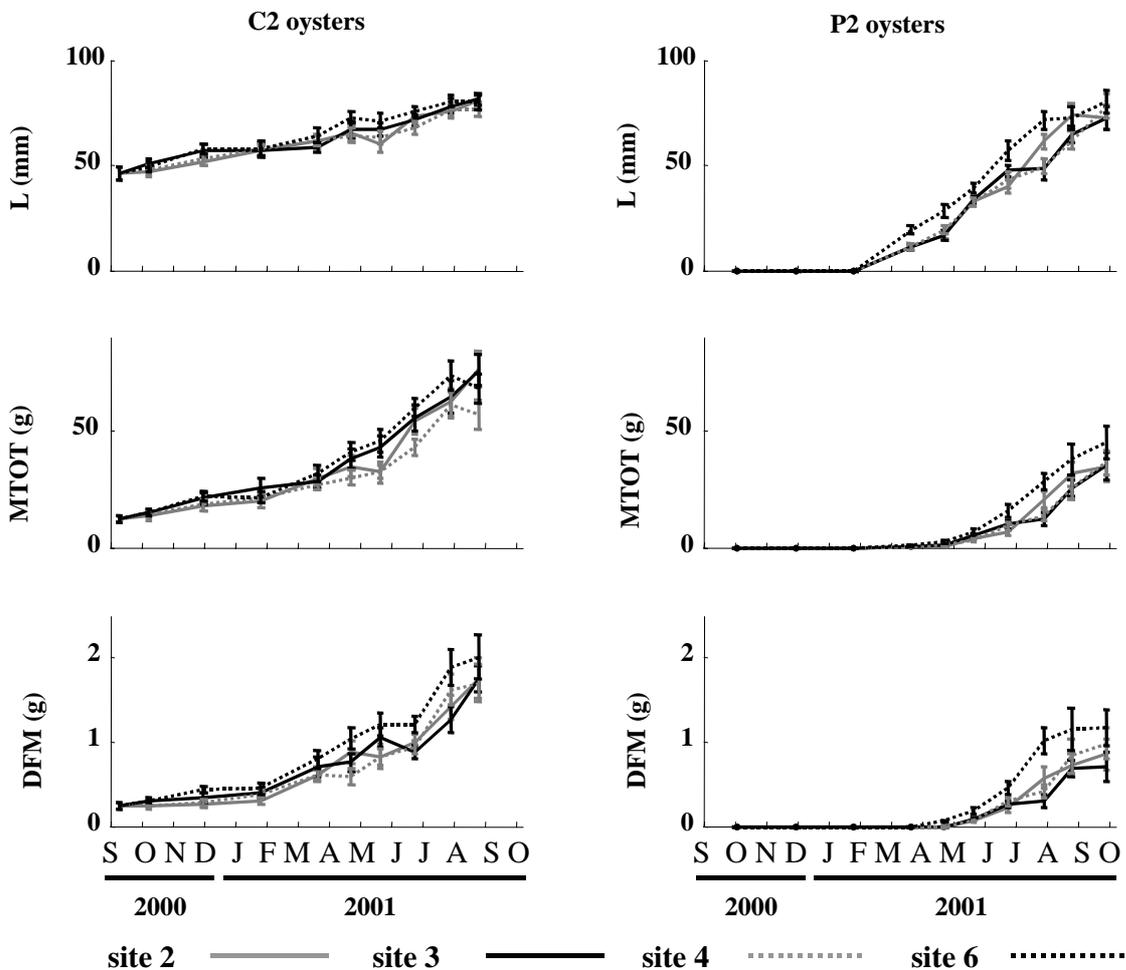


Figure 3. 7 : Variations (means and 95% confidence limits) in L, MTOT and DFM of oyster groups C2 and P2 for each site and culture method.

Irrespective of the culture method, differences were apparent in the shape of growth curves when compared to seeding date 1 (Figure 3. 7). For C2 oysters, growth in shell length was regular during the study period whereas two periods could be identified in mass growth: (1) a first long stationary phase during fall and winter (from late September 2000 to April 2001) and (2) an exponential phase during spring and summer (from April to mid-September 2001). Mean final shell length was ca. 80 mm in all sites. Plateau values of MTOT were lower than those obtained for C1 oysters but close to a marketable mass (ca. 70 g). Weak spatial variations of DFM were observed compared to C1 oysters and mean final DFM ranged between 1.7 g (sites 2, 3 and 4) and 2.01 g (site 6). A significant decrease in DFM ( $\Delta\text{DFM} = -0.17$  g) was observed in site 3 between June 12 and July 16. This might be due to a gamete emission since no associated decrease was observed in other variables nor at other sites.

For P2 oysters, growth curves could also be divided in two parts: (1) a long stationary phase from fall to mid-winter for shell length and from fall to mid-spring for mass and (2) an exponential phase from mid-winter (shell length) or mid-spring (mass) to mid-fall. After one year, mean shell length ranged between 72.3 mm (site 2) and 80.4 mm (site 6). Mean final MTOT was much lower than marketable mass (maximum ca. 45.2 g in site 6). Mean final DFM ranged between 0.7 g (site 3) and 1.17 g (site 6).

Generally, seeding date induced a shift in growth curves: groups C1 and P1 were characterised by an exponential phase when temperature was high, followed by a stationary phase during cool conditions whereas groups C2 and P2 began with a long stationary phase (fresh season) followed by an exponential one (warm season). Undoubtedly, site 6 exhibited the best growth performances. Ranking the

three other sites was more difficult due to interactions between culture method and seeding date.

### ***Length-mass relationships***

Allometric exponent  $b_1$  calculated for all sites, culture methods and seeding dates is shown in Figure 3. 8 and statistical results are summarised in Table 3. 1. In all cases, regression models were significant and  $R^2$  ranged between 0.7 and 0.9 ( $P < 0.001$ ).

#### Effect of site

For MTOT and DSM, we found a significant site effect on  $b_1$  value except for P2 oysters (ANCOVA,  $P > 0.1$ ). Site effects were essentially due to sites 6 (C1 oysters) and 4 (P1 and C2 oysters) for which  $b_1$  was smaller (ANCOVA,  $P < 0.05$ ). On the opposite, there was no significant site effect on  $b_1$  for DFM (ANCOVA,  $P > 0.1$ ). Consequently, we used a single equation (i.e. a common  $b_1$  parameter value for the four sites) for each oyster group C1, P1, C2 and P2 in further tests.

#### Effect of seeding date

For MTOT and DSM,  $b_1$  was not significantly affected (ANCOVA,  $P > 0.05$ ) by seeding date except for “collées” oysters in sites 2, 3 and 4 (ANCOVA,  $P < 0.01$ ). In these latter cases,  $b_1$  was higher for C1 than for C2. For DFM, there was a significant effect of seeding date (ANCOVA,  $P < 0.01$ ) and  $b_1$  value was systematically smaller for oyster groups 1 (2.97 and 2.52 for C1 and P1, respectively) than for oyster groups 2 (3.18 and 2.72 for C2 and P2, respectively).

#### Effect of culture method

For MTOT, culture method generally had a significant effect (ANCOVA,  $P < 0.05$ ) on  $b_1$ , except for oyster groups C2 and P2 in sites 4 and 6 (ANCOVA,  $P > 0.05$ ).  $b_1$  was higher for “collées” than for “pignes” oysters. For DSM, culture method had not significant effect (ANCOVA,  $P > 0.05$ ) except for oyster groups C1 and P1 in sites

2, 3 and 4 (ANCOVA,  $P < 0.001$ ). For DFM, the effect of culture method was clearly significant (ANCOVA,  $P < 0.001$ )

and  $b_1$  values were systematically higher for “collées” than for “pignes” oysters.

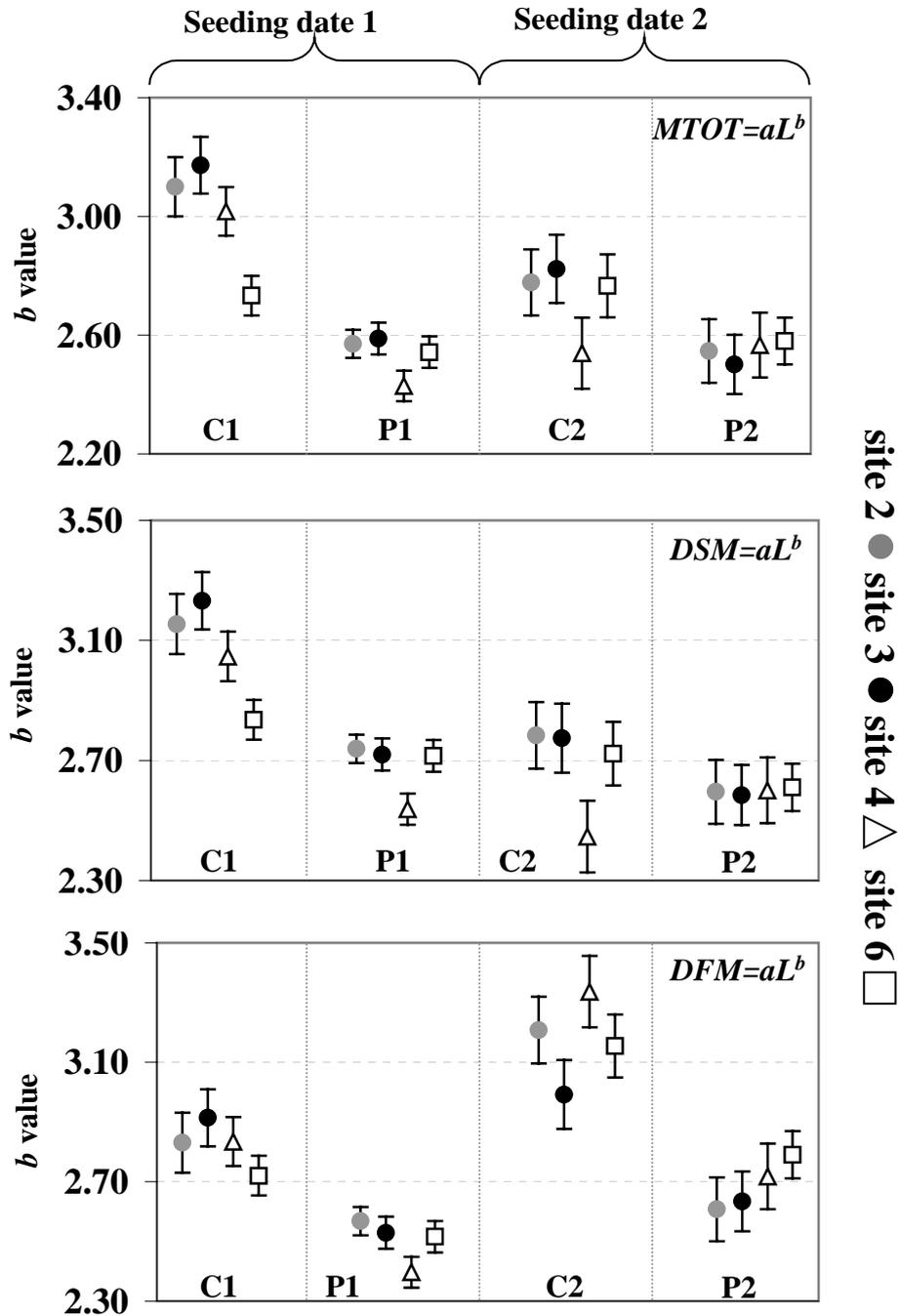


Figure 3. 8 : Values and standard errors of the exponent  $b_1$  of allometric relationships between length and mass variables for each combination of site, culture method and survey.

Table 3. 1 : Effects of site, seeding date and culture method on the allometric exponent  $b_1$ . L: shell length, MTOT: total individual mass, DSM: dry shell mass and DFM: dry flesh mass.

Type effect on $b_1$ value	L-MTOT	L-DSM	L-DFM
<u>Site</u>			
C1	***	***	NS
P1	*	***	NS
C2	*	**	NS
P2	NS	NS	NS
<u>Seeding date</u>			
“collées” – St 2	**	***	**
“collées” – St 3	**	***	**
“collées” – St 4	***	***	**
“collées” – St 6	NS	NS	**
“pignes” – St 2	NS	NS	***
“pignes” – St 3	NS	NS	***
“pignes” – St 4	NS	NS	***
“pignes” – St 6	NS	NS	***
<u>Culture method</u>			
Seeding date 1 – St 2	***	***	***
Seeding date 1 – St 3	***	***	***
Seeding date 1 – St 4	***	***	***
Seeding date 1 – St 6	**	NS	***
Seeding date 2 – St 2	*	NS	***
Seeding date 2 – St 3	**	NS	***
Seeding date 2 – St 4	NS	NS	***
Seeding date 2 – St 6	NS	NS	***

\*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , NS  $P > 0.05$

### Growth model

Growth and environmental data were used to calibrate a growth model according to Equation 3.1. We used POM as a measure of food availability, since POM gave a better fit than other available food sources (total chl  $a$ , chl  $a > 2$  and chl  $a < 2$ , simulations not shown) and Equation 3.1 became  $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot Y^d$ . Optimised coefficients and significance tests of the model were summarised in Table 3. 2. We found  $a = 3.77 \times 10^{-5}$  and  $a = 5.95 \times 10^{-6}$ ,  $b = 0.4$  and  $b = 0.38$ ,  $c = 2.50$  and  $c = 2.36$ , and  $d = 0.41$  and  $d = 0.33$  using MTOT and DFM, respectively, as measures of oyster size. When using L as the measure of

oyster size, we found  $a = 9.42 \times 10^{-4}$ ,  $b = 0.86$ ,  $c = 3.36$  and  $d = -1.12$ .

Observed and simulated growth are shown in Figure 3. 9, 3. 10 and 3. 11 for L, MTOT and DFM, respectively. Simple linear regression comparing observed and simulated data confirmed that this form of model (Equation 3.1) is adequate with a significant correlation whatever the variable ( $P < 0.001$ ). Regression slopes between observed and predicted data were significantly different from 1 for MTOT and DFM ( $P < 0.001$ ) but not for L ( $P > 0.05$ ).

For MTOT, discrepancies were essentially observed for the highest values that the model could either overestimate (P1 and

C2 oysters) or underestimate (C1 oysters). Discrepancies in simulated DFM also showed underestimation problems, espe-

cially for C1 oysters. Overestimation was clear for P1 oysters, especially in site 3.

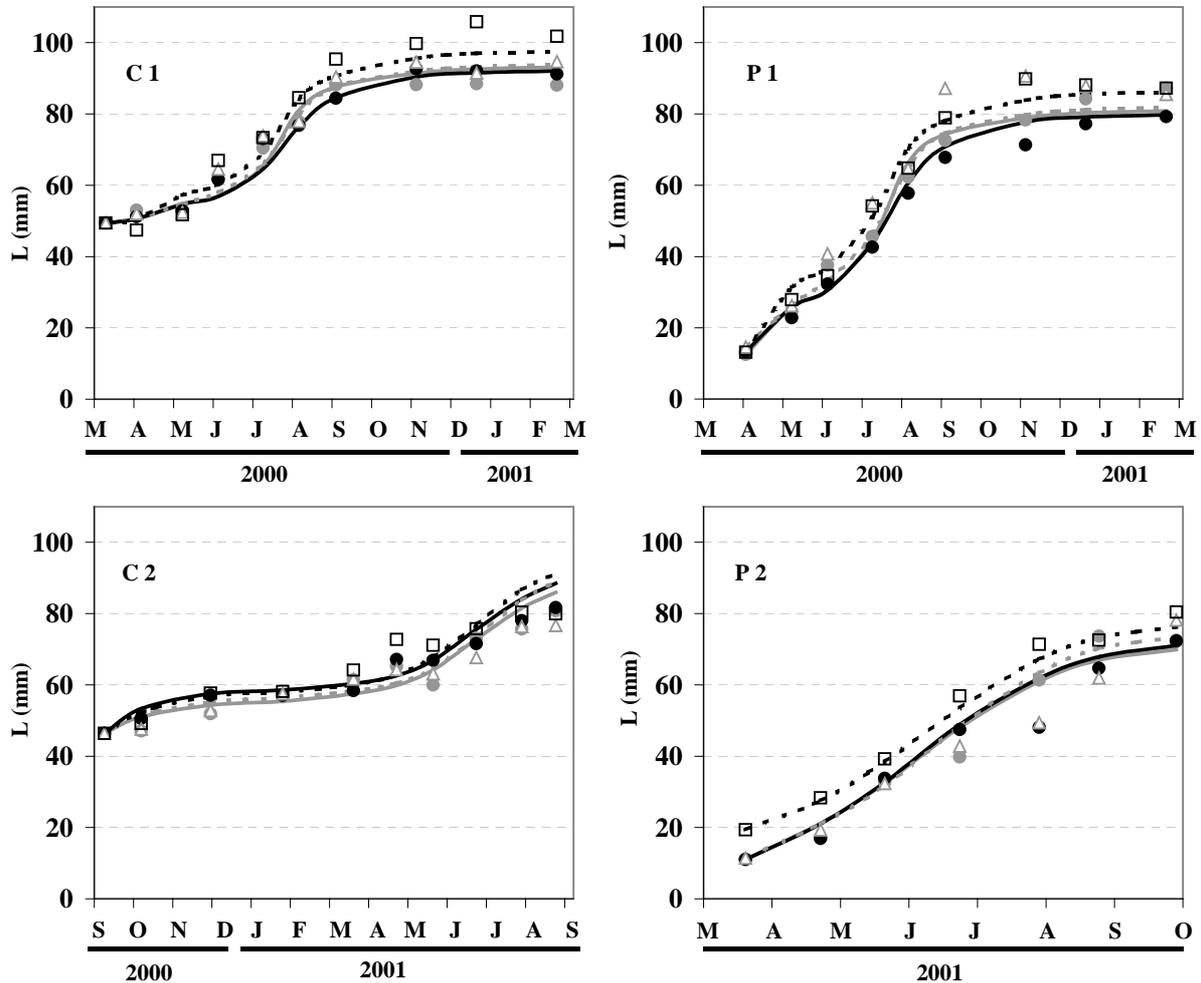


Figure 3. 9 : Mean individual growth in L simulated by the individual growth model (lines), compared to observed values (symbols) for each site, culture method and seeding date combination. —●— site 2, —●— site 3, —△— site 4, —□— site 6.

Table 3. 2 : Optimised coefficients and significance tests of growth models  $G = a \cdot F^b \cdot T^c \cdot Y^d$ .

	L	MTOT	DFM
<u>Coefficients</u>			
<i>a</i>	$9.42 \cdot 10^{-4}$	$3.77 \cdot 10^{-5}$	$5.95 \cdot 10^{-6}$
<i>b</i>	0.86	0.40	0.38
<i>c</i>	3.36	2.50	2.36
<i>d</i>	-1.12	0.41	0.33
<u>Statistical results</u>			
n	144	140	133
R <sup>2</sup>	0.96	0.93	0.77
P	<0.001	<0.001	<0.001

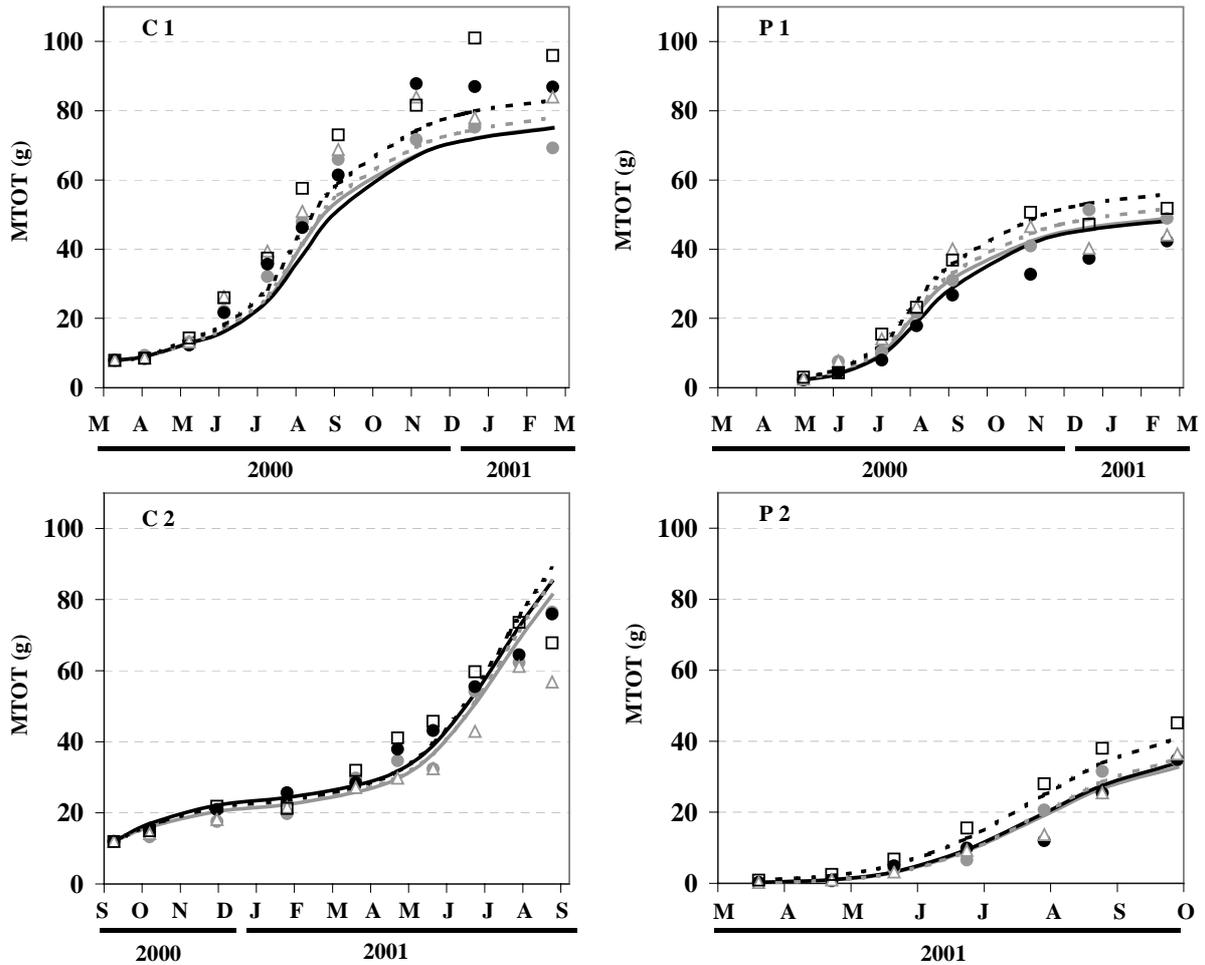


Figure 3. 10 : Mean individual growth in MTOT simulated by the individual growth model (lines) compared to observed values (symbols) for each site, culture method and seeding date combination. —●— site 2, —■— site 3, —△— site 4, —□— site 6.

## Discussion

### Environmental parameters

In the present study, temperature and salinity were close to values usually reported in literature for Thau Lagoon (Pichot et al., 1991; Gasc, 1997; Alunno-Bruscia et al., 2001). Temperature stratification sometimes occurs and is related to season (surface waters are colder during winter and warmer during summer than bottom waters). Stratification features in salinity are due to rainfall and input from the watershed (Gasc, 1997).

Few suspended particulate matter data are available for Thau Lagoon. Pichot et al. (1991) reported that mean TPM was  $3.2 \text{ mg.l}^{-1}$  in 1989 and  $9.4 \text{ mg.l}^{-1}$  in 1990-91, while POM averaged  $1 \text{ mg.l}^{-1}$  in 1990-91 with an organic content ca. 37%. These values are close to our results except for TPM measured in 1990-91. POM values recorded by Alunno-Bruscia et al. (2001) in site 4 averaged  $1.5 \text{ mg.l}^{-1}$  in 1999-2000, with OC averaging 65%. This is higher than our findings for the same location ( $0.83 \text{ mg.l}^{-1}$  for POM and 42% for OC). Inter-annual variability could be the main cause, as suggested by the high growth rates of bivalves recorded in 1999. Another difference is that Alunno-Bruscia et al. (2001) found a seasonal pattern (maximal

values in summer 1999), which was not

observed during our experiments.

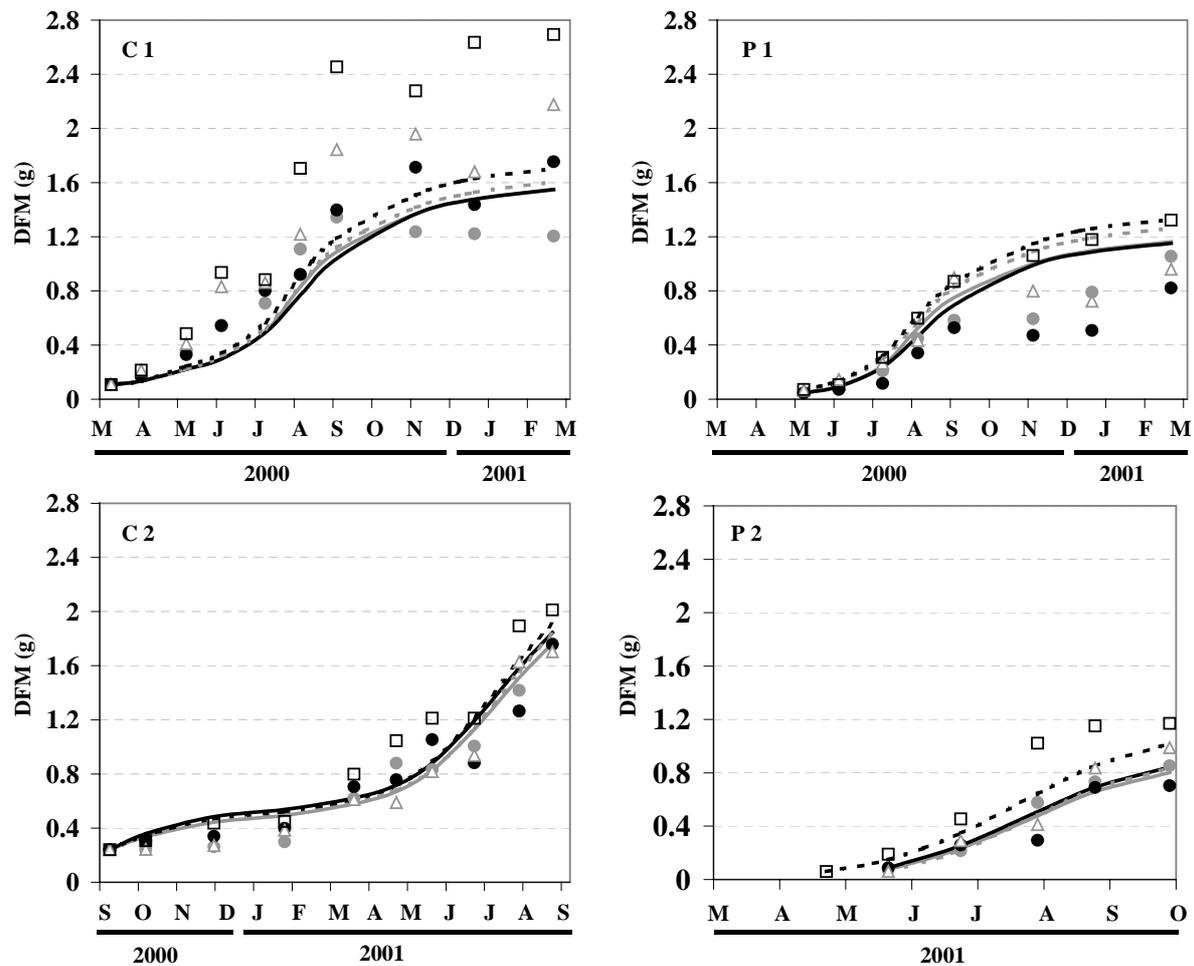


Figure 3. 11 : Mean individual growth in DFM simulated by the individual growth model (lines) compared to observed values (symbols) for each site, culture method and seeding date combination. —●— site 2, —■— site 3, - -△- - site 4, - · - □ - · site 6.

Assuming a POM/POC ratio of 2.5, particulate organic carbon (POC) levels reported by Gasc (1997) are similar to POM levels found in our study. Mean POC recorded in 2000-2001 varied from 31.2 and 41.6  $\mu\text{M}$ , depending on sites, which was similar to POC measured in 1993-1994 (ca. 25  $\mu\text{M}$ , Gasc, 1997).

In Thau Lagoon, chlorophyll *a* concentration is generally low, typically less than 3  $\mu\text{g.l}^{-1}$  (Tournier and Pichot, 1987; Jarry et al., 1990, 1991; Vaquer et al., 1996; Gasc, 1997; Chrétiennot-Dinet and Courties, 1997; Alunno-Bruscia et al., 2001; Souchu et al., 2001). Peak

concentrations may reach 35  $\mu\text{g.l}^{-1}$  during blooms, as recorded in November 1993 inside the shellfish area of Bouzigues (Gasc, 1997). Early studies concluded to the existence of a decreasing chlorophyll *a* gradient along the NE - SW axis of the lagoon (Tournier and Pichot, 1987; Jarry et al., 1990, 1991). This gradient could be mainly due to marine water exchanges through the channel of Sète. The input of marine water presumably created a front, leading to phytoplanktonic production. This gradient was not reflected in our experiment. For instance, site 5, which was located near the middle part of the lagoon, exhibited higher mean concentration than site 3, which was located near Sète. On the

other hand, Souchu et al. (2001) reported a decreasing chlorophyll *a* gradient within shellfish zones. We found no evidence for this in our study (Figure 3. 5). Vaquer et al. (1996) and Chrétiennot-Dinet and Courties (1997) reported that picophytoplanktonic cells (size <2  $\mu\text{m}$ ) were very abundant and comprised procaryotic picoplankton (cyanobacteria) and mainly eucaryotic picoplankton with the endemic species *Ostreococcus tauri*. Vaquer et al. (1996) found a seasonal trend in the annual dynamics of eucaryotic picoplankton, but not for procaryotic picoplankton. In our study, we observed no seasonal pattern for chlorophyll *a* particles smaller than 2  $\mu\text{m}$  (Figure 3. 5). Picophytoplankton was abundant in terms of cell density, but accounted for a minor part of phytoplankton biomass when measured in terms of chlorophyll *a*. In our study, picophytoplanktonic chlorophyll *a* (mean concentration 0.25  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ) amounted to 30% of total chlorophyll *a*. These results are in agreement with those reported by Vaquer et al. (1996) (0.35  $\mu\text{g.l}^{-1}$  and 29.8%, respectively).

Among ecosystems supporting an intensive shellfish production, Thau Lagoon presents a particular situation, mainly characterised by low concentration in chlorophyll *a* and suspended particulate matter (Table 3. 3). Seto Inland Sea (Japan) is probably the site presenting the closest characteristics with Thau Lagoon in terms of available food (Kobayashi et al., 1997). Seston in Thau Lagoon shows a high organic content, which is among the highest reported in literature (Table 3. 3).

## Oyster growth

### *Temporal and spatial variations*

In our study, seasonality of oyster growth could not be attributed to variations in food supply, which showed no seasonal trend. However, annual variations in temperature coincided with variations in growth.

Including a temperature term in the growth model allowed us to reproduce the exponential and stationary phases of growth trajectories (Figure 3. 6, 3. 7). Oysters seeded in spring were larger than those seeded in fall, despite both groups being grown for an equal amount of time. The same was found for *M. galloprovincialis* cultivated in the Ria de Arousa in Spain (Pérez Camacho et al., 1991). As far as grow out only is considered, clearly seeding in spring is advantageous. On the other hand, the condition index, which could be computed for instance as the ratio DFM:MTOT was higher for oysters seeded in fall, as shown by length-mass relationships (Table 3. 1). In Thau Lagoon, oyster farmers seeded a large part of the oysters in spring. Based on the present results, it appears that spring is the most appropriate seeding time for obtaining appropriate-sized individuals (a large part of landings are made in December, on a rather short lapse of time).

Spatial variations in growth could be explained partly by spatial variations in food supply. Site 6 exhibited the best growth performances and had the highest mean POM as well as organic content. Relationships between trophic variables and growth in other sites were unclear. However, POM was the trophic variable giving the best adjustment to our data in the growth model. Furthermore, the exponent  $b_1$  in the allometric equations relating DFM and MTOT to L suggested that condition index was highest in site 6. Brown and Hartwick (1988a) also noticed higher DFM:DSM ratios at fast growth sites. More generally,  $b_1$  values were reported to vary greatly depending on site-related factors. In the relation between DFM and L,  $b_1$  was found to be equal to 3.43 for *C. gigas* reared in Seto Inland sea (Japan) (suspended culture, Kobayashi et al., 1997) and 6.21 in the Korean Kamakman Bay (suspended culture, Hyun et al., 2001).

Table 3. 3: Growth rates of *C. gigas* and trophic resources recorded in different geographic areas. G is expressed as  $\frac{\log(\text{MTOT}_f / \text{MTOT}_i)}{(t_f - t_i)} \cdot 100$ , where *f* is final size and *i* is initial size.

Area	Culture method	Chl <i>a</i> (µg.l <sup>-1</sup> )	SPM (mg.l <sup>-1</sup> )	OC (%)	Time of seeding	Initial MTOT (g)	G	Reference
Normandy (France)	Rack culture	0.15-17 <sup>1</sup>	-	-	March 2000	28.1	0.28	Fleury et al., 2001 Daniel and Le Goff, 2002
South Brittany (France)	Rack culture	0.2-6	5-31 <sup>2</sup>	60-70 <sup>2</sup>	March 2000	28.1	0.38	Fleury et al., 2001 Camus, <i>pers. comm.</i>
Marennes-Oléron bay (France)	Rack culture	0.01-55 <sup>3</sup>	0.1-564 <sup>3</sup>	5-35 <sup>3</sup>	March 2000	28.1	0.22	Fleury et al., 2001 Razet, <i>pers. comm.</i>
Arcachon (France)	Rack culture	0.02-30 <sup>4</sup>	1.7-108 <sup>4</sup>	-	March 2000	28.1	0.30	Fleury et al., 2001 Auby et al., 1999
Thau Lagoon (France)	Suspended culture - “collées”	0.4-3.3	0.5-5	mean: 40-50	March 2000	28.1	0.46	Fleury et al., 2001 this study
Thau Lagoon (France)	Suspended culture - “collées”	0.4-3.3	0.5-5	mean: 40-50	March 2000	7.9	0.67	this study
Thau Lagoon (France)	Suspended culture - “pignes”	0.4-3.3	0.5-5	mean: 40-50	March 2000	0.34	1.52	this study
Ria De Aveiro (Portugal)	Suspended culture in baskets	-	5-80	mean: 18	May 1990	~ 5	0.58	Almeida et al., 1999
Lima estuary (Portugal)	Suspended culture in baskets	-	3-11	mean: 20	May 1990	~ 5	0.59	Almeida et al., 1999
Lemmens inlet (Canada)	Suspended culture in lantern nets	0.5-50	-	25-90	June 1984	~ 15	0.41	Brown and Hartwick, 1988a Brown, 1988
West Vancouver (Canada)	Suspended culture in lantern nets	0.5-47	-	25-55	June 1984	~ 15	0.24	Brown and Hartwick, 1988a Brown, 1988
Seto inland Sea (Japan)	Suspended culture	0.1-7	-	-	May 1996	5.8	1	Kobayashi et al., 1997
Eo estuary (Spain)	Rack culture in bags	-	-	-	March 1994	~ 30 (high growth) 7 (slow growth)	0.24 0.31	Cigarria, 1999

<sup>1</sup>: recorded in the Baie des Veys in 2000-2001, <sup>2</sup>: recorded only in spring and summer 2001, <sup>3</sup>: recorded in 1977-1998, <sup>4</sup>: recorded in 1988-1997.

### ***Effect of farming conditions***

Length-mass relationships varied among culture methods. In many occasions, the exponent  $b_1$  was significantly higher for “collées” oysters than for “pignes” oysters, suggesting a higher length-specific mass (MTOT or DFM) for “collées” oysters. This result is consistent with field observations on “pignes” oysters, which tended to exhibit a better growth in length than in mass. This might be due to high densities and clumping of “pignes” oysters. In contrast, “collées” oysters are distributed regularly along the ropes and are seeded at a lower density. At each sampling, “pignes” oysters that could be easily separated from the collectors were counted in order to assess the population density on hummocks. Maximal mean density varied between 30 ( $\pm$  8 CI) oysters/collector for P1 and 20 ( $\pm$  9 CI) oysters/collector for P2. Differences between the two oyster groups were due to differences in spat fall abundance. At the end of our experiment, the mean density was minimal ca. 13 ( $\pm$  7 CI) oysters/collector. The reduction of oyster density through time presumably reflected losses through self-thinning or losses of large individuals at sampling. Compared to “collées” oysters, which were seeded at a density of 34 individuals/rope-meter, the initial seeding density for “pignes” oysters varied between 100 and 150 oysters/rope-meter (5 collectors/rope-meter) and dropped to ca. 65 oysters/rope-meter after 1 year.

In terms of growth rate, the single effect of culture method could not be assessed because differences in initial size (MTOT 7-12 g for “collées” vs ca. <0.1 g for “pignes”) and history of spat (birth in hatchery vs natural spat) also influence growth performances.

### ***Comparison with other areas***

The Table 3. 3 reports growth rates of *C. gigas* recorded in France and elsewhere in the world. In France, the monitoring network REMORA, which has been already described in Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1) and Fleury et al. (2001b), allows us to compare *C. gigas* growth among French areas which support intensive shellfish farming. Growth rates in Thau Lagoon are well-known to be typically the highest recorded in France (Fleury et al., 2001a). In our experiments, growth rates of “collées” oysters were in the range of those observed in REMORA in 2000, although slightly higher (0.67 vs 0.47% MTOT.d<sup>-1</sup>) due to smaller initial mass. For the same reason, growth rates of “pignes” oysters were higher still (1.52% MTOT.d<sup>-1</sup>). Compared to growth rates recorded elsewhere in the world, growth of “pignes” oysters in Thau Lagoon is the highest recorded, despite smaller initial mass (0.34 g). Growth rates reported by Kobayashi et al. (1997) in Seto Inland Sea in Japan, where the concentration in total chlorophyll *a* is similar to Thau Lagoon, are among the best reported (1% MTOT.d<sup>-1</sup>). At approximately the same initial mass, growth rates reported by Almeida et al. (1999) in Portugal (0.59% MTOT.d<sup>-1</sup>) are quite similar to values recorded in the present study for “collées” oysters, despite seston quality, as measured by OC, being lower than in Thau Lagoon. The smallest growth rates reported were recorded in Canada and in Spain (0.24% MTOT.d<sup>-1</sup>) (Brown and Hartwick, 1988a and Cigarria, 1999, respectively) and are in the range of values measured in France on the Atlantic coast, particularly in Normandy and in Marennes-Oléron Basin (0.28 and 0.22% MTOT.d<sup>-1</sup>, respectively).

### ***Modelling strategy***

Several strategies could be used to model oyster growth. A first approach is to use statistical models developed to identify key

predictors of growth. These models usually use linear multiple regression where instantaneous growth rate is expressed as a function of environmental variables (e.g. temperature, salinity, available food) and initial size (Hall, 1984; Brown, 1988). Such studies have led to developing habitat suitability indices (Brown and Hartwick, 1988b; Roland, 1990). However, these models are of limited applicability for predicting growth because 1) they are based on a linear growth and 2) they are not dynamic (size incrementation at each time step). A second approach is to develop ecophysiological models based on an energy budget of the animals. Currently, such models are widely used in bivalves studies, e.g. Ross and Nisbet (1990), Van Haren and Kooijman (1993), Dowd (1997) for *Mytilus edulis*, Powell et al. (1992) for *C. virginica*, Pouvreau et al. (2000) for *Pinctada margaritifera*, Solidoro et al. (2000) for *Tapes philippinarum* and Bacher et al. (1991), Raillard et al. (1993), Barillé et al. (1997a), Ren and Ross (2001) for *C. gigas*. Knowledge of key physiological functions is a prerequisite for such models. These models compute the balance between energy acquisition, as governed by clearance rate, consumption rate, food ingestion and absorption, and energy losses through respiration, excretion and biodeposit production. Energy acquisition and losses depend on both physiological processes and environmental parameters (e.g. temperature, food quantity and quality). Currently, available information was not sufficient for using an ecophysiological approach and we developed a third approach based on an empirical model. This dynamic model simulated growth by computing instantaneous growth rate as a function of environmental variables. This approach was used in a previous study (Gangnery et al., 2001 - cf. Partie 1, Chapitre 1) where growth rate was expressed as a function of chlorophyll *a* and mass and parameters estimates were

obtained from the REMORA network in 1998. The Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1) model failed to reproduce the stationary phase observed in winter 2000/2001. One reason for this may be that the REMORA data were recorded between March and December i.e. before growth became asymptotic. This led us to include temperature in the model, as it has the same seasonality as growth. Furthermore, temperature is well-known to be a determining factor in bivalve growth. Generally, the model provided good estimates of variations in growth of shell length and total individual mass, but not of dry flesh mass. This discrepancy might result from dry flesh mass being easily affected by short-term events (mass loss related to periods of low trophic resources or spawning). This kind of variability cannot be simulated by our equation in its present form since positive values of POM, temperature and size always imply positive growth. An ecophysiological approach could be an alternative way to better prediction of changes in dry flesh mass.

## Conclusion

Growth rates measured in Thau Lagoon are among the highest recorded in the world whereas concentrations in available food (POM and total chl *a*) are very low. The growth model developed in this study uses a single equation to simulate growth in several sites, for several seeding dates and culture methods. The general growth pattern (seasonality) was driven by temperature whereas differences among sites were driven by variability in particulate organic matter. POM was the best index of trophic resources. This model may prove useful in an updated version of the population dynamics model of Gangnery et al. (2001) (cf. Partie 1, Chapitre 1).

## Chapitre 4

# Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions

---

*De l'article accepté sous réserve de corrections à la revue Aquaculture (Gangnery A., Bacher C. and Buestel D.).*

### • Résumé

Un modèle de dynamique de population est utilisé pour simuler les variations du stock d'huîtres creuses élevées dans le bassin de Thau (France), *Crassostrea gigas*, estimer la production commercialisable et évaluer la sensibilité de la production aux conditions environnementales. Le modèle est représenté par une équation continue de l'abondance des huîtres qui est fonction du taux de croissance individuel, de la variabilité inter-individuelle de la croissance et de la mortalité naturelle. Le modèle de croissance dépend de la température de l'eau, de la concentration en matière organique particulaire et de la masse totale individuelle. La variabilité inter-individuelle de la croissance est introduite dans l'équation générale de dynamique de population sous la forme d'un coefficient de diffusion dont la valeur a été fixée à 0,05. Le modèle de dynamique de population prend en compte les deux méthodes d'élevage de l'huître (huîtres « collées » et en « pignes ») et les stratégies d'élevage des ostréiculteurs, en utilisant les calendriers de mise en élevage et de récolte obtenus par enquêtes. Des distributions en classes de masse des stocks ont été mesurées lors de campagnes

d'estimations de stocks réalisées en mars 2000, octobre 2000 et mars 2001, et ont été utilisées pour calibrer le modèle. Le modèle estime une production commercialisable de 17 900 t entre mars 2000 et mars 2001. La majeure partie de cette production est issue du printemps (environ 70 %). Soixante-dix pour cent de la production annuelle provient des huîtres collées. Des analyses de sensibilité ont montré que les paramètres clés sont ceux relatifs à la récolte. Le modèle est utilisé pour évaluer les effets de différentes conditions environnementales (e.g. une diminution du taux de croissance des huîtres, une suspension de la récolte liée à une efflorescence algale toxique, une mortalité estivale massive due à une crise anoxique) sur les variations à court et long terme des stocks et de la production d'huîtres. Une diminution de 20 % du taux de croissance implique une perte de production de 18 % la première année pour les deux méthodes d'élevage. Les simulations à long terme montrent que la production des huîtres en « pignes » est plus affectée que celle des huîtres « collées » (réductions respectives de 26 et 4 %). Pour les scénarii simulant une interdiction de récolte pendant 2 mois (i.e. novembre et décembre) ou une mortalité massive (i.e. respectivement 45 et 20 % de mortalité pour les huîtres « collées » et en « pignes », aucun effet à long terme n'a été prédit, bien que des pertes de 10 % de la

production obtenue la première année aient été estimées pour les deux techniques d'élevage. Le modèle s'avère être un outil utilisable pour prédire la production commercialisable d'huîtres en fonction des stratégies d'élevage et des conditions environnementales.

## ▪ Abstract

A population dynamics model was used to simulate variations in the standing stock of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, to assess the marketable production in Thau Lagoon (France) and to evaluate the sensitivity of this production to environmental conditions. The model is based on a continuous equation of the oyster abundance as a function of the individual growth rate, the inter-individual growth variability and the mortality rate. The growth model depends on water temperature, particulate organic matter concentration and total individual mass. Inter-individual growth variability was introduced into the general population dynamics equation by a diffusion coefficient  $K$  that was set to 0.05. The population dynamics model took into account the two culture methods (i.e. “collées” and “pignes” oysters) and rearing strategies of oyster farmers by using timetables of seeding and harvesting obtained through interviews of oyster farmers. Distributions of standing stocks were obtained through assessments conducted in the lagoon in March 2000, October 2000 and March 2001 and were used to calibrate the model. The model estimated the total marketable production at ca. 17,900 t between March 2000 and March 2001. The major part of the production (ca. 70%) was in spring. Seventy percent of the annual production came from “collées” oysters. Sensitivity analyses showed that the key parameters are those related to harvesting. The model was used to evaluate the effects of different environmental conditions (e.g. a decrease in the oyster growth rate, a harvesting

closure due a toxic algae bloom, a massive summer mortality due an anoxic crisis) on short- and long-term variations in the standing stock and the production for both culture methods. A decrease in the growth rate of ca. 20% resulted in losses of 18% in the first year of production for both culture methods. Long-term simulations showed that the production of “pignes” oysters was more affected than that of the “collées” oysters (reductions of 26% and 4%, respectively). Simulated scenarios included a two-month long harvesting closure (i.e. November and December) or a massive summer mortality (i.e. 45 and 20% for “collées” and “pignes” oysters, respectively). No long-term effect was predicted for either event, although losses of ca. 10% were estimated in the first year of production for both culture techniques. The model can be a useful tool for predicting marketable production of oysters as a function of rearing strategy and environmental conditions.

## Introduction

The modelling of exploited bivalve population dynamics have been investigated in an increasing number of studies during the past ten years. Some authors have coupled population dynamics with ecophysiological or ecosystems models and concentrated on some ecological aspects related to *i*) the impact of molluscs on an ecosystem through food consumption and biodeposition (Guarini, 1994 for mussels *Mytilus edulis* and *Mytilus galloprovincialis*), or *ii*) the response of molluscs, in terms of growth and reproduction, to environmental conditions (Powell et al., 1995; Hofmann et al., 1992, 1994 and Deksheniaks et al., 2000 for *Crassostrea virginica*; Kobayashi et al., 1997 and Hyun et al., 2001 for *Crassostrea gigas*). Other authors have applied population dynamics models to resource management (Powell et al., 1997; Klinck et al., 2001; De Waal and Cook, 2001 and Pastres et al., 2001). For

example, Borja and Bald (2002) have developed a population dynamics model for a Spanish fishery of the clam *Ruditapes decussatus* to determine how the timing of fishing seasons and the number of fishermen act on captures and on the minimum sustainable biomass. These models vary in the accuracy with which population dynamics are described: accuracy of biological (e.g. growth, mortality) and human (e.g. seeding and harvest rates) processes involved in exploited population dynamics and accuracy of populations size structure.

In our study, we use a population dynamics model that was developed specifically for assessing the marketable production of *Crassostrea gigas* reared in the Thau Lagoon (France) (Gangnery et al., 2001 – cf Partie 1, Chapitre 1). This model simulates the oyster abundance, as a function of the mortality rate and the growth rate and was similar to the one discussed in Gros and Hamon (1989) in which an assessment of the standing stock variations of a cockle (*Cerastoderma edule*) in the Bay of Saint Brieuc was made with an explicit description of the size distribution of the cockle stock. Furthermore, we added to this general model the inter-individual growth variability and the seeding and harvesting rates.

Oyster farmers use two different rearing techniques, called “collées” and “pignes”, in Thau Lagoon. “Collées” oysters are glued on ropes with cement whereas “pignes” oysters are obtained from individual oysters settling naturally on empty oyster shells used as collectors. These collectors are inserted in the strands of ropes (see Gangnery et al., 2003 – cf Partie 3, Chapitre 3, for a detailed description of culture methods and rearing structures used in the lagoon). Gangnery et al. (2001) focused on dynamics of “collées” oysters. “Pignes” oysters were not included in the earlier model due to

incomplete information about growth and seeding rate that were needed to estimate parameters for processes. New studies were recently conducted to improve and extend the population dynamics model to “pignes” oysters at the site; the results of these studies were used to update the previously published model with a new parameter set. An oyster growth model was developed for the two culture methods (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3). Seeding of new individuals and the harvest rate were also taken into account and these are dependent on the rearing techniques employed by the oyster farmers in the lagoon (cf. Partie 2, Chapitre 2).

The updated model was calibrated on observed data sets recorded in 2000-2001 and used to evaluate variations in the whole oyster standing stock and marketable production between March 2000 and March 2001. Sensitivity analyses were carried out to identify key parameters of the model. Furthermore, the model was used to evaluate the consequences of different scenarios on the marketable oyster production in Thau Lagoon: *i*) a decrease in the oyster growth rate, *ii*) a temporary harvesting closure due to a toxic algae bloom and *iii*) a massive mortality due to an anoxic crisis. For each case study, the sustainability of the marketable production was examined over different time-scales.

## Material and methods

The population dynamics model and parameters used have been extensively described in previous works (Gangnery et al., 2001; 2003). The following paragraphs (see also Table 4. 1), summarise the main components of the model, its new parameter set and the simulations.

## Population dynamics model

The standing stock dynamics were described with the standard equation based on growth and mortality (Gurney and Nisbet, 1998), which was augmented with a harvest rate and individual growth variation expressed as a random dispersion of mass. Equation 4.1 expresses the variation in the number of individuals whose total individual mass is  $w$ , at time,  $t$ :

$$4.1) \quad \frac{\partial}{\partial t} n(w, t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w, t) \cdot n(w, t) = \\ K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w, t) - m \cdot n(w, t) \\ - r(w, t) \cdot n(w, t)$$

where,  $n(w,t)dw$  is the number of individuals whose mass is in the range,  $w$  to  $w + dw$ , at time,  $t$ ;  $G(w,t)$  is the growth rate ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ );  $K$  is the diffusion coefficient ( $\text{g}^2\cdot\text{day}^{-1}$ ) and is related to the individual growth variance;  $m$  is the mortality rate ( $\text{day}^{-1}$ ) and is independent of both individual mass and time; and  $r(w,t)$  is the harvest rate ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) which is a function of individual mass and time. The population level is maintained through the seeding,  $e(t)$  ( $\text{day}^{-1}$ ), of young oysters of mass  $w_0$ , which also therefore represents the minimum mass class. Equation 4.1 was solved with the semi-implicit Crank-Nicholson scheme (Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1).

The total oyster standing stock,  $S(t)$ , in the lagoon and the instantaneous marketable production,  $P(t)$ , can be computed for time,  $t$ , as follows:

$$4.2) \quad S(t) = \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

$$4.3) \quad P(t) = \int_{w_{\min}}^{w_{\max}} r(w, t) \cdot n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

where  $w_0$  is the total individual mass of new individuals,  $w_{\min}$  is the minimum

individual mass required for harvest and  $w_{\max}$  is the maximum individual mass.

## Growth model

A growth model was developed for oysters cultured in Thau Lagoon that relied on environmental data and 16 growth series recorded during 2000 and 2001 in the lagoon. Oysters were installed on 2 occasions (March and September 2000) in 4 sites of the lagoon and according to the 2 culture methods (“collées” and “pignes”) [see Gangnery et al. (2003) for a detailed description of the experimental design – cf. Partie 3, Chapitre 3]. Growth was followed for one year.

Growth rate ( $G$  in  $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) was modelled as a function of water temperature ( $T$  in  $^{\circ}\text{C}$ ), particulate organic matter concentration (POM in  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) and the total individual mass ( $w$  in  $\text{g}$ ) according to the following equation:

$$4.4) \quad G = 3.77 \cdot 10^{-5} \cdot \text{POM}^{0.4} \cdot T^{2.5} \cdot w^{0.41} \\ = dw / dt$$

with  $n=140$ ,  $R^2=0.93$  and  $P<0.001$ . The same equation was used for the two culture methods. Water temperature governed the seasonal pattern of oyster growth observed in Thau Lagoon and POM concentration influenced spatial patterns. However, we have chosen not to include spatial variability of growth in the model because only 4 sites in the lagoon were sampled and this was judged insufficient for our model approach. Then, a mean growth rate over the 4 sites was used in the population dynamics model.

## Inter-individual growth variability

The  $K$  coefficient was calibrated using growth measurements made during 2000 and 2001. The population model, without seeding and harvest, simulated the average growth and gave the standard deviation of the average mass. Fitting the simulated and

observed standard deviations allowed the calibration of K. The simulation period

was 1 year, with a 1-day time step and mass classes of 2 g.

Table 4. 1 :Model variables and parameters values used in the population dynamics model.

Abbreviation	Value	Unit	Comment	Reference <sup>a</sup>
<b>STATE VARIABLE</b>				
N	$f(\text{time}, w)$		Oyster abundance	
<b>FORCING VARIABLES</b>				
POM	$f(\text{time})$	mg.l <sup>-1</sup>	Particulate organic matter	1
T	$f(\text{time})$	°C	Water temperature	1
<b>FUNCTIONS AND PARAMETERS</b>				
<b>Growth rate</b> $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot w^d$				
a	$3.77 \times 10^{-5}$	l.mg <sup>-1</sup> .°C <sup>-1</sup> .day <sup>-1</sup>	Proportionality coefficient	1
b	0.40	-	POM exponent	1
c	2.50	-	T exponent	1
d	0.41	-	mass exponent (allometry)	1
<b>Inter-individual variability</b>				
K	0.05	g <sup>2</sup> .day <sup>-1</sup>	Diffusion coefficient	This study
<b>Seeding</b>				
N		Nb	Abundance of seeded oysters during the simulation	
	$4.75 \times 10^7$		“collées” oysters – simulation Sa	This study
	$2 \times 10^8$		“pignes” oysters – simulation Sa (at 8 g)	This study
	$1.71 \times 10^7$		“collées” oysters – simulation Sb	This study
	$4.5 \times 10^7$		“pignes” oysters – simulation Sb (at 8 g)	This study
w <sub>0</sub>	8	g	mass at seeding for “collées” and “pignes” oysters	2
S <sub>T</sub>	2700	day.°C	Threshold for growth delay used for “pignes” oysters	This study
F <sub>SC</sub>	Range: 0-15	%	Monthly seeding frequency for “collées” oysters	2
F <sub>SP</sub>	Range: 0-17	%	Monthly seeding frequency for “pignes” oysters	2
<b>Harvest</b>				
	$r = \left( \frac{w - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right)^\alpha$	day <sup>-1</sup>	Probability of harvest as a function of mass	
w <sub>min</sub>	75	g	Minimum mass at harvest	2
w <sub>max</sub>	180	g	Maximum mass in the system	2
α	2	-	Curvature parameter of the sigmoid	This study
h = r x F <sub>h</sub>		day <sup>-1</sup>	Probability of harvest as a function of mass and time	
F <sub>h</sub>	Range: 34-78	%	Monthly harvest frequency for the two culture methods	2
<b>Mortality</b>				
m	10	%.year <sup>-1</sup>	Percentage of mortality	3

<sup>a</sup>References: <sup>1</sup> Gangnery et al., 2003 (cf Partie 3, Chapitre 3); <sup>2</sup> cf. Partie 2, Chapitre 2; <sup>3</sup> Gangnery et al., 2001 (cf. Partie 1, Chapitre 1).

### Seeding, harvest and mortality

Information about seeding and harvesting were obtained directly from oyster farmers. A sample of 60 oyster farmers was randomly chosen from the 600 operating in the lagoon, and interviews were conducted during spring 2001. The goal of the interviews was to analyse the production systems used in the lagoon and to create a typology of oyster farmers based upon their rearing strategies.

#### Seeding

Three parameters are needed to define oyster seeding: *i*) the number of new individuals added to the lagoon per year,

*ii*) the annual timetable used by the oyster farmers and *iii*) the individual’s mass ( $w_0$ ). The total number of individuals seeded in the lagoon was estimated through optimisation. The optimisation criterion used was to minimise the deviation between the simulated and observed distributions at the end of the simulation.

The annual seeding timetable showed that seeding mainly took place at the beginning of the year (January to April) and to a lesser extent in fall (October and November, Figure 4. 1). Seeding was avoided in summer (July and August) when higher temperatures implied higher mortality rates. Low seeding rates were also observed in December when the farmers prepared for the Christmas sale season.

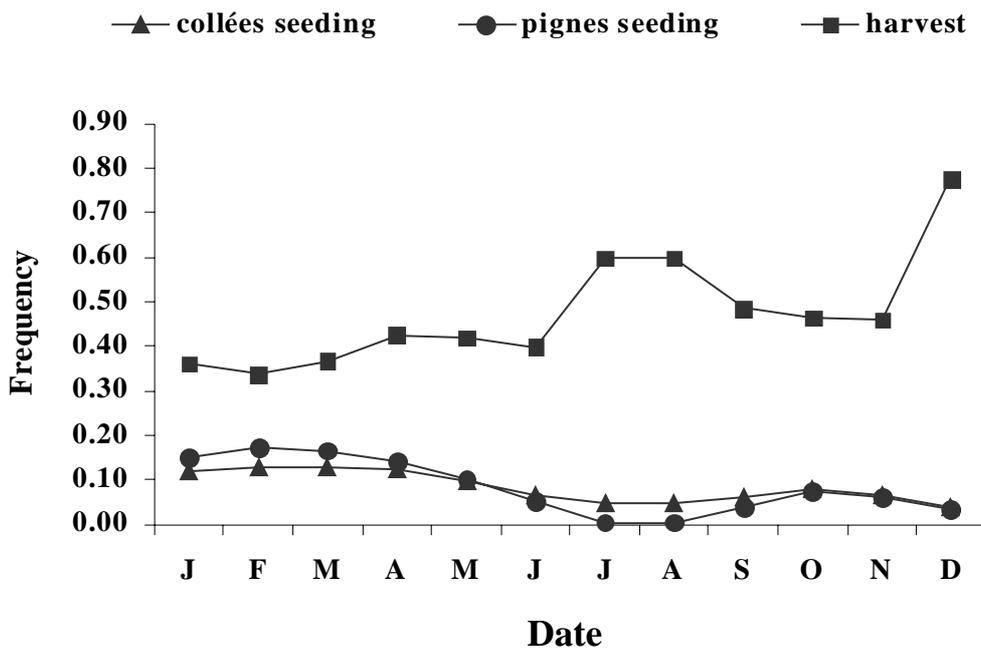


Figure 4. 1 : Seeding and harvesting timetables used by oysters farmers in Thau Lagoon.

The  $w_0$  of “collées” oysters averaged 8 g. For “pignes” oysters,  $w_0$  was not well known because the individuals weighed a few milligrams and are difficult to be measured. In the population dynamics, we chose to make the  $w_0$  for “pignes” oysters and “collées” oysters equal (8 g), and we introduced a delay in the seeding. This

delay corresponds to the time required for the “pignes” oysters to reach a mass of 8 g and was based on the calculated daily cumulative temperature, in units of day-degrees (Theisen, 1973; Bayne and Worrall, 1980). For each “pignes” oyster cohort seeded daily in the lagoon, the daily cumulative temperature (i.e. number of

day-degrees) was computed. When the cumulative temperature reached a required threshold value, the cohort was seeded with a mass of 8 g. The threshold value was obtained from growth data recorded in 2000-2001 (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3). For oysters seeded in March 2000, a mean mass of 8 g was reached after ca. 100 days, which corresponds to ca. 1800 day-degrees. Oysters seeded in September 2000 reached the same mass after ca. 250 days of growth, which corresponds to ca. 3600 day-degrees. The difference between the two values came from the seeding period and different size at seeding. As oysters farmers do, “pignes” oysters seeded in March 2000 were settled on collectors in the summer 1999 whereas oysters seeded in September 2000 were settled on collectors in the summer 2000. In the model, a constant mean value of 2700 day-degrees was used to calculate a new annual seeding timetable representative of the seeding of 8 g individuals.

### **Harvest**

The harvest depends on both the individual mass and the season. Dependency upon mass has been taken into account with a sigmoid function given by:

$$4.5) \quad r = \left( \frac{w - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right)^{\alpha}$$

where  $w$  is the total individual mass (g),  $w_{\min}$  is the minimum mass set for harvest,  $w_{\max}$  is the maximum mass and  $\alpha$  is the curvature parameter for the sigmoid. The harvest criteria were identical for both “collées” and “pignes” oysters:  $w_{\min}$  and  $w_{\max}$  were 75 and 180 g, respectively, according to the oyster farmers’ interviews. The parameter,  $\alpha$ , was set to 2.

Time dependency (i.e. monthly frequencies of harvest) was obtained through the annual timetable given by the oyster

farmers (Figure 4. 1); harvest timetables were identical for “collées” and “pignes” oysters. December was a peak period of harvest followed by summer, especially the months of July and August. Other periods of the year were slack periods, in particular the beginning of the year.

At each time step and for each mass class, the harvest rate was computed by multiplying the probability,  $r$ , obtained from Equation 4.5 by the corresponding monthly frequency of harvest from the interviews.

### **Mortality**

The percentage of mortality was assessed to be 10% per year and was assumed to be constant (Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1).

### **Observed standing stock distributions**

On three occasions (March and October 2000 and March 2001), *in situ* surveys were conducted to assess the distribution of “collées” and “pignes” oyster standing stocks in the lagoon. The surveys relied on a stratified sampling combined with cluster sampling. The primary sampling unit was a 5 m square and the secondary units were 50 cm rope segments. All oysters fixed to a rope segment were collected and taken back to the laboratory. The oysters were then separated and cleaned of fouling organisms. Next, the total individual mass of each oyster was recorded, along with the number of oysters per sample, the number of ropes per square and the rope length. Between 334 and 1301 individual oysters were measured to obtain each distribution.

### **Model calibration and production assessment in years 2000 and 2001**

Starting with the different variables parameterised previously (growth rate, inter-individual variability, seeding,

harvest and mortality), the model was calibrated on distributions recorded in October 2000 and March 2001, and used to assess the marketable production obtained between March 2000 and March 2001. Two simulations were run for each culture method: from March to October 2000 (i.e. simulation *Sa*) and from October 2000 to March 2001 (i.e. simulation *Sb*). The initial conditions were given by the observed distribution recorded in March and October 2000 for simulations *Sa* and *Sb*, respectively. Simulations were run with a 1-day time step and mass classes of 2 g.

### Sensitivity analyses

Sensitivity analyses were conducted on several parameters to assess their impact on the model results. For single parameters (i.e. minimum and maximum mass at harvest, curvature parameter of the sigmoid, threshold of cumulated temperature, diffusion coefficient and mortality rate), each parameter was varied by  $\pm 10\%$  and the results of each run were analysed using a sensitivity index (SI, Equation 4.6) to calculate the resulting percentage change in the stock and the production:

$$4.6) \quad SI = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n \frac{|X_t^1 - X_t^0|}{X_t^0} 100$$

where  $n$  is the number of simulated days,  $X_t^0$  is the stock or the marketable production value predicted with the standard simulation at time,  $t$ , and  $X_t^1$  is the stock or the production value predicted with a new parameter value at time,  $t$ . The mean of  $-10\%$  and  $+10\%$  SI was calculated. SI values were calculated for each simulation period and each culture method.

For multiple parameters (i.e. seeding and harvest timetables), the sensitivity was assessed by running 100 simulations for each parameter in which each monthly frequency was chosen randomly within

$\pm 20\%$  of the standard value. The analysis was conducted on the 1-year simulations (March 2000 to March 2001) of each culture method. The total numbers of oysters seeded were based on optimised values corresponding to each period of the year (see Table 4. 1). Simulations were run with a 1-day time step and mass classes of 2 g.

### Case studies

Four scenarios were studied to examine the sensitivity of the marketable production of oysters. Both short-term (years 2000-2001) and long-term (several years) variations were examined. All the simulations had identical initial conditions: those observed in March 2000. The numbers of seeded oysters were based on optimised values corresponding to different periods of the year, and were the same each year (see Table 4. 1).

#### Scenario 1

The first scenario was devoted to studying the effect of seasonal variations on the growth rate. Twelve simulations (1 per month) were run to assess the effect of the seeding date on the marketable production. Initial conditions were set to zero and for each simulation 1000 oysters were seeded in a given month. The estimated marketable production was characterised in terms of quantity and temporal distribution.

#### Scenario 2

We were interested in the inter-annual variations of the growth rate caused by changes in environmental conditions. Growth data obtained from the REMORA network (REseau MOLLusques des Rendements Aquacoles, in French) between 1994 and 2001 (Fleury, pers. comm. of the data) were used to estimate inter-annual variations of the growth rate of *Crassostrea gigas* in Thau Lagoon (Fleury et al., 2001 and Gangnery et al.,

2001). The maximum growth rates were recorded in 1999 and the minimum ones in 2001; the variation between the maximum and minimum rates reached 20%. For each of these years, Equation 4.4 was fitted to the corresponding growth data. Only the first parameter (i.e. parameter a, see Table 4. 1) was re-estimated for each growth data set. Other parameter values were unchanged. As both POM and water temperature data were not available for 1999, we used data recorded in 2000 and 2001 (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3). Parameter a was estimated at  $3.64 \times 10^{-5}$  and  $2.81 \times 10^{-5}$  for years 1999 and 2001, respectively. As the value obtained for year 1999 was smaller than the value originally estimated (i.e.  $3.77 \times 10^{-5}$ ), we only tested the value obtained for year 2001. Simulations were run with parameter values of  $2.81 \times 10^{-5}$  (i.e. minimum growth rate) and  $3.77 \times 10^{-5}$  (i.e. maximum growth rate) for both culture methods.

### Scenario 3

The third case concerns the effects of a toxic algae bloom on the marketable production. In 1998, *Alexandrium* sp. was recorded in concentrations high enough to require a harvesting closure of shellfish between 05 November and 29 December (Abadie et al., 1999). In 2001, another bloom occurred and harvesting was halted between 06 November and 28 November. Hence, simulations were run with no harvest between 05 November and 28 December of the first year and then compared to simulations without harvest closures.

### Scenario 4

In August 1997, an anoxic event in the lagoon led to shellfish mortality in ca. 18% of the total cultured area (Souchu et al., 1998b). We used this estimate to model a similar event in August 2000. In March 2000, “collées” and “pignes” oysters occupied ca. 34% and 13% of the cultured area, respectively. Therefore, simulations

were run with mortality rates of ca. 45% and 20% for “collées” and “pignes” oysters, respectively. The mortality event was placed on 29 August of the first year of the simulation.

## Results

### Inter-individual growth variability

A K value set to 0.05 made the best fit between observed and simulated standard deviations (Figure 4. 2) and the regression slope between observed and predicted data was not statistically different from 1 (n=140, P<0.001). Discrepancies mainly occurred at the end of experiments where simulated standard deviations were underestimated.

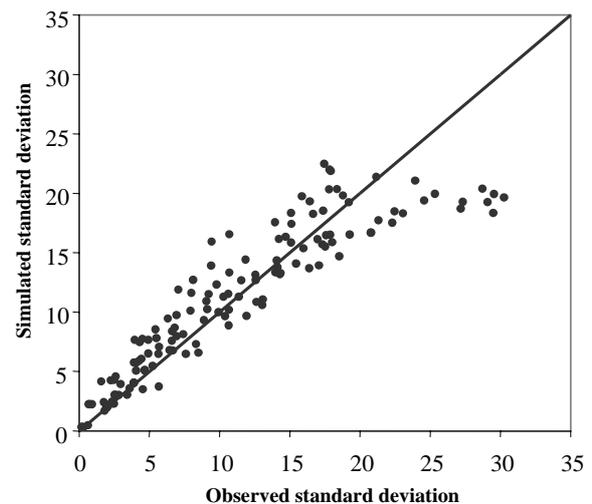


Figure 4. 2 : Observed vs. simulated standard deviation of mass for a K value equal to 0.05.

### Observed distributions

In March 2000, three cohorts were identified in the standing stock of “collées” oysters (Figure 4. 3). The first cohort consisted of young individuals with a mean mass between ca. 8 and 20 g. Two other cohorts were identified: one which reached marketable mass at around 75 g, and a second whose mass ranged between 110 and 150 g. For “pignes” oysters, only two

cohorts were identified in March 2000. The first cohort contained relatively young individuals (10-40 g) and individuals with a mean mass of ca. 75 g constituted the second cohort. Standing stocks were assessed at 6,700 and 3,300 t for “collées” and “pignes” oysters, respectively.

In October 2000, both “collées” and “pignes” oysters were centered on one cohort with mean masses of ca. 60 g and 25 g, respectively. The “collées” oyster stock largely consisted of individuals near the marketable mass. Standing stocks were

assessed at 5,400 and 7,300 t for “collées” and “pignes” oysters, respectively. While in March 2000, “collées” oysters dominated the standing stocks, the situation was reversed in both October 2000 and March 2001. In March 2001, the distribution of “pignes” oysters remained unchanged with only one cohort and mainly young individuals. For “collées” oysters, a high peak of young individuals was present but an important fraction of heavy individuals (mass > 50 g) was also found. Standing stocks reached 4,900 and 8,300 t for “collées” and “pignes” oysters, respectively.

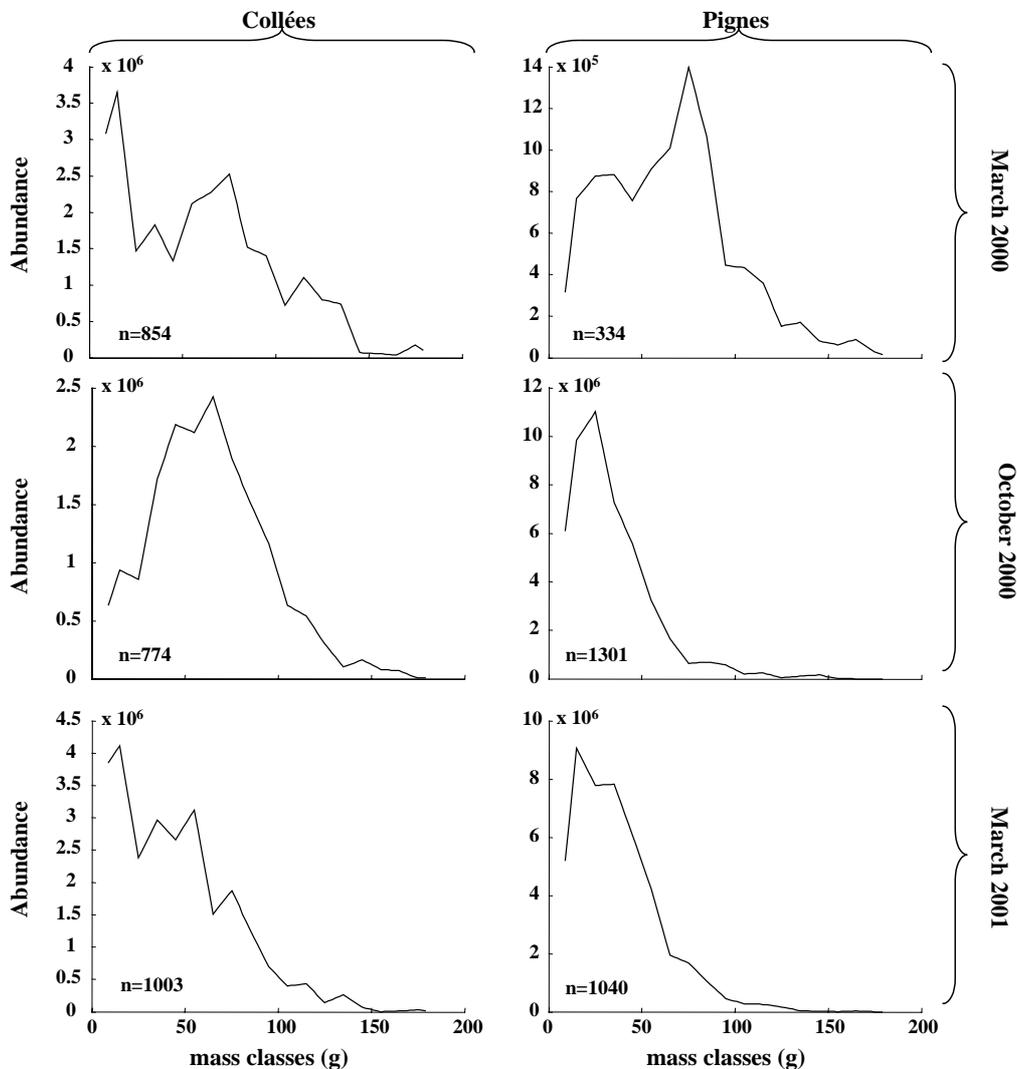


Figure 4. 3 : Distributions of *in situ* “collées” and “pignes” oyster standing stocks in March 2000, October 2000 and March 2001. The number of oysters measured to obtain each distribution is indicated.

## Simulations in 2000 and 2001

### Seeding

The estimated numbers of seeded oysters (Table 4. 1) used the timetables given in Figure 4. 1. In simulation *Sa*, “collées” oysters seeding took place mainly in April

and May (ca.  $12 \times 10^6$  individuals per month; Figure 4. 4). From June through October, ca.  $6 \times 10^6$  individuals per month were seeded. In simulation *Sb*, maximum seeding occurred during January through March (ca.  $4 \times 10^6$  individuals per month). Seedings were lower from October to December (ca.  $2 \times 10^6$  individuals per month).

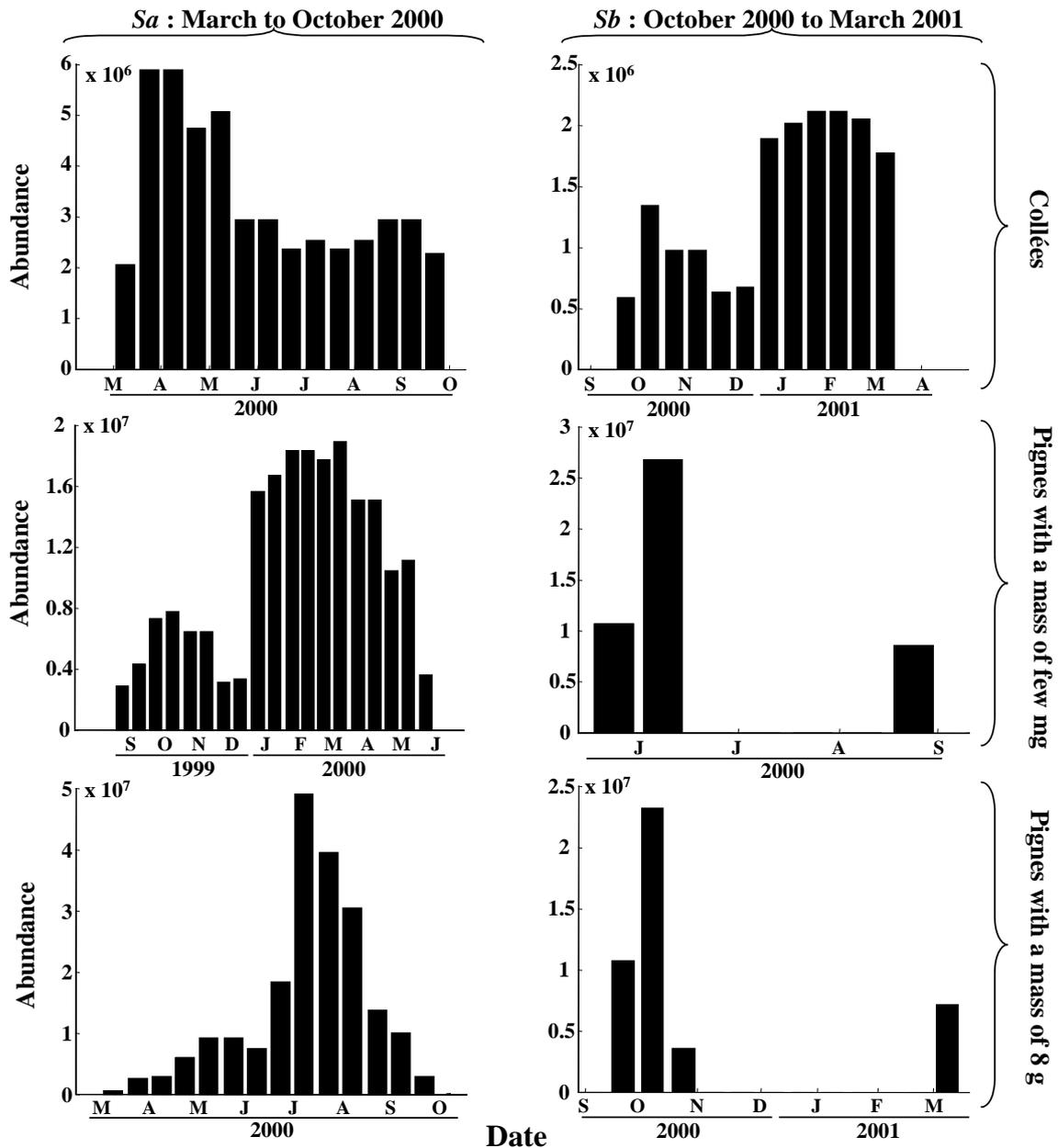


Figure 4. 4 : Abundance of oysters seeded in the lagoon per 15-days intervals for each simulation period (*Sa*: from March to October 2000; *Sb*: from October 2000 to March 2001) and both culture methods. For “pignes” oysters, two timetables are shown: oysters seeded at a few mg and oysters seeded at a mean mass of 8 g.

For “pignes” oysters, the timetable of 8 g individuals and the corresponding timetable of individuals with a mass at a few milligrams were also shown in Figure 4. 4. In simulation *Sa*, seeding at a mass of 8 g was maximum between mid-July and mid-August (ca.  $90 \times 10^6$ ). Seedings between March and mid-July and after mid-August were lower (ca.  $10\text{-}20 \times 10^6$  individuals per month). The corresponding timetable of “pignes” oysters seeded with a mass at a few milligrams showed a seeding between September 1999 and June 2000. The main seeding occurred between January and April (ca.  $30\text{-}40 \times 10^6$  individuals per month). In simulation *Sb*, seeding at 8 g took place mainly in fall 2000 and to a lesser extent in March 2001.

No seeding was observed between mid-November 2000 and mid-March 2001. This corresponded to a seeding at a few milligrams in June and September 2000, with no seeding during summer 2000.

**Final distributions**

The observed and simulated distributions for simulation *Sa* were in reasonable agreement (Figure 4. 5). For “collées” oysters, the model simulated correctly the main peak (mass ca. 60 g), although the number of young individuals (mass ca. 8 g) was overestimated. For “pignes” oysters, the main peak (ca. 25 g) was correctly simulated but the height was lower.

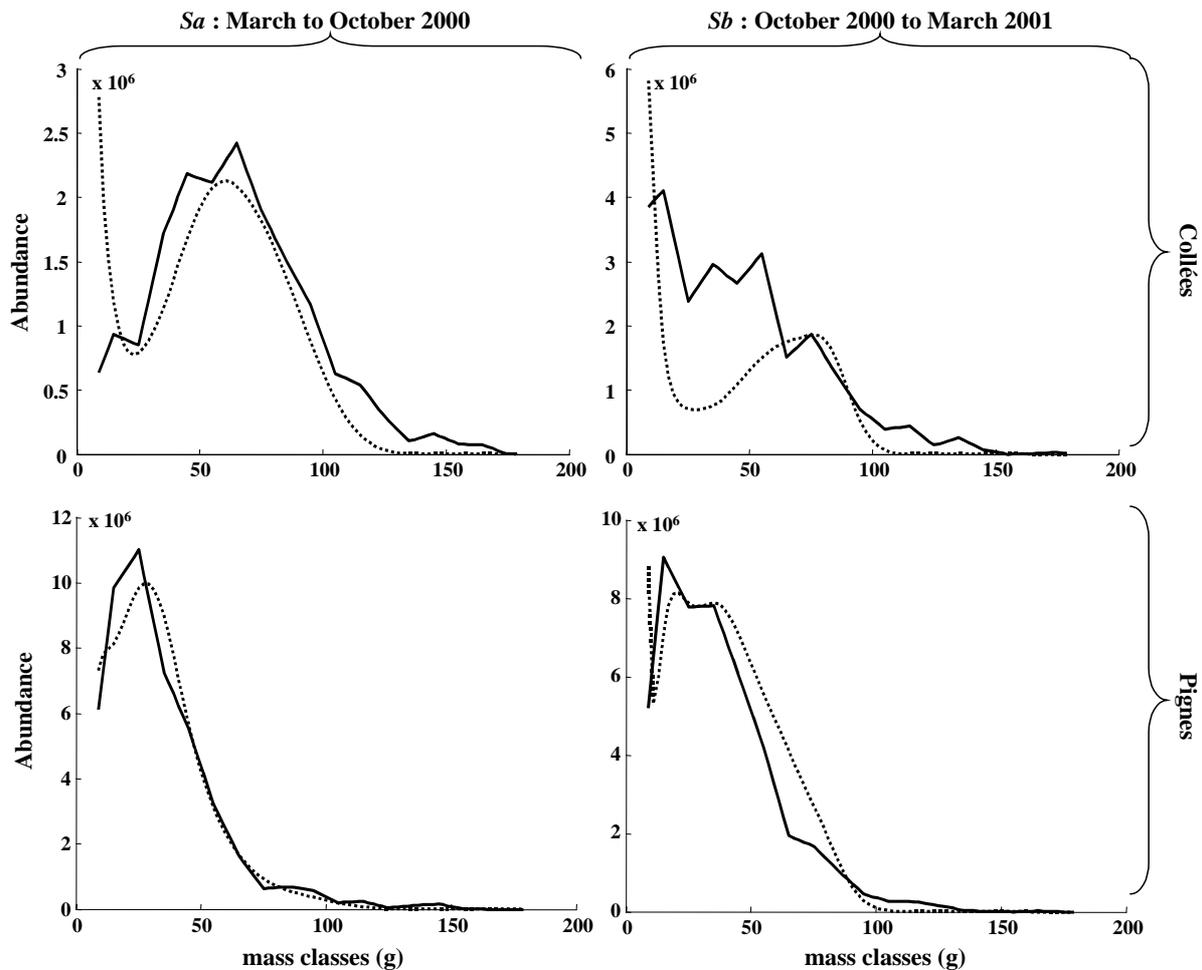


Figure 4. 5 : Observed (solid line) and simulated (dotted line) distributions of “collées” and “pignes” oyster standing stocks in October 2000 (simulation *Sa*) and March 2001 (simulation *Sb*).

The results of the simulation *Sb* contained more discrepancies between observed and simulated distributions, especially for “collées” oysters. The model did not reproduce the amount of individuals with masses between 10 and 65 g and overestimated the peak of very young individuals (ca. 8 g). However, the model simulated correctly the oyster cohort of

more than 65 g. For “pignes” oysters, the model accurately reproduced the single peak. Slight discrepancies were observed for smaller and higher masses. The number of individuals between 40 and 90 g was overestimated.

***Variations in standing stock and marketable production***

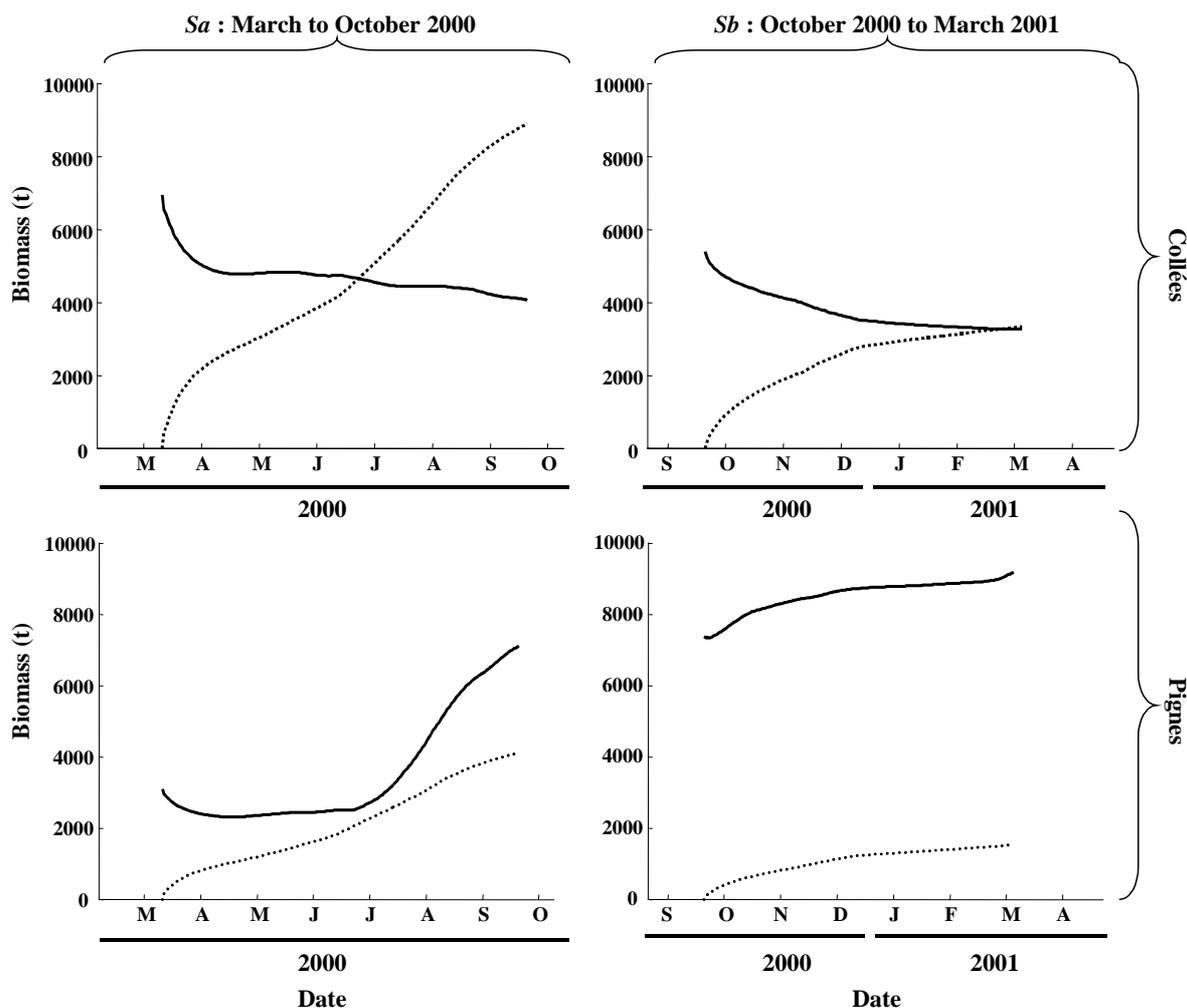


Figure 4. 6 : Variations in the standing stock (dotted line) and the cumulative production (solid line) simulated by the model from March to October 2000 (*Sa*) and October 2000 to March 2001 (*Sb*) for both culture methods.

In simulation *Sa*, the standing stock of “collées” oysters initially decreased at a high rate; several days into the simulation, the rate of decrease slowed and appeared more regular (Figure 4. 6). For “pignes” oysters, the standing stock decreased from

March (ca. 3,300 t) to the end of April (ca. 2,300 t) and then increased from May to October. Simulated standing stocks were assessed at 4,100 and 7,100 t at the end of the simulation period for “collées” and “pignes” oysters, respectively. In compa-

parison with the observed values, the simulated standing stocks were underestimated by about 1,300 and 200 t for “collées” and “pignes” oysters, respectively. The cumulative production increased to about 8,900 t and 4,100 t in October for “collées” and “pignes” oysters, respectively. The turnover of the populations that is defined as the ratio between the number of individuals seeded per year and the mean number of individuals in the Lagoon, was estimated at 0.51 and 1.96 per year for “collées” and “pignes” oysters, respectively.

In simulation *Sb*, the standing stock of “collées” oysters decreased regularly whereas the cumulative production increased to 3,340 t. For “pignes” oysters, the standing stock and the cumulative production increased slightly; at the end of the simulation, the cumulative production reached 1,520 t. In March 2001, simulated standing stocks were assessed at 3,300 and 9,200 t for “collées” and “pignes” oysters, respectively. The final standing stock of “collées” oysters was underestimated compared to the observed one (4,900 t), whereas the simulated value was overestimated for “pignes” oysters (8,300 t). The turnover of the populations was estimated at 0.26 and 0.2 per year for “collées” and “pignes” oysters, respectively.

Irrespective of the culture method, the model assessed the total annual production at about 17,900 t between March 2000 and 2001. Approximately 70% of the annual production was in spring and summer, whereas fall and winter were less productive seasons. The major part of the annual production came from the “collées” oysters (ca. 70%). According to standing stocks assessments, the oyster density in cultivated areas was estimated at ca. 260 and 520 oysters.m<sup>2</sup> for “collées” and “pignes” oysters, respectively. Consequently, the mean yields were calculated to

be ca. 25 and 21 kg.m<sup>-2</sup> in spring and summer for “collées” and “pignes” oysters, respectively (equivalent to around 12.5 and 10.4 t per culture table). These values decreased to ca. 13 and 3.5 kg.m<sup>-2</sup> in fall and winter for “collées” and “pignes” oysters, respectively (equivalent to around 6.5 and 1.7 t per culture table).

### Sensitivity analyses

Sensitivity analyses showed that the parameters governing the harvest (i.e.  $\alpha$ ,  $w_{\min}$  and  $w_{\max}$ ) had the most effect on stock and production (Figure 4. 7). A variation of  $\pm 10\%$  in  $\alpha$  and  $w_{\max}$  induced a mean variation of ca. 5% in both the stock and the production, and when the  $w_{\min}$  was varied this value reached more than 10%. The effect of  $w_{\min}$  on production was highest for “pignes” oysters in simulation *Sb* with a variation of ca. 23%. The magnitude of the change was dependent on the culture technique and the simulation period.

A  $\pm 10\%$  variation of the diffusion coefficient ( $K$ ) and the mortality rate ( $m$ ) had almost no effect on stock and production. Varying the water temperature threshold ( $S_T$ ) used for “pignes” oysters in the simulation *Sa* caused a 5% mean variation in the stock but no variation was observed in the production.

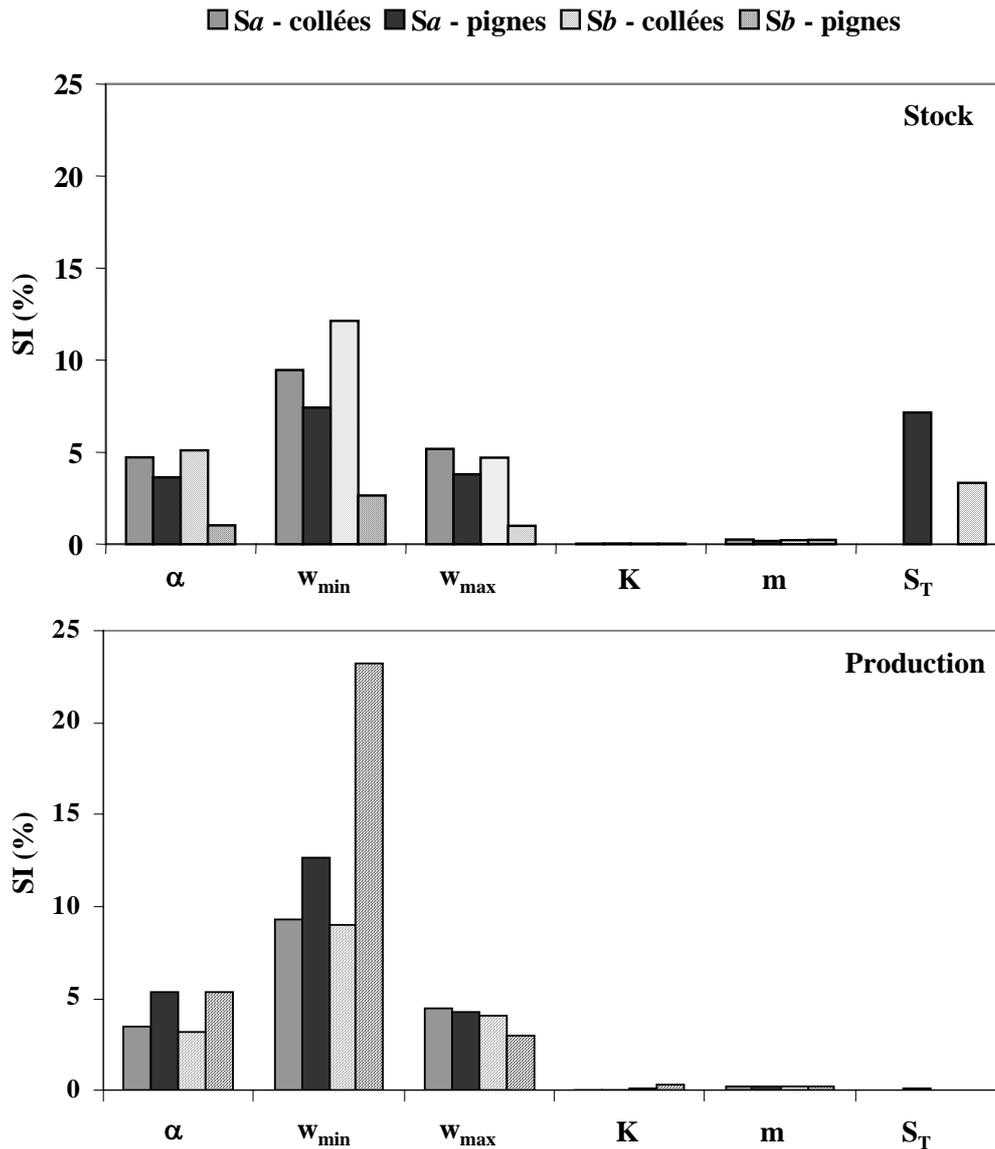


Figure 4. 7 : Sensitivity index computed for individual parameters for each simulation period (*Sa* and *Sb*) and both culture methods.

A  $\pm 20\%$  variation in seeding and harvest monthly frequencies had minimal effects on stock and production, except for the seeding of “pignes” oysters (Figure 4. 8). After one year, the standing stock of “pignes” oysters reached  $9,200 \text{ t} \pm 370 \text{ t}$  (SD over the 100 simulations) when variations in the seeding timetable were made, and  $9,200 \text{ t} \pm 14 \text{ t}$  (SD) for variations

in the harvesting timetable. In comparison, the effect on the production of “pignes” oysters was small (cumulative production of  $5,200 \text{ t} \pm 34$  and  $\pm 23 \text{ t}$  (SD) for seeding and harvest variations, respectively). The “collées” oysters had standard deviations for stock and production values that varied between  $\pm 21$  and  $\pm 103 \text{ t}$  (Figure 4. 8).

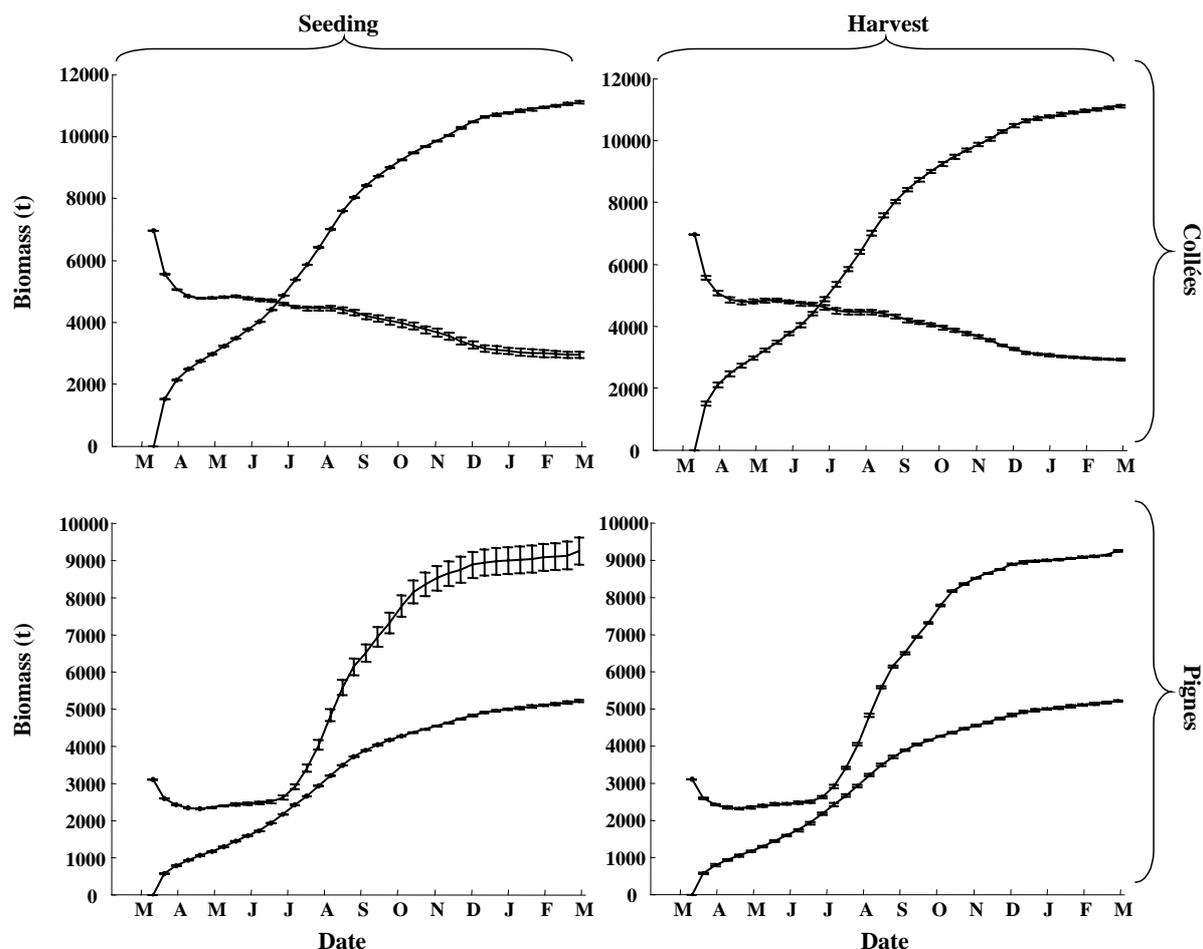


Figure 4. 8 : Model sensitivity to seeding and harvesting timetables. For each parameter and each culture method, mean standing stock and cumulative production are presented with their standard deviation over the 100 simulations.

## Scenarios

### *Scenario 1: seasonal variations in oyster growth rate*

Because of oyster growth seasonality and the time needed to reach a marketable mass, the production and the shape of the production curve were dependent on the seeding date (Figure 4. 9). For oysters seeded from January to June, production began between 5 and 7 months after seeding. The harvest timetable yielded two peaks of production having different heights according to the month of seeding. The first peak occurred between 7 and 11 months after seeding and corresponds to the end of the first year of growth

(September to December). The second peak corresponds to the summer of the second year and occurred 14 to 19 months after seeding. All oysters were harvested after, at most, about 21 months of rearing.

For oysters seeded from July to December, production began between 9 and 11 months after seeding. A seeding in July and August led to one major peak of production in the summer subsequent, and harvest was less spread out (ca. 7 months). When a seeding occurred between September and December, two peaks were recorded. All oysters were harvested after, at most, about 24 months of rearing. Cumulative productions were similar whatever the seeding month, although oysters seeded from April to August (ca.

94 kg) were somewhat higher than those seeded during October through December

(ca. 87 kg) (Figure 4. 9).

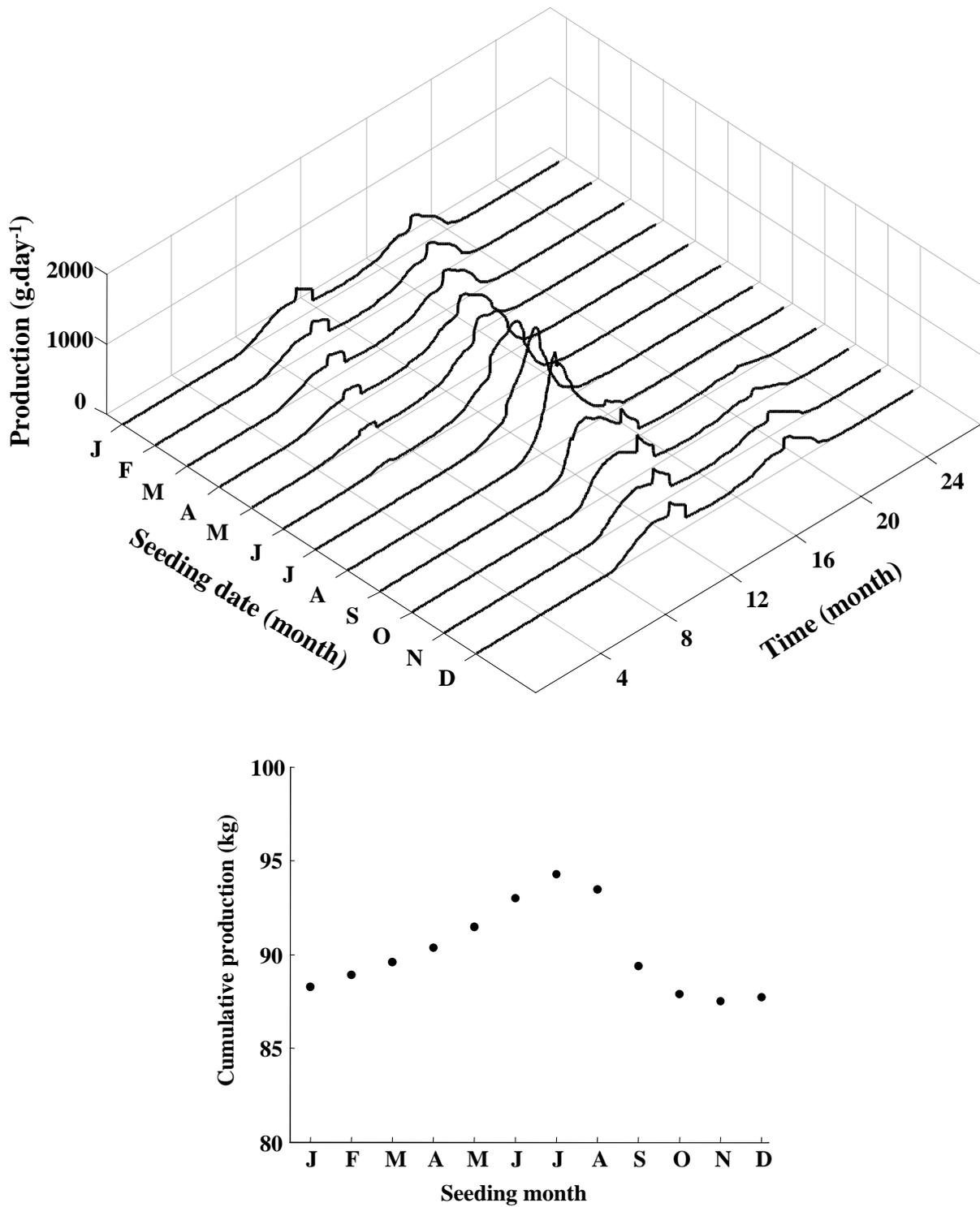


Figure 4. 9 : Effect of the seeding month on the daily marketable production and the cumulative production obtained from 1000 oysters.

**Scenario 2: inter-annual variations in oyster growth rate**

Long-term simulations using minimum and maximum growth rate values showed that “collées” oysters had a large decrease in standing stock during the first year of the simulations (Figure 4. 10). The decrease was more pronounced when the growth rate was maximised. At the end of first year, the standing stock reached ca. 3,200 t and 3,600 t for the maximum and minimum growth rates, respectively. During the second year the increase in the standing stock progressed regularly and the standing stock remained at higher levels when the growth rate was minimised. The

model reached equilibrium in the third year. The standing stock then varied between 3,000 and 3,600 t when the growth rate was maximised and 3,600 and 4,600 t when it was minimised. Stock values fell to a minimum level the first half of the year and rose to maximum levels during the second half. A large decrease was noticeable at the end of the year. The maximum annual production was obtained during the first year of the simulation (ca. 10,600 t and 8,700 t for the maximum and minimum growth rates, respectively). At equilibrium, the annual production values for the maximum and minimum growth rates were somewhat similar (ca. 5,800 t and 5,600 t, respectively).

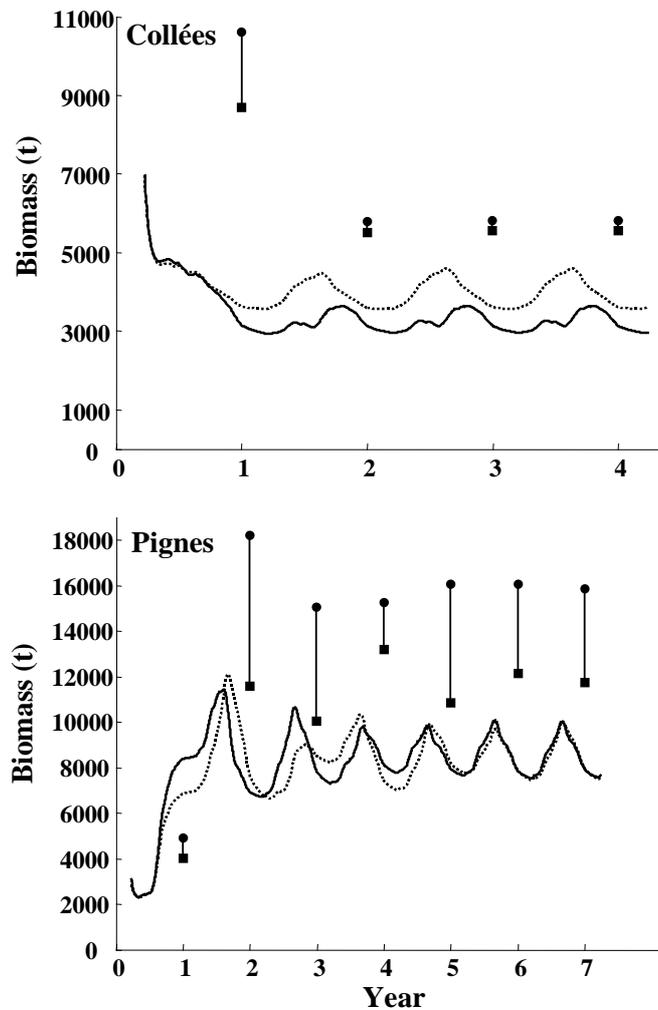


Figure 4. 10 : Effect of a growth rate variation on short and long term variations of the standing stock and annual production for both culture methods. Standing stock is represented by a solid line for maximum growth rate and a dotted line for minimum growth rate. Annual production is represented by a circle for maximum growth rate and a square for minimum growth rate.

With respect to the “pignes” –type oysters, the model needed about 6 years to reach equilibrium (Figure 4. 10). The standing stock increased steadily during the first year of the simulation and reached a value of ca. 8,400 t and 6,800 t for the maximum and minimum growth rates, respectively. After the sixth simulation year, the oscillations stabilised between 7,500 and 10,000 t in both cases. The cumulative production was very low in the first year (ca. 4,900 t and 4,000 t for the maximum

and minimum growth rates, respectively); at equilibrium the cumulative production reached a value of ca. 16,000 t and 11,700 t for the maximum and minimum growth rates, respectively. In contrast to the results for the “collées” oysters, the minimum growth rate drastically reduced the annual production when equilibrium conditions were reached in the model.

**Scenario 3: effect of a harvesting closure**

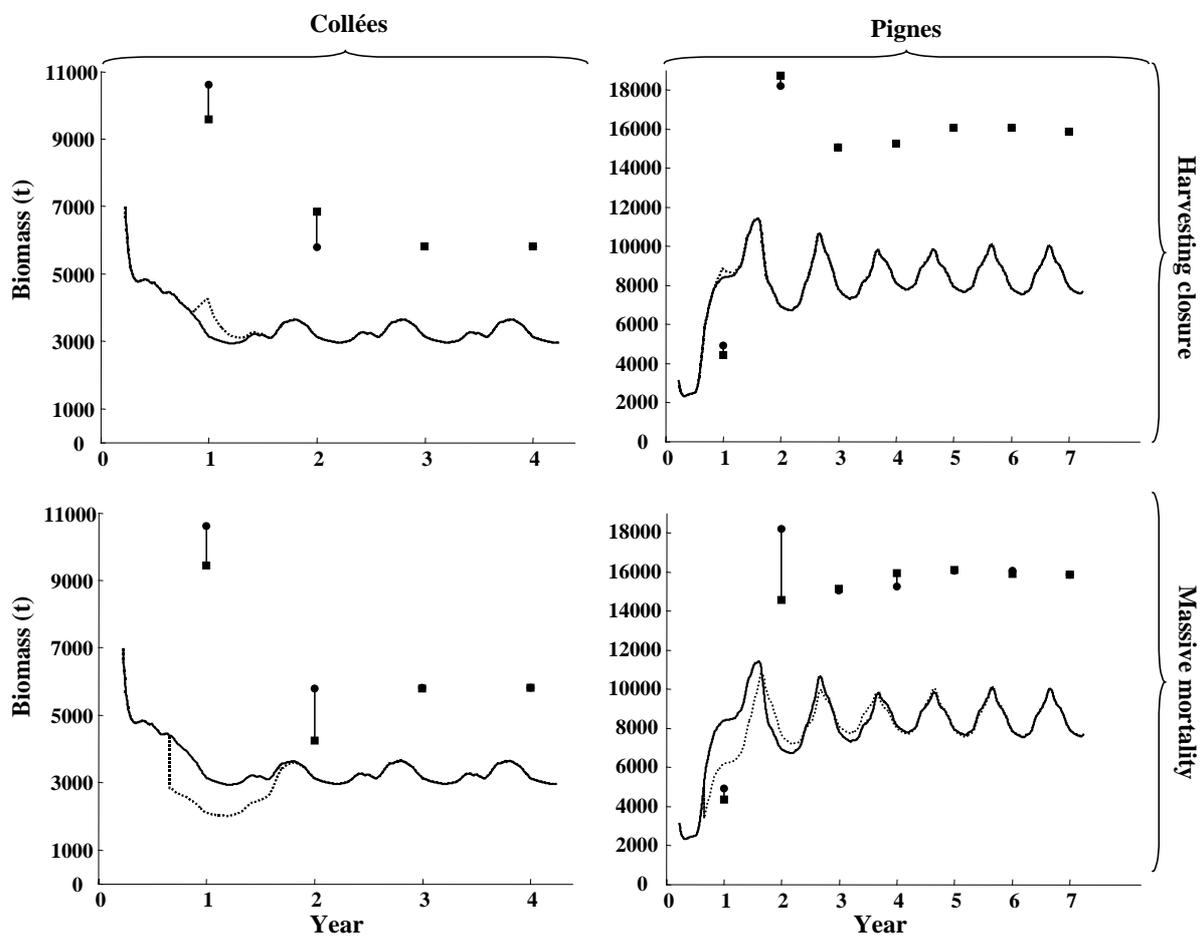


Figure 4. 11 : Effect of a harvesting closure and a massive summer mortality on short and long term variations of the standing stock and annual production for both culture methods. Standing stock is represented by a solid line for simulations without closure and mortality and a dotted line for simulations with closure or mortality. Annual production is represented by a circle for simulations without closure and mortality and a square for simulations with closure or mortality.

For “collées” oysters, a harvesting closure implied a decrease of ca. 1,000 t in the cumulative production of the first year of a simulation compared to a simulation without a closure (Figure 4. 11); this decrease was offset in the second year by an increase of 1,000 t. As a consequence of the closure, the standing stock increased by 1,000 t during the first year. Simulation values with and without harvesting closure became similar during the second year for standing stock, and during the third year for cumulative production.

Parallel effects of harvest closure were observed on “pignes” oysters, but they were less pronounced. The cumulative production loss due to harvesting closure was estimated at ca. 500 t for the first year and offset by an increase in the standing stock of +500 t. The loss of cumulative production in the first year was compensated for by the estimated increase in production during the second year. Simulation values with and without closure became similar during the third year for both the standing stock and the cumulative production.

#### ***Scenario 4: effect of a massive mortality***

A massive summer mortality of “collées” oysters, implied a decrease of ca. 1,200 t and 1,600 t in the estimated cumulative production during the first and the second years, respectively (Figure 4. 11). The decrease in the standing stock was ca. 1,100 t during the first year. Simulation values with and without mortality became similar during the third year of simulation.

For “pignes” oysters, the decrease in the estimated cumulative production was ca. 600 t the first year and reached ca. 3,700 t the second year. The decrease in the standing stock reached ca. 2,200 t for the first year of the simulation. Estimates with and without mortality became similar during the fifth year.

## **Discussion**

### **Parameterisation of the model: comparison with the previous study**

#### ***Growth variability***

In this study, a value of 0.05 for the diffusion coefficient was sufficient to reproduce the inter-individual growth variability observed in our growth experiments. In Gangnery et al. (2001), we set K to the value of 0.8. The difference between the two K values could be explained in part by the variance in the observed data. In the previous study, the calibration of K relied on growth data recorded from “collées” oysters during a period of ca. 9 months (March to December 1998); at the end of the experiment, the maximum mean standard deviation of mass was ca. 25 g.

In the experiments conducted during 2000-2001, the maximum mean standard deviation was lower for a longer duration (i.e. 12 months): 24 and 19 g for “collées” and “pignes” oysters, respectively. The higher inter-individual variability observed in 1998 could be due to the higher mass reached by these oysters at the end of experiments (masses higher than 100 g were observed) and could yield a higher value of the diffusion coefficient. However, sensitivity analyses showed that K was not a key parameter in the model predictions.

#### ***Seeding***

In comparison with the parameterisation used in the previous work, information available on seeding was more detailed, especially concerning the timetable used by oyster farmers. Monthly seeding frequencies were applied in the current model, whereas previously seeding was

assumed to be constant, except during summer (July 01 to September 30) when seeding was zero.

### **Harvest**

Parameters used to simulate the harvest have been substantially modified in the present model. Monthly harvest frequencies gave a more precise harvest timetable in the updated model. In the previous version of the model, the dependence upon time was introduced by three coefficients, allowing only three periods with different harvest rates in the simulations. According to the results obtained from the interviews with oyster farmers, the minimum mean mass at harvest ( $w_{\min}$ ) was higher than the value used in the earlier model (75 g vs. 60 g), and the maximum mean mass at harvest was ca. 125 g (cf. Partie 2, Chapitre 2). However, individuals with a mass higher than 125 g were observed in distributions of standing stock assessments (Figure 4. 3); therefore, the  $w_{\max}$  value was set to 180 g, which represents the maximum mass observed (Figure 4. 3). Previously, the  $w_{\max}$  was set to 120 g according to preliminary interviews (Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1).

The new parameterisation suggested that the curvature parameter of the harvest sigmoid function ( $\alpha$ ) should be re-estimated. In the previous work,  $\alpha$  was set to 3 to obtain a mean mass at harvest of ca. 90 g. Using the same value of  $\alpha$  in the updated model resulted in a mean mass at harvest of ca. 120 g. In order to obtain a mean mass of 90 g at harvest,  $\alpha$  would have to be set to 1. An  $\alpha$  value of 1 led to the poorest fit of the model with the observed distributions. We found a reasonable agreement between observed and simulated data using an  $\alpha$  value of 2 and obtained a mean mass at harvest of about 106 g. This compromise was also justified by the fact that the mean mass at harvest observed in the lagoon was

affected by inter-annual variability. For example, Buestel et al. (1998, 2001) showed that the mean mass at harvest was 95 and 102 g in December 1996 and 1999, respectively. This variability was due mainly to the inter-annual variability of the growth rate related to environmental conditions.

### **Model calibration**

Irrespective of the culture method used, the population dynamics model reproduced well the distributions recorded in October 2000. The adjustment was less accurate in March 2001, in particular for the “collées” oysters. For this oyster type, the model underestimated the standing stock of individuals weighing between 15 and 65 g. A transfer of oysters from “pignes” standing stock to “collées” standing stock, which was not taken into account in the model, could explain this underestimation. This transfer is used frequently by oyster farmers at two points in the rearing cycle (cf. Partie 2, Chapitre 2). “Pignes” oysters could be transferred after 1 year of growth in the lagoon when their mean mass reaches ca. 30 g. Or, the fraction of “pignes” oysters that did not reach a marketable mass at harvest (i.e. after a “normal” rearing cycle of  $\pm 18$  months), could be kept, cemented on ropes, and then transferred to the “collées” standing stock; this process may occur with oysters having a maximum mean mass of ca. 50 g. The model’s overestimate of “pignes” oysters with a mass between 40 and 60 g in March 2001, suggests such a transfer.

### **Oyster production in the lagoon**

In Gangnery et al. (2001), we obtained a production of ca. 10,000 t of “collées” oysters between March and December 1999. To compare production assessments, we have run a new simulation for the year 1999 with the parameterisation developed in this study; only the growth model and the diffusion coefficient previously

parameterised were conserved. The number of individuals seeded was optimised on the basis of the distribution of the standing stock as recorded in November 1999. Under these conditions, the model assessed the production at ca. 11,800 t in December 1999 (simulation not shown) which is slightly higher than both the value estimated previously (10,000 t) and the value estimated for “collées” oysters in simulation *Sa* (March - October 2000, the production was ca. 8,900 t). The numbers of individuals seeded during the simulation period were  $9.2 \times 10^7$  and  $4.7 \times 10^7$  in 1999 and 2000, respectively. Seeding was higher in 1999 along with the amount of standing stock at the end of the year (i.e. 8,850 t in November 1999 and 5,400 t in October 2000). The model assessed similar marketable productions in both 1999 and 2000.

During 2000-2001, the population dynamics model assessed the annual oyster production of the lagoon at ca. 17,900 t. This predicted production is higher than the generally quoted production value for the lagoon of ca. 13,000 t (Anonymous, 1998). Using long-term simulations, the model predicted a theoretical annual production of ca. 21,800 t (5,800 t from “collées” and 16,000 t from “pignes” oysters).

An annual production of 17,900 t yields an average P/B ratio of 1.7 (with a mean standing stock of 10,300 t), but the simulations showed that the P/B ratio varied during the year and some periods were more favourable to higher production. During spring and summer, the P/B ratio was 1.58, whereas this value dropped to 0.39 in fall and winter.

The model also showed that the two culture methods made different contributions to the total production and had different levels of productivity. In 2000-2001, it was the “collées” oysters that made the major contribution to the total

production. This culture method also had a higher P/B ratio (ca. 2.88) than for “pignes” oysters (ca. 0.93). Thus in our model, “collées” oysters clearly appeared to be advantageous for oyster farmers in terms of productivity and mean yields, which especially in fall and winter, also appeared higher for “collées” oysters.

In comparison with other French basins, which support an important volume of shellfish culture, Thau Lagoon had the highest P/B ratio. In Normandy, P/B values ranged between 0.5-0.7 depending on the site (Gouletquer et al., 1994). For Marennes-Oléron Bay and the Bay of Bourgneuf, the P/B ratio reached 0.4 and 0.3, respectively (Héral, 1993 and Barillé-Boyer et al., 1997). The data available in the literature on P/B ratios recorded from ecosystems supporting oyster culture are sparse. Nevertheless, the high P/B ratio and the high productivity of Thau Lagoon were also confirmed by the high growth rates as was seen previously (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3).

### Resource management

To maximise production, a seeding in July would have a slight advantage for oyster farmers in the Thau Lagoon. However, the timing of market demand and the type of market also have to be considered, because it determines when the preferential harvest periods are and the marketable mass of oysters. For instance, the production was less spread out for a seeding in July and August compared to a seeding in December. In addition, the rearing time was shorter for a seeding during the first half of the year. The mean mass at harvest differed according to the seeding date, with a maximum mean mass for seeding dates in July (ca. 105 g), and a minimum mean mass obtained for seeding dates in November-December (ca. 99 g).

The model also showed how the standing stock and the production are affected by

events like inter-annual variations in the growth rate, a bloom of toxic algae implying a temporary harvesting closure, or an anoxic crisis causing massive mortality in the oyster stocks. For a decrease in the growth rate the model predicts losses in short-term production (i.e. during the first year) would be high for both culture methods (ca. 18% loss). Long-term annual production would remain relatively unaffected for “collées” oysters but were rather different for “pignes” oysters with a loss of ca. 26% when the growth rate decreases.

For the two other scenarios (a harvesting closure in the event of a toxic algae bloom, or mass mortality due to an anoxic conditions in the water column) predictions for long-term production by both culture methods remained similar to the null condition. However, the model predicted smaller production in the short-term (i.e. in the two first years) especially in the case of a massive mortality. However, the same strategies of seeding and harvest were used in each year following the event, something that the oyster farmers would probably not do. The farmers would possibly apply different rearing strategies such as an intensive seeding the year following an anoxic crisis. Thus, our model would predict well the short-term changes due to the event, but additional information about the oyster farmers' strategies would be required to make accurate long-term predictions.

## Conclusion

In this study, the parameter estimates of a previously published population dynamics model was improved by adding new information on oyster growth rates in a Mediterranean coastal lagoon and the resource management techniques (i.e. seeding and harvest) applied by oyster farmers. The model was then used to assess the oyster production. Several data sets on standing stock distributions

provided the initial conditions for the simulations and calibration. Between March 2000 and March 2001, the annual oyster production was estimated to be 17,900 t. The major part of this production was obtained in spring and summer from one culture method: the “collées” oysters. Long-term simulations reached equilibrium at a theoretical annual production of ca. 21,800 t.

The model was also used to estimate short- and long-term losses in marketable production that were related to different scenarios. Minimising the oyster growth rate implied long-term losses of production would be higher for “pignes” oysters (26% loss at equilibrium compared to the maximum growth rate) than for “collées” oysters (4% loss at equilibrium). A temporary harvesting closure or a massive mortality had short-term effects on production, but no lasting long-term effects for either type of culture method. In the case of the harvesting closure, losses predicted during the first year of the simulation were compensated for in the second year, when rearing practices were unchanged. Nevertheless, using this model for accurate resource management requires following changes in the oyster farmers rearing practices after environmental events. The model was shown to be particularly sensitive to parameters governing the harvest and the applicability of this type of model depends on these parameters being well known.



## Partie 4

Dynamique des populations de moules,  
*Mytilus galloprovincialis*

## Chapitre 5

# Application of a population dynamics model to the Mediterranean mussel, *Mytilus galloprovincialis*, reared in Thau Lagoon (France)

---

*De l'article accepté sous réserve de corrections à la revue Aquaculture (Gangnery A., Bacher C. and Buestel D.).*

### ▪ Résumé

Un modèle de dynamique des populations d'huîtres cultivées dans le bassin de Thau est appliqué aux populations de moules (*Mytilus galloprovincialis*) cultivées dans le même site. Ce modèle est représenté par une équation continue de l'abondance des moules en fonction de la croissance, de la variabilité inter-individuelle de la croissance et de la mortalité. Le modèle de croissance est calibré sur des données de croissance, température (T, °C) et de concentration en matière organique particulaire (POM, mg.l<sup>-1</sup>) mesurées dans le bassin entre mars 2000 et octobre 2001. Le taux de croissance (G in g.j<sup>-1</sup>) est modélisé en fonction de POM, T et de la masse totale individuelle, w selon l'équation  $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot w^d$ . Un coefficient de diffusion (valeur de 0,01) simule la variabilité inter-individuelle de la croissance dans l'équation générale de dynamique de population. Le modèle de dynamique de population tient compte des stratégies d'élevage des mytiliculteurs en utilisant les calendriers de mise en élevage et de récolte (obtenus lors d'enquêtes réalisées auprès des producteurs au printemps 2001) et d'autres critères (i.e. masse des individus à la mise en élevage et à la récolte, densités d'élevage) pour estimer les flux entrant et sortant dans le bassin. Des simulations à long-terme des

variations du stock et de la production commercialisable de moules montrent qu'à l'équilibre, le stock varie entre 3 600 et 4 300 t (l'équilibre est atteint au bout de 3 années) et la production annuelle de moules est estimée à 5 400 t. Les prédictions du modèle sont particulièrement sensibles aux paramètres gouvernant la récolte. Les résultats suggèrent que l'été est la meilleure période de mise en élevage pour minimiser la durée de la récolte.

### ▪ Abstract

A population dynamics model developed for oysters cultured in Thau Lagoon was applied to the mussel, *Mytilus galloprovincialis*, that are raised in the same area. This model is based on a continuous equation of mussel abundance as a function of mortality rate, individual growth rate and inter-individual growth variability. The growth model was calibrated with growth, water temperature (T, °C) and particulate organic matter concentration (POM, mg.l<sup>-1</sup>) data that were measured in the lagoon between March 2000 and October 2001; the daily growth rate (G in g.day<sup>-1</sup>) was modelled as a function of POM, T, and the total individual mass, w, with the equation ( $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot w^d$ ). A diffusion coefficient (value of 0.01) simulated the inter-individual growth variability in the general population dynamics equation. The population dynamics model used seeding and harvesting timetables (collected during

interviews of mussel farmers in Spring 2001) and other criteria (i.e. mass of individuals at seeding and harvest, rearing density) for estimating inputs and outputs for the basin; thus the cultivation strategies of mussel farmers were explicitly included in the model formulation. Simulations of long-term variations in the standing stock and the marketable production of mussels showed that predicted variations in the standing stock at equilibrium were between 3,600 t and 4,300 t (equilibrium conditions reached in 3 years) and the annual production of mussels was estimated at 5,400 t. The model results are particularly sensitive to parameters governing the harvest. The results suggest that summer-

time is the best period for seeding to shorten the harvest duration.

## Introduction

The mussel species, *Mytilus galloprovincialis*, is raised mainly in the Mediterranean and farming of this species is common along the coastlines of a number of countries in the region (i.e. France, Spain, Italy, Sicily, Greece and Tunisia; Smaal, 2002). This species has also been successfully introduced in South Africa, and now dominates other locally farmed species (i.e. *Choromytilus meridionalis*, *Aulacomya ater* and *Perna perna*) (van Erkom Schurink and Griffiths, 1993).

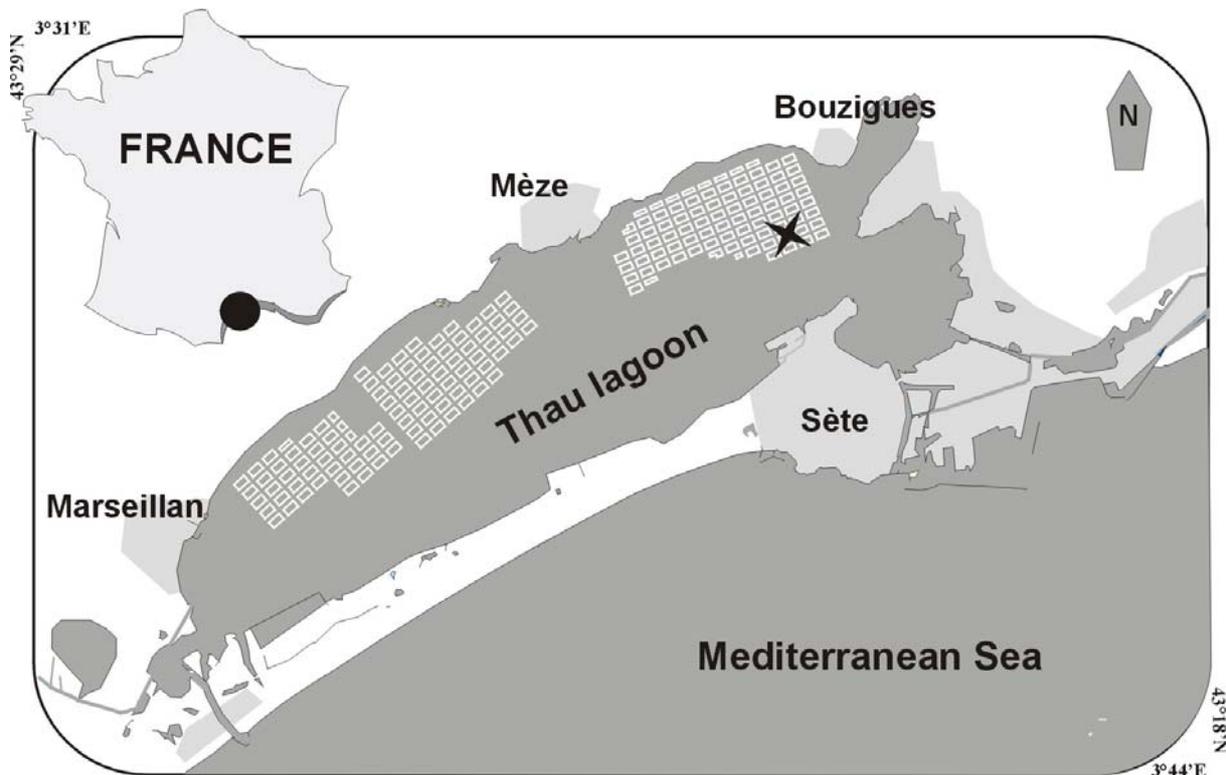


Figure 5. 1 : Map of Thau Lagoon showing shellfish culture areas (white rectangles) and the sampling site for environmental parameters and mussel growth surveys (cross).

In these regions, mussels are generally reared using a suspended culture system. In Thau Lagoon (France, Figure 5. 1), mussels are placed in tubular plastic nets, which are hung from fixed rearing structures (called “tables”) by ropes[see Gangnery et al. (2003) for a detailed

description of these structures – Partie 3, Chapitre 3]. Depending on the size of the seeded individuals, mussels should be thinned once or twice during the rearing cycle to reduce competition for food, thus promoting mussel growth and “fattening” (mass gain of the soft-body parts). Two

new ropes of transferred mussels are created from each starting rope; however, the process of thinning represents a considerable investment in terms of both work-hours and cost for mussel farmers. As a consequence, mussel farmers increasingly have begun to reduce the density of mussel seed, but use a larger individual seed mussel in order to avoid having to thin out their mussel stock (Partie 2, Chapitre 2). Mussel biomass in the lagoon depends on the natural spat fall that is collected from cultured oysters. Recent estimates of the standing stock grown in Thau Lagoon showed that mussel biomass fluctuated from 2,000 t to more than 5,000 t (Partie 2, Chapitre 2). Mussel biomass has increased during the last years, but the annual production is not known.

The objectives of this study were:

- 1) to measure the growth of *Mytilus galloprovincialis* in the lagoon and calibrate a growth model,
- 2) to develop and calibrate a population dynamics model,
- 3) to use this model for simulations of long-term variations of the mussel standing stock and to estimate the marketable production of mussels over the same period.

The growth model relies on mussel growth and environmental data measured in the lagoon over the years 2000 and 2001, and input (seeding) and output (harvest) fluxes were based on interviews with mussel farmers in the region about their farming practices. The population dynamics model presented in this study was first developed for oysters (Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1); the same approach is now extended to estimate variations in the mussel standing stock and to predict their marketable production over different time frames. A similar type of model has been

applied successfully to exploited populations of cockles and cultured mussels in Saint-Brieuc Bay [Brittany, France, Gros and Hamon (1989) for cockles and Guarini (1994) for mussels].

## Material and methods

### Population dynamics model

The model used here was originally described and applied to oyster production (Gangnery et al. 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1) in the Thau Lagoon. The standing stock dynamics were described with an equation based on growth and mortality (Gurney and Nisbet, 1998). This equation was modified with the harvesting rate and the individual growth variation expressed as a random dispersion of mass. Equation 5.1 expresses the variation in the number of individuals whose total individual mass is  $w$  (g), at time,  $t$  (day):

$$5.1) \quad \frac{\partial}{\partial t} n(w, t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w, t) \cdot n(w, t) = \\ K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w, t) - m \cdot n(w, t) \\ - r(w, t) \cdot n(w, t)$$

where  $n(w,t)dw$  is the number of individuals whose mass is in the range,  $w$  to  $w + dw$ , at time,  $t$ ;  $G(w,t)$  is the growth rate ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ );  $K$  is the diffusion coefficient ( $\text{g}^2\cdot\text{day}^{-1}$ ) and is related to the individual growth variance;  $m$  is the mortality rate ( $\text{day}^{-1}$ ) and is independent of both individual mass and time; and  $r(w,t)$  is the harvesting rate ( $\text{g}\cdot\text{day}^{-1}$ ) and is a function of both individual mass and time. The population level is maintained through the seeding  $e(t)$  ( $\text{day}^{-1}$ ) of young mussels of mass  $w_0$ , which represents the minimum mass class. Equation 5.1 was solved with the semi-implicit Crank-Nicholson scheme [solution in Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1].

The total mussel standing stock,  $S(t)$ , in the lagoon and the instantaneous marketable production,  $P(t)$ , can be computed for time,  $t$ , with :

$$5.2) \quad S(t) = \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

$$5.3) \quad P(t) = \int_{w_{\min}}^{w_{\max}} r(w, t) \cdot n(w, t) \cdot w \cdot dw$$

where  $w_0$  is the total individual mass of new individuals,  $w_{\min}$  is the minimum individual mass required for harvest, and  $w_{\max}$  is the maximum mass.

## Growth model

An empirical growth model using growth and environmental data collected in 2000 and 2001 in the lagoon was developed to determine  $G(w, t)$ . These data were collected from mussels grown in the Thau Lagoon using the same techniques and materials as the mussel farmers. Mussel ropes fabricated by mussel farmers were used in the growth experiments. The seed individuals came from a population settled on the same area and were not calibrated before seeding. Mussels were placed in 5 m long tubular nets (one net corresponds to one rope) containing ca. 600 individuals.m<sup>-1</sup>. Mussel ropes were installed at one site, on two different occasions: March (Survey 1) and September 2000 (Survey 2) (Figure 5. 1). The site was located in the vicinity of Bouzigues, which includes three-quarters of the total mussel biomass raised in the lagoon. Water temperatures and particulate organic matter concentrations were recorded every second week between March 2000 and September 2001 one meter below the water surface at the study site (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3).

Mussels from Survey 1 were  $32.3 \pm 2.3$  (95% confidence limits) mm long and

weighed  $3.3 \pm 0.6$  (CL) g at seeding. Those from Survey 2 were  $29.6 \pm 2.4$  (CL) mm long and weighed  $3.1 \pm 0.8$  (CL) g. By using this size range, we avoided having to thin out during the rearing cycle. Mussel growth was monitored for one year after the ropes were installed. Twelve ropes were installed for each survey. One rope of mussels was sampled randomly every month during spring and summer and every second month during fall and winter. Three 10 cm long sections of a rope were chosen randomly for measurement. All the mussels in a selected section were removed from the rope and cleaned. A total of 40 mussels were ultimately sub-sampled from the three sections for growth measurements. Shell length and total mass were recorded for each individual. Soft tissues were removed and freeze-dried to obtain the total dry flesh mass per individual mussel. The dry shell mass was measured after 4 days drying at ambient temperature and humidity. Length-mass relationships were fitted with the equation  $M = a_1 \cdot L^{b_1}$ , where  $M$  represents the mass variables (total mass, dry flesh mass and dry shell mass) and  $a_1$  and  $b_1$  are adjusted parameters. The difference between surveys was assessed by comparing the allometric exponent using ANCOVA (Sokal and Rohlf, 1981).

A numerical model of growth was developed to predict growth as a function of the measured environmental variables. Growth rate ( $G$ , g.day<sup>-1</sup>) was modelled as a function of temperature, particulate organic matter and individual size according to the following equation:

$$5.4) \quad G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot w^d = dw / dt$$

where POM is particulate organic matter (mg.l<sup>-1</sup>),  $T$  is temperature (°C) and  $w$  is total individual mass (g). The starting conditions were growth estimates at the beginning of the experiments. The model run simulated 1 year, with a time step of

one day. Parameters of Equation 5.4 were estimated by optimisation using a simplex algorithm (Press et al., 1992).

### Inter-individual growth variability

The K coefficient was calibrated on the growth measurements recorded during 2000 and 2001. The population model, without seeding and harvest, simulated the average mussel growth and gave the standard deviation of the average mass. K was calibrated so that the best fit between the simulated and the experimental observed variances was obtained. Again, the simulation period was 1 year, with a 1-day time step and mass classes of 0.2 g.

### Seeding, harvest and mortality

#### Seeding

Three parameters were defined for mussel seeding: (i) the number of new individuals seeded in the lagoon, (ii) the mass of the individuals' seeded and (iii) the annual seeding timetable used by the mussel farmers. Data about these parameters were obtained directly through interviews conducted during Spring 2001 with the mussel farmers (cf. Partie 2, Chapitre 2). The total number of seeded mussels was not known exactly and had to be estimated. In Spring 2001, mussel culture occupied ca. 11% of the cultured area of the lagoon (total area devoted to shellfish culture is ca. 1.3 km<sup>2</sup>). Multiplying the area of mussel culture by the density criteria used in mussel farming (rope number per table: ca. 1000; mean rope length: ca. 4 m; mean number of mussels per meter of rope: ca. 560), estimated the number of mussels reared in the lagoon at about 645x10<sup>6</sup> individuals in Spring 2001. However, due to the constraint that the simulated stock values should be the same order of magnitude as the observed values (ca. 4,000 t), the annual total number of

individuals seeded in the lagoon was reduced to 323x10<sup>6</sup> in the simulations. Generally, mussels were seeded at individual masses that varied from a few milligrams up to approximately 5 g. Nonetheless, interviews with the mussel farmers showed that only a small fraction of the mussels were seeded at masses of a few milligrams; an average mass of 3 g was used in the simulations, which was similar to the average mass in the growth experiments.

According to the interviews, mussels were seeded regularly throughout the year (Figure 5. 2). However, a relatively low seeding season was observed during the summer months (June to August).

#### Harvest

Harvest depends on individual mass and the season. Mass dependence has been taken into account with a sigmoid function:

$$5.5) \quad r = \left( \frac{w - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right)^{\alpha}$$

where  $w$  is the total individual mass (g);  $w_{\min}$  is the minimum mass set for harvest;  $w_{\max}$  is the maximum mass and  $\alpha$  is the curvature parameter for the sigmoid. Mussels are harvested at a minimum shell length of ca. 60 mm (cf. Partie 2, Chapitre 2). Allometric relationships between shell length and the total individual mass determined with our growth data gave a mass value of ca. 18 g for a shell length of 60 mm, thus  $w_{\min}$  was set to 18 g. All mussels above 40 g ( $w_{\max}$ ) are harvested, which corresponds to the maximum value measured during standing stock assessments. Since no information was available on the mean mass at harvest, the sigmoid curvature parameter has been arbitrarily set to 1.

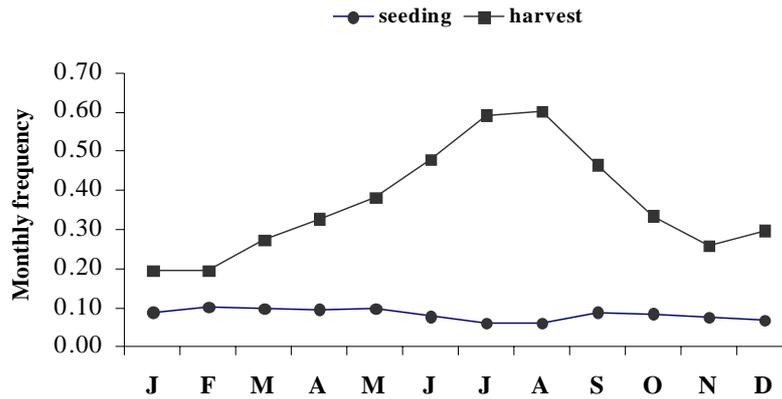


Figure 5. 2 : Seeding and harvesting timetables used by mussel farmers in Thau Lagoon.

The annual harvest timetable is shown in Figure 5. 2. Mussels are harvested mainly during July and August. The fraction  $r$  calculated by Equation 5.5 is then multiplied by the monthly frequency of harvest obtained from interviews.

### Mortality

The percentage of mortality,  $m$ , was not estimated during experiments and was set to 15% per year as reported in Pérez Camacho et al. (1991) for the period from thinning to harvest.

### Simulations

The parameter set discussed above (growth rate, inter-individual variability, seeding, harvest and mortality) was used to run the

population model. The model was then used to simulate long-term (5-years) variations in the standing stock and to assess the marketable production of mussels reared in Thau Lagoon for a given seeding event. Initial conditions were the mass distribution of the population recorded in March 2000 (Figure 5. 3).

Twelve simulations were also run to estimate how the seeding date affects the marketable production. In this case, the initial mass distribution was set to zero and 1000 mussels were seeded for a given month. The production level and the shape of the curve were compared by seeding month. All the simulations were integrated with a time step of 1 day and mass classes of 0.2 g for each simulation.

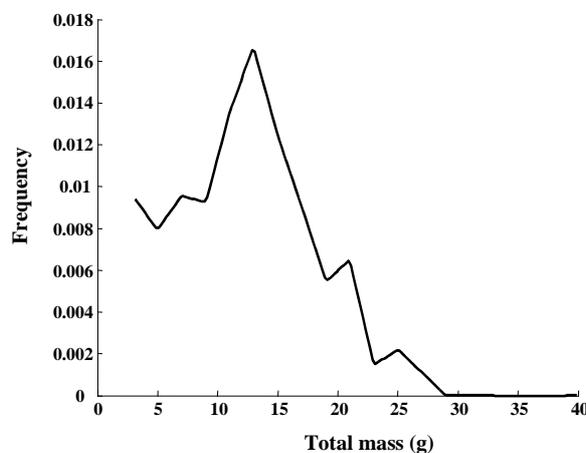


Figure 5. 3 : Initial distribution of the mussel standing stock used in the simulations and recorded in the lagoon during March 2000.

## Sensitivity analyses

Several sensitivity analyses were conducted on parameters that had high uncertainties: the individual mass at seeding ( $w_0$ ), the minimum and the maximum mass at harvest ( $w_{\min}$  and  $w_{\max}$ ), the curvature parameter of the sigmoid ( $\alpha$ ), the diffusion coefficient ( $K$ ) and the mortality rate ( $m$ ). Each parameter was modified by  $\pm 10\%$  and the results were analysed using a sensitivity index (SI), which calculates the variation in the stock and production:

$$5.6) \quad SI = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n \frac{|X_t^1 - X_t^0|}{X_t^0} 100$$

where  $n$  is the number of simulated days;  $X_t^0$  is the stock or the production value at time,  $t$ , predicted with the standard simulation; and  $X_t^1$  is the stock or the production value at time,  $t$ , predicted with a new parameter value. The mean of  $-10$  and  $+10\%$  the SI was calculated.

## Results

After the mussel growth rate and corresponding diffusion coefficient were determined, the population model was used to simulate the mass distribution and to derive the variations in the standing stock and production of mussels in the lagoon.

### Growth and environmental parameters

Mussel growth was seasonal with exponential growth during warm periods and a stationary phase during cold periods. However, in both surveys, a stationary phase was also observed during summer (July and August). This phase was more

pronounced in the Survey 2. For Survey 1, the growth cycle was divided in three parts (Figure 5. 4): 1) a lag phase during the first month of rearing, 2) an exponential phase from April to November 2000 and 3) a stationary phase in winter (from November 2000 to March 2001). With respect to the measured dry flesh mass, the stationary phase was also characterised by a loss of flesh mass. The three other variables (shell length, total mass and dry shell mass), a short stationary phase was also observed during summer, especially in July and August. The means of the final shell length, total individual mass, dry flesh mass and dry shell mass reached 58.9 mm, 17 g, 0.55 g and 5 g, respectively. After one year of growth, the mussels were close to marketable size (60 mm long).

For Survey 2, the growth cycle was also divided into three periods: 1) a period of slow growth during fall and winter (from September 2000 to March 2001), 2) a period of exponential growth during spring (from March to July 2001) and 3) a stationary phase during summer (from July to September 2001). A stationary phase was again characterised by loss of dry flesh mass. The means of the final shell length, total individual mass, dry flesh mass and dry shell mass were 48.8 mm, 10.4 g, 0.5 g and 3.4 g, respectively; the mussels in Survey 2 were far from marketable size at the end of the study period.

Length-mass relationships were highly significant.  $R^2$  ranged between ca. 0.90 for dry flesh mass ( $P < 0.001$ ) and ca. 0.95 for total mass and dry shell mass ( $P < 0.001$ ). For the total mass and dry shell mass,  $b_1$  was higher for mussels from Survey 1 ( $P < 0.001$ ; Figure 5. 5). The dry flesh mass had a higher  $b_1$  for mussels from Survey 2 ( $P < 0.001$ ). Overall,  $b_1$  values ranged between 2.64 and 3.16.

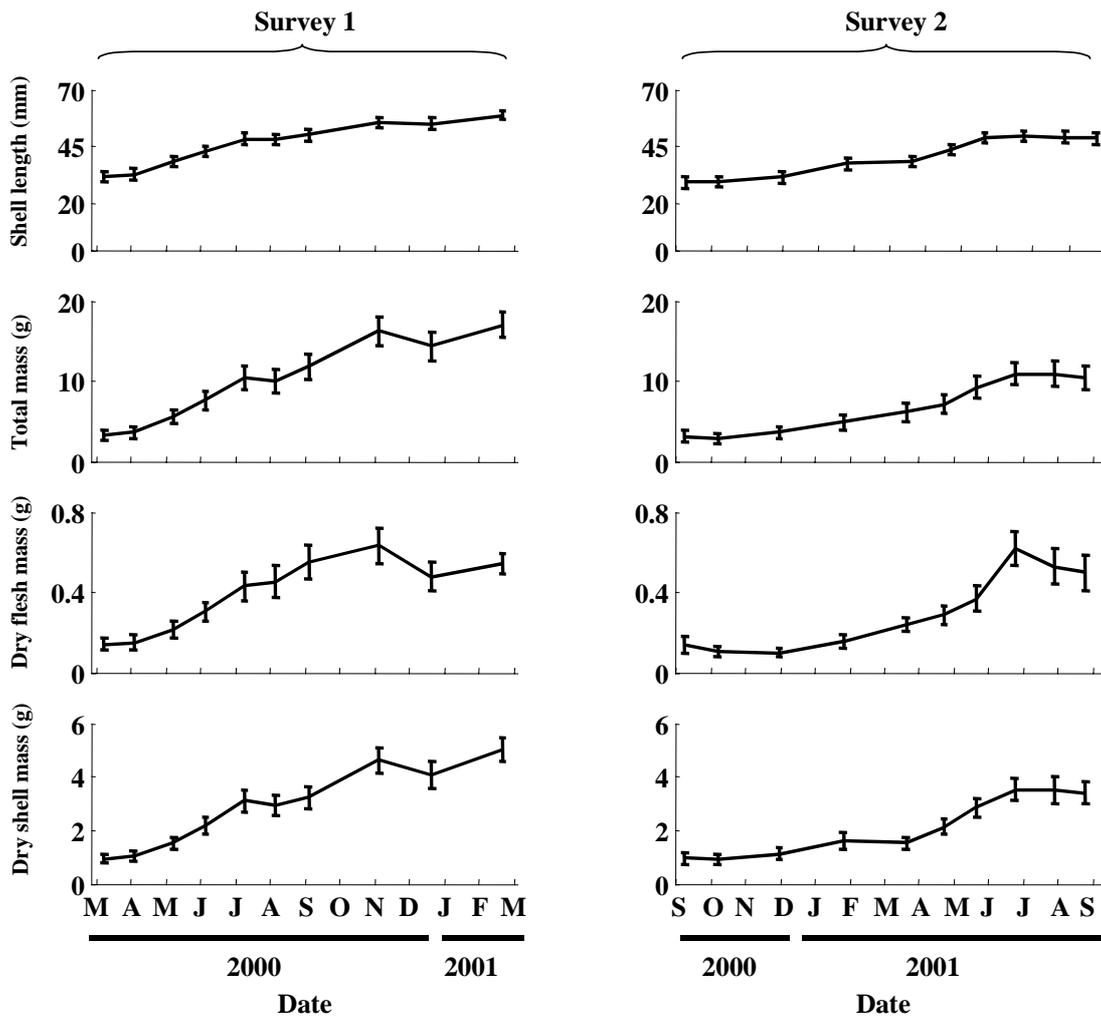


Figure 5. 4 : Variations (means and 95% confidence limits) in shell length, total individual mass, dry flesh mass and dry shell mass of mussels seeded in March (Survey 1) and September 2000 (Survey 2).

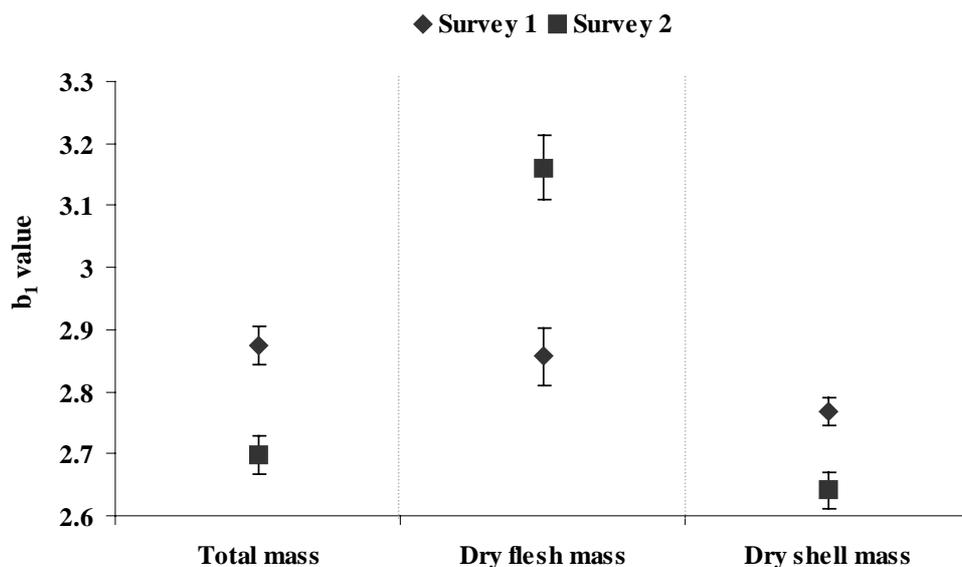


Figure 5. 5 : Values and standard errors of the exponent  $b_1$  from allometric relationships between shell length and mass variables for each survey.

Particulate organic matter recorded at the study site showed no seasonal pattern: the maximum value was  $1.7 \text{ mg.l}^{-1}$  in August 2000 and the minimum value was  $0.1 \text{ mg.l}^{-1}$  in June 2000 (Figure 5. 6). The POM concentration averaged  $0.77 \text{ mg.l}^{-1}$  during the experiment with higher minimum and maximum values during the first year of the study. The organic content of the seston ranged between 12% and 88% with

a mean value of ca. 41% (data not shown). The maximum temperature value was  $25.9^\circ\text{C}$  in August 2001 and the minimum measured temperature was  $8.7^\circ\text{C}$  in February 2001. Total chlorophyll *a* ranged between  $0.39$  and  $3.38 \text{ }\mu\text{g.l}^{-1}$  and averaged  $1.05 \text{ }\mu\text{g.l}^{-1}$  at the study site [data not shown, see Gangnery et al. (2003) – cf. Partie 3, Chapitre 3].

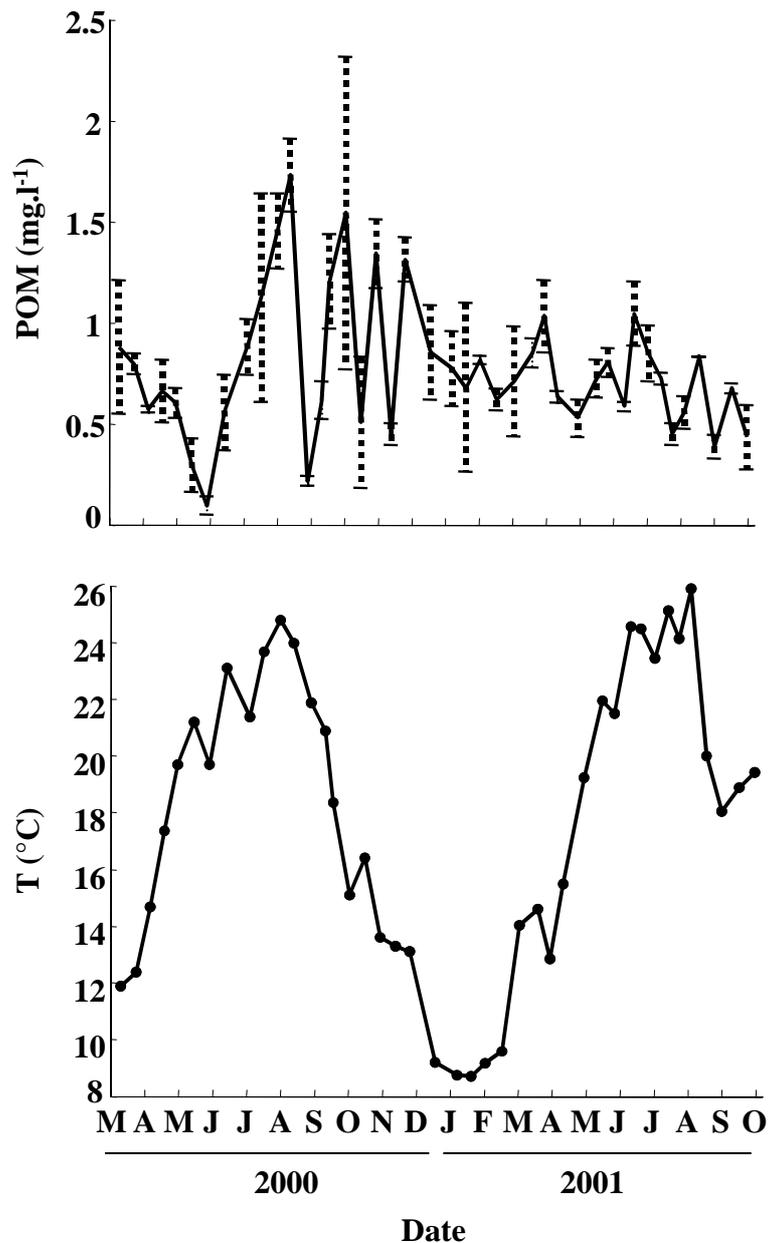


Figure 5. 6 : Variations in particulate organic matter (POM) and water temperature (T) recorded in the lagoon between March 2000 and September 2001. The mean POM is plotted with standard deviations.

Several forms of growth models were tested (simulations not shown) and the model depending on temperature and POM gave the best goodness of fit. The numeric form of Equation 5.4, including estimated parameters, is:

5.7)

$$G = 2.02 \cdot 10^{-3} \cdot \text{POM}^{-1.19} \cdot T^{0.42} \cdot w^{0.53}$$

A linear regression comparing observed data and simulated data generated by Equation 5.7 had a significant correlation

( $P < 0.001$ ,  $R^2 = 0.95$ , Figure 5. 7) and regression slopes between observed and predicted data were not significantly different from 1 ( $P < 0.001$ ). This model reproduced the short stationary phase observed in Survey 1 during Summer 2000. However, discrepancies were observed at the end of both experiments: especially for Survey 2, in which the stationary phase was not reproduced. For Survey 2, the model also slightly overestimated the conditions at the beginning of the growth experiment.

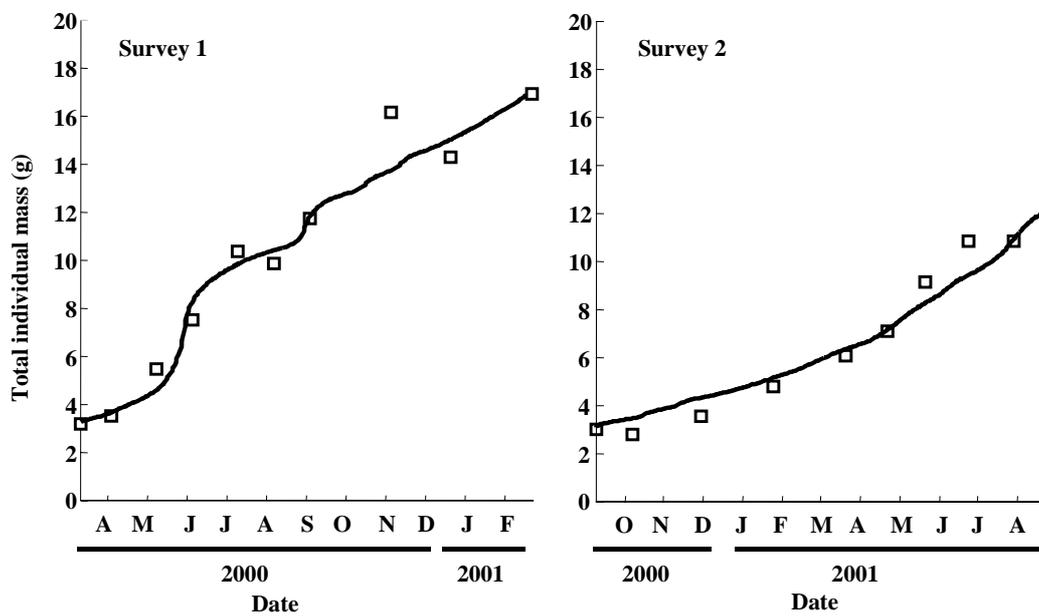


Figure 5. 7 : Mean individual growth in total mass simulated by the growth model (line) compared to observed values (squares) for each survey.

### Inter-individual growth variability

The diffusion coefficient was set to 0.01 after simulating the dynamics of the two populations surveyed during the growth experiments and the observed and simulated standard deviations agreed reasonably well; the correlation between the two series was highly significant ( $P < 0.001$ , Figure 5. 8) and the regression

slope between the observed and simulated standard deviations was not significantly different from 1 ( $P < 0.001$ , Figure 5. 8). In Survey 1, the growth variability was overestimated at the beginning and underestimated at the end of the growth pattern. In Survey 2, the K value of 0.01 slightly underestimated the entire growth variability.

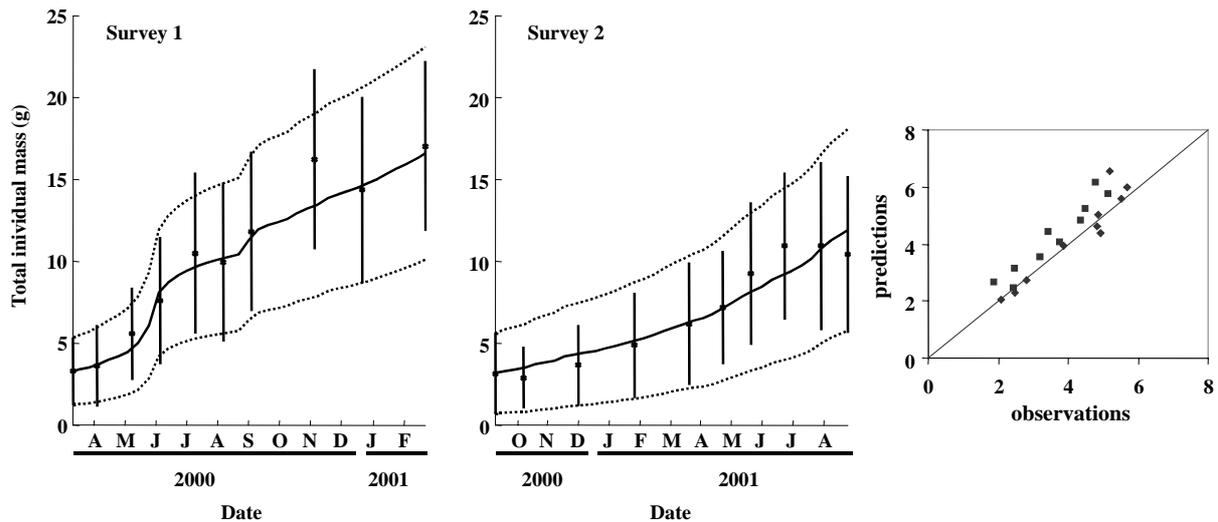


Figure 5. 8 : Mean mass and standard deviation (black bar) observed during experiments and simulated (dotted lines) by the population dynamics model applied to the initial mass distribution of each survey and the regression between observed and predicted standard deviations (diamonds for Survey 1 and squares for Survey 2).

## Simulations

The parameters used for simulations of the population dynamics are summarised in Table 5. 1. The model outputs mussel abundance per mass class for each time step (Figure 5. 9). Peaks of small individuals indicate seeding periods and the growth rate shifts each cohort along the mass axis. The abundance of a cohort

decreases with time due to the inter-individual variability of growth, natural mortality and harvesting. The minimum and maximum numbers of mussels in the lagoon were estimated to be ca.  $2.27 \times 10^8$  and  $4.2 \times 10^8$ , respectively. The mean mass at harvest was ca. 21 g and no mussel with a mass higher than 30 g appeared in the simulations.

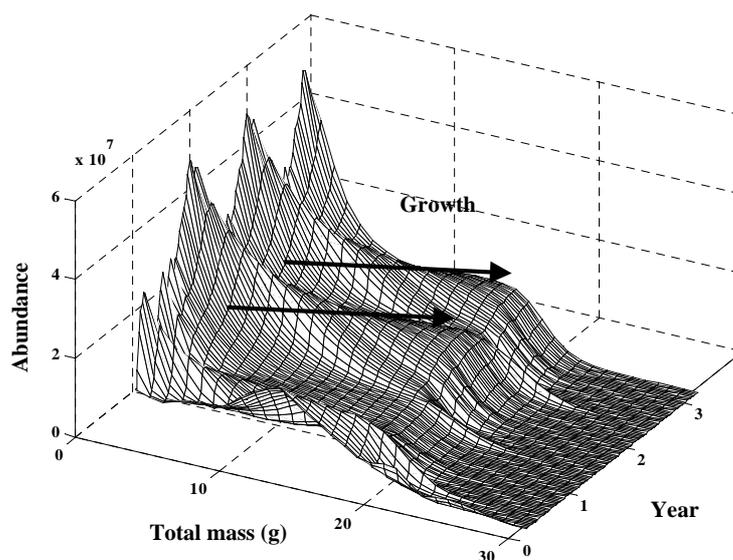


Figure 5. 9 : Variations in mussel abundance for each mass class during the three first years of simulation.

Table 5. 1 : Model variables and parameters values used in the population dynamics model.

Abbreviation	Value	Unit	Comment
<b>STATE VARIABLE</b>			
N	$f(\text{time, MTOT})$		Mussel abundance
<b>FORCING VARIABLES</b>			
POM	$f(\text{time})$	$\text{mg.l}^{-1}$	Particulate organic matter
T	$f(\text{time})$	$^{\circ}\text{C}$	Water temperature
<b>FUNCTIONS AND PARAMETERS</b>			
<b>Growth rate</b> $G = a \cdot \text{POM}^b \cdot T^c \cdot w^d$			
a	$2.02 \times 10^{-3}$	$\text{l.mg}^{-1} \cdot ^{\circ}\text{C}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$	Proportionality coefficient
b	-1.19	-	POM exponent
c	0.42	-	T exponent
d	0.53	-	Mass exponent (allometry)
<b>Inter-individual variability</b>			
K	0.01	$\text{g}^2 \cdot \text{day}^{-1}$	<b>Diffusion coefficient</b>
<b>Seeding</b>			
N	$323 \times 10^6$	$\text{Nb} \cdot \text{year}^{-1}$	Abundance of seeded mussels per year
$w_0$	3	g	Mass at seeding
$F_s$	Range: 6-10	%	Monthly seeding frequency <sup>a</sup>
<b>Harvest</b>			
$r = \left( \frac{w - w_{\min}}{w_{\max} - w_{\min}} \right)^{\alpha}$		$\text{day}^{-1}$	Probability of harvest as a function of mass
$w_{\min}$	18	g	Minimum mass at harvest
$w_{\max}$	40	g	Maximum mass in the system
$\alpha$	1	-	Curvature parameter of the sigmoid
$h = r \times F_h$		$\text{day}^{-1}$	Probability of harvest as a function of mass and time
$F_h$	Range: 19-60	%	Monthly harvest frequency <sup>a</sup>
<b>Mortality</b>			
m	15	$\% \cdot \text{year}^{-1}$	Percentage of mortality <sup>b</sup>

<sup>a</sup> cf. Partie 2, Chapitre 2; <sup>b</sup> Pérez Camacho et al., 1991.

Initially the standing stock, as estimated in March 2000, was approximately 3,700 t and the distribution consisted mainly of

individuals close to or higher than the minimum mass at harvest, with a peak of mussels between 10 and 15 g (Figure 5. 3).

The model simulated a sharp decrease of the stock during the first year of simulation (Figure 5. 10) and the stock reached a minimum value of ca. 2,200 t at the end of the first summer due to harvesting. The initial model conditions and the large fraction of individuals close to marketable size contributed to this pattern. During the second year of the simulation, the stock increased rapidly, except for a decrease due to the summer harvest season. The standing stock reached equilibrium during the third year. At equilibrium, the standing stock varied between 3,600 t and 4,300 t; the maximum occurred at the beginning of summer and the minimum at the end of the summer season.

The cumulative production was assessed at 4,700 t for the first year, and at 3,500 t for the second year of the simulation. At equilibrium, the cumulative production was estimated at ca. 5,400 t per year. Standing stocks assessments conducted in 2000 and 2001 estimated the mean number of mussels at ca. 3,500 individuals.m<sup>-2</sup> (Gangnery, unpublished data). Consequently, the mean cultured area used for mussel rearing was estimated to be ca. 0.11 km<sup>2</sup> in a stable year, representing ca. 8% of the total area cultured in Thau Lagoon. At equilibrium, the mean yield of mussels was assessed at ca. 48 kg.m<sup>-2</sup>, or 24 t per rearing table of 50 x 10 m<sup>2</sup>.

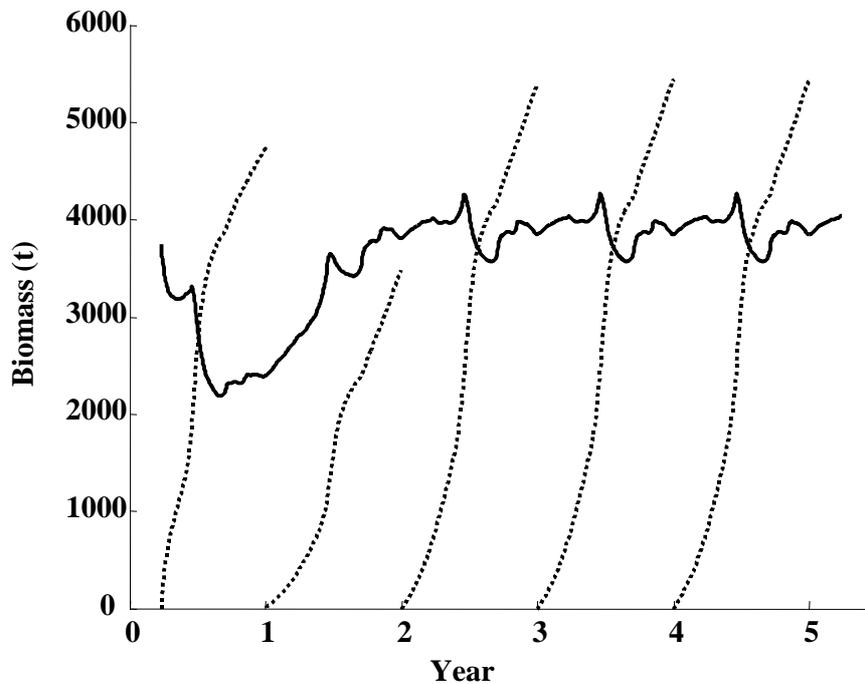


Figure 5. 10 : Simulated standing stock (solid line) and the cumulative annual production (dotted line) of mussels over a 5-year period.

### Effect of the seeding date on the marketable production

The production curve was dependent on the seeding month, due to the growth rate, the inter-individual variability and the formulation of the harvest rate (Figure 5. 11). The cumulative production was

estimated in the simulations to be ca. 17 kg per 1000 mussels seeded. The time required for the mussels to reach harvest size when seeding took place during summer was longer (ca. 10 months) than for other months (between 6 and 8 months). Production extended over 17 to 18 months for seedings in summer and over 22 months for seedings in mid-winter.

Irregular production was due to monthly harvesting frequencies by the farmers.

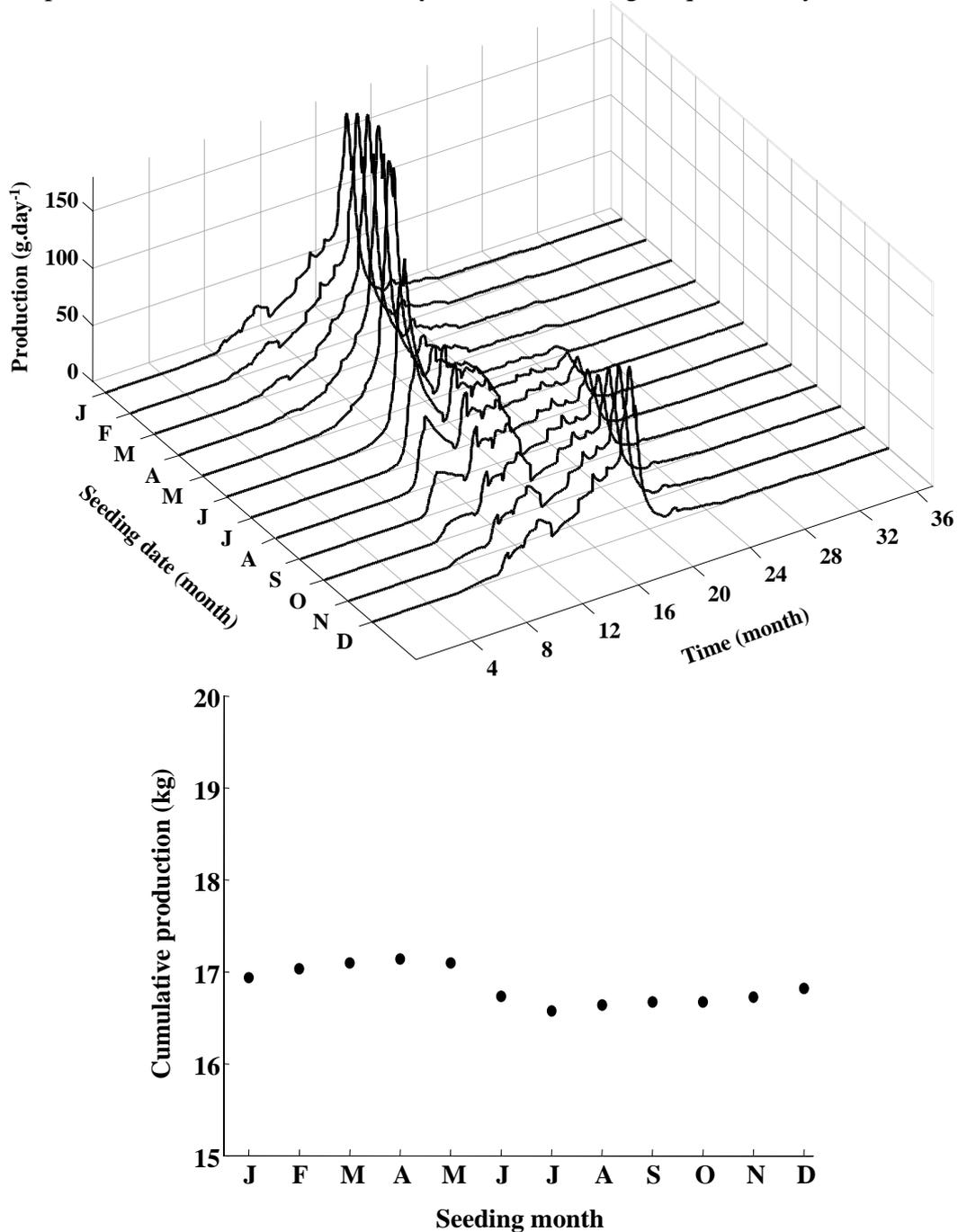


Figure 5. 11 : Effect of the seeding month on the daily production and the cumulative production per 1000 mussels.

### Sensitivity analyses

The minimum mass required at harvest ( $w_{min}$ ) had the highest effect on the standing stock and the production (Figure 5. 12). A 10% variation in  $w_{min}$  induced a 12% variation of the standing stock value. The effect was slightly less pronounced for

production (a variation of ca. 8% was calculated). Other parameters had smaller effects; a 10% variation in the remaining parameters produced less than a 3% change in the standing stock and production. The least sensitive parameters were the diffusion coefficient and the mortality rate (changes of less than 1% for

standing stock and 1.5% for production were calculated).

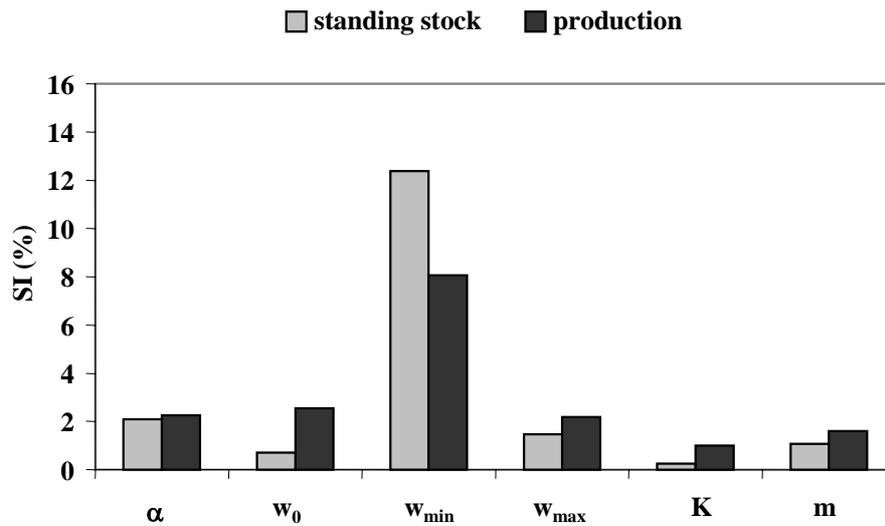


Figure 5. 12 : Results of sensitivity analyses.

## Discussion

### Modelling strategy

This study presents the first attempt to model the growth of *Mytilus galloprovincialis*. Several models exist for *Mytilus edulis* that use ecophysiological models to predict growth (Ross and Nisbet, 1990; van Haren and Kooijman, 1993; Dowd, 1997 and Scholten and Smaal, 1998). In this study, we used an empirical modelling approach, defining growth as a function of environmental parameters only. The key physiological functions of *M. galloprovincialis* (e.g. clearance rate, ingestion rate, absorption rate, respiration and reproductive effort) have been studied at a variety of locations and for both natural and cultivated populations: Parache (1985) for natural and cultivated populations in the Gulf of Fos (France); Barbariol and Razouls (2000) for natural populations in the Gulf of Lion (France); Navarro et al. (1991, 1996), Labarta et al. (1997), Pérez Camacho et al. (2000) and Babarro et al. (2000a, c) for cultivated populations in Spain; Gardner (2000, 2002) for natural populations in New Zealand and van Erkom Schurink and Griffiths (1991, 1992)

for *M. galloprovincialis* cultured in South Africa. However, no growth models were developed in conjunction with these studies. In our case, no ecophysiological study was done on *M. galloprovincialis* cultured in Thau Lagoon and we chose to develop an empirical model because ecophysiological models are species specific.

The growth model was linked with a population dynamics model that was a generalisation of a model developed previously for oysters reared in Thau Lagoon in order to assess variations in standing stocks, bivalve marketable production and to test different scenarios for resource management (Gangnery et al., 2001 - cf. Partie 1, Chapitre 1). In other studies, population dynamics models were developed with few details about the population structure, but were linked with other ecosystem or ecophysiological models in order to assess the response of bivalves to environmental variations [Powell et al. (1995); Hofmann et al. (1992, 1994) for *Crassostrea virginica*; Kobayashi et al. (1997) and Hyun et al. (2001) for *Crassostrea gigas*]. Other studies have focused mainly on resource management like optimising an oyster fishery affected by high mortality due to the parasite *Perkinsus marinus* (Powell et

al., 1997 and Klinck et al., 2001) or testing the economic viability of an introduced population of the abalone *Haliotis midae* (de Waal and Cook, 2001) among others (Borja and Bald, 2002; Pastres et al., 2001). We chose to describe in detail the size structure of a mussel population since our objectives were to assess accurately variations in stock and production and to simulate continuous seeding of the mussels, and we use an approach similar to models developed by Gros and Hamon (1989) for *Cerastoderma edule* and Guarini (1994) for *M. edulis* and *M. galloprovincialis* in Saint-Brieuc Bay (North Brittany, France).

### Mussel growth

Growth rates measured in our study are in the range of those reported previously in Thau Lagoon (Hamon, 1983; Table 2). This author also observed a slight decrease during summer (July and August) and a stationary winter phase. In the lagoon, the growth rate was found to be faster in the Bouzigues area (Figure 5. 1) versus the opposite end of the lagoon (near Marseillan, SW portion of the lagoon), with values of 0.086 and 0.05 %L.d<sup>-1</sup>, respectively (Hamon, 1983) and is consistent with the observation that the Bouzigues region of the lagoon contributes the major portion of the total mussel production. Successive surveys, in 1974-75 and 1977 (Mèze area), demonstrated an inter-annual variability in the growth rate exists (0.05 and 0.088 %L.d<sup>-1</sup>, respectively; Hamon, 1983). A similar inter-annual variability was also observed for trophic resources and oyster growth in the lagoon (Goyard, 1996; Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3).

Growth rates recorded in Thau were in-between those measured in other regions. The highest reported values were 0.156 and 0.145 %L.d<sup>-1</sup> from the French Gulf of Fos and from a bay of the Po River delta (Italy), respectively (Ceccherelli and

Barboni, 1983; Parache, 1985). The concentration of chlorophyll *a* and particulate organic matter appeared higher at these sites compared to the Thau Lagoon: especially for the Po River delta location where peak values of chlorophyll *a* could reach 70 µg.l<sup>-1</sup>. The minimum growth rate value (ca. 0.04 %L.d<sup>-1</sup>) was recorded from an open sea site (Southern Mediterranean Sea) that also had low values of chlorophyll *a* (Sarà et al., 1998).

A relationship between trophic resources (i.e. concentration of chlorophyll *a*, particulate organic matter and the seston organic content) and mussel growth has been demonstrated by many investigators. For instance, Gardner (2000) reported negative and positive values of the slope for growth of *Mytilus galloprovincialis* in Island Bay and Mahanga Bay, respectively, two neighbouring New Zealand sites. The author correlated this observation with the organic content of trophic resources. Mahanga Bay is a sheltered, well-mixed and nutrient-rich site with both high POM values (between 4 and 7 mg.l<sup>-1</sup>) and high organic content of the total particulate matter (29-59%). In contrast, Island Bay is an exposed site (3 mg.l<sup>-1</sup> and 22-30% for POM and organic content, respectively). Many other investigators have documented a relationship between growth of *M. galloprovincialis* and seston quantity and quality (Ceccherelli and Barboni, 1983; van Erkom Schurink and Griffiths, 1993; Sarà et al., 1998; and Babarro et al., 2000b) and similar relationships have been demonstrated for a wide range of other bivalve species [e.g. Bayne et al. (1993) and Karayücel and Karayücel (2000) for *M. edulis*; Barillé et al. (1997) and Gangnery et al. (2003) for *Crassostrea gigas*; Cranford et al. (1998) and Cranford and Hill (1999) for *Placopecten magellanicus* and *M. edulis*; Hawkins et al. (1998) for *Cerastoderma edule*, *M. edulis* and *C. gigas*; Pouvreau et al. (1999) for *Pinctada margaritifera*].

Table 5. 2: Growth rates of *Mytilus galloprovincialis* cultured in suspension and trophic resources recorded in different geographic areas. G is expressed as  $\frac{\log(L_f/L_i)}{t_f - t_i} \times 100$ , where  $L_f$  is final shell length and  $L_i$  is initial shell length.

Area	Time of seeding	$L_i$ (mm)	G	Chla ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ )	POM ( $\text{mg.l}^{-1}$ )	Reference
Thau – Mèze area (France)	April 1974	37.6	0.05	-	-	Hamon, 1983
Thau – Mèze area (France)	February 1977	31.32	0.088	-	-	Hamon, 1983
Thau – East Bouzigues area (France)	December 1976	32.6	0.075	-	-	Hamon, 1983
Thau – Middle Bouzigues area (France)	February 1977	34.9	0.086	-	-	Hamon, 1983
Thau – Marseillan area (France)	March 1977	33.7	0.055	-	-	Hamon, 1983
Thau – East Bouzigues area (France)	March 2000	31.7	0.073	0.4-3.4	0.1-1.7	This study
	September 2000	30.2	0.06	0.4-3.4	0.1-1.7	This study
Gulf of Fos - Mediterranee (France)	March 1981	10.3 (cohort A)	0.156	0.1-6	0.1-4	Parache, 1985
		17.7 (cohort B)	0.114	0.1-6	0.1-4	
Ria De Arousa (Spain)	August 1979	49.5 (at thinning out)	0.055	0.3-2	0.3-1	Pérez Camacho et al., 1991 Babarro et al., 2000b
Ria De Arousa (Spain)	April 1994	37 (at thinning out)	0.105	0.3-2	0.3-1	Fuentes et al., 1998 Babarro et al., 2000b
A bay in the Po River delta (Italy)	June 1978	19.1	0.145	2-70	-	Ceccherelli and Barboni, 1983
Gulf of Castellammare (Sicily)	May 1994	43.16	0.04	mean: 0.05	0.4-2.4	Sarà et al., 1998
Algoa Bay (South Africa)	January	30	0.101	-	-	van Erkom Schurink and Griffiths, 1993
Saldanha Bay (South Africa)	January	30	0.086	0.3-50	-	van Erkom Schurink and Griffiths, 1993 Heasman et al., 1998 Grant et al., 1998

In our study, the introduction of POM in the growth equation gave a better adjustment than chlorophyll *a*. However, the optimised POM parameter had a negative value, suggesting a negative relationship between growth rate and POM concentration in the lagoon. From a modelling point of view, this result is partly explained by the evolution of POM between May and June 2000 when POM concentration decreased while mussel growth was fast. This was followed by a period during July and August 2000, when mussel growth was flat but POM concentrations increased sharply. Nevertheless, this negative relationship between POM and growth has no biological meaning with regard to literature and the stationary phase of growth that was observed in summer could be related to other factors than to POM concentrations. Acclimation difficulties have been reported for *M. edulis* when temperature exceeded 20°C, causing a decrease in the clearance rate and a negative energy balance (Bayne, 1976; Incze et al., 1980). For *M. galloprovincialis*, Massé and Parache (1984) reported an upper temperature tolerance of 29.5°C and Denis et al. (1999) observed no decrease in the clearance rate when temperature reached 26°C. In Thau Lagoon, the maximum temperature was 25.9°C in August 2001, which is below the critical threshold of 29.5°C. However, high temperature may contribute to the decreasing growth rate during warm weather and we tested a new growth equation with two additional parameters accounting for a dome-shaped relationship with temperature as in Solidoro et al. (2000). We could not find satisfactory estimations of parameters, likely due to insufficient data. Equation 7 was finally kept to simulate mussel growth because 1) our main objective was to reproduce observed data with the highest possible fidelity and 2) we were limited by the empirical approach and the available data set. Among other factors, the reproduction

cycle (i.e. resting period) may also limit summer growth.

Length-mass relationships were significantly different between the two surveys, probably in relation with different mussel seed origins. The mussels of Survey 2 had a higher condition index (expressed as the ratio between dry flesh mass and total mass). Values of the allometric exponent  $b_1$  were in the range of those previously reported for *M. galloprovincialis*: between 2.7 and 3.99 (Parache, 1985), 2.78 and 3.06 (Fernández-Reiriz et al., 1996) and 2.2 and 2.57 (Babarro et al., 2000b) for the relationship between dry flesh mass and shell length; 2.66 (Hamon, 1983) and 3.03 (van Erkom Schurink and Griffiths, 1993) for the relationship between dry shell mass and shell length.

### **Inter-individual growth variability**

In the growth surveys, two factors explained the inter-individual growth variability: the intrinsic variability of the seeded population and the variability of mussel growth. From the start of the surveys, standard deviations of the mean growth values had high inter-individual variability. This is explained by the fact that mussel populations were not calibrated at seeding time. The calibration process requires that the mussels are separated, destroying their byssus, and creating high losses at seeding (Ceccherelli and Barboni, 1983). Experiments also showed that inter-individual variability increased with time and mean mass. Ultimately, using a very small value of  $K$  (0.01) was sufficient to simulate the inter-individual growth variability well in the model due to the numerical diffusion associated with the numerical resolution of Equation 5.1.

### **Seeding and harvesting timetables**

The reproductive cycle of *M. galloprovincialis* varies greatly according to geographic region (see Seed in Bayne,

1976, for a review). The reproductive cycle is characterised by one or two major spawning events per year and a more or less long resting period after spawning events. Two spawning periods were observed in the Gulf of Fos, in Galicia and in South Africa (Parache, 1985; Pérez Camacho et al., 1991; van Erkom Schurink and Griffiths, 1991) and only a single spawning period occurred in the Po River delta bay (Ceccherelli and Barboni, 1983). In Thau Lagoon, Krichen (1981) reported that the main spawning period was in spring, but that gametogenesis began in September and gamete emissions could occur from the beginning of the winter.

The resting period in Thau Lagoon occurred in summer (July and August) and corresponds to a relatively slack seeding period. However, during the rest of the year a regular seeding timetable was used by mussel farmers in the lagoon. Since mussel seed came mainly from individuals settled on cultured oysters, mussels are seeded at the same time as oysters are harvested. In Galicia (Northwest Spain), mussels were also seeded regularly and the peak period was from November to March (Pérez Camacho et al., 1991). These authors however, observed differences in seeding timetables between areas, and if 42% of mussel seed ropes were hung in November and December in the Ria de Arousa, only 9% and 17% were hung during the same period in the Ria de Pontevedra and Ria de Vigo, respectively. These differences were attributed to seed origin.

The harvesting timetable was also related to the reproductive cycle of the mussels. Harvest in Thau Lagoon (as well as in Galicia) is related mainly to tissue content. During the growth experiments, the maximum values of tissue content were measured in summer (20.6% and 25.9% in August 2000 and July 2001, respectively); this observation is consistent with those of Krichen (1981) and Hamon (1983). Higher

tissue content corresponds to the resting period of the reproductive cycle, and the peak harvest period. According to Pérez Camacho et al. (1991), tissue content could reach as much as 45% of the total individual mass. In Galicia, the harvest occurred mainly between October and March (69% of the annual production was harvested during this period). In Brittany, the harvest of *M. galloprovincialis* occurs exclusively between March and May (Guarini, 1994).

## Mortality

Natural mortality was difficult to determine for mussels cultured in suspension. According to Pérez Camacho et al. (1991, 1995), natural mortality was assessed at between 2% and 36% during the seed phase (from seeding to thinning out), and 15% after thinning out was completed. Fuentes et al. (1992, 1994, 1998) found similar differences, reporting values between 4.5% and 43.8% from seeding to thinning out, and between 16.4% and 21.3% from thinning out to harvest. These authors have also shown mortality rates variety according to the seed origin. In addition, mussel losses due to storms, heavy ropes, and thinning operations could be high enough to affect the production (Ceccherelli and Barboni, 1983). These authors also reported that sudden salinity variations or high temperature could stop byssus formation. Pérez Camacho et al. (1991) estimated these losses at 40% of the total number of mussels on ropes installed in more exposed areas versus losses of not more than 14% in sheltered zones. In the population dynamics model, we did not include these types of losses and this may affect the quality of the model predictions.

## Mussel population dynamics in the Thau Lagoon and marketable production

The population dynamics of mussels reared in Thau Lagoon are governed by many factors. In the first year simulated, the stock decrease was due to the initial mass distribution that was centred on a mode size close to the marketable mass. During the second year, the standing stock increased and equilibrium between seeding and harvest was obtained in the third year. Among the main factors governing the dynamics are: 1) the input of new individuals by the mussel farmers' seedings and the natural reproductive cycle of the mussels living in the lagoon, 2) the output and especially the importance of the minimum size at harvest as shown by sensitivity analyses and 3) the growth rate controlled by environmental parameters.

Seasonal variations in the growth rate determined that some periods during the year were better than others for seeding. Seeding in summer was advantageous in that the harvesting duration was minimised, but a seeding between December and April was advantageous when it was desirable to decrease the time needed for the mussels to reach harvestable size. Mussel farmers could then choose the appropriate seeding time as a function of the market type that they use to sell their products. Inter-annual variations in environmental conditions (implying a modification of the growth rate) probably led mussel farmers to adopt cultivation strategies that provided the best average production coincident with periods of peak market demand for mussels.

Long term simulations showed an equilibrium production of ca. 5,400 t for an average standing stock of ca. 4,000 t. Currently, standing stocks measured in the lagoon fluctuate between 2,000 and 5,000 t over the past four years (cf. Partie 2, Chapitre 2), which suggests that the system has not yet reached equilibrium. Recently,

mussel farmers have tended to increase their mussel farming activities. In the Bay of Saint-Brieuc, the production/ biomass ratio was ca. 1 (Guarini, 1994), whereas in Thau Lagoon, the P/B ratio reached a value of 1.35 because the annual production was higher than the mean standing stock. Ceccherelli and Rossi (1984) reported a ratio of ca. 1.48 for natural and non-fished populations of *M. galloprovincialis* in a bay of the Po River delta. Cecherelli and Rossi (1984) used a production value related to growth and mortality whereas we used a marketable production value.

## Conclusion

Growth rates of *Mytilus galloprovincialis* measured in Thau Lagoon were intermediate compared to growth rates reported from other regions around the world. The population dynamics model assessed an annual production of ca. 5,400 t for a mean standing stock of ca. 4,000 t in the lagoon. The primary factors influencing the mussel population dynamics were all determined by farming practices: total number of seeded mussels, seeding timetables, size at harvest, and harvesting timetables. A second factor is represented by environmental conditions (temperature, available food) that determine the mussel growth rate. However, the growth model used in this study needs to be improved.

Currently, mussel production in the lagoon is not at equilibrium. Like the model developed previously for oyster cultivation in the same lagoon, we recommend that a data record on mussel distributions be kept in order to calibrate the model for use in resource management decisions. The applicability of this model remains dependent on how well the parameters governing the harvest are known for the system.

The background image shows a vast expanse of blue water with gentle ripples. In the distance, a long, low structure made of numerous vertical wooden posts extends across the horizon. This structure is a typical bivalve farming rack, used for growing shellfish. The sky is a pale, overcast grey, suggesting a cloudy day.

## Partie 5

# Dynamique des populations d'ascidies solitaires associées aux bivalves d'élevage

## Chapitre 6

# Dynamique des populations d'ascidies solitaires associées aux bivalves d'élevage et impact sur l'écosystème Thau

---

### ▪ Résumé

Le recrutement naturel et la croissance des ascidies solitaires associées aux huîtres creuses « collées », *Crassostrea gigas*, élevées dans le bassin de Thau sont étudiés et un modèle de dynamique de population est élaboré, permettant d'estimer les variations du stock d'ascidies ainsi que la production d'ascidies liée à la production des huîtres. En 2000 et 2001, l'espèce d'ascidie la plus représentée sur les huîtres est *Ascidiella aspersa* tandis que les espèces *Ciona intestinalis* et *Phallusia mammillata* sont parfois répertoriées. Sur la base des données acquises, un modèle de croissance d'*A. aspersa* a été établi où la croissance dépend de la matière organique particulaire et de la masse individuelle des ascidies. La dynamique des populations d'ascidies est modélisée conjointement à celle des bivalves : un modèle déterministe reconstitue l'évolution de cohortes d'huîtres sur lesquelles sont fixées des ascidies. La répartition des ascidies sur les huîtres (i.e. recrutement) est formulée par un modèle stochastique selon une distribution binomiale. Les mois de mai et décembre ont été identifiés comme les deux périodes principales de recrutement d'*A. aspersa*. La calibration des stocks simulés sur des stocks mesurés en 2000 et 2001 permet d'estimer le nombre d'ascidies recrutées pour chaque période de recrutement. La croissance des cohortes d'ascidies est déterminée par le modèle de croissance individuelle. A l'équilibre, le modèle

estime des variations du stock d'ascidies entre 460 et 1 300 t pour une production annuelle de 2 900 t. Le couplage du modèle de dynamique de population avec des processus écophysologiques (efficacité de rétention et taux de filtration) montre que l'impact des ascidies sur l'écosystème du bassin de Thau est faible en regard des stocks d'huîtres et de moules qui y sont élevées. Ainsi, le temps de filtration et la consommation de nourriture sont deux à trois fois plus faibles pour les ascidies que pour les huîtres collées : respectivement 10,5 vs 4,4 jours en moyenne pour le temps moyen de filtration et 114,6 mg N.j<sup>-1</sup> vs 201,5 mg N.j<sup>-1</sup> pour la consommation moyenne par mètre carré de table d'élevage. Avec un stock à l'équilibre dix fois plus élevé que les ascidies, les huîtres en pignes présentent un impact trois fois plus élevé (403,4 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>). Les moules présentent un temps de filtration moyen inférieur à la journée et une consommation moyenne de l'ordre de 1 130 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> de table d'élevage.

### ▪ Abstract

Natural recruitment and growth of solitary ascidians associated to reared "collées" oysters (*Crassostrea gigas*) were studied to develop a population dynamics model for ascidians. This model assessed variations in standing stock of ascidians and annual production associated to oyster production. In 2000 and 2001, the most abundant ascidian species found on oysters was *Ascidiella aspersa* whereas *Ciona*

*intestinalis* and *Phallusia mammillata* were sometimes observed. A growth model was developed for *A. aspersa* where growth depends on particulate organic matter and total individual mass of ascidian. Ascidian population dynamics were modelled simultaneously to oysters: a deterministic model simulated oyster population dynamics on which ascidians were fixed. Ascidian recruitment on oysters was simulated with a stochastic model according to a binomial distribution. May and December were identified as the two main periods for recruiting for *A. aspersa*. A calibration between simulated standing stocks and values recorded in 2000 and 2001 allowed to assess the total number of recruits. Growth of ascidian cohorts was modelled according to the individual growth model. At equilibrium, the model assessed minimum and maximum standing stocks of ascidians at 460 and 1,300 t, respectively. The annual production was estimated at 2,900 t. The connection between population dynamics model and ecophysiological processes (retention efficiency and clearance rate) showed that the impact of ascidians was low compared to “collées” oysters. The mean clearance time was 10.5 vs. 4.4 days for ascidians and “collées” oysters, respectively and the mean food consumption was 114.6 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> vs. 201.5 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> of rearing table for ascidians and “collées” oysters, respectively. “Pignes” oysters presented an impact three times higher than ascidians (403.4 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>) due the higher standing stock. Mussels showed a mean clearance time lower than one day and a food consumption of ca. 1,130 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> of a rearing table.

## Introduction

Les travaux de Lamy (1996) ont permis d'évaluer à 146 le nombre d'espèces composant les peuplements macrobenthiques fixés sur les bivalves et sur les structures d'élevage du bassin de Thau, le classant comme un site particulièrement

riche. Parmi ces peuplements, les ascidies constituent un groupe particulièrement abondant (Lamy, 1996 ; Mazouni et al., 2001). Jusqu'à présent, six espèces d'ascidies ont été répertoriées dans le bassin de Thau parmi lesquelles des formes solitaires telles que *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*, *Phallusia mammillata*, *Clavellina sp.* et des formes coloniales telles que *Botryllus leachi* ou *Botryllus schlosseri* (Lamy, 1996). Les densités observées en 1992-1993 atteignent un maximum de 9 000 individus.m<sup>-2</sup> pour *C. intestinalis*, 8 000 individus.m<sup>-2</sup> pour *Clavellina sp.*, 4 000 individus.m<sup>-2</sup> pour *A. mentula* et 110 individus.m<sup>-2</sup> pour *P. mammillata* (Lamy, 1996 ; densités mesurées à partir de recrutements naturels observés sur des supports artificiels). Ces densités apparaissent élevées en regard d'abondances enregistrées au sein d'autres écosystèmes avec un maximum de 370 individus.m<sup>-2</sup> pour *A. mentula* répertoriée en Suède (Svane et Lundälv, 1981), 450 individus.m<sup>-2</sup> pour *C. intestinalis* au Danemark (Petersen et Svane, 1995). Cependant, dans des conditions favorables, une densité de 5 000 individus.m<sup>-2</sup> a déjà été observée pour les ciones (Millar, 1971). Dans le bassin de Thau, les ciones ont souvent été reportés comme la plus abondante des espèces associées aux bivalves d'élevage (David, 1970 ; Lamy, 1996 ; Mazouni et al., 2001). D'une façon générale, les ascidies sont régulièrement reportées comme des espèces prépondérantes dans les bio-salissures fixées aux bivalves d'élevage (Arakawa, 1990 ; Lesser et al., 1992 ; Dalby et Young, 1993).

Les ascidies sont des organismes filtreurs. Elles pompent l'eau environnante au niveau de leur siphon inhalant. Des cils assurent la création d'un courant d'eau qui est transporté jusqu'au pharynx et, au cours de ce transport, les particules en suspension sont adsorbées sur un voile de mucus sécrété en continu par l'endostyle (Fiala-Médioni, 1978b ; Flood et Fiala-Médioni, 1981 ; Jørgensen et al., 1984 ;

Holley, 1986). Ce mode de nutrition fait des ascidies des compétiteurs potentiels pour les bivalves d'élevage d'autant plus qu'elles peuvent faire preuve d'une grande capacité de filtration : jusqu'à  $12 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  de masse sèche pour l'espèce *Ciona intestinalis* (Petersen et Riisgård, 1992) ou encore  $8,8 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  de masse sèche pour l'espèce *Styela plicata* (Fiala-Médioni, 1978a). Les études sont très nombreuses concernant l'écophysiologie des ascidies (Ribes et al., 1998 ; Kowalke, 1999 ; Kowalke et al., 2001 ; Armsworthy et al., 2001 ; Tatian et al., 2002 et Petersen et Svane, 2002 pour les plus récentes). Concernant l'interaction ascidies – bivalves, la littérature est moindre et elle ne permet pas de statuer clairement sur l'existence ou non d'une compétition. En effet, certains travaux font état de mécanismes de compétition spatiale pour la fixation sur un substrat (Osman et al., 1989 ; Arakawa, 1990) ou encore de compétition trophique qui affecteraient la survie et la croissance des bivalves (Osman et al., 1989 ; Zajac et al., 1989). D'autres mettent en évidence une partition de la ressource trophique entre les différents groupes de filtreurs permettant ainsi leur co-existence et parfois même une complémentarité entre les groupes (Mook, 1981 ; Mazouni et al., 2001). Selon Lesser et al. (1992), l'hypothèse d'une compétition trophique n'est pas à exclure dans des situations de pauvreté nutritive.

Dans ce contexte, il apparaît essentiel de connaître la biomasse et la proportion d'ascidies associées aux bivalves d'élevage et leur évolution respective. Cette étude se propose donc d'élaborer un modèle de dynamique des populations d'ascidies. Ce modèle est étroitement associé à celui développé pour les bivalves (Gangnery et al., 2001 – Partie 1, Chapitre 1) puisqu'il permet de suivre l'évolution de cohortes d'huîtres auxquelles sont fixées des ascidies. Des suivis *in situ* de populations d'ascidies fixées naturellement sur des huîtres ont été réalisés dans le bassin de

Thau en 2000 et 2001. Ils ont permis d'identifier des périodes de recrutement et de calibrer un modèle de croissance individuelle des ascidies. Calibré sur des valeurs du stock d'ascidies mesurées en 2000 et 2001, le modèle de dynamique de populations permet d'estimer les variations temporelles du stock d'ascidies ainsi que la production annuelle liée à la récolte des huîtres. Le modèle est ensuite couplé à des équations d'écophysiologie issues de la littérature (efficacité de rétention et loi de filtration) de façon à estimer l'impact des ascidies sur l'écosystème Thau au travers du temps de filtration et de la consommation de phytoplancton. Les mêmes calculs sont ensuite réalisés pour les différents stocks d'huîtres et de moules, à partir des résultats obtenus dans les chapitres précédents, et comparés à ceux obtenus sur les ascidies.

Cette étude présente donc 4 objectifs :

- 1) estimer les stocks d'ascidies associées aux élevages de bivalves dans le bassin de Thau,
- 2) étudier *in situ* le recrutement et la croissance des ascidies solitaires sur les huîtres et calibrer un modèle de croissance individuelle,
- 3) élaborer un modèle de dynamique des populations d'ascidies afin d'estimer les variations temporelles du stock et la production annuelle,
- 4) estimer l'impact des ascidies sur l'écosystème du bassin de Thau et le comparer à celui des bivalves d'élevage.

## Matériel et Méthodes

### **Evaluation des stocks d'ascidies solitaires associées aux élevages de mollusques**

Les stocks d'ascidies solitaires sont évalués conjointement à ceux des bivalves (cf. Partie 2, Chapitre 2). La stratégie

d'échantillonnage combine un échantillonnage aléatoire stratifié (découpage des zones conchylicoles du bassin en 6 strates selon des critères bathymétriques et géographiques, Figure 1. 1) et un échantillonnage du second degré. Un carré de 5 m x 5 m (i.e. correspondant à 1/20<sup>ème</sup> d'une table d'élevage) constitue l'unité primaire d'échantillonnage tandis qu'un segment de corde de 50 cm constitue l'unité secondaire. Les bivalves et l'ensemble des épibiontes fixés sur chacun des segments échantillonnés sont prélevés puis ramenés au laboratoire. Chaque segment est alors trié et les épibiontes sont répartis en 3 groupes : un premier groupe constitué des bivalves d'élevage (huîtres collées, huîtres en pignes ou moules), un second formé par les ascidies solitaires et un troisième regroupant le reste des épibiontes (e.g. algues, éponges, vers, ascidies coloniales, bivalves épibiontes...). La biomasse de matière fraîche des ascidies solitaires est mesurée et une biomasse totale d'ascidies fixées sur les bivalves peut ainsi être évaluée. Trois évaluations des biomasses d'ascidies ont été réalisées : mars et octobre 2000, et mars 2001.

## Recrutement naturel et croissance

### *Plan d'expérience et variables mesurées*

Le suivi des populations naturelles d'ascidies solitaires s'est effectué conjointement à celui réalisé sur les huîtres collées. Les huîtres mises en élevage à deux périodes de l'année 2000 (mars et septembre) dans quatre stations du bassin ont offert un substrat disponible pour la fixation naturelle des épibiontes et notamment des ascidies solitaires (Figure 3. 1). Pour chacun des deux suivis d'une durée de 1 an, les dates de fixation et les espèces d'ascidies solitaires fixées sont répertoriées. Pour chaque espèce répertoriée, la croissance individuelle est mesurée à condition qu'un minimum de 30 individus par espèce soient présents sur

chaque unité d'échantillonnage (i.e. corde d'huîtres). Pour les espèces présentes en quantité suffisante, un échantillon de 30 individus est prélevé aléatoirement sur chaque corde d'huîtres échantillonnée. La longueur moyenne (mm), la masse totale fraîche (tunique et masse viscérale, g) et la masse totale sèche (g, mesurée après un cycle de 24 h à l'étuve à 105°C) sont relevées. Le pas d'échantillonnage est identique à celui utilisé pour les huîtres : 2 mois en automne et en hiver et 1 mois au printemps et en été.

### *Relations longueur – masse*

Des relations longueur - masse ont été établies selon l'équation  $M = a_1 \times L^{b_1}$ , où M représente les variables de masse (masses totales de matière fraîche et de matière sèche), L, la longueur et  $a_1$  et  $b_1$  sont les paramètres ajustés. Ces relations ont été déterminées pour chacun des sites. Des analyses de covariance ont permis d'estimer l'effet du site sur l'exposant allométrique  $b_1$  (Sokal et Rohlf, 1981).

### *Analyse de la variabilité spatiale de la croissance*

Afin d'examiner la variabilité spatiale de la croissance, un modèle exponentiel a été ajusté à chacune des courbes de croissance obtenues :

$$6.1) \quad y = y_0 \times e^{\beta t}$$

où y représente la longueur, la masse totale fraîche ou la masse totale sèche mesurée au temps t,  $\beta$  représente le taux de croissance ( $\text{mm.j}^{-1}$  ou  $\text{g.j}^{-1}$ ) et  $y_0$  représente la valeur de y à la date  $t=0$ .

Pour estimer l'effet spatial sur la croissance, chacune des équations ajustées a été comparée à un modèle global ou un seul paramètre  $\beta$  a été ajusté à l'ensemble des données (i.e. l'ensemble des sites). Les sommes des carrés des écarts résiduels sont comparées à l'aide d'un test de Fisher. Si

l'augmentation de la somme des carrés des écarts résiduels (i.e. perte d'information) liée à l'utilisation d'un modèle global est significative alors on en conclut un effet du site sur le paramètre  $\beta$  (Ratkowsky, 1983).

### Modélisation de la croissance

Comme pour les huîtres et les moules, un modèle numérique de croissance en masse individuelle des ascidies est développé pour prédire la croissance en fonction des paramètres environnementaux. Le taux de croissance ( $G, g \cdot j^{-1}$ ) est fonction de la matière organique particulaire et de la masse totale individuelle ; il est décrit par l'équation suivante :

$$6.2) \quad G = a \cdot \text{POM}^b \cdot w_a^c = dw_a / dt$$

où POM représente la matière organique particulaire ( $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$ ) et  $w_a$  la masse totale fraîche individuelle ( $g$ ). Les conditions initiales du modèle sont les masses individuelles moyennes mesurées au début de l'expérimentation. La durée de simulation est de 1 an et le modèle est intégré avec un pas de temps de 1 jour. Les paramètres de l'équation 2 sont identifiés par minimisation en utilisant un algorithme d'optimisation basé sur la méthode du simplexe (Press et al., 1992).

### Modélisation de la dynamique de population

#### Equation générale

La dynamique des populations d'ascidies fixées aux élevages de bivalves, et plus particulièrement aux huîtres, est étroitement associée à celle des huîtres. Le modèle simule l'évolution du nombre d'huîtres sur lesquelles sont fixées  $a$  ascidies d'une certaine cohorte et l'équation générale est donc celle utilisée pour la dynamique des populations d'huîtres :

$$6.3) \quad \frac{\partial}{\partial t} n(w, a, c, t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w, t) \cdot n(w, a, c, t) = \\ K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w, a, c, t) - m \cdot n(w, a, c, t) \\ - r(w, t) \cdot n(w, a, c, t)$$

où  $n(w, a, c, t)$  représente le nombre d'huîtres de masse  $w$  supportant  $a$  ascidies de la cohorte  $c$  au temps  $t$ . Comme dans les chapitres précédents,  $G (g \cdot j^{-1})$  représente le taux de croissance des huîtres,  $K (g^2 \cdot j^{-1})$  le terme de diffusion utilisé pour reproduire la variabilité individuelle de la croissance des huîtres,  $m (j^{-1})$  correspond à la mortalité naturelle et  $r$  au terme de récolte.

En notant  $n(w, t) = \sum_{c=1}^{nc} \sum_{a=1}^{na} n(w, a, c, t)$ , alors

$n(w, t)$  est solution de l'équation :

$$6.4) \quad \frac{\partial}{\partial t} n(w, t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w, t) \cdot n(w, t) = \\ K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w, t) - m \cdot n(w, t) \\ - r(w, t) \cdot n(w, t)$$

qui représente l'équation d'évolution du stock total d'huîtres (Gangnery et al., 2001 – cf. Partie 1, Chapitre 1).

#### Modèle stochastique du recrutement des ascidies

Plusieurs hypothèses ont été établies pour formuler mathématiquement la fixation des ascidies sur les huîtres :

i) le recrutement des ascidies est instantané et se produit à une date fixée.

ii) la probabilité qu'a une ascidie de se fixer sur une huître de masse  $w$  est proportionnelle à la surface de cette huître.

On en déduit donc une première loi de fixation :

$$6.5) \quad p(w, t_r) = \frac{w^{2/3}}{\sum_{w_0}^{w_{\max}} w^{2/3} \cdot n(w, t_r)}$$

où  $p(w, t_r)$  correspond à la probabilité qu'une ascidie de se fixer sur une huître de masse  $w$  à la date de recrutement  $t_r$ ,  $w^{2/3}$  correspond à la surface d'une huître de masse  $w$ ,  $n(w, t_r)$  correspond au nombre d'huîtres de masse  $w$  présentes dans la lagune à la date  $t_r$  et  $\sum_{w_0}^{w_{\max}} w^{2/3} \cdot n(w, t_r)$

correspond à la surface totale formée par l'ensemble des huîtres présentes dans la lagune à l'instant  $t_r$ .

iii) *Plusieurs ascidies pouvant coloniser une même huître, la répartition des ascidies sur les huîtres se fait selon une loi de probabilité binomiale :*

$$6.6) \quad q(w, t_r)^a = C_{na}^a \cdot p(w, t_r)^a \cdot (1 - p(w, t_r))^{na-a}$$

où  $q(w, t_r)^a$  correspond à la probabilité qu'une huître de masse  $w$  de recevoir exactement  $a$  ascidies à la date de recrutement  $t_r$  et  $na(t_r)$  représente le nombre total d'ascidies à recruter à la date de recrutement  $t_r$ .

iv) *Le nombre total d'ascidies recrutées à un instant  $t_r$  ( $na(t_r)$ ) ne dépend pas du stock d'ascidies déjà présent dans le bassin.*

v) *Les ascidies ne peuvent se fixer que sur des huîtres qui n'ont pas encore été colonisées. Une huître ne peut donc pas supporter d'ascidies issues de plusieurs cohortes.*

### Calculs du stock et de la production d'ascidies

Pour une même cohorte, l'ensemble des ascidies se fixent avec la même masse individuelle. A tout moment, le nombre

( $N_{\text{ascidies}}$ ) et le stock ( $S_{\text{ascidies}}$ ,  $t$ ) d'ascidies fixées aux huîtres peuvent être calculés par :

6.7)

$$N_{\text{ascidies}}(t) = \sum_{c=1}^{nc} \sum_{a=1}^{na} a \cdot \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, a, c, t) \cdot dw$$

6.8)

$$S_{\text{ascidies}}(t) = \sum_{c=1}^{nc} \sum_{a=1}^{na} a \cdot w_a(c, t) \cdot \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, a, c, t) \cdot dw$$

où  $w_a(c, t)$  représente la masse individuelle des ascidies (g) de la cohorte  $c$  à l'instant  $t$ . L'évolution temporelle de la masse individuelle des ascidies de chaque cohorte est calculée selon l'équation 6.2 où le taux de croissance instantané est fonction de la matière organique particulaire et d'une allométrie. L'ensemble des ascidies constituant chaque cohorte présentent une masse identique.  $nc$  représente le nombre de cohortes d'ascidies présentes dans le bassin et  $na$  le nombre maximum d'ascidies par huître.

La production des ascidies est liée à la récolte des huîtres. Le nombre d'ascidies récoltées ( $NR_{\text{ascidies}}$ ) et la production ( $P_{\text{ascidies}}$ ,  $t$ ) peuvent être calculés par :

6.9)

$$NR_{\text{ascidies}}(t) = \sum_{c=1}^{nc} \sum_{a=1}^{na} a \cdot \int_{w_{\min}}^{w_{\max}} n(w, a, c, t) \cdot dw$$

6.10)

$$P_{\text{ascidies}}(t) = \sum_{c=1}^{nc} \sum_{a=1}^{na} a \cdot w_a(c, t) \cdot \int_{w_{\min}}^{w_{\max}} n(w, a, c, t) \cdot dw$$

Aucune mortalité naturelle des ascidies n'a été prise en compte.

### Simulations

Une simulation à long terme (i.e. simulation standard) du système huîtres et

ascidies a été conduite de façon à obtenir un stock d'ascidies à l'équilibre. L'équilibre est acquis lorsque deux cycles annuels d'évolution du stock sont identiques. La distribution initiale du stock d'huîtres est celle du stock d'huîtres collées obtenu au mois de mars après une simulation sur 4 ans (cf. Partie 3 ; Chapitre 4). Le système huîtres est donc déjà à l'équilibre.

Seules les ascidies associées aux huîtres collées sont simulées car selon cette technique, la surface entière de l'huître est disponible pour le recrutement des ascidies (on néglige la surface de l'huître recouverte par la pastille de ciment et qui permet de lier les huîtres entre elles et à la corde d'élevage). Dans le cas des huîtres en pignes, l'agglomération des huîtres entre elles ne permet pas d'assimiler la surface d'une pigne à la somme des surfaces des huîtres qui la composent.

D'après les observations *in situ*, deux recrutements annuels d'ascidies sont simulés. Les nombres totaux d'ascidies recrutées aux différentes dates n'étant pas connus, une gamme de 5 valeurs, identiques pour chacune des dates, a été

croisée et testée (i.e. 25 simulations). La combinaison des 2 valeurs de recrutement pour laquelle l'écart entre les stocks simulés par le modèle en octobre et mars et les valeurs mesurées en octobre 2000 et mars 2001 (i.e. respectivement 1 570 et 925 t d'ascidies associées aux huîtres collées) est minimum a été retenue, puis utilisée pour effectuer la simulation standard. Le modèle estime les variations temporelles du stock d'ascidies et la production annuelle d'ascidies liée à la récolte des huîtres. Comme pour les simulations réalisées pour les bivalves, le pas de temps utilisé est de 1 jour.

### Impact sur l'écosystème et comparaison avec les bivalves

L'impact des ascidies sur l'écosystème est estimé par le calcul de temps de filtration et de consommation de nourriture. Les mêmes calculs sont ensuite appliqués aux différents stocks d'huîtres et au stock de moules pour comparaison.

Le temps de filtration est calculé en utilisant une loi de filtration issue de la littérature et développée pour chacune des espèces étudiées (Tableau 6. 1).

Tableau 6. 1 : Lois de filtration utilisées pour calculer le temps de filtration de chacune des espèces.

Espèce	Loi de filtration <sup>1</sup> (l.h <sup>-1</sup> .individu <sup>-1</sup> )	Auteur
<i>Ascidella aspersa</i>	$cr(w, t) = 3,26 \cdot w^{1,05}$	Randløv et Riisgård, 1979
<i>Crassostrea gigas</i> <sup>2</sup>	$cr(w, t) = (4,83 - 0,013 \cdot (T - 18,95)^2) \cdot w^{0,44}$	Bougrier et al., 1995
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	$cr(w, t) = 4,08 \cdot w^{1,06}$	van Erkom Schurink et Griffiths, 1992

<sup>1</sup> : w représente la masse de matière sèche de l'ensemble tunique + organes chez les ascidies et la masse de matière sèche du soma chez les bivalves.

<sup>2</sup> : T représente la température de l'eau (°C).

Pour chacune des espèces, la filtration totale (CR, m<sup>3</sup>.j<sup>-1</sup>) peut être calculée par :

$$6.11) \quad CR(t) = \sum_1^{nc} \left[ cr(w_a, t) \cdot \left( \sum_{a=1}^{na} a \cdot \int_{w_0}^{w_{max}} n(w, a, c, t) \cdot dw \right) \right]$$

pour les ascidies

$$6.12) \quad CR(t) = \int_{w_0}^{w_{\max}} n(w, t) \cdot cr(w, t) \cdot dw$$

pour les bivalves

Le temps de filtration (CT, j) à l'instant t est obtenu par :

$$6.13) \quad CT(t) = V / CR(t)$$

où V représente le volume du bassin de Thau dédié à la culture de chaque espèce ou technique d'élevage (m<sup>3</sup>). Ce volume est égal au produit du volume total du bassin de Thau (≈ 427,5.10<sup>6</sup> m<sup>3</sup>) par la fraction de ce volume utilisée pour la culture de chaque espèce et technique (7 % pour les huîtres collées, pour les ascidies associées à ce stock et pour les huîtres en pignes et 2 % pour les moules). Le volume V inclut les tables d'élevage et les couloirs d'eau séparant les tables. CT représente le temps nécessaire aux filtreurs pour filtrer le volume d'eau environnante.

La consommation de nourriture est exprimée sous la forme d'un flux d'azote particulaire vers les filtreurs. La nourriture disponible est représentée par la concen-

tration en chlorophylle a répartie en deux classes de taille. La première classe est constituée des particules de taille inférieure 2 µm et la seconde se compose des particules dont la taille est supérieure à 2 µm. Chaque classe peut être consommée avec plus ou moins d'efficacité selon l'efficacité de rétention (RE) propre à chaque espèce. La consommation de nourriture peut être calculée par :

$$6.14) \quad CN = ((RE_{\text{chla}<2}} \cdot C_{\text{chla}<2}}) + (RE_{\text{chla}>2}} \cdot C_{\text{chla}>2}})) \cdot CR(t)$$

où CN représente la consommation quotidienne d'azote (g N.j<sup>-1</sup> en considérant un facteur de conversion de 10 g d'azote par gramme de chlorophylle a) par les ascidies ou les bivalves (huîtres collées, pignes et moules), RE<sub>chla<2</sub> et RE<sub>chla>2</sub> représentent l'efficacité de rétention de chacune des espèces pour les particules phytoplanctoniques de taille inférieure et supérieure à 2 µm (Tableau 6. 2), C<sub>chla<2</sub> et C<sub>chla>2</sub> représentent les concentrations en chlorophylle a (µg.l<sup>-1</sup>) pour des particule de taille inférieure et supérieure à 2 µm.

Tableau 6. 2 : Efficacités de rétention utilisées pour les calculs de consommation de nourriture pour des particules phytoplanctoniques de taille inférieure et supérieure à 2 µm et pour les différentes espèces étudiées.

Espèce	Efficacité de rétention		Auteur
	Particules de taille < 2 µm	Particules de taille > 2 µm	
<i>Ascidella aspersa</i>	0,8	1	Randløv et Riisgård, 1979
<i>Crassostrea gigas</i>	0,2	1	Deslous-Paoli et al., 2001
<i>Mytilus galloprovincialis</i>	0,6	1	Mølhenberg et Riisgård, 1978 <sup>1</sup>

<sup>1</sup> : déterminé pour *Mytilus edulis*.

## Résultats

### Stocks d'ascidies solitaires dans le bassin de Thau

Le stock total d'ascidies solitaires associées aux bivalves d'élevage s'élève à

1 200, 3 000 et 3 600 t respectivement en mars 2000, octobre 2000 et mars 2001 (Figure 6. 1). Le rapport entre la biomasse d'ascidies et la biomasse de bivalves n'est pas constant. Il est minimal en mars 2000 (8 %) et maximal en octobre 2000 et mars 2001 (environ 18 %). La répartition des ascidies est également variable suivant le type de mollusques en élevage et la

technique d'élevage. La colonisation est plus importante sur les huîtres que sur les moules. La biomasse d'ascidies représente systématiquement moins de 5 % de la

biomasse de moules alors qu'elle peut atteindre 30 % pour les huîtres (huîtres collées en octobre 2000, et huîtres en pignes en mars 2001).

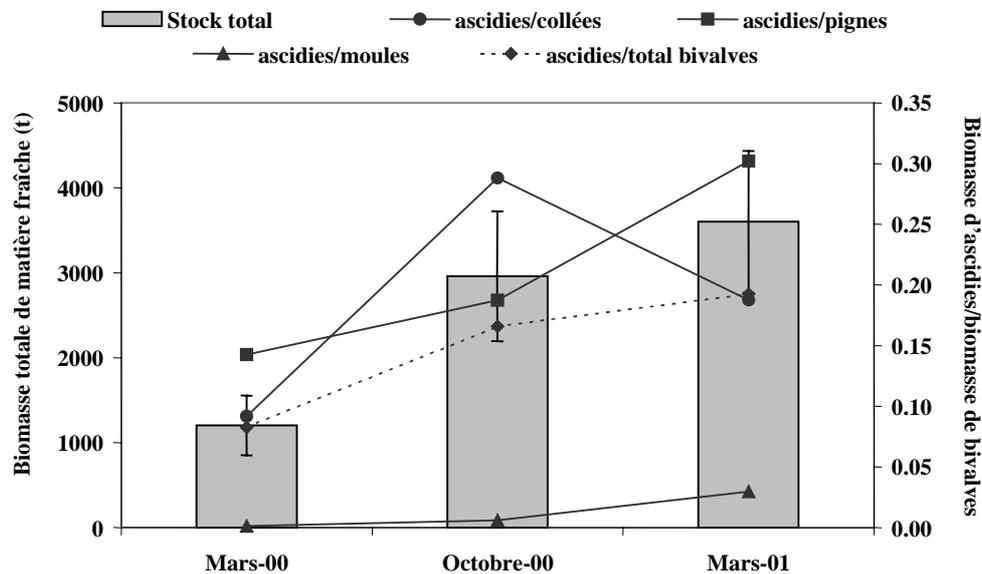


Figure 6. 1 : Estimation du stock total d'ascidies solitaires associées aux élevages de bivalves en mars 2000, octobre 2000 et mars 2001 et rapports biomasse d'ascidies / biomasse de bivalves pour les stocks totaux et pour les différentes espèces et techniques d'élevage. Les barres d'erreur représentent l'intervalle de confiance des stocks totaux d'ascidies.

### Espèces recrutées et périodes de recrutement

Lors du premier suivi (mars 2000 – mars 2001), aucun recrutement d'ascidies solitaires n'a été observé entre le 22/03/00 (i.e. date de mise en élevage des huîtres) et le 17/04/00 (i.e. date du premier échantillonnage). La présence de l'espèce *Ascidiella aspersa* est observée sur l'ensemble des sites d'échantillonnage dès le 23/05/00 et témoigne d'un recrutement entre mi-avril et fin-mai 2000 (Figure 6. 2). Les échantillonnages successifs montrent la présence de cette cohorte jusqu'au 12/03/00 qui correspond à la fin du suivi. L'absence de faibles longueurs témoigne de l'absence de nouveau recrutement de cette espèce. De même, aucune autre espèce n'a été recrutée de façon significative au cours du suivi et seuls quelques individus de l'espèce *Ciona*

*intestinalis* ont été observés sur les sites 2 et 3 lors de l'échantillonnage du 20/06/00.

Lors du second suivi (septembre 2000 – septembre 2001), aucun recrutement n'a été observé entre le 25/09/00 (i.e. mise en élevage des huîtres collées) et le 24/10/00 (i.e. premier échantillonnage). *A. aspersa* était présente dès le 18/12/00 sur l'ensemble des sites (Figure 6. 3). Cette cohorte disparaît le 16/07/01 du site 2 et dès le 12/06/01 des sites 3, 4 et 6. Un nouveau recrutement d'*A. aspersa* est observé le 16/07/01 au niveau des sites 2 et 4, et le 12/06/01 au niveau des sites 3 et 6. Cette cohorte disparaît dès le 21/08/01 des sites 2 et 6, et le 17/09/01 du site 3. Elle reste présente jusqu'à la fin du suivi (17/09/01) au niveau du site 4. L'espèce *Phallusia mammillata* a été répertoriée entre le 16/07/02 et le 17/09/01 uniquement sur le site 4 tandis que *Ciona intestinalis* a été observée le 16/07/01 sur les sites 4 et 6, et le 21/08/01 sur le site 4.

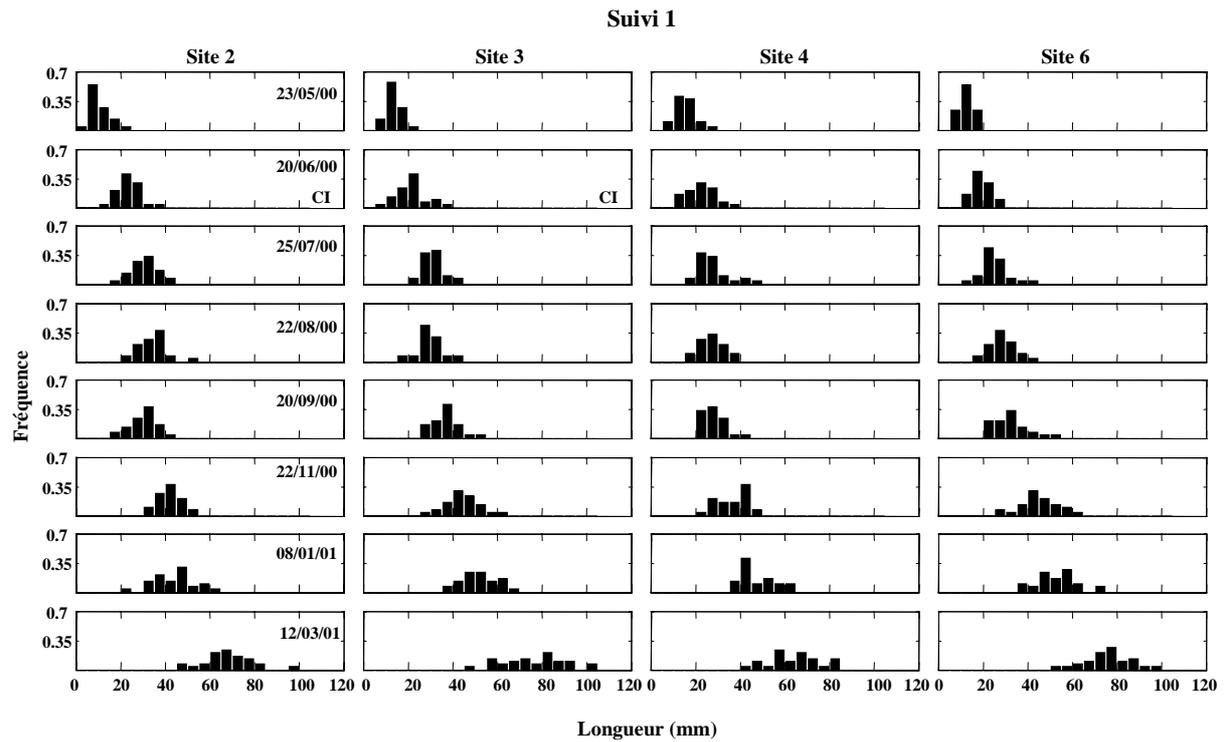


Figure 6. 2 : Distributions en classes de longueur de l'espèce *Ascidiella aspersa* mesurée lors du premier suivi sur les 4 sites d'échantillonnage. La présence de l'espèce *Ciona intestinalis* lors de certains échantillonnages est repérée par la présence des initiales CI.

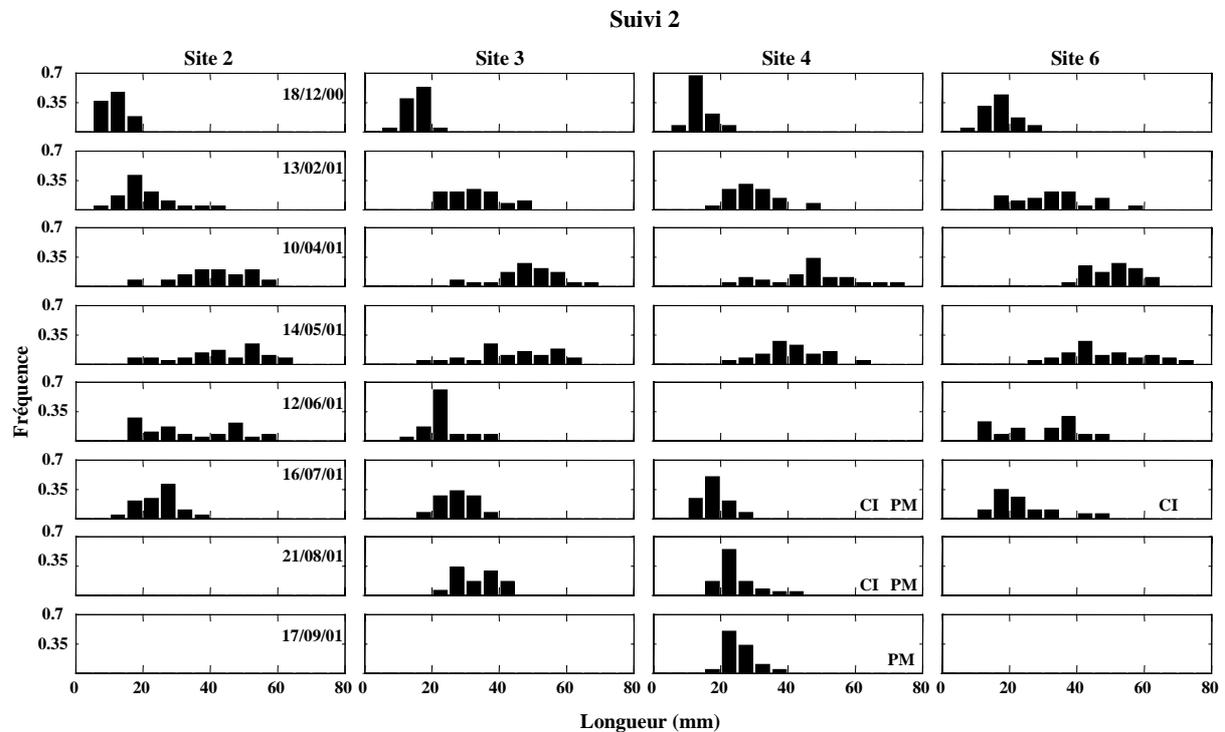


Figure 6. 3 : Distributions en classes de longueur de l'espèce *Ascidiella aspersa* mesurée lors du second suivi sur les 4 sites d'échantillonnage. La présence des espèces *Ciona intestinalis* et *Phallusia mammillata* lors de certains échantillonnages est repérée par la présence des initiales CI et PM, respectivement.

### Croissance d'*Ascidiella aspersa*

Seul le premier suivi a permis de suivre la croissance moyenne d'une seule cohorte et pendant près d'une année, la croissance individuelle d'*Ascidiella aspersa* sera donc étudiée uniquement sur cette période. Le modèle de croissance sera établi sur ces données observées.

### Relations longueur – masse

Dans la relation longueur - masse totale fraîche, les analyses mettent en évidence un exposant allométrique  $b_1$  significativement plus élevé au site 3 qu'aux sites 2 et 4 ( $P < 0,01$  ; Tableau 6. 3). Mais l'effet du site est surtout important sur la masse sèche où globalement les ascidies des sites 4 et 6 présentent un exposant allométrique significativement plus faible qu'aux sites 2 et 3 ( $P < 0,001$ ).

Tableau 6. 3 : Valeurs des coefficients  $a_1$  et  $b_1$  dans les relations longueur - masse pour *Ascidiella aspersa*.

Relations longueur-masse	Valeur de $a_1$	Valeur de $b_1$
<u>Masse totale fraîche</u>		
Site 2	$2,96.10^{-4}$	2,59
Site 3	$2,00.10^{-4}$	2,70
Site 4	$2,98.10^{-4}$	2,59
Site 6	$2,50.10^{-4}$	2,64
<u>Masse sèche</u>		
Site 2	$4,18.10^{-5}$	2,31
Site 3	$4,25.10^{-5}$	2,30
Site 4	$1,07.10^{-4}$	2,04
Site 6	$7,55.10^{-5}$	2,14

### Variabilité spatiale et temporelle de la croissance

Tout au long du suivi, *A. aspersa* présente une croissance régulière en longueur comme en masse (Figure 6. 4). La croissance est particulièrement importante entre les mois de décembre 2000 et de mars 2001 (+22 mm en moyenne sur la période considérée). A la fin du suivi, la longueur moyenne atteinte varie entre 64,3 mm (site 4) et 76,2 mm (sites 3 et 6). La masse totale fraîche atteint entre 14,8 g (site 4) et 23,6 g (site 6) et la masse totale sèche varie de 0,48 g (site 4) à 0,61 g (site 6). En moyenne, *A. aspersa* est à 95 % composée d'eau.

Les analyses statistiques révèlent un effet du site sur la croissance en longueur

( $n=960$ ,  $F=8,4$ ,  $P < 0,001$ ) ainsi que sur la croissance en masse totale fraîche ( $n=960$ ,  $F=3,1$ ,  $P < 0,05$ ). Le taux de croissance est maximal au site 6 ( $\beta=5,1.10^{-3} \text{ mm.j}^{-1}$  pour la longueur et  $\beta=1,2.10^{-2} \text{ g.j}^{-1}$  pour la masse) et minimal au site 2 ( $\beta=4,2.10^{-3} \text{ mm.j}^{-1}$  pour la longueur et  $\beta=1.10^{-2} \text{ g.j}^{-1}$  pour la masse) (Figure 6. 4). Les analyses ne permettent pas de déceler d'effet significatif du site sur la croissance en masse sèche ( $n=959$ ,  $F=0,95$ ,  $P=0,41$ ). Le taux de croissance est de l'ordre de  $7.10^{-3} \text{ g.j}^{-1}$ .

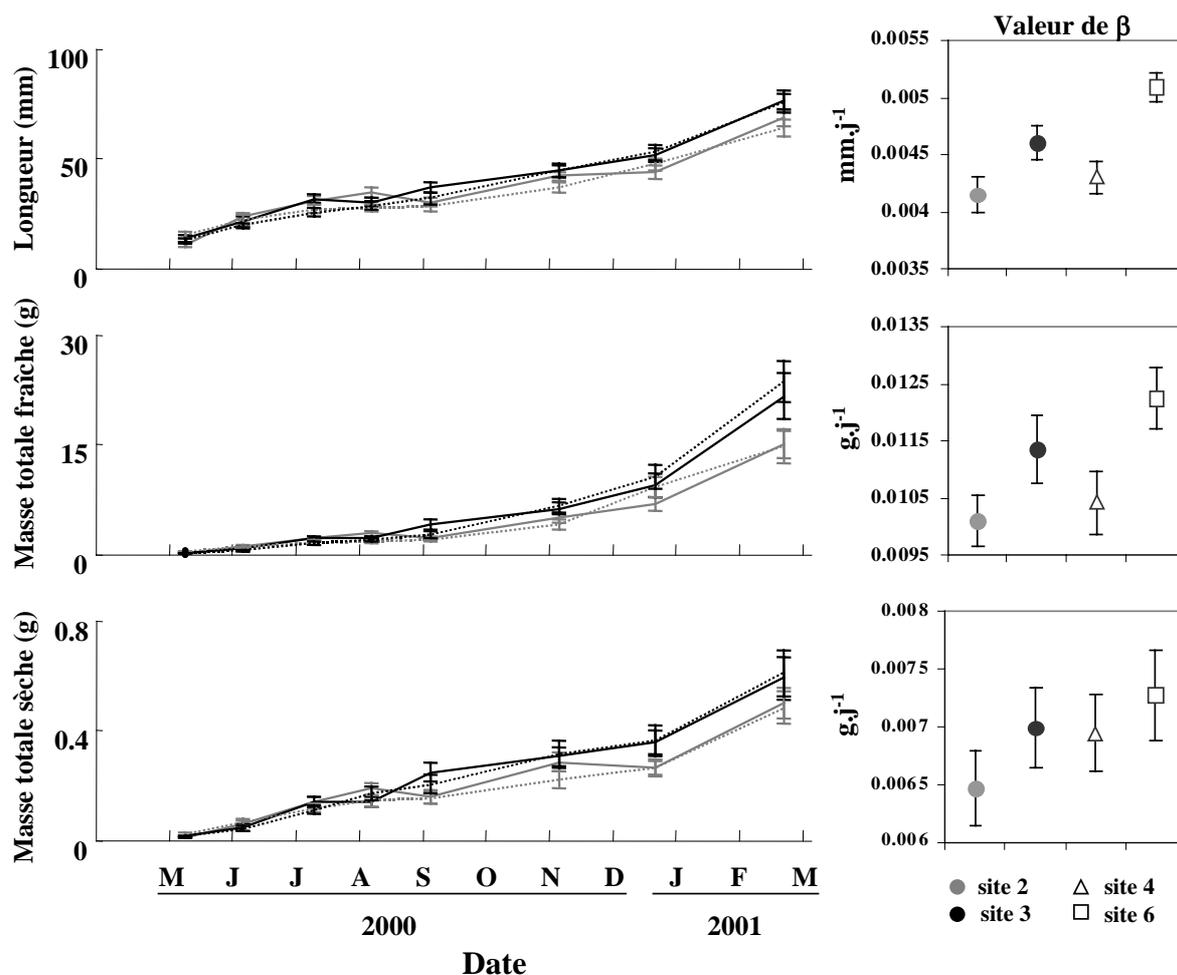


Figure 6. 4 : Croissance individuelle d'*A. aspersa* (moyenne et intervalle de confiance à 95 %) mesurée entre mai 2000 et mars 2001 pour les différents sites (— site 2, — site 3, ..... site 4, ..... site 6). Valeur et erreur standard du paramètre  $\beta$  obtenues pour les différentes variables et les différents sites.

### Modèle de croissance

Les données de croissance et de matière organique particulaire ont été utilisées pour calibrer un modèle de croissance en masse totale individuelle. L'équation 6.2 devient alors :

$$6.15) \quad G = 0,022 \cdot \text{POM}^{0,23} \cdot w_a^{0,65}$$

La comparaison des données simulées et observées montre un bon ajustement du modèle ( $R^2=0,9$ ,  $n=32$ ,  $P<0,001$ ; Figure 6. 5). Une régression linéaire entre les données simulées et observées confirme que le modèle utilisé est adéquate ( $P<0,001$ ). Le modèle respecte la différence de croissance entre les sites excepté pour le site 4 où la croissance est surestimée dès le mois d'août 2000. Pour les autres sites, la croissance observée et simulée décroît du site 6, puis au site 3 et au site 2.

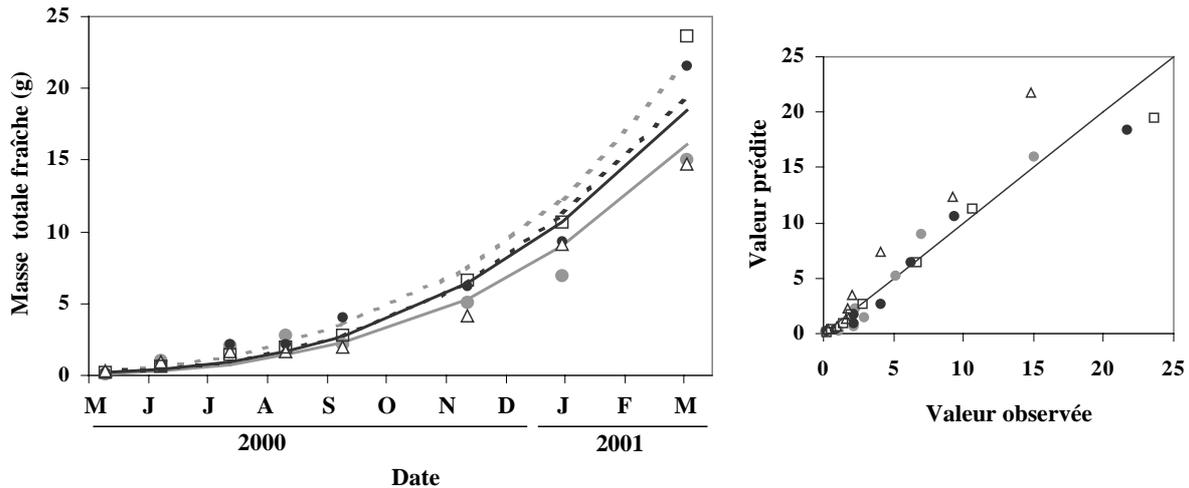


Figure 6. 5: Croissance en masse totale individuelle observée (symboles) et simulée par le modèle (lignes) pour les différents sites et régression linéaire entre les données observées et simulées (—●— site 2, —●— site 3, —△— site 4, —□— site 6).

## Dynamique de population

Conformément aux résultats des suivis expérimentaux, les deux périodes de recrutement simulées par le modèle correspondent aux mois de mai et décembre. Les ascidies sont recrutées avec une masse totale individuelle fraîche de 0,2 g qui correspond à la première valeur mesurée au moment des recrutements lors des suivis. Le modèle de dynamique de population n'est pas spatialisé et une croissance moyenne est considérée (le taux de croissance obtenu sur chacun des quatre sites est moyenné).

Les simulations réalisées avec différentes combinaisons de valeurs de nombres totaux d'ascidies recrutées montrent que le recrutement du mois de mai est le plus déterminant dans les valeurs simulées du stock d'ascidies, en mars comme en octobre. Des valeurs élevées du stock impliquent une valeur élevée du recrutement du mois de mai (Figure 6. 6). Pour la même combinaison de recrutement, le stock simulé en mars apparaît sys-

tématiquement plus élevé que celui simulé en octobre. Les stocks d'ascidies fixées aux huîtres collées étant estimés à 1 570 et 930 t en octobre 2000 et en mars 2001, la meilleure combinaison, parmi celles testées, correspond à un recrutement de 25 millions d'individus en mai pour 200 millions d'individus en décembre. Cette combinaison estime le stock du mois d'octobre à environ 500 t et le stock du mois de mars à environ 1 000 t. La simulation standard a donc été réalisée avec ces deux valeurs de recrutement de façon à obtenir un stock d'ascidies à l'équilibre.

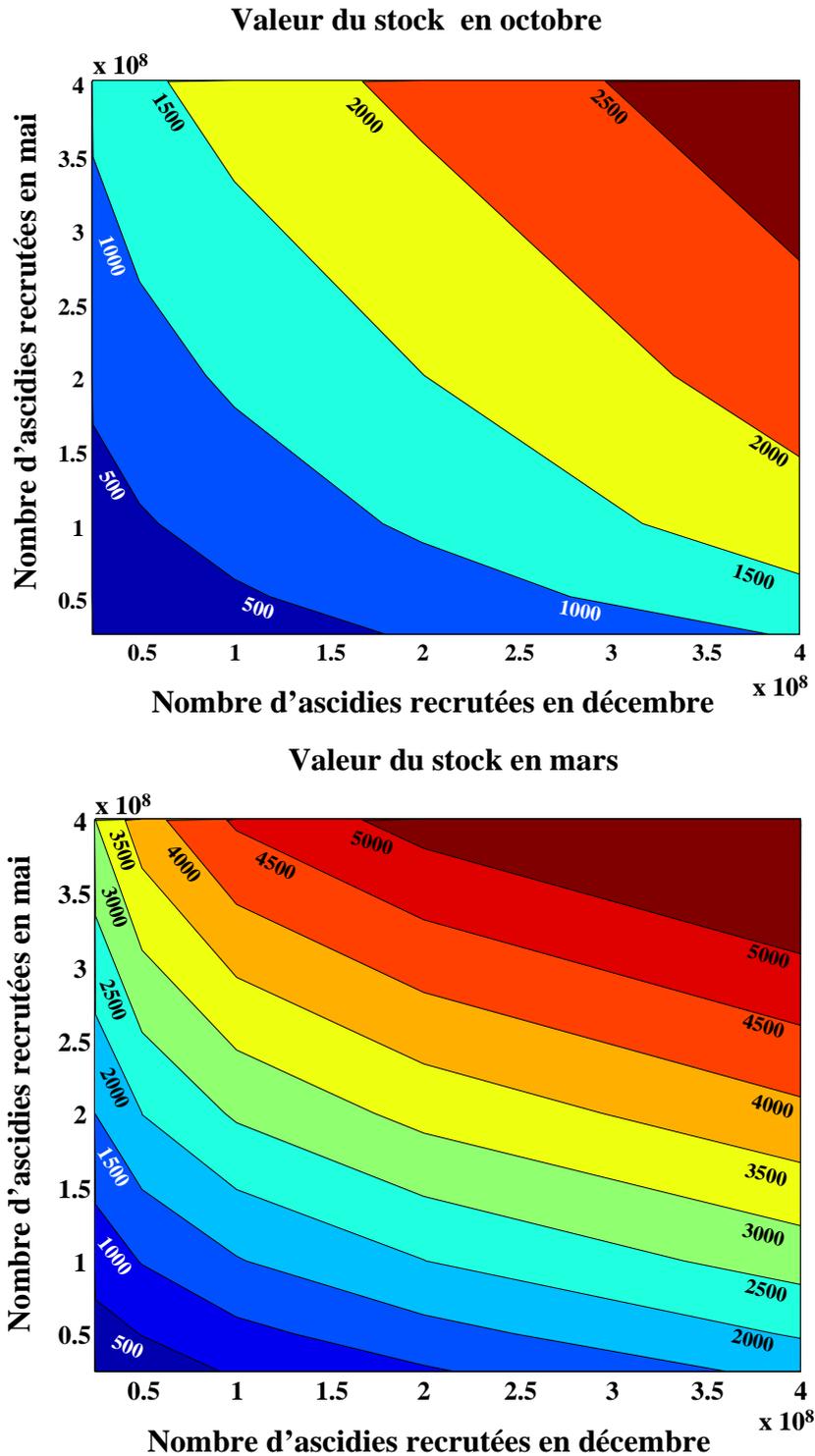


Figure 6. 6 : Isolignes des valeurs de stocks d'ascidies simulés à l'équilibre en octobre et en mars, pour différentes valeurs de recrutement en mai et en décembre.

Le stock d'ascidies se stabilise au cours de la quatrième année de simulation. A l'équilibre, le stock atteint un maximum d'environ 1 300 t au mois de juin et un minimum d'environ 460 t au mois de novembre. Le stock augmente régu-

lièrement pendant la première moitié de l'année et diminue la seconde moitié jusqu'au second recrutement annuel (décembre). A l'équilibre, le modèle estime un stock d'environ 950 t en mars et 600 t en octobre (Figure 6. 7). Ces valeurs

sont du même ordre de grandeur que les valeurs observées mais sous estiment le stock observé en octobre.

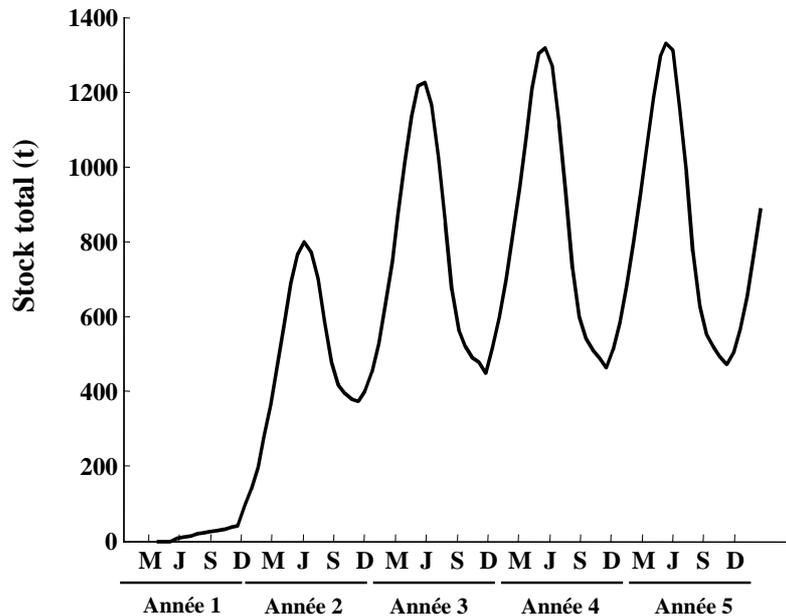


Figure 6. 7 : Evolution du stock total d'ascidies (tonnes de matière fraîche) au cours des 5 années de simulation.

L'évolution de la distribution des ascidies sur les huîtres montre qu'au cours de la première moitié de l'année une large majorité des huîtres supportent un maximum de 5 ascidies (Figure 6. 8).

Après le second recrutement annuel (décembre) dont la valeur est plus élevée, une fraction des huîtres supporte entre 5 et 12 ascidies.

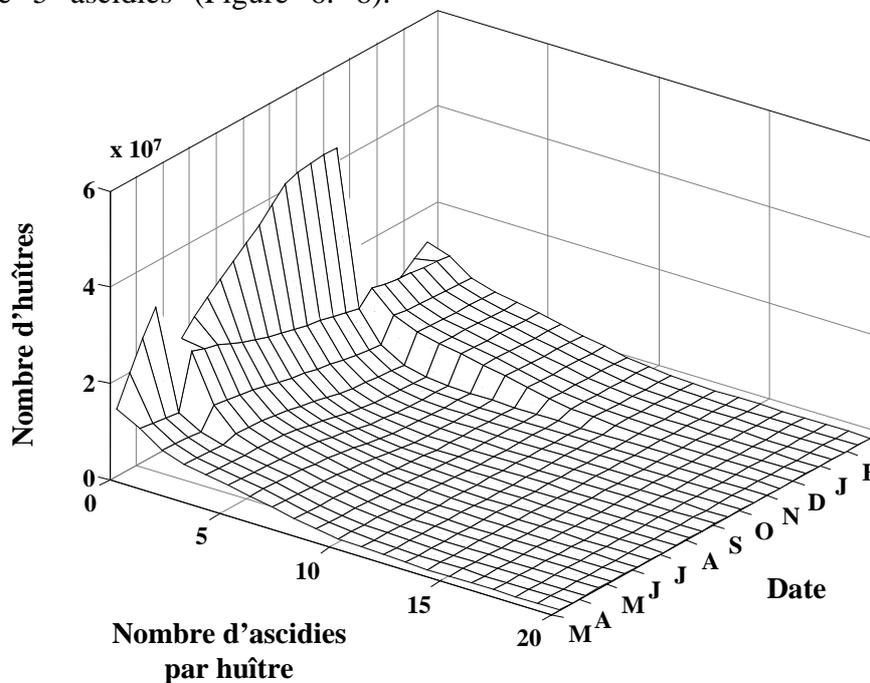


Figure 6. 8 : Evolution de la distribution des ascidies fixées aux huîtres au cours d'une année à l'équilibre.

Le nombre moyen d'ascidies par huître varie au cours du temps entre 1 et 4 (Figure 6. 9). Il est maximum au mois de décembre, suite au second recrutement annuel et est minimum juste avant le

recrutement de décembre. Le recrutement du mois de mai implique un léger accroissement du nombre moyen d'ascidies par huîtres. Ce nombre décroît régulièrement de mai et jusqu'en décembre.

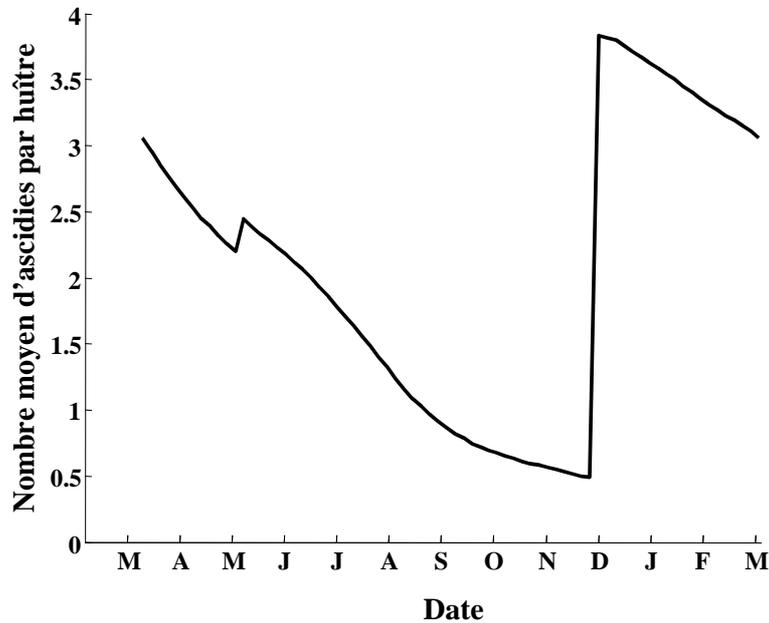


Figure 6. 9 : Evolution du nombre moyen d'ascidies par huître au cours d'une année à l'équilibre.

A l'instar du stock, la production annuelle d'ascidies se stabilise au cours de la quatrième année pour atteindre environ 2 900 t à l'équilibre (Figure 6. 10). La quasi-totalité des ascidies sont récoltées

avec une masse individuelle inférieure à 50 g, généralement après un maximum de 18 mois passés dans le bassin (Figure 6. 11).

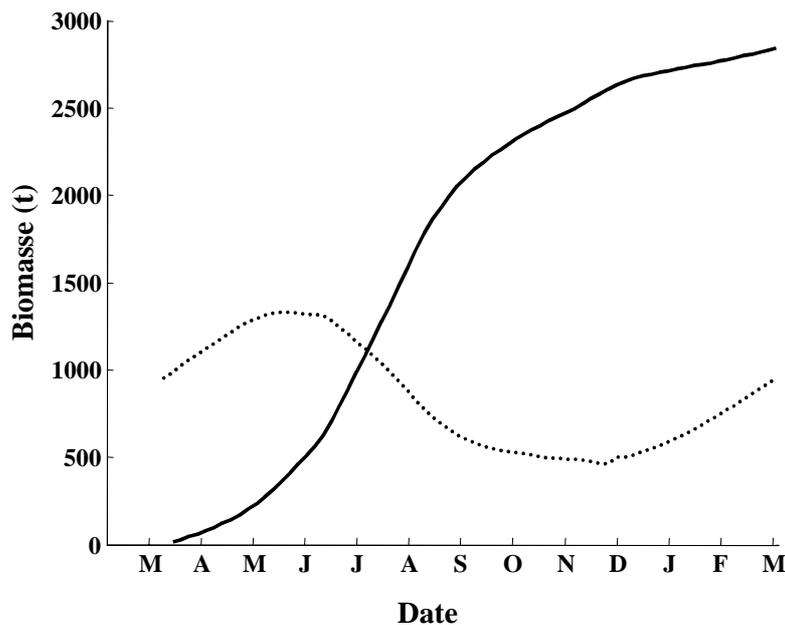


Figure 6. 10 : Production cumulée (trait plein) et stock (trait pointillé) d'ascidies au cours d'une année à l'équilibre.

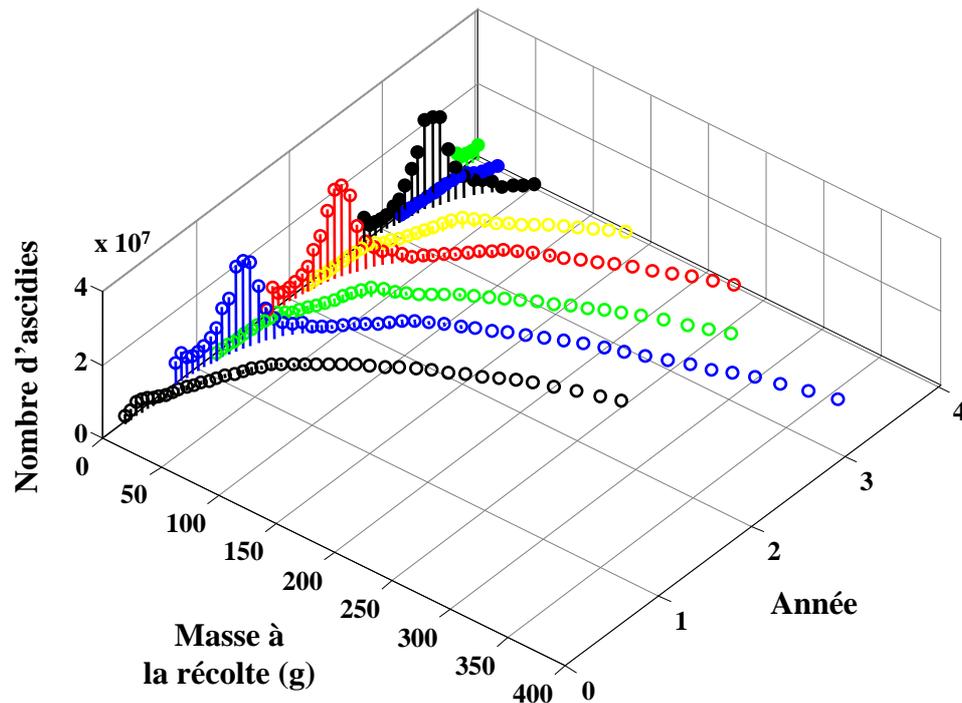


Figure 6. 11 : Nombre d'ascidies récoltées en fonction de la masse individuelle et du temps pour chacune des cohortes (la combinaison couleur et remplissage des cercles permet d'identifier chacune des 10 cohortes simulées par le modèle).

## Impact sur l'écosystème

### *Temps de filtration*

D'après la loi de filtration utilisée (van Erkom Schurink et Griffiths, 1992), le taux de filtration d'une ascidie varie entre  $0,6 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ , pour un individu de masse égale à 0,2 g de matière fraîche (masse minimale simulée par le modèle), et  $205 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$ , valeur obtenue pour un individu de 50 g de matière fraîche (masse maximale). Le temps de filtration varie fortement entre 6 jours et 17 jours (Figure 6. 12). Il est minimum en début d'été (juin) et maximum en début d'hiver (décembre). Le temps moyen pour filtrer l'eau environnante est de 10,5 jours (Tableau 6. 4). Pour les huîtres collées dont le stock moyen est quatre fois supérieur à celui des ascidies, le temps moyen de filtration est légèrement supérieur à 4 jours. Il atteint une valeur minimum de 3,7 jours à la fin du printemps (mai - juin) et en début d'automne (septembre - octobre). La

valeur maximum est obtenue entre décembre et février (6 jours). Le temps de filtration obtenu pour les huîtres en pignes est deux fois plus faible que pour les huîtres collées avec une moyenne de 1,6 jours. Le cycle saisonnier est similaire à celui des huîtres collées avec un minimum en septembre – octobre et un maximum entre décembre et février. L'amplitude des variations du temps de filtration est nettement plus faible pour les huîtres que pour les ascidies (i.e. de l'ordre de 2 jours pour les huîtres collées et moins de 1 jour pour les huîtres en pignes). Les lois de filtration utilisées impliquent une filtration minimum de  $41 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$  pour les huîtres et  $11 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$  pour les moules. La filtration maximum atteint  $211 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$  pour les huîtres et  $162 \text{ l.j}^{-1}.\text{ind}^{-1}$  pour les moules. C'est pour les moules que le temps de filtration obtenu est le plus faible avec une valeur moyenne inférieure à la journée alors que le stock moyen est globalement similaire à celui des huîtres collées. A l'instar des huîtres, l'amplitude des

variations est faible pour les moules, de l'ordre de 0,1 jour.

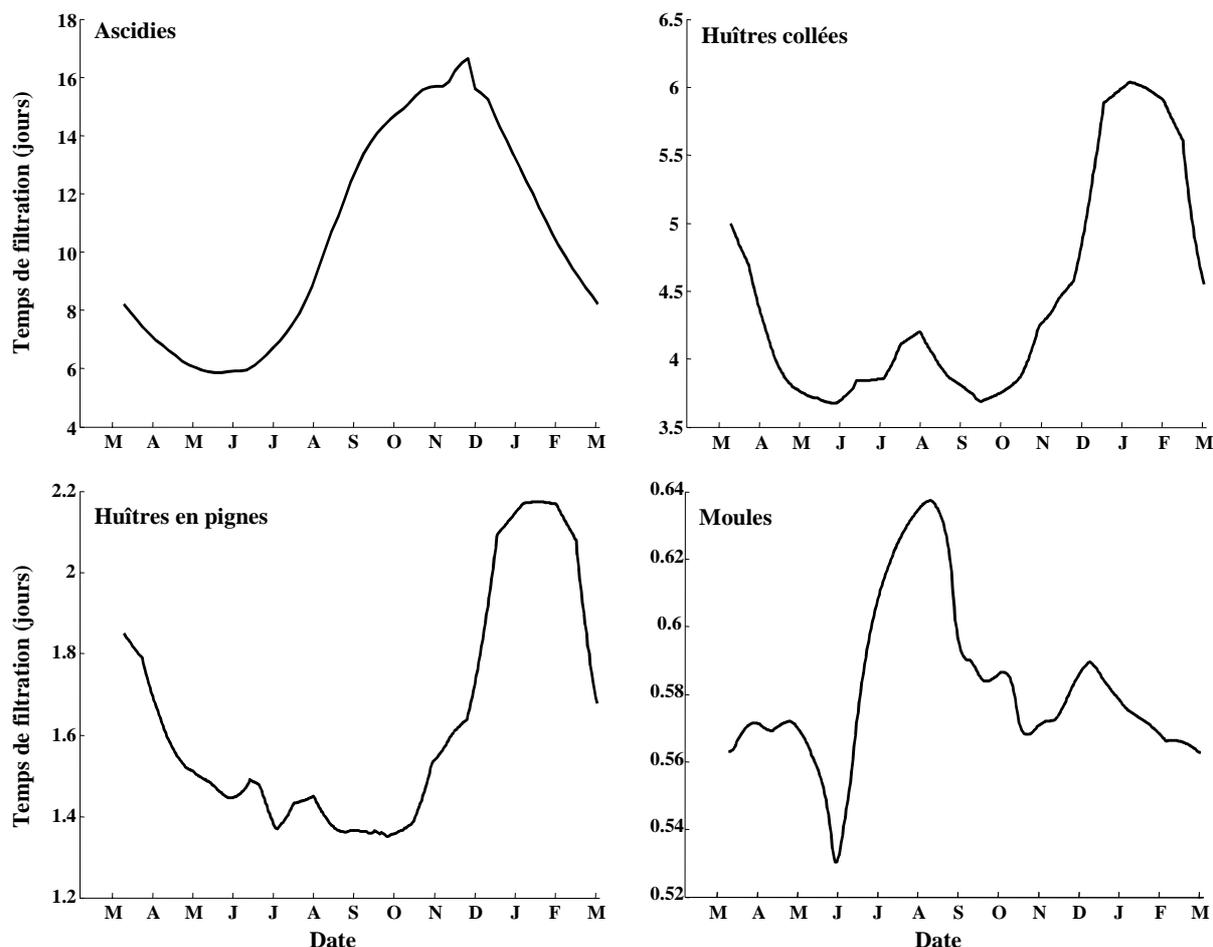


Figure 6. 12 : Temps de filtration mensuel calculé pour chacun des stocks à l'équilibre (trait plein) et évolution annuelle du stock (trait pointillé).

Tableau 6. 4 : Valeurs moyennes des différents stocks à l'équilibre et temps de filtration moyens sur une année.

Catégorie d'élevage	Stock moyen à l'équilibre (t)	Temps de filtration moyen (jr)
Ascidies	840	10,5
Huîtres collées	3 200	4,4
Huîtres en pignes	8 500	1,6
Moules	3 900	0,6

### Consommation de nourriture

La consommation d'azote phytoplanktonique par mètre carré de table d'élevage varie entre 25,5 et 233,5 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> pour les ascidies (Figure 6. 13). La consommation saisonnière est maximale en été avec 175,9 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> et minimale en automne avec 39,1 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> pour une valeur moyenne de 114,6 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>

(Tableau 6. 5). La consommation totale du stock d'ascidies fixées aux huîtres collées varie entre 9,7 kg N.j<sup>-1</sup> (automne) et 49,2 kg N.j<sup>-1</sup> (été). Cette consommation est plus que doublée pour les huîtres collées avec un flux variant entre 115,5 (automne) et 324 (été) mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>. La consommation totale varie entre 28,6 et 89,4 kg N.j<sup>-1</sup> pour une moyenne de 53,5 kg N.j<sup>-1</sup>. Cette consommation est encore doublée pour les

huîtres en pignes avec des variations entre 209,4 et 655 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>. La consommation totale atteint 249,6 kg N.j<sup>-1</sup> en été. Pour les huîtres comme pour les ascidies, les valeurs maximales sont obtenues en été (juillet – août) et les valeurs minimales en novembre. A l'échelle du carré, les moules présentent systématiquement la consom-

mation la plus forte avec des valeurs variant entre 626,2 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> en automne et 1729,4 mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> en été. La consommation du stock total est généralement inférieure à celle des huîtres en pignes, excepté en hiver où les moules exercent une pression légèrement plus importante.

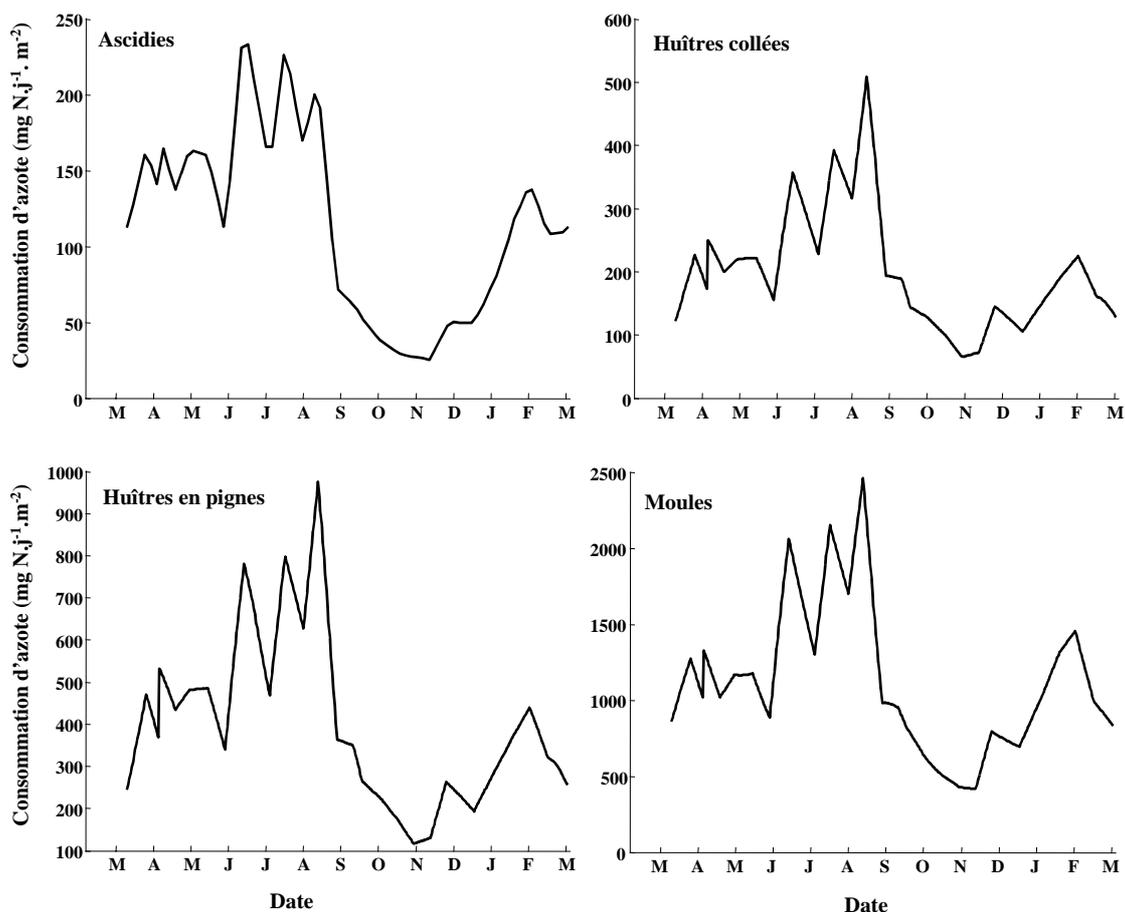


Figure 6. 13 : Consommation d'azote phytoplanctonique calculée pour chacun des stocks à l'équilibre. Cette consommation est ramenée à une unité d'élevage de 5 m x 5 m qui représente 1/20<sup>ème</sup> d'une table d'élevage.

Tableau 6. 5 : Consommation moyenne (CN) saisonnière et annuelle de nourriture (azote issu de la chlorophylle *a*) pour les différents stocks en élevage dans le bassin de Thau.

Consommation	Printemps		Eté		Automne		Hiver		Annuelle	
	par m <sup>2a</sup>	totale <sup>b</sup>	par m <sup>2</sup>	totale						
Ascidies	143,9	40,7	175,9	49,2	39,1	9,7	94,4	22	114,6	30,8
Huîtres collées	198,9	56,7	324	89,4	115,5	28,6	161,3	37,4	201,5	53,5
Huîtres en pignes	426	144,5	655	249,6	209,4	79,1	309,3	102,9	403,4	145,4
Moules	1099,7	130,3	1729,4	178,4	626,2	66,4	1033,1	116,8	1130	123,4

<sup>a</sup> : par m<sup>2</sup> de table d'élevage, mg N.j<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>, <sup>b</sup> : kg N.j<sup>-1</sup>.

## Discussion

### Dynamique de population des ascidies

#### *Recrutement*

Les ascidies sont caractérisées par une très grande variabilité temporelle (inter-annuelle) et spatiale du recrutement, à tel point qu'il est considéré comme le plus important facteur de régulation des populations (Svane et Lundälv, 1981 ; Tableau 6. 6). Dans le bassin de Thau, cette variabilité du recrutement et des espèces recrutées est également visible. Lors de nos suivis expérimentaux, *Ascidiella aspersa* s'est révélée l'espèce principale en 2000 comme en 2001. Les espèces *Ciona intestinalis* et *Phallusia mammillata* ont parfois été répertoriées mais toujours de façon ponctuelle et avec des abondances plus faibles qu'*A. aspersa*. En 1969, *C. intestinalis* était l'espèce prépondérante dans le bassin de Thau, suivie de *Phallusia mammillata* (David, 1970). En 1992-1993, le schéma de colonisation s'est montré un peu différent (Lamy, 1996). L'espèce *Ascidia mentula* s'est fixée la première au printemps 1992 est restée présente jusqu'en novembre 1993. Les abondances les plus élevées ont été relevées en été 1992. *C. intestinalis*, seconde espèce à s'être fixée, est devenue l'espèce la plus abondante en septembre 1992, mais elle était quasiment absente entre janvier et juin 1993. Enfin, *P. mammillata* est la troisième espèce recrutée, essentiellement présente entre juillet et novembre 1993.

Les variations du recrutement ont des origines multi-factorielles. Parmi ces origines, la température est souvent citée comme le plus important facteur (Dybern, 1965 ; Millar, 1971 ; Svane, 1984 ; Svane et Lundälv, 1981). Une saisonnalité marquée des températures favorise une saisonnalité de la reproduction. Par exemple, des suivis à long terme du recrutement d'*A. mentula* sur la côte suédoise ont montré des différences du cycle de reproduction en fonction de la profondeur (Tableau 6. 6) (Svane, 1984) : *A. mentula* située à 15 m de profondeur présente un cycle saisonnier (reproduction en été uniquement), alors que la même espèce par 25 m de fond est capable de se reproduire toute l'année. Les auteurs expliquent cette différence par une inertie plus grande des températures par 25 m de fond que par 15 m.

D'autres facteurs sont susceptibles d'influencer le recrutement tels que l'hydrodynamisme, la nature du substrat et la lumière pour les facteurs abiotiques, la compétition, la prédation et la stratégie de reproduction pour les facteurs biotiques ou endogènes. L'hydrodynamisme peut avoir une action sur le recrutement en assurant un transport passif des œufs puis des larves planctoniques d'ascidies (Petersen et Svane, 1995).

L'orientation et la nature du substrat sont essentiels dans la détermination du recrutement. L'orientation est à mettre en relation avec l'action de la lumière. Ainsi, *C. intestinalis* se fixe préférentiellement dans les endroits abrités de la lumière (en profondeur ou sur la face à l'ombre des substrats) (Gulliksen, 1972 ; Tursi, 1980). Le recrutement et les communautés épibiontiques varient suivant la nature du substrat (Svane, 1988).

Tableau 6. 6 : Périodes de recrutement de différentes espèces d'ascidies solitaires.

Espèce	Lieu et année	Profondeur	Température	Substrat	Période de fixation	Auteur	
<i>Asciidiella aspersa</i>	Royaume-Uni, Ardrossan Harbour 1950-1951	5 – 6 m	-	Naturel (paroi verticale)	Juillet 1950, Juillet – août 1951	Millar, 1952	
	France, Méditerranée, Bassin de Thau	4-7 m	8-27°C	Huîtres vivantes	Avril – mai 2000 Décembre 2000 Juin – juillet 2001	Cette étude	
<i>Ascidia mentula</i>	Suède, Côte ouest 1969-1977	25 m	5-14°C	naturel (paroi verticale)	Tout au long de l'année, Max en septembre – octobre Min en janvier – février	Svane et Lundälv, 1981	
	Suède, Côte ouest 1971-1982	15 m	4-16°C	naturel (paroi verticale)	Max en septembre – octobre Absence en hiver	Svane, 1984	
	France, Méditerranée, Bassin de Thau	surface	3 – 29 °C	artificiel	Mai 1992, Juin et novembre 1993	Lamy, 1996	
<i>Ciona intestinalis</i>	Royaume-Uni, Ardrossan Harbour	5-6 m	-	naturel (paroi verticale)	Juillet – septembre 1950	Millar, 1952	
	Suède, Côte ouest 1959-1961	2-7 m	0-22°C	naturel	Juin 1959, 1960, 1961 Août - septembre - octobre possible	Dybern, 1965	
	Suède, Côte ouest	15-20 m	0-16°C	naturel	Juillet 1961	Dybern, 1965	
	Danemark, Kerteminde Fjord, Kertinge Nor 1991-1992	-	-	artificiel	Mai – juin Août - septembre 1991 et 1992	Petersen et Svane, 1995	
	Italie du sud, Taranto 1975-1976	2 m	-	artificiel	Eté (juin - juillet - août) 1975	Tursi, 1980	
	France, Méditerranée, Bassin de Thau	-	-	4 – 24 °C	huîtres vivantes	Juillet 1969	David, 1970
		3 m	3 – 29 °C	artificiel	Juin 1992 et 1993	Lamy, 1996	
4 - 7 m	8 – 27 °C	huîtres vivantes	Juin 2000 et 2001	Cette étude			
<i>Ciona robata</i>	Japon, Hiroshima	-	-	-	Avril à décembre Pic en juin et septembre	Arakawa, 1990	
<i>Phallusia mammillata</i>	France, Méditerranée, Bassin de Thau	3 m	3 – 29 °C	Artificiel	Septembre 1992, Avril 1993	Lamy, 1996	
		4 m	8 – 27 °C	Huîtres vivantes	Juin - juillet 2001	Cette étude	

Les études sur les biosalissures sont généralement réalisées sur des substrats naturels ou artificiels, en installant des panneaux dans la colonne d'eau. Une expérience a été menée sur la Côte suédoise entre 1984 et 1987 (Svane, 1988) où des épibioses sont naturellement fixées sur une paroi verticale en pierre. Des suivis de recrutement et de développement d'épibioses ont été réalisés sur quatre types de substrats : 1) des panneaux artificiels placés contre la paroi, 2) des panneaux placés à distance de la paroi, 3) une paroi naturelle nettoyée des communautés pré-existantes et 4) une paroi naturelle déjà colonisée. Les substrats 1) et 3) ont vu principalement le recrutement de l'espèce *Ascidiella scabra*, tandis que *C. intestinalis* s'est fixée sur le substrat 2). De plus, aucune de ces deux espèces ne s'est développée de façon importante sur le substrat déjà colonisé 4). Au-delà de la nature des substrats, ce sont également des phénomènes de compétition interspécifique qui déterminent les différents assemblages.

Ces quelques exemples mettent en évidence une composante stochastique importante du recrutement des communautés d'épibiontes, qui rend très délicates les prédictions à l'échelle spatiale comme temporelle. Du point de vue de la modélisation, la formulation du recrutement sous la forme d'une loi probabiliste apparaît particulièrement adéquate. L'hypothèse du modèle selon laquelle le recrutement s'effectue de façon instantané à deux dates est une hypothèse fortement liée à nos conditions expérimentales. La date précise du recrutement n'est pas connue et l'introduction de supports à d'autres périodes que mars et septembre 2000 aurait pu montrer l'existence d'autres périodes de recrutement. Une difficulté majeure réside également dans la détermination des nombres d'individus recrutés. Dans notre cas, ces valeurs sont estimées à partir de résultats d'évaluations de stocks d'ascidies mesurés dans le bassin

de Thau, et ces nombres ne dépendent pas du stock déjà en place. Cependant, les ascidies ne peuvent coloniser des huîtres précédemment colonisées par une cohorte d'ascidies.

### **Croissance**

Millar (1952, 1971) (Angleterre), Dybern (1965) (Suède) et Gulliksen (1972) (Danemark) fournissent les premières distributions en longueur pour des populations d'*Ascidiella aspersa* et *Ciona intestinalis*. L'ensemble de ces études mettent en évidence une croissance saisonnière, importante au printemps et en été, faible en hiver. Cette saisonnalité de la croissance est également observée chez *Halocynthia papillosa* en Méditerranée (Ribes et al., 1998). Entre 1972 et 1977, Svane et Lundälv (1981) fournissent des trajectoires individuelles de croissance en longueur d'*Ascidia mentula* et mettent en évidence une très grande variabilité inter-individuelle et inter-annuelle de la croissance. Globalement, la forte croissance est observée au printemps et en été avec une diminution en août - septembre au moment de la reproduction et des températures les plus élevées. Lors de nos suivis expérimentaux, *A. aspersa* présente une croissance hivernale plus élevée qu'au printemps et en été, suggérant une relation inverse entre la température et la croissance. D'une part, les températures estivales élevées pourraient constituer un frein à la croissance et d'autre part, la situation méridionale du bassin de Thau, qui implique des températures hivernales plus élevées qu'aux sites scandinaves, pourrait expliquer le maintien d'une croissance hivernale. Une meilleure croissance hivernale est par ailleurs observée pour certaines ascidies coloniales (Turon et Becerro, 1992). Du point de vue de la modélisation, l'introduction d'une fonction inverse de la température dans l'équation de croissance serait judicieuse. Le jeu de données disponible est insuffisant pour permettre l'introduction d'un quatrième paramètre à l'équation actuelle sans sur

paramétrer le modèle et l'acquisition d'un jeu de données plus complet, établi sur des périodes différentes, s'avèrerait nécessaire. Les suivis expérimentaux mettent également en évidence une variabilité spatiale de la croissance d'*A. aspersa*. A l'image des huîtres (Gangnery et al., 2003 – cf. partie 3, Chapitre 3), les ascidies présentent des performances de croissance meilleures au site 6 et minimales au site 2. Cette variabilité peut être expliquée par les différences de concentration en nourriture à chacun des sites (matière organique particulaire et chlorophylle *a*, Gangnery et al., 2003). L'intégration de la matière organique particulaire à l'équation du modèle de croissance permet effectivement de prendre en compte la variabilité spatiale de la croissance. Plusieurs auteurs mettent en relation la croissance d'ascidies solitaires avec la quantité et la qualité de la ressource trophique (Robbins, 1985 ; Petersen et al., 1995, 1997). Ainsi, l'incorporation de particules inorganiques à de fortes concentrations diminue considérablement le taux de croissance de *C. intestinalis* et *Ascidiella scabra* (Robbins, 1985). Petersen et al. (1995, 1997) montrent, en laboratoire et *in situ*, que la quantité de la ressource trophique (nombre de cellules ou concentration en chlorophylle *a*) et le taux de croissance sont liés par une relation logarithmique.

### **Longévité des ascidies et mortalité**

La durée de vie des ascidies est très variable suivant les espèces et l'aire géographique. La plupart des espèces sont annuelles telles que *Ciona intestinalis* ou *Ascidiella aspersa*, qui présentent une durée de vie d'environ 18 mois (voir Millar, 1971 pour une synthèse) tandis que d'autres sont pérennes comme *Ascidia mentula*, dont l'âge peut atteindre 8 ans (Svane, 1984). La présence d'*A. aspersa* tout au long du premier suivi expérimental (mai 2000 – mars 2001) confirme une durée de vie d'au moins 11 mois dans le bassin de Thau.

La température agit directement sur la durée de vie (Millar, 1971) et, globalement, plus les eaux sont chaudes, plus la croissance est rapide et plus la mortalité intervient tôt dans le cycle de vie. Les populations sont alors caractérisées par une succession rapide des générations (jusqu'à plusieurs générations par an).

La mortalité naturelle des populations d'ascidies est variable. Chez *Ascidia nigra*, en Jamaïque, la mortalité est faible jusqu'à ce que la population atteigne sa taille maximale et décède dans son ensemble dans un laps de temps très court (Goodbody, 1962). Les travaux de Svane et Lundälv (1981) ont montré que la mortalité d'*A. mentula* était indépendante de l'âge. Le plus fort taux de mortalité est observé, pour toutes les générations, en été (août – septembre) au moment de la reproduction et des plus fortes températures. C'est ce qui a été observé pour *A. aspersa* lors du second suivi avec des mortalités touchant l'ensemble des sites entre juillet et septembre 2001. Mais cet épisode n'a pas été observé lors du premier suivi (été 2000). Chez *C. intestinalis*, c'est à l'inverse, une réduction de la température qui peut être à l'origine de mortalités (Millar, 1971). Des facteurs physiques autres que la température peuvent également provoquer des mortalités. Svane (1984) met en évidence l'importance de l'hydrodynamisme : *A. mentula* présente une mortalité plus importante à un site exposé par rapport à un site abrité. Goodbody (1962) observe, en Jamaïque, une mortalité massive d'*A. nigra* due à une forte dessalure. Parmi les facteurs biotiques, la prédation et la compétition sont des causes de mortalité des ascidies. La méduse *Aurelia aurita* est un prédateur des œufs et des larves de *C. intestinalis* (Petersen et Svane, 1995). L'étoile de mer *Asteria rubens* est également une espèce prédatrice de ciones adultes, ainsi que certaines espèces de poissons telles que la morue ou la plie (Gulliksen, 1972).

Dans le modèle de dynamique de population, la mortalité naturelle des ascidies n'a pas été prise en compte faute d'estimations disponibles. Seule la mortalité liée à la récolte des huîtres a été simulée et nous avons considéré que c'était là le facteur essentiel de mortalité des ascidies.

### ***Stock et production d'ascidies dans le bassin de Thau***

Les simulations conduisent à un ratio entre la production d'ascidies et la biomasse en élevage de l'ordre de 3,45 ce qui est largement supérieur aux huîtres (2,88 pour les huîtres collées et 0,93 pour les huîtres en pignes) et aux moules (1,35). Les estimations de stocks réalisées en 2000 et 2001 montrent que les biomasses d'ascidies n'excèdent jamais 30 % de la biomasse d'huîtres. Ces valeurs apparaissent faibles au regard des ratios mesurés par Mazouni et al. (2001) en 1992 où la biomasse d'ascidies fixée à une pigne peut atteindre jusqu'à 7 fois la biomasse des huîtres. Cependant, de tels résultats sont difficilement extrapolables à l'ensemble des stocks.

Globalement, les stocks d'ascidies (associés aux d'huîtres collées) observés et simulés par le modèle sont du même ordre de grandeur. Cependant, un défaut du modèle réside dans la sous estimation des stocks simulés en automne. Plusieurs tests ont donc été réalisés afin de résoudre ce défaut. Un premier test a consisté à décaler la date du recrutement de mai mais en dépit d'un décalage de 2 mois, l'évolution temporelle du stock d'ascidies reste identique. Un second test a consisté à modifier une autre des hypothèses formulées pour le recrutement des ascidies. Dans cette simulation, les ascidies peuvent coloniser une huître sur laquelle des ascidies d'une autre cohorte sont déjà fixées. De cette façon, les ascidies peuvent se fixer sur des huîtres de grande taille et leur probabilité de récolte est augmentée. Les simulations montrent une diminution

globale du stock (valeur maximum atteinte de 900 t) et de la production (2 100 t par an à l'équilibre). Cette diminution est due au fait que les ascidies sont récoltées plus rapidement mais à des masses moins élevées. L'évolution temporelle du stock reste identique : à l'équilibre, le stock simulé vaut 500 t en mars et 330 t en octobre. Enfin, compte tenu de la formulation exponentielle de la croissance, un dernier test a consisté à limiter artificiellement la croissance en fixant une masse maximale égale à 50 g. Cette valeur correspond à la masse maximale qui a été mesurée lors des suivis expérimentaux. Cette limitation ne permet pas non plus d'inverser l'évolution du stock d'ascidies. Comme il a été vu précédemment, la grande majorité des ascidies sont récoltées avant d'atteindre une masse totale de 50 g (Figure 6. 11), et une limitation de la croissance à 50 g n'entraîne qu'une légère diminution des valeurs de stocks et de production atteintes.

A terme, une amélioration du modèle de dynamique de population des ascidies passe probablement par une approche plus similaire à celle développée pour les bivalves. Par exemple, l'hypothèse d'un recrutement continu sur certaines périodes de l'année s'avérerait peut-être plus adaptée. Dans cette optique, l'acquisition de nouvelles données et notamment des distributions en classes de taille des principales espèces d'ascidies solitaires serait essentielle pour calibrer un tel modèle. Simultanément, la stratégie d'échantillonnage des stocks d'ascidies, et par suite des distributions en classes de taille, pourrait être optimisée. Jusqu'à présent, les stocks d'ascidies sont évalués conjointement aux bivalves. Ce plan, adapté pour les bivalves, ne l'est pas forcément pour les ascidies qui sont des espèces recrutées naturellement et qui présentent une forte variabilité spatiale du recrutement (sur une dimension horizontale comme sur une dimension verticale). Par exemple, dans la stratégie

actuelle, les ascidies présentes à -1,50 m sous la surface de l'eau sont supposées représentatives des ascidies présentes sur toute la longueur d'une corde d'huîtres ce qui constitue une hypothèse assez forte. Des cartographies des ascidies associées aux bivalves permettraient également d'identifier l'existence éventuelle de certaines tendances de colonisation. A cet effet, les estimations de stocks déjà conduites permettront d'établir les premières cartographies.

## **Impact des ascidies sur l'écosystème du bassin de Thau et comparaison avec les bivalves**

### *Efficacité de rétention des différentes espèces*

Une caractéristique des ascidies aujourd'hui communément admise réside dans une grande efficacité de rétention combinée à un large spectre de taille. Ainsi, Randløv et Riisgård (1979) estiment une efficacité de rétention égale à 100 % pour des particules de taille supérieure à 3 µm pour les espèces *Ascidiella aspersa*, *Molgula manhattensis*, *Clavellina lepadiformis* et *Ciona intestinalis*. Entre 1 et 3 µm, l'efficacité de rétention décroît régulièrement jusqu'à 70 %. Plus récemment, Stuart et Klumpp (1984) et Klumpp (1984) estiment à 100 % l'efficacité de rétention de *Pyura stolonifera* pour un spectre de taille compris entre 0,5 et 100 µm. L'efficacité de rétention varie suivant les espèces d'ascidies : *C. intestinalis* et *Ascidia virginia* présentent une efficacité plus grande qu'*Ascidia obliqua* pour la rétention des bactéries de grande taille (1-2 µm) (Jørgensen et al., 1984). Des différences sont également mises en évidence entre quatre espèces d'ascidies solitaires présentes en Antarctique (*Ascidia challengerii*, *Cnemidocarpa verrucosa*, *Corella eumyota* et *Molgula pedunculata*) (Kowalke, 1999). Chez *Halocynthia*

*pyriformis*, l'efficacité de rétention pour des particules de 2-3 µm est de l'ordre de 50 % et augmente jusqu'à 80 % pour des particules de 5-6 µm (Armsworthy et al., 2001). Cet auteur a également montré que l'augmentation de la turbidité induisait une augmentation de l'efficacité de rétention pour les petites particules (2-3 µm) au détriment des plus grosses particules.

Pour *Crassostrea gigas*, Barillé et al. (1993) rapportent une efficacité de rétention variant entre 10 et plus de 80 % pour des particules d'environ 3 µm et différents régimes alimentaires (i.e. différentes quantités et qualités de seston). La rétention de ces petites particules est associée à des phénomènes d'agrégation qui augmentent artificiellement la taille des particules consommées. Une efficacité de 100 % peut être obtenue pour des particules de 4 µm pour une charge sestonique faible ( $\approx 1,3 \text{ mg.l}^{-1}$ ). Ces auteurs mettent en avant l'influence de la quantité de seston plutôt que sa qualité sur l'efficacité de rétention. Selon Ropert et Gouletquer (1999), l'efficacité de rétention varie également avec la qualité de la nourriture. Pour des particules de 12 µm, l'efficacité de rétention est nettement plus faible quand la nourriture est issue des produits de biodéposition des huîtres par rapport à de l'eau de mer naturelle (i.e. moins de 50 % vs. plus de 80 %). Pour des particules de 2 µm, *C. gigas* présente une efficacité de rétention variant entre 18 et 40 %. Dans le bassin de Thau, les travaux de Dupuy et al. (2000) ont montré que *C. gigas* présentait une efficacité de rétention d'environ 2 % pour le picophytoplancton (particules de taille inférieure à 2 µm). Cette faible efficacité de rétention est confirmée par les travaux de Deslous-Paoli et al. (2001) qui rapportent des valeurs comprises entre 0 et 40 % pour des particules de taille inférieure à 2 µm. L'efficacité de rétention atteint 100 % pour des particules de 15 µm. Pour *Mytilus galloprovincialis*, aucune étude n'a été réalisée à ce jour sur l'efficacité de

rétenion mais des travaux conduits sur *Mytilus edulis* rapportent des valeurs variant entre 40 et 80 % pour des particules de taille inférieure à 2  $\mu\text{m}$  et une rétention de 100 % à partir de 4  $\mu\text{m}$  (Mølhenberg et Riisgård, 1978).

### ***Temps de filtration et consommation de nourriture***

L'impact de communautés d'ascidies sur un écosystème a été largement développé pour des populations de *Ciona intestinalis* présentes dans un fjord danois, Kertinge Nor (Petersen et Riisgård, 1992 ; Riisgård et al., 1995). Dans cet écosystème, la communauté de ciones, recensée au centre et au nord du fjord, est constituée de « patchs » d'individus principalement fixés sur des herbiers à zoostères. Plusieurs études ont eu pour objectif de quantifier, au cours des saisons, la pression exercée par cette communauté sur le compartiment phytoplanctonique. C'est en automne, au moment des plus fortes abondances des ciones, que ceux-ci présentent la plus forte pression sur les communautés phytoplanctoniques avec un temps de filtration de l'ensemble du fjord inférieur à la journée (0,8 jour). Le temps moyen de résidence des cellules algales est alors d'environ 7 heures. Inversement, c'est au printemps où les plus faibles abondances sont observées que le temps de filtration est le plus élevé (5 jours) pour un temps de résidence des cellules algales de 2 jours.

Dans notre étude, les simulations montrent que les ascidies associées aux huîtres collées ont un impact moins important que ces dernières sur l'écosystème avec un temps de filtration moyen deux à trois fois plus élevé (10,5 jours en moyenne pour les ascidies contre 4,4 jours pour les huîtres collées). Il en est de même pour la consommation de nourriture qui est plus faible pour les ascidies que pour les huîtres collées, en dépit d'une efficacité de rétention pour les particules chlorophylliennes de taille inférieure à 2  $\mu\text{m}$  nettement plus élevée pour les ascidies (0,8

pour les ascidies vs. 0,2 pour les huîtres). A l'équilibre, le stock d'huîtres en pignes est deux à trois fois plus élevé que celui des huîtres collées, et ce facteur est conservé lorsque l'on compare les temps de filtration et la consommation en azote phytoplanctonique. En dépit d'un stock proche de celui des huîtres collées et très inférieur à celui des huîtres en pignes, les moules présentent le plus fort impact sur l'écosystème avec des temps de filtration très courts (<1 jour) et une consommation en azote phytoplanctonique bien plus élevée lorsqu'elle est rapportée à un carré d'élevage. Les huîtres et les moules présentant des taux de filtration relativement proches, trois facteurs sont à l'origine de cet effet :

- 1) La densité de chacune des espèces sur carré d'élevage est plus élevée pour les moules avec plus de 80 000 moules par carré d'élevage contre environ 13 000 pour les huîtres en pignes et 6 500 pour les huîtres collées.
- 2) Le rapport entre la masse de chair sèche et la masse totale est deux fois plus élevé pour les moules que pour les huîtres (i.e. 0,04 vs. 0,02). Pour un stock total de matière fraîche équivalent, le stock de matière sèche des tissus est deux fois plus élevé pour les moules.
- 3) L'efficacité de rétention pour les particules de taille inférieure à 2  $\mu\text{m}$  est plus élevée pour les moules que pour les huîtres (0,6 vs. 0,2) et implique une consommation plus élevée pour les moules.

L'évolution des temps de filtration suggère une certaine complémentarité entre les espèces. En effet, les moules exercent une pression plus faible sur l'écosystème en été tandis que les huîtres exercent à cette période de l'année une pression maximale. En hiver, les huîtres et les ascidies exercent une pression minimale à l'inverse des moules.

Mazouni (1995) a montré l'impact de l'association huîtres – épibiontes sur la colonne d'eau (matières dissoute et particulaire) ainsi que sur le sédiment dans le bassin de Thau. Les élevages conchylicoles et les épibiontes fixés augmentent de façon importante les flux liés à la consommation de matière particulaire, à l'excrétion dissoute et à la biodéposition de matière organique sur le fond. Cet auteur ayant étudié les huîtres en pignes et l'ensemble des épibiontes associés, il est possible de comparer les valeurs estimées de consommation en azote phytoplanctonique de ce type d'élevage aux valeurs que nous avons pu calculer. En reprenant les valeurs de filtration mesurées en 1992 par Mazouni (1995) ( $\approx 1 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  de matière sèche), la densité des pignes sur une table d'élevage ( $\approx 30 \text{ pignes.m}^{-2}$  et 30 g de matière sèche par pigne) et la concentration moyenne en chlorophylle *a* mesurée en 1992 ( $\approx 0,50 \mu\text{g.l}^{-1}$ ), on obtient une consommation moyenne annuelle de  $108 \text{ mg N.j}^{-1}.\text{m}^{-2}$  de table d'élevage. Nos estimations permettent d'évaluer une consommation moyenne annuelle à  $403,4 \text{ mg N.j}^{-1}.\text{m}^{-2}$  de table d'élevage pour les seules huîtres en pignes (Tableau 6. 5). La différence entre les deux estimations s'est avérée principalement liée aux valeurs de filtrations utilisées. En effet, la loi de Bougrier et al. (1995), que nous appliquons, conduit à une filtration moyenne annuelle de  $4,4 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  de matière sèche, contre  $1 \text{ l.h}^{-1}.\text{g}^{-1}$  de matière sèche selon les travaux de Mazouni (1995). Cet auteur avait déjà mis en évidence les difficultés à retrouver des filtrations mesurées sur *Crassostrea gigas* dans le bassin de Thau à partir de la loi de Bougrier et al. (1995).

Il est également possible de comparer la consommation totale des filtreurs aux valeurs de production primaire estimées dans le bassin de Thau. En rapportant les consommations totales des différents stocks calculées au Tableau 6. 5 à des

consommations totales annuelles et par mètre carré de lagune, on obtient une valeur de  $1510 \text{ mg N.an}^{-1}.\text{m}^{-2}$  pour l'ensemble des filtreurs. Les huîtres en pignes contribuent à 41 % de cette consommation annuelle, contre 35 % pour les moules, 15 % pour les huîtres collées et enfin 9 % pour les ascidies associées aux huîtres collées. Avec une valeur de production primaire estimée à environ  $60 \text{ g N.an}^{-1}.\text{m}^{-2}$  (Vaquer et al., 1996), la capacité du bassin apparaît suffisante pour maintenir à leurs niveaux les populations de filtreurs. Toutefois, il serait nécessaire d'inclure les ascidies associées aux huîtres en pignes à ces estimations. De même, d'autres espèces d'épibiontes filtreurs telles que les spongiaires, des épibiontes fixés sur les structures d'élevage et les filtreurs sauvages (palourdes, crépidules...) puisent également dans le stock phytoplanctonique. Enfin, les zones conchylicoles étant concentrées sur 20 % du bassin, on peut supposer que les filtreurs n'ont pas accès à l'ensemble de la ressource trophique. D'ailleurs à l'échelle locale des structures d'élevage, la pression des filtreurs sur le compartiment phytoplanctonique est très forte (Tableau 6. 5).

### **Interactions des communautés d'ascidies avec les bivalves d'élevage**

La question d'une possible compétition entre les tuniciers, et plus spécialement les formes solitaires, et les bivalves a fait l'objet de plusieurs études. Certaines d'entre elles montrent une compétition à plusieurs niveaux du cycle de vie des bivalves, mettant en jeu plusieurs processus (Stuart et Klumpp, 1984 ; Osman et al., 1989 ; Zajac et al., 1989 ; Arakawa, 1990). Pour d'autres, il n'y a pas ou peu de phénomènes de compétition et une complémentarité est même parfois évoquée (Mook, 1981 ; Young, 1989 ; Bingham et Walters, 1989 ; Arakawa, 1990 ; Lesser et al., 1992 ; Mazouni et al., 2001).

A un premier niveau, les ascidies sont susceptibles d'affecter le recrutement des bivalves (Arakawa, 1990 ; Osman et al., 1989). Lorsque les périodes de reproduction se chevauchent, les larves d'ascidies entrent en compétition avec les larves de bivalves pour la fixation sur un substrat. Il s'agit alors d'un processus de compétition pour l'espace. De même, la présence d'ascidies déjà fixées empêchent la fixation des bivalves sur le même substrat. Un tel effet a été mis en évidence sur l'huître, *Crassostrea virginica*, dont la fixation est empêchée par la présence de *Ciona intestinalis* (Osman et al., 1989). Ainsi, la densité moyenne de naissain d'huîtres fixé a été relevée à 11 individus/100 cm<sup>2</sup> lorsque les ciones sont présents à forte densité (recouvrement de 90 % du substrat), 21 individus/100 cm<sup>2</sup> à faible densité (50 % de recouvrement) tandis qu'elle s'élève à 128 individus/100 cm<sup>2</sup> sur les substrats témoins (0 % de recouvrement). Un second processus de compétition concerne la prédation des larves de bivalves par les ascidies. Ce processus été reporté pour des larves de *Crassostrea virginica* abondamment consommées par *C. intestinalis* et *Styela clava* (Osman et al., 1989). Des larves de bivalves ont également été retrouvées dans les contenus stomacaux de nombreuses espèces d'ascidies solitaires et coloniales (Bingham et Walters, 1989). Cependant, ces auteurs mettent en évidence une prédation assez faible. Ces résultats sont corroborés par les travaux de Young (1989).

A un second niveau, la présence d'ascidies diminuerait la survie et la croissance des huîtres fixées (Osman et al., 1989 ; Zajac et al., 1989). Au cours d'expériences menées avec *C. intestinalis*, la survie à un mois de naissain de *C. virginica* s'est avérée nulle en présence d'une forte densité de ciones tandis qu'elle s'élevait à 22 % sans la présence de ciones (Osman et al., 1989). De même, la croissance de *C. virginica* était plus faible en présence

d'une forte densité de ciones, ayant elles-mêmes une croissance très rapide. Ces résultats ont été confirmés par de nouvelles expérimentations menées sur *C. virginica* avec une population d'épibiontes comprenant les espèces *C. intestinalis* et *S. clava* (Zajac et al., 1989). La survie et la croissance, à 15 et 44 jours, d'individus nouvellement fixés ont été affectées par la présence des ascidies solitaires. Ces dernières expériences ont montré que le processus mis en jeu était une compétition pour la ressource trophique. En effet, en couplant au traitement « densité de compétiteurs » un traitement « niveau de nourriture », ces auteurs ont pu montrer que l'ajout de nourriture pouvait partiellement compenser l'effet négatif de la compétition. Cependant, ces résultats sont remis en cause par les travaux de Dalby et Young (1993). Ceux-ci n'ont pas permis de montrer une influence négative systématique des ascidies sur la survie et la croissance de l'huître *Ostrea equestris*. Dans certains cas, la présence d'ascidies a même entraîné une amélioration de la survie et de la croissance. Un effet « stimulateur » sur la croissance en coquille d'huîtres cultivées a également été rapporté par Arakawa (1990).

Des travaux sur la compétition trophique entre des bivalves et des tuniciers ont été conduits par Stuart et Klumpp (1984) puis Lesser et al. (1992) en étudiant séparément l'efficacité de rétention et éventuellement le taux de filtration de chaque espèce. Stuart et Klumpp (1984) ont mis en évidence une compétition possible entre les moules, *Aulacomya ater*, *Perna perna* et *Choromytilus meridionalis*, et l'ascidie, *Pyura stolonifera*, pour les particules de taille supérieure à 4 µm, pour lesquelles l'efficacité de rétention est de 100 % pour l'ensemble des espèces. Pour les particules de taille inférieure à 4 µm, les ascidies présentent une efficacité de rétention nettement supérieure à celle des moules. A l'inverse, cette étude a permis de mettre en évidence une partition de la ressource entre

les moules et le spongiaire *Haliclona anonyma*. Ce dernier présente les efficacités de rétention les plus élevées pour les petites particules et une moins bonne rétention pour les plus grandes particules. Les travaux de Lesser et al. (1992) n'ont pas mis en évidence de compétition entre la moule, *Mytilus edulis*, et *Ciona intestinalis*. Selon ces auteurs, *M. edulis* présente des taux de filtration nettement plus élevés que les ciones, et ce pour toutes les tailles de particules (à partir de 3 µm). De plus, la moule consomme activement des petites particules alors que les ciones présentent des taux de filtration plus importants essentiellement pour les particules de plus de 16 µm. Cependant, sur plusieurs espèces d'épibiontes testées (balanes, crépidules, ascidies coloniales et ciones), les ciones représentent les compétiteurs les plus importants et en situation de pauvreté nutritive, l'hypothèse d'une compétition trophique n'est pas à exclure.

En complément de cette approche, Mook (1981) a montré, qu'au sein d'une communauté de plusieurs espèces, les processus liés à l'alimentation ne pouvaient être étudiés séparément, espèce par espèce. Il a donc utilisé une approche globale à l'inverse de celle utilisée par Stuart et Klumpp (1984) et Lesser et al. (1992). Sur une communauté bien établie (espèces âgées d'un an environ comprenant principalement des balanes, des bryozoaires, des amphipodes, des annélides et des spongiaires), il a mesuré la déplétion des particules dans le milieu après une heure d'immersion. Il observe alors une consommation plus faible des particules dont la taille est comprise entre 1,5 et 5 µm et des particules supérieures à 25 µm. Cette consommation plus faible peut être imputée soit à une consommation préférentielle des autres particules soit à une réjection de ces particules sous la forme de fèces ou de pseudofèces. Pour tester cette hypothèse, l'auteur a fait jeûner ces mêmes communautés pendant deux

jours et a réalisé les mêmes mesures de déplétion en plaçant les communautés dans un milieu contenant de l'eau de mer filtrée. Au bout de 2 heures, la concentration en particules a augmenté dans les gammes de taille 1,5 – 4 µm et >25 µm. Au bout de 4 heures, seules les particules de taille supérieure à 25 µm ont vu leur concentration augmenter. Ceci indique que la communauté a émis des particules (t = 2 heures) et qu'une partie de ces particules (1,5 – 4 µm) a été réutilisée (t = 4 heures). Il y a recyclage de la nourriture. Ces résultats suggèrent qu'une communauté de plusieurs espèces est capable d'utiliser plus efficacement la ressource nutritive qu'une communauté constituée d'une ou seulement quelques espèces.

C'est avec cette approche globale que Mazouni (1995) et Mazouni et al. (2001) ont mesuré l'impact des élevages conchylicoles et des épibiontes associés sur la colonne d'eau et le sédiment. Concernant l'interaction entre les ascidies et les huîtres, il semble qu'en situation de ressource trophique suffisante, la présence des ascidies n'est pas nuisible pour les huîtres. Au contraire, cet auteur a montré que le niveau d'activité des huîtres (en terme de filtration) était maximal aux endroits caractérisés par une grande richesse trophique et une forte colonisation par les ascidies et minimal aux endroits caractérisés par une pauvreté trophique et une faible colonisation. Les huîtres semblent capables de réguler la colonisation par les épibiontes en la limitant dans une situation où la ressource trophique est insuffisante. De plus, cet auteur observe une complémentarité des deux groupes taxonomiques au niveau de l'efficacité de rétention. Les huîtres consomment préférentiellement des particules de grande taille tandis que les ascidies vont plutôt consommer des particules de petite taille. Une hypothèse de rejet de petites particules, engluées dans du mucus, par les ascidies et de réutilisation par les huîtres est également

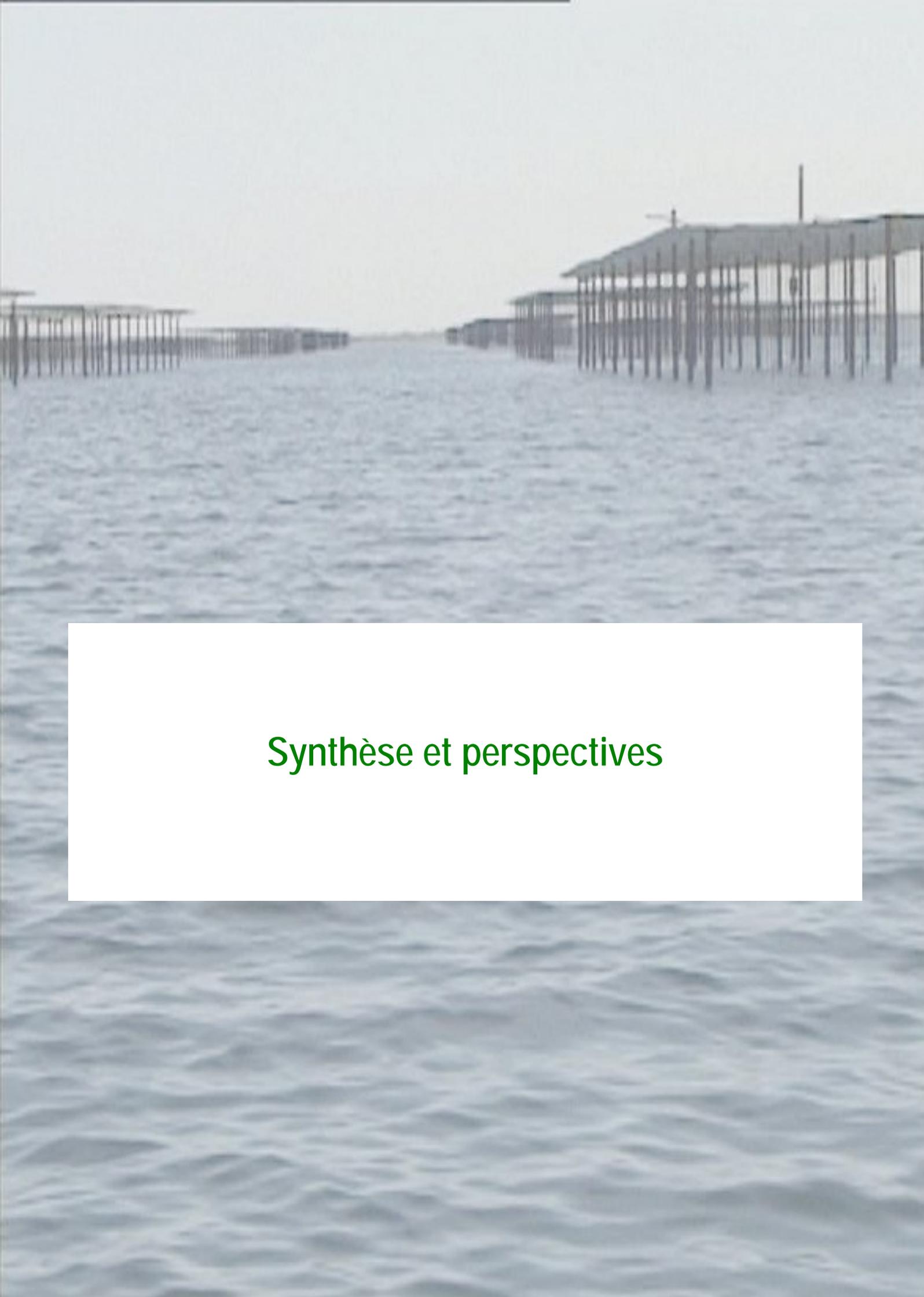
suggérée. L'hypothèse d'une association bénéfique entre les huîtres et les ascidies est donc envisageable, supportée par le fait que le taux de croissance des huîtres dans la bassin de Thau est rapide, le plus élevé au niveau national (Gangnery et al., 2003 – cf. Partie 3, Chapitre 3).

## Conclusion

Dans cette étude, un modèle de dynamique de populations des ascidies associées au stock d'huîtres collées élevées dans le bassin de Thau est mis en place. Les ascidies se fixent sur les huîtres selon un modèle stochastique à deux périodes de l'année identifiées, d'après des suivis *in situ* de colonisation de populations d'huîtres. En 2000 et 2001, *Ascidiella aspersa* s'est révélée la plus importante espèce d'ascidie solitaire (en abondance et en temps de présence) associées aux huîtres du bassin de Thau. Des données de croissance acquises sur cette espèce ont permis d'établir un modèle de croissance. La dynamique des populations d'ascidies est étroitement liée à celle des huîtres puisque le modèle simule l'évolution de cohortes d'huîtres auxquelles sont fixées les ascidies. Le modèle de croissance permet de simuler l'évolution du stock et de la production d'ascidies. La calibration du stock sur des données observées a permis d'ajuster globalement les nombres d'ascidies recrutées à chaque période de fixation. Le modèle simule un stock variant entre 460 et 1 300 t pour une production annuelle d'environ 2 900 t. Ce modèle doit être amélioré de façon à reproduire plus fidèlement les variations temporelles et spatiales du stock d'ascidies et à inclure les ascidies associées au stock d'huîtres en pignes.

Le couplage de la dynamique des différents stocks de filtreurs liés à l'élevage conchylicole du bassin (huîtres, moules, ascidies) avec des équations d'écophysiologie (efficacités de rétention et lois de filtration) a permis de montrer

que les moules présentaient l'impact le plus important sur l'écosystème à l'échelle d'un mètre carré de table d'élevage. Les consommations calculées pour les stocks totaux montrent que les huîtres en pignes exercent la plus forte pression. Une première comparaison des consommations de phytoplancton avec la production primaire phytoplanctonique montre que le bassin de Thau est généralement capable de soutenir les stocks de filtreurs actuellement en place. Cependant, les résultats soulignent également la nécessité de définir des lois d'écophysiologie adaptées aux différentes espèces de filtreurs élevés dans les conditions hydrobiologiques régnant dans le bassin.



## Synthèse et perspectives

## Introduction

Les bivalves jouent un rôle clé dans les écosystèmes qui les supportent et sont capables de contrôler leur état d'eutrophisation par le biais de relations nombreuses et complexes (Smaal et Prins, 1993 ; Prins et al., 1998). Ces relations se décomposent en un certain nombre de processus qui peuvent être positifs (e.g. augmentation du pool de nutriments disponibles pour la production primaire, stimulation de la croissance des cellules phytoplanctoniques) ou négatifs (e.g. déplétion de nourriture associée aux fortes densités de mollusques, changements dans la composition en taille du phytoplancton). En réduisant le fonctionnement de l'éco-

système conchylicole du bassin de Thau aux seules relations entre les filtreurs issus de l'élevage (huîtres, moules et ascidies solitaires associées) et les autres compartiments, on peut élaborer le schéma présenté à la Figure 7. 1. L'estimation des besoins des filtreurs, pour assurer leur croissance et leur survie, et en retour l'évaluation de leur impact sur l'écosystème nécessitent l'étude et la quantification de l'ensemble de ces relations. Certaines d'entre elles n'ont pas fait l'objet de ce travail de thèse (flèches noires sur la Figure 7. 1). C'est le cas de la contribution directe (excrétion) ou indirecte (biodéposition) des filtreurs à l'augmentation du pool de sels nutritifs et par suite à la production primaire phytoplanctonique.

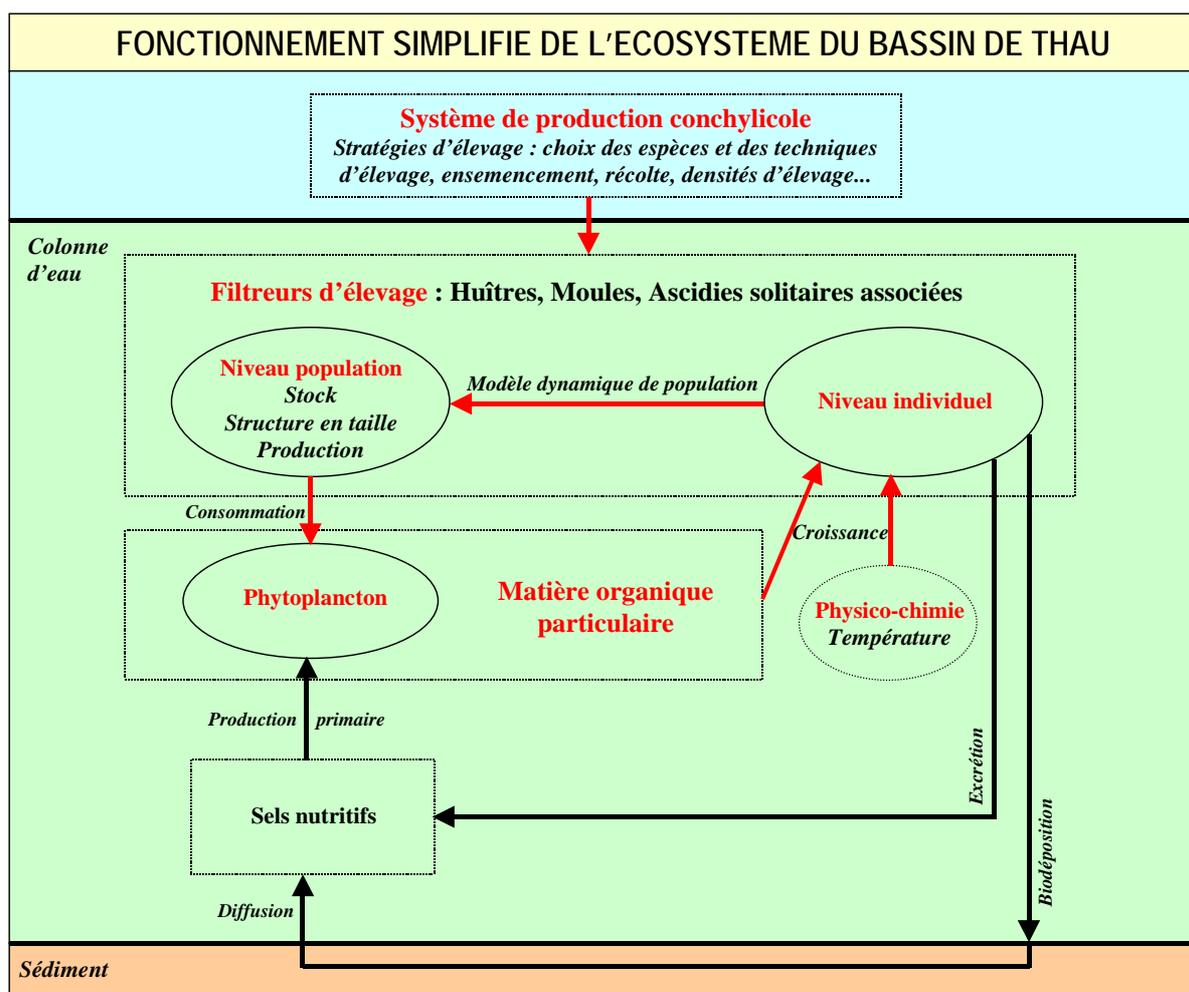


Figure 7. 1 : Fonctionnement de l'écosystème du bassin de Thau réduit aux relations avec le compartiment filtreurs. Les flèches rouges indiquent les relations qui ont été étudiées dans le cadre de ce travail à l'inverse des flèches noires.

D'autres relations ont fait l'objet d'une étude détaillée (flèches rouges sur la Figure 7. 1) telles que :

1. L'influence du système de production sur le compartiment filtreurs ou comment les stratégies d'élevage des conchyliculteurs déterminent la composition spécifique, la structure en taille, les variations temporelles et spatiales des différents stocks de filtreurs.
2. L'influence de l'écosystème sur le compartiment filtreurs ou comment l'hydrobiologie du bassin (i.e. température) et la concentration disponible en nourriture (i.e. la matière organique particulaire incluant le phytoplancton, le zooplancton, les détritiques...) déterminent la croissance individuelle des filtreurs, sa variabilité temporelle et spatiale.
3. Le passage d'une étude des processus à l'échelle individuelle (croissance) à l'échelle des populations : l'élaboration d'un modèle de dynamique de population a permis de reconstituer et de prédire l'évolution temporelle ainsi que la structure en taille des stocks en place, et d'estimer la production commercialisable.
4. La pression exercée par les différentes populations de filtreurs sur le compartiment phytoplanctonique via la consommation de phytoplancton (filtration) et parallèlement, la réponse des populations de filtreurs à des modifications de l'écosystème (i.e. variabilité inter annuelle des données hydrobiologiques impliquant des variations de la croissance, efflorescences algales toxiques, crises anoxiques).

Ces différents points constituent le fil conducteur de cette synthèse.

## Influence du système de production conchylicole sur les filtreurs en élevage

### Cas des bivalves d'élevage

L'empreinte du système de production sur les populations de mollusques est vaste et observable à chaque étape du cycle de production : de la mise en élevage à la récolte. Elle a été appréhendée au cours d'une série d'enquêtes menées en 2001 au cours de laquelle 60 conchyliculteurs du bassin de Thau ont été interrogés (cf. Partie 2, Chapitre 2). Des enquêtes de type socio-économique avaient déjà été réalisées auprès des conchyliculteurs du bassin de Thau mais pour la première fois, l'objectif était de réaliser un diagnostic précis et technique du système de production utilisé (i.e. espèces produites, techniques d'élevage utilisées, calendriers de mise en élevage et de récolte, caractéristiques de taille des individus mis en élevage et récoltés, densités et durées d'élevage). Dans de nombreux cas, le fonctionnement du système de production a été directement mis en relation avec les résultats des évaluations *in situ* des stocks en élevage.

Les enquêtes ont révélé un système de production complexe et en évolution permanente. Sa complexité réside essentiellement dans l'atomicité des stratégies d'élevage qui est principalement liée au fait que près de 65 % des entreprises conchylicoles sont de petite taille, exploitant un maximum de 4 tables d'élevage. Dans un deuxième temps, l'absence de recrutement naturel d'huîtres (espèce majoritaire en élevage) dans le bassin de Thau ajoute une complexité de nature « technique ». Elle implique une multitude des sources d'approvisionnement en naissain dont l'historique, les caractéristiques de taille/âge, la présentation (i.e. fixé ou non sur des collecteurs) sont

variables. Par suite, les durées et les méthodes d'élevage seront différentes (Figure 7. 2). Pour la mytiliculture, l'atomicité des stratégies d'élevage est toute aussi forte mais elle est principalement liée au caractère complémentaire de cette production. L'activité mytilicole de la lagune apparaît également fortement

liée à l'activité mytilicole en mer ouverte. Ainsi, l'augmentation des stocks de moules en élevage à Thau ces dernières années (Figure 7. 3) est principalement due à l'effondrement de l'activité en mer ouverte (prédation des moules de mer par les daurades) et à une recrudescence du captage naturel de moules dans la lagune.

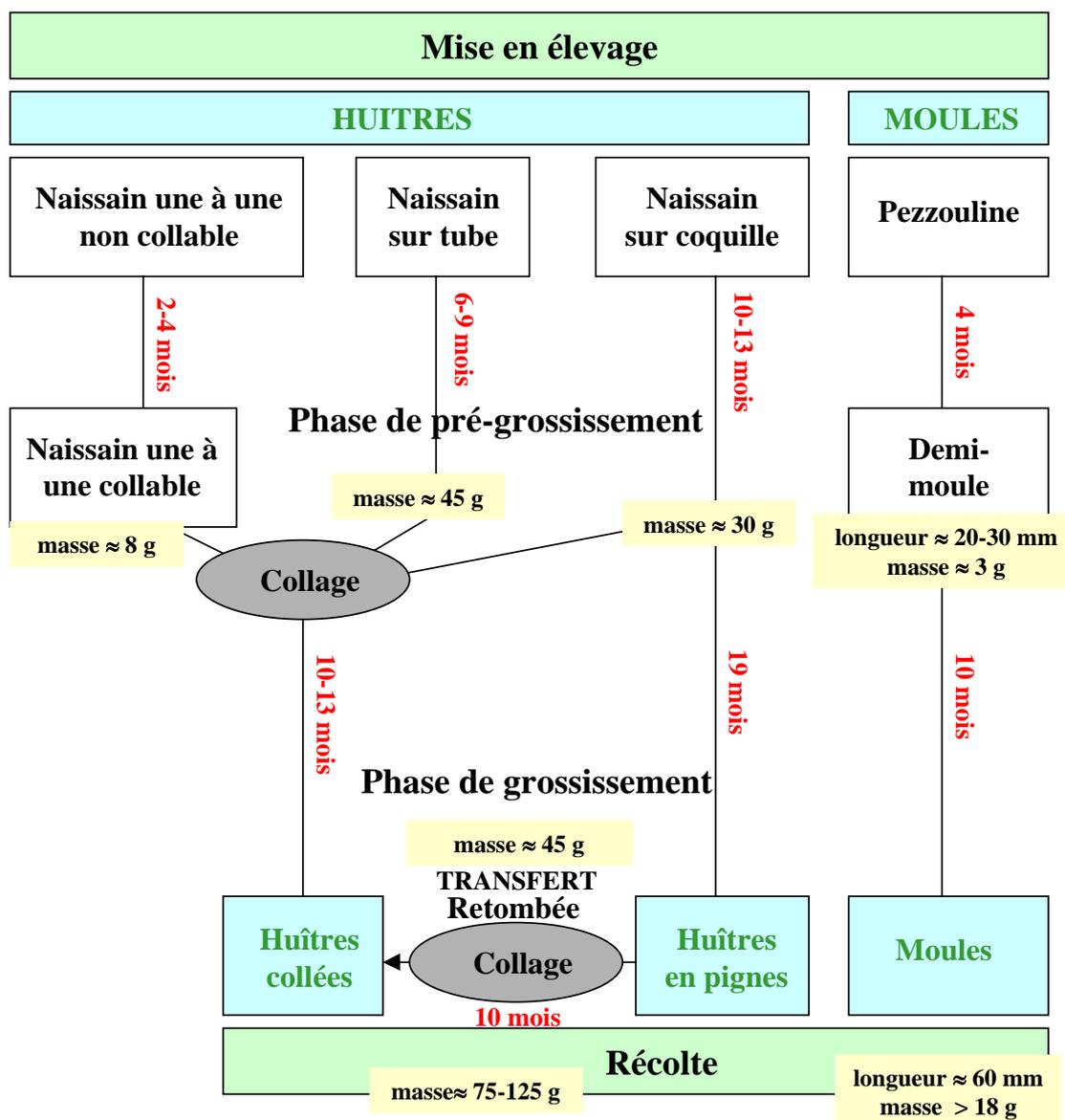


Figure 7. 2 : Synthèse du cycle de production des bivalves cultivés dans le bassin de Thau : types d'élevage, caractéristiques de taille/masse aux différentes étapes (mise en élevage, transfert, récolte) et durées d'élevage.

Néanmoins, quelques tendances sont apparues dans les stratégies d'élevage comme la structuration des espèces et techniques d'élevage en fonction de la

géographie du bassin. Les entreprises exploitant des tables dans la zone de Bouzigues sont les plus diversifiées : les huîtres collées, en pignes et les moules y

sont toutes représentées. Cette zone est particulièrement corrélée avec l'élevage mytilicole en raison des plus grandes profondeurs d'eau. Les exploitations dont les tables sont situées en zone de Mèze apparaissent plus spécialisées dans l'élevage de l'huître collée tandis que pour les entreprises dont les tables sont positionnées dans la zone de Marseillan, l'élevage de l'huître en pignes prédomine. Une seconde tendance permet d'opposer pour l'élevage de l'huître, des entreprises conchylicoles qui tentent de maximiser le nombre de rotations sur les tables d'élevage et la production (cycle d'élevage court/densité élevée/calendrier de mise en élevage régulier) à des entreprises qui ne présentent pas cette volonté d'optimisation (cycle d'élevage long/densité faible/calendrier de mise en élevage concentré sur le début de l'année).

Les pratiques d'élevage utilisées témoignent d'une évolution permanente.

Autrefois cimentées sur des barres de bois, les huîtres collées sont maintenant cimentées sur des cordes. Le pré-grossissement de naissain d'huîtres directement dans la lagune est en plein essor et apparaît comme un moyen de contrôler la qualité du naissain entrant dans le bassin. Plus récemment, les ostréiculteurs du bassin de Thau ont augmenté leurs approvisionnements en naissain d'huîtres triploïde (Buestel, communication personnelle) dont les performances de croissance élevées raccourcissent encore le cycle d'élevage. Le transit de moules provenant d'autres pays européens (Italie, Grèce) est encore peu important mais il s'accroît apparaissant comme risqué aux yeux de certains conchyliculteurs. Enfin, la disparition de l'élevage de l'huître plate au profit de l'huître creuse témoigne d'une adaptation forcée des pratiques des conchyliculteurs à l'écosystème, l'espèce devant faire face à des épisodes de mortalité.

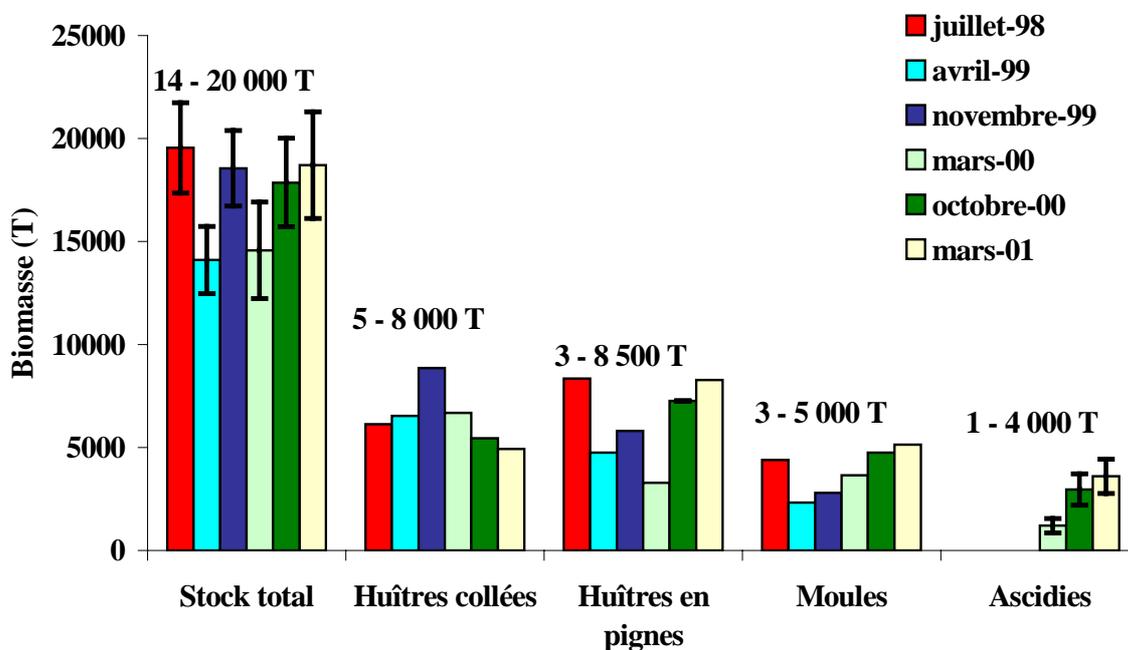


Figure 7. 3 : Evaluations des stocks de bivalves et d'ascidies associées aux bivalves dans le bassin de Thau. Les stocks totaux de bivalves et d'ascidies sont accompagnés de leur intervalle de confiance à 95 %.

Outre l'augmentation de la biomasse de moules, d'autres effets du système de production sont directement visibles sur les stocks en élevage. Ainsi, en 1999 comme en 2000, le stock total de bivalves en élevage est plus élevé au printemps ( $\approx 14\,000$  t) qu'à l'automne ( $\approx 19\,000$  t ; Figure 7. 3). Cette variabilité intra-annuelle s'explique par les calendriers d'élevage utilisés par les conchyliculteurs. Le printemps correspond à une période intense de mise en élevage alors que l'automne correspond à une période précédant une forte récolte et donc une phase d'accumulation d'animaux proches de la taille commerciale (cf. Partie 2, Chapitre 2). L'homogénéité du stock total entre 1998 et 2001 met également en évidence une constance des densités d'élevage.

### **Cas des ascidies solitaires associées aux mollusques**

Le système de production conchylicole agit indirectement sur la biomasse et la nature des épibiontes présents dans le bassin. En effet, les bivalves mis en élevage représentent autant de supports potentiels pour la colonisation d'espèces telles que les ascidies solitaires, coloniales, les algues, les spongiaires ... Les différentes dates de mise en élevage vont ainsi privilégier l'établissement de certains groupes taxonomiques au détriment d'autres groupes et engendrer certains assemblages plutôt que d'autres. Par exemple, les mises en élevage du printemps vont permettre une colonisation rapide par les ascidies solitaires et notamment par l'espèce *Asciella aspersa*, comme ce fut le cas lors de nos suivis expérimentaux (cf. Partie 5, Chapitre 6). En maximisant les mises en élevage printanières, on maximise également la biomasse des épibiontes associés.

De la même façon, la récolte des mollusques engendre une exportation des épibiontes qui sont récoltés simultanément. Les espèces d'ascidies répertoriées dans le

bassin de Thau ont une durée de vie assez longue. *A. aspersa* et *Ciona intestinalis* présentent une durée de vie de 18 mois dans des eaux anglaises (Millar, 1971) tandis qu'*Ascidia mentula* peut atteindre l'âge de 8 ans dans des eaux suédoises (Svane, 1984). Dans le bassin de Thau, le cycle d'élevage des mollusques est court et la récolte des ascidies, concomitante à celle des bivalves, peut s'avérer le phénomène majeur gouvernant l'exportation des ascidies du bassin au détriment de la mortalité naturelle.

Enfin, le choix des espèces de mollusques mis élevage par les conchyliculteurs détermine le niveau de biomasse des ascidies. Les évaluations de stocks ont montré que si la biomasse d'ascidies pouvait atteindre 30 % de la biomasse des huîtres, elle ne dépassait pas 3 % de la biomasse des moules (cf. Partie 5, Chapitre 6). Il apparaît clairement que les ascidies montrent une préférence pour le support constitué par les huîtres plutôt que le support constitué par les moules. L'explication est probablement de nature physique : les aspérités observées sur les coquilles d'huîtres offrant un support de fixation plus adéquate que les coquilles lisses des moules. En conséquence, une augmentation de la biomasse de moules pourrait se traduire par une diminution de la biomasse d'ascidies associées. Globalement, l'évolution du stock total d'ascidies est corrélée à l'évolution du stock total de bivalves (Figure 7. 3).

### **Influence de l'écosystème sur les filtreurs à l'échelle des individus**

L'effet de l'écosystème sur le déterminisme de la croissance des différentes espèces de filtreurs a été appréhendée par des mesures conjointes de croissance et de paramètres environnementaux dans le bassin de Thau (physico-chimie de l'eau et estimation de

la nourriture disponible). L'objectif était de déterminer des paramètres clés de l'environnement agissant sur la croissance afin de développer un modèle empirique reproduisant le plus précisément possible la croissance de chacune des espèces (cf. Partie 3, Chapitre 3 pour les huîtres ; Partie 4, Chapitre 5 pour les moules et Partie 5, Chapitre 6 pour les ascidies). Pour la première fois, les huîtres en pignes et les ascidies solitaires ont fait l'objet de suivis de croissance. Ces suivis ont permis de rendre compte que la croissance des filtreurs était principalement régie par une composante temporelle et une composante spatiale, chacune pouvant être associée à un paramètre environnemental.

### **Variabilité temporelle de la croissance des filtreurs**

L'observation de la croissance des filtreurs dans le bassin a montré une forte composante saisonnière dont la nature varie suivant les espèces. Pour les bivalves et tout particulièrement les huîtres, la croissance est maximale au printemps et en été et minimale en hiver. La croissance automnale varie en fonction de la situation climatique et des apports pluvieux importants peuvent permettre le développement d'efflorescences de diatomées capables de soutenir une forte croissance automnale des mollusques. La croissance des moules présente le même schéma temporel auquel s'ajoute un ralentissement de la croissance pendant la période estivale, ce qui correspond à la fin de la période de reproduction. Pour les huîtres comme pour les moules, la température s'est révélée le paramètre hydrobiologique déterminant.

Dans le cas des ascidies, la variabilité temporelle de la croissance existe mais elle suggère une corrélation négative avec la température puisque les plus forts taux de croissance sont mesurés en hiver. Cependant, les données acquises n'ont pas permis d'inclure ce paramètre dans le modèle de croissance développé pour les ascidies.

### **Variabilité spatiale de la croissance des filtreurs**

La composante spatiale du déterminisme de la croissance a été observée pour les huîtres et pour les ascidies (la croissance des moules n'ayant pas fait l'objet d'un suivi spatialisé). En 2000 et 2001, les filtreurs ont systématiquement présenté une meilleure croissance dans la zone de Marseillan. Les performances de croissance mesurées dans la zone de Mèze et au large de la zone de Bouzigues se sont révélées intermédiaires tandis que les performances les plus faibles ont été enregistrées dans la partie centrale de la zone de Bouzigues (Figure 7. 4). Cette variabilité spatiale a été attribuée à la concentration en matière organique particulaire. Les variations de la concentration en matière organique particulaire selon les différentes zones du bassin sont faibles mais néanmoins significatives (cf. Partie 3, Chapitre 3 et Figure 7. 4). Ces faibles variations entraînent parfois une variation spatiale de la croissance très importante : c'est le cas pour les huîtres collées dont la masse finale de matière sèche du soma peut varier du simple au double entre le site le plus riche et le site le moins riche (cf. Partie 3, Chapitre 3). Outre la quantité de matériel particulaire, une partie de ces variations trouve probablement son origine dans sa composition qualitative.

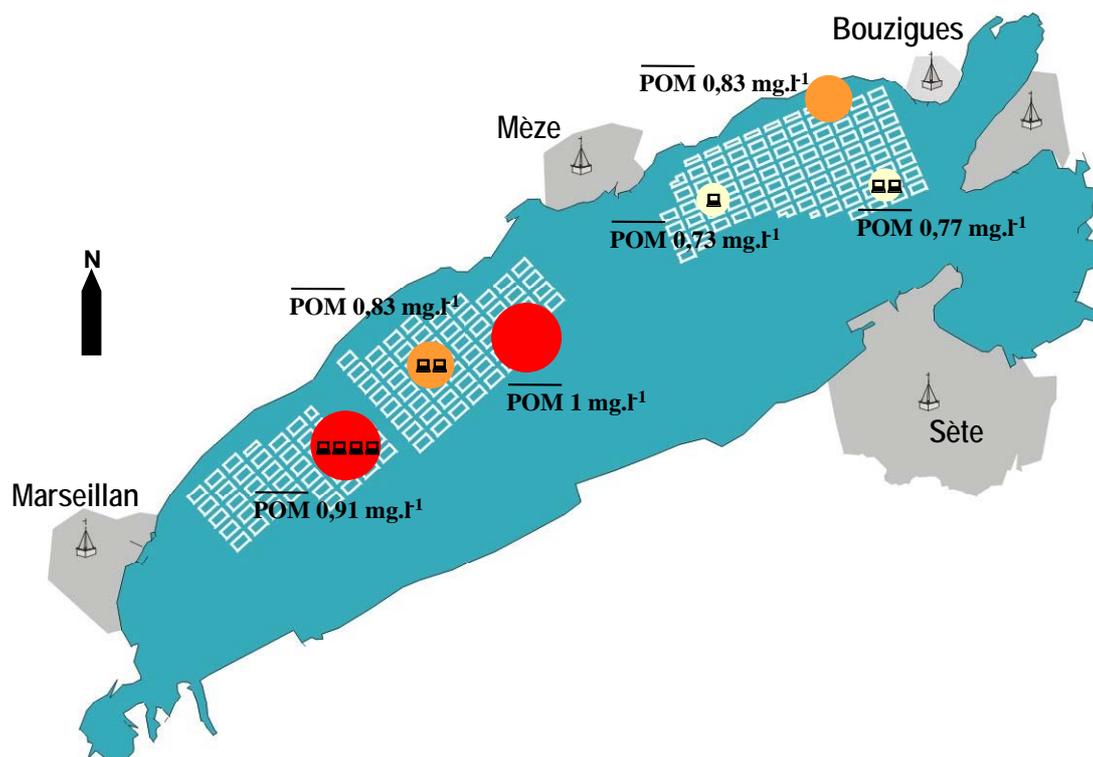


Figure 7. 4 : Variations spatiales de la concentration en matière organique particulaire (POM,  $\text{mg.l}^{-1}$ ) et de la croissance des filtreurs (huîtres et ascidies) (..... : meilleures performances de croissance observées, . : performances les plus faibles) dans le bassin de Thau.

### Apports et limites des modèles empiriques de croissance

Les modèles empiriques de croissance développés dans ce travail ont permis *i*) d'identifier les paramètres clés déterminant la croissance des filtreurs dans le bassin de Thau et *ii*) de reproduire avec un bon ajustement la croissance observée. De plus, un modèle unique a pu être calibré pour les deux techniques d'élevage de l'huître. Ils se sont donc révélés très adaptés aux objectifs de l'étude où l'élaboration d'un modèle de croissance ne représentait finalement qu'une étape préalable au passage d'une échelle individuelle à l'échelle des populations. Toutefois, ce type de modèle présente deux limites. D'une part, les valeurs des paramètres des modèles sont très dépendantes des données (croissance et paramètres environnementaux) sur lesquelles elles ont été calibrées et sont, de fait, difficilement extrapolables à d'autres années. D'autre part, le modèle empirique de croissance ne

permet pas de décomposer le processus de croissance et de calculer un bilan entre les gains liés à la consommation de nourriture et les pertes liées à l'excrétion, la biodéposition et la respiration.

### De l'individu à la population

Munis des informations gouvernant la mise en élevage et la récolte des bivalves dans le bassin ainsi que des modèles de croissance individuelle, l'objectif était de passer d'une échelle individuelle à l'échelle des populations de façon à *i*) reconstituer l'évolution temporelle des différents stocks de filtreurs et *ii*) estimer les productions commercialisables d'huîtres, de moules et la production des ascidies associées aux huîtres. Outil privilégié dans notre démarche comme dans l'ensemble des travaux menés sur le bassin de Thau, ce transfert d'échelle a été réalisé via l'élaboration d'un modèle.

## **Modèle de dynamique de population développé pour les bivalves**

(cf. Partie 1, Chapitre 1 ; Partie 3, Chapitre 4 ; Partie 4, Chapitre 5)

L'outil développé se devait de reproduire le plus fidèlement possible la réalité biologique du système et permettre de décrire suffisamment finement la dynamique (i.e. évolution dans le temps et structure en taille) des différentes populations étudiées. Ainsi, la continuité des mises en élevage a conduit à développer un modèle déterministe à temps continu d'évolution de la structure démographique des cheptels de façon à pouvoir générer en permanence de nouvelles cohortes. Dans un deuxième temps, les critères de taille des individus à la mise en élevage et à la récolte portant généralement sur la masse totale individuelle, c'est cette variable qui a été choisie comme critère de représentation démographique des populations. L'équation de base du modèle (habituellement attribuée à Von Foerster) repose sur une équation de conservation du nombre d'individus au cours du temps. Le nombre total d'individus est réparti dans plusieurs classes de masse et le modèle décrit la variation au cours du temps du nombre d'individus présent dans chacune des classes. Les individus changent de classe en fonction du taux de croissance et sortent du système sous l'effet de la récolte et de la mortalité naturelle.

L'aspect novateur du modèle vient de la prise en compte de la variabilité inter-individuelle de la croissance par l'introduction d'un terme de diffusion. Ce terme est habituellement utilisé dans les modèles de transport de particules pour exprimer les déplacements erratiques individuels. Dans notre cas, le terme de diffusion a pour vocation de reproduire un potentiel de croissance propre aux individus, lié par exemple au fait que les individus proviennent de multiples endroits

géographiques et présentent un historique différent.

## **Modèle développé pour les ascidies solitaires associées aux huîtres**

(cf. Partie 5, Chapitre 6)

Le modèle de dynamique de population développé pour les ascidies est étroitement associé à celui des huîtres. Il combine un modèle stochastique utilisé pour simuler le recrutement des ascidies et leur fixation sur les huîtres et le modèle déterministe de dynamique des populations d'huîtres. Dans ce modèle, la fonction de densité fait intervenir conjointement à la masse des huîtres le nombre d'ascidies associées aux huîtres. Sur la base des suivis de populations naturelles d'ascidies réalisés, deux recrutements instantanés d'ascidies sont simulés chaque année au printemps et en hiver et le modèle empirique de croissance permet de simuler l'évolution temporelle du stock. L'utilisation d'un modèle stochastique pour simuler le recrutement naturel des ascidies permet de représenter au mieux la réalité biologique de ce processus. Mais l'hypothèse d'un recrutement continu sur certaines périodes de l'année apparaîtrait plus probable et dans ce cas, il serait nécessaire de changer la stratégie de modélisation pour s'orienter vers un modèle similaire à celui des bivalves. Ce changement de stratégie impliquerait simultanément une nouvelle phase d'acquisition de données, notamment l'estimation de distributions en taille.

## **Variations temporelles des stocks et estimations des productions dans le bassin de Thau**

Le modèle de dynamique de population a permis d'estimer la production annuelle d'huîtres creuses à environ 17 900 t entre mars 2000 et mars 2001 (Tableau 7. 1). Cette production est issue à 70 % des huîtres collées mais également à 70 % des saisons printanières et estivales. A l'état d'équilibre, la production annuelle

## Synthèse et perspectives

d'huîtres creuses est estimée à 21 800 t pour un stock total de 11 700 t. Près de 75 % de la production est alors issue des huîtres en pignes. Le stock moyen et à l'équilibre des huîtres collées apparaît faible en regard des valeurs issues des campagnes d'expérimentation (gamme de 5 000 à 9 000 t ; Figure 7. 3). Pour les huîtres en pignes, la valeur obtenue se situe parmi les plus élevées (gamme de 3 300 à 8 400 t). En 2000/2001, les rapports production / biomasse indiquent un rendement trois fois plus élevé pour les collées (2,88) par rapport aux huîtres en pignes (1,08) alors que les valeurs obtenues sont sensiblement équivalentes à l'équilibre (1,8). En 2000/2001, le taux de renouvellement des stocks, défini comme le ratio entre le nombre annuel d'individus mis en élevage et le nombre annuel moyen d'individus constituant un stock, est plus élevé pour les huîtres en pignes (1,08) que pour les huîtres collées (0,38). Cette différence est liée à la diminution du stock d'huîtres collées observée entre mars 2000 et mars 2001, alors que le stock d'huîtres

en pignes présente une évolution inverse. A long terme, les taux de renouvellement s'équilibrent entre les deux techniques d'élevage.

Pour un stock moyen à l'équilibre de 3 900 t, valeur correspondant à la gamme mesurée (2 300 – 5 000 t ; Figure 7. 3), la production annuelle de moules est estimée à 5 400 t. Le rapport entre la production et la biomasse est plus faible que pour les huîtres de l'ordre de 1,38 pour un taux de renouvellement de 0,84.

Enfin, les ascidies associées aux huîtres collées présentent un stock moyen d'environ 840 t ce qui apparaît dans la gamme des valeurs observées. La production annuelle d'ascidies associée à celle des huîtres collées est estimée à 2 900 t impliquant un rapport production / biomasse supérieur à celui obtenu pour les moules, de l'ordre de 3,45. Le recrutement utilisé entraîne un taux de renouvellement de 1,63.

**Tableau 7. 1 : Récapitulatif des principaux indicateurs estimés pour les différentes catégories de filtreurs liés à l'élevage conchylicole dans le bassin de Thau.**

Périodes de simulation	Ascidies associées aux huîtres collées	Huîtres collées	Huîtres en pignes	Moules
<u>Mars 2000 / Mars 2001</u>				
Stock moyen annuel (t)	-	4 250	6 030	-
Production cumulée annuelle (t)	-	12 240	5 620	-
Production annuelle / Biomasse moyenne annuelle	-	2,88	0,93	-
Taux de renouvellement (an <sup>-1</sup> )	-	0,38	1,08	-
<u>A l'équilibre</u>				
Stock moyen annuel (t)	840	3 200	8 500	3 900
Production cumulée annuelle (t)	2 900	5 800	16 000	5 400
Production annuelle / Biomasse moyenne annuelle	3,45	1,82	1,88	1,38
Taux de renouvellement (an <sup>-1</sup> )	1,63	0,95	0,93	0,84
Temps moyen de filtration (j <sup>-1</sup> )	10,5	4,4	1,6	0,6
Consommation moyenne par unité de surface de structure d'élevage (mg N.j <sup>-1</sup> .m <sup>-2</sup> )	114,6	201,5	403,4	1130
Consommation moyenne annuelle totale (kg N.j <sup>-1</sup> )	30,8	53,5	145,4	123,4

Par ailleurs, parallèlement aux résultats obtenus dans la Partie 3, Chapitre 4, où les calendriers de mise en élevage issus des enquêtes ont été utilisés directement pour les simulations, une étude couplant une méthode d'analyse inverse et des techniques de ré-échantillonnage a permis d'étudier plus spécifiquement l'importance du calendrier de mise en élevage et d'assortir d'une précision les valeurs de production estimées par le modèle. Cette étude fait l'objet d'un article actuellement soumis et présenté en annexe. Elle a porté uniquement sur les huîtres collées et pendant une période de simulation allant de mars à octobre 2000. L'utilisation des techniques de Bootstrap a permis, à partir des distributions observées, de construire cent nouvelles distributions en classes de masse initiales (i.e. mars) et finales (i.e. octobre). Pour chaque couple de distributions initiale/finale, le calendrier de mise en élevage a été reconstitué par analyse inverse. Une fois le calendrier obtenu, l'évolution du stock et de la production sont simulés. Les écart-types du stock et de la production sont ensuite calculés sur la base des 100 simulations réalisées. La production a ainsi pu être estimée à  $9\,020 \pm 755$  t et 90 % des valeurs se situent dans un intervalle compris entre 7 700 et 10 000 t. Cette valeur est comparable à celle estimée de façon directe (8 900 t, cf. Partie 3, Chapitre 4).

## Influence des filtreurs sur l'écosystème du bassin de Thau

En couplant la dynamique de population à une loi de filtration issue de la littérature, il a été possible d'estimer la pression relative exercée par les différentes espèces de filtreurs sur l'écosystème via l'estimation de temps de filtration et de la consommation de phytoplancton (Tableau 7. 1). Au niveau temporel, les filtreurs exercent une pression particulièrement

importante pendant la période estivale et plus faible pendant la période hivernale (Partie 5, Chapitre 6).

Souvent négligées dans les études d'impact de l'activité conchylicole sur l'écosystème du bassin de Thau en raison d'un stock plus faible, les moules exercent pourtant la pression la plus forte à l'échelle locale des structures d'élevage. Avec un stock moyen à l'équilibre légèrement supérieur à celui des huîtres mais très nettement inférieur à celui des huîtres en pignes (Tableau 7. 1), les moules apparaissent capables de filtrer l'eau environnante en moins d'une journée et ce quelle que soit la période l'année (cf. Partie 5, Chapitre 6). Cette pression est en grande partie liée aux très fortes densités d'élevage. La consommation maximale de phytoplancton peut atteindre  $2\,500 \text{ mgN.j}^{-1}$  par mètre carré de table d'élevage pour les moules alors qu'elle ne dépasse pas  $1\,000 \text{ mg N.j}^{-1}.\text{m}^{-2}$  pour les huîtres en pignes.

A l'échelle des stocks totaux, les huîtres en pignes présentent les consommations les plus élevées. La consommation par les ascidies indique des niveaux inférieurs à ceux des huîtres et des moules. La consommation totale moyenne annuelle est 2 fois plus faible que celle du stock d'huîtres collées et 4 à 5 fois plus faible que celle des huîtres en pignes et des moules. Si l'on considère que les besoins de l'ensemble des filtreurs (estimés à environ  $1,51 \text{ g N.an}^{-1}$  et par mètre carré de lagune) apparaissent négligeables au regard de la production primaire du bassin de Thau (estimée à environ  $60\text{-}70 \text{ g N.an}^{-1}$  et par mètre carré de lagune ; Vaquer et al., 1996), l'interaction entre les bivalves et les ascidies ne se pose plus réellement en terme de compétition. L'accès à la ressource trophique n'est pas limitant et les deux compartiments peuvent coexister. Toutefois, nos estimations doivent être relativisées car :

- elles ont été réalisées sur des stocks à l'équilibre parfois sur estimés ou sous estimés au regard des stocks réels,
- elles ne prennent pas en compte l'ensemble des stocks de filtreurs (ascidies associées aux huîtres en pignes, filtreurs sauvages),
- elles sont étroitement liées aux lois de filtration utilisées, qui n'ont pas été définies dans les conditions régnant dans le bassin de Thau.
- les filtreurs ne sont pas répartis uniformément sur l'ensemble de la lagune.

## Influence de l'écosystème sur les filtreurs à l'échelle des populations

Si l'écosystème définit au niveau individuel la croissance des filtreurs, les variations inter-annuelles de l'écosystème induisent des modifications au niveau des populations. Ainsi, une diminution du taux de croissance des huîtres implique des changements à court terme et à long terme de l'évolution des stocks d'huîtres (cf. Partie 3, Chapitre 4). Des accidents environnementaux peuvent provoquer des effets dévastateurs sur les stocks de filtreurs, c'est le cas des crises dystrophiques qui surviennent régulièrement dans la lagune de Thau. Par ailleurs, le bassin est sujet ces dernières années à des efflorescences d'algues toxiques induisant des interdictions plus ou moins prolongées des ventes de bivalves. Les simulations réalisées avec le modèle de dynamique de population ont permis de montrer que les changements à court terme des stocks et des niveaux de production liés à ce genre d'accident étaient importants mais les effets à long terme semblent plus limités. Cependant, une inconnue reste liée au comportement des conchyliculteurs suite à ces accidents : dans quelle mesure les conchyliculteurs changent-ils leurs stratégies de mise en élevage et de récolte ? De plus, ces accidents sont

susceptibles d'induire des changements dans les types d'élevage utilisés quand les conchyliculteurs doivent regarnir des stocks au plus vite.

## Perspectives

### A l'échelle de cette étude

#### *Amélioration et pérennité des modèles de dynamique de population de bivalves et d'ascidies*

Pour les huîtres, les simulations montrent une adéquation généralement bonne avec les observations. Une amélioration du modèle résiderait dans la prise en compte des transferts de la technique d'élevage en pignes vers la technique d'élevage en collées, pour une représentation plus fidèle du système de production. Dans cette optique, la quantification de ce processus reste nécessaire. Les enquêtes ont montré que les conchyliculteurs avaient beaucoup de difficultés à évaluer quantitativement ce type de transfert, variable chaque année selon les performances de croissance. A l'avenir, les données issues du réseau REMORA, des mesures de température de l'eau et de concentration en matière particulaire permettront de réévaluer chaque année le taux de croissance des huîtres en réestimant les paramètres de l'équation mise en place lors de cette étude (cf. Partie 3, Chapitre 3). La valeur du coefficient estimé pour l'effet allométrique pourra être conservée. Les calendriers de mise en élevage et de récolte définis dans cette étude pour une année « normale » peuvent être considérés comme réutilisables. Cependant, il a été montré que les prédictions du modèle sont particulièrement sensibles aux paramètres liés aux stratégies d'élevage (nombres d'individus mis en élevage, formulation de la récolte). Une veille des pratiques d'élevage, réalisée par exemple en maintenant un système d'enquêtes régulières, permettra de

conserver la fiabilité du modèle. Parallèlement, au moins une estimation *in situ* des distributions en classes de taille est indispensable afin de fournir au modèle des conditions initiales. Cette estimation pourrait alors être placée en début d'année pour l'estimation d'une production annuelle. Dans ce cas, les nombres annuels d'individus mis en élevage estimés dans ce travail peuvent servir de base à des valeurs utilisées pour d'autres années. Cependant, une seconde estimation de distribution reste idéale. Les estimations de stock et de distribution sont d'autant plus essentielles qu'elles permettent également de suivre l'évolution des types d'élevage.

Pour les moules, cette étude a permis uniquement la réalisation de simulations à long terme. Pour estimer la production réelle, une nouvelle phase d'acquisition de données est indispensable et implique notamment l'estimation de nouvelles distributions en classe de taille, plus précises que celles obtenues au cours de cette étude. La stratégie d'échantillonnage utilisée pour l'estimation de ces distributions peut être maintenue ; elle a prouvé sa validité pour les huîtres, mais l'effort d'échantillonnage doit être augmenté. Dans un premier temps, le modèle de croissance développé dans cette étude pourra être réutilisé mais si le stock de moules en élevage dans le bassin de Thau continue à s'accroître, une nouvelle phase d'acquisition de données pourrait être envisagée avec un effort d'échantillonnage proche de celui qui a été mis en place pour les huîtres.

Enfin, pour les ascidies, la première amélioration résiderait dans l'extension du modèle au stock associé aux huîtres en pignes. En terme de modélisation, cela nécessite le développement d'une formulation mathématique appropriée pour le recrutement des ascidies sur les supports constitués par les pignes. D'une façon plus générale, un recrutement continu des ascidies sur certaines périodes de l'année

serait probablement plus adapté. Une nouvelle phase d'acquisition de données s'avèrerait nécessaire pour définir les périodes de recrutement les plus probables, la durée de ces périodes, estimer les distributions en classe de taille. Compte tenu de l'effort de travail que cela représente, la question de l'intérêt de conserver les ascidies se pose d'autant que les calculs de consommation ont montré que les ascidies présentaient un impact plus faible que les autres types de filtreurs sur l'écosystème du bassin de Thau.

### ***Implantation de ce type de modèle dans d'autres sites conchylicoles***

L'approche utilisée s'est avérée particulièrement bien adaptée pour représenter l'activité conchylicole dans le bassin de Thau. En effet, la rapidité de la croissance des filtreurs, dont le cycle de production est quasiment annuel, et la continuité de la mise en élevage et de la récolte rendaient indispensable le développement d'un outil de modélisation. L'implantation de ce type de modèle dans d'autres bassins conchylicoles est tout à fait possible, elle a d'ailleurs déjà été effectuée pour des gisements naturels exploités de coques et des populations cultivées de moules en Baie de Saint Briec (Gros et Hamon, 1989 ; Guarini, 1994). Dans un bassin conchylicole tel que celui de Marennes-Oléron, où la croissance est lente (3 à 4 ans pour obtenir une huître de taille commerciale), la production annuelle commercialisable peut être plus facilement déduite de deux estimations de stocks réalisées en début et en fin d'année et le développement d'un outil de modélisation, basé sur le même principe, n'apparaît pas indispensable. De plus, l'élaboration d'un tel modèle dans le bassin de Thau était facilitée par la quasi absence de transferts d'animaux en cours d'élevage. Dans les autres bassins français (Bretagne, Normandie, Charentes), ces transferts peuvent être importants. Enfin, l'implantation du modèle dans d'autres sites nécessitera forcément certains

aménagements dans la formulation des processus (mise en élevage, récolte, croissance) et une reparamétrisation complète afin de représenter le plus fidèlement possible les divers systèmes de production utilisés.

### **A l'échelle des travaux réalisés sur le bassin de Thau**

Utilisé seul, le modèle de dynamique de population permet de quantifier la biomasse des différents stocks de filtreurs en élevage, de connaître la composition en taille de ces stocks et de prédire la production. Comme il a été vu, le couplage d'équations d'écophysiologie (filtration) permet d'estimer l'impact relatif des différentes catégories de filtreurs et une utilisation complémentaire du modèle de dynamique est effectivement de quantifier plus précisément les flux de matière transitant entre l'écosystème et le compartiment élevage. Du point de vue de la modélisation, la dynamique de population se trouve à l'interface entre deux grands types de modélisation actuellement très développés dans les études sur le fonctionnement des écosystèmes conchylicoles : les modèles d'écophysiologie qui intègrent les principales fonctions physiologiques des animaux étudiés et les modèles d'écosystème, reproduisant de façon plus ou moins complexe les principaux flux de matières (Figure 7. 5).

#### ***Intégration de la dynamique de population au modèle d'écosystème de Chapelle et al. (2000)***

Actuellement, le modèle d'écosystème résulte du couplage d'un modèle biologique, simulant l'azote dissous, l'azote particulaire, l'oxygène, le phytoplancton et le zooplancton, avec un modèle physique en boîtes, simulant l'hydrodynamisme du bassin de Thau. Ce modèle tient compte des apports du bassin versant. Le compartiment élevage est une

variable forçante représentée par une biomasse d'huîtres dont la valeur est constante. L'impact du compartiment élevage est pris en compte sous la forme d'une prédation exercée sur les compartiments phytoplanctoniques, zooplanctoniques et sur l'azote détritique. La biodéposition, l'excrétion et la respiration des huîtres sont également prises en compte. La connexion du modèle d'écosystème et du modèle d'écosystème permettrait d'inclure les différentes espèces de filtreurs, de prendre en compte la variation temporelle des stocks ainsi que leur composition en taille. Concrètement, l'inclusion du modèle de dynamique de population sous la forme d'un sous-programme permettra de calculer, à chaque pas de temps, une nouvelle valeur de stock et sa structure en taille, pour les différentes espèces de filtreurs en tenant compte de la mise en élevage, de la croissance, de la récolte et de la mortalité naturelle (Figure 7. 5). L'estimation de l'ensemble des flux liés aux filtreurs seraient alors simulés de façon plus précise. Dans un premier temps, le compartiment pourrait toujours être considéré comme une variable forçante c'est-à-dire sans limitation par la nourriture (i.e. taux de croissance constant). L'amélioration du modèle viendrait alors d'une quantification plus précise des flux liés à l'excrétion, la biodéposition, la respiration et la déplétion. Mais à terme, l'intérêt est d'inclure les différentes catégories de filtreurs sous la forme de variables d'état. La matière organique particulaire simulée par le modèle d'écosystème (issue de la production primaire phytoplanctonique, zooplanctonique et de la matière détritique) servira à déterminer la croissance des filtreurs. La température est une variable forçante.

Une des questions inhérentes à ce couplage concerne la spatialisation du modèle de dynamique de population. Dans le modèle de Chapelle et al. (2000), les populations de filtreurs cultivées sont disséminées dans trois boîtes correspondant chacune à une

des zones conchylicoles du bassin (zones de Bouzigues, Mèze et Marseillan). Les résultats issus des estimations de stocks permettront de répartir la biomasse des différentes catégories de filtreurs dans les différentes zones. Cependant, il apparaît délicat d'obtenir au niveau de chaque zone une information sur les stratégies d'élevage des conchyliculteurs (i.e. calendriers d'éle-

vage, nombre d'individus mis en élevage). De plus, si les estimations de stocks permettent d'obtenir des distributions en taille suffisamment précises pour reconstituer correctement les stocks observés, il n'est pas possible d'obtenir la même précision à l'échelle des zones avec le même effort d'échantillonnage.

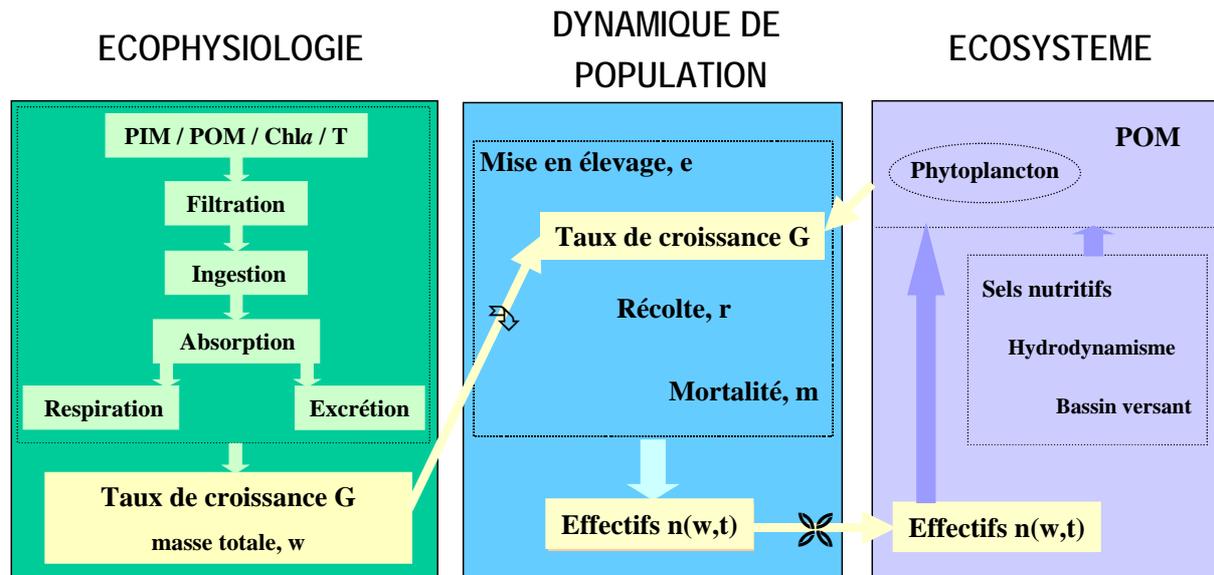


Figure 7. 5 : Connexion du modèle de dynamique de population avec des modèles d'écophysiologie des différentes espèces de filtreurs par le taux de croissance ( $\Rightarrow$ ) et du fonctionnement de l'écosystème du bassin de Thau par les effectifs ( $\Leftarrow$ ).

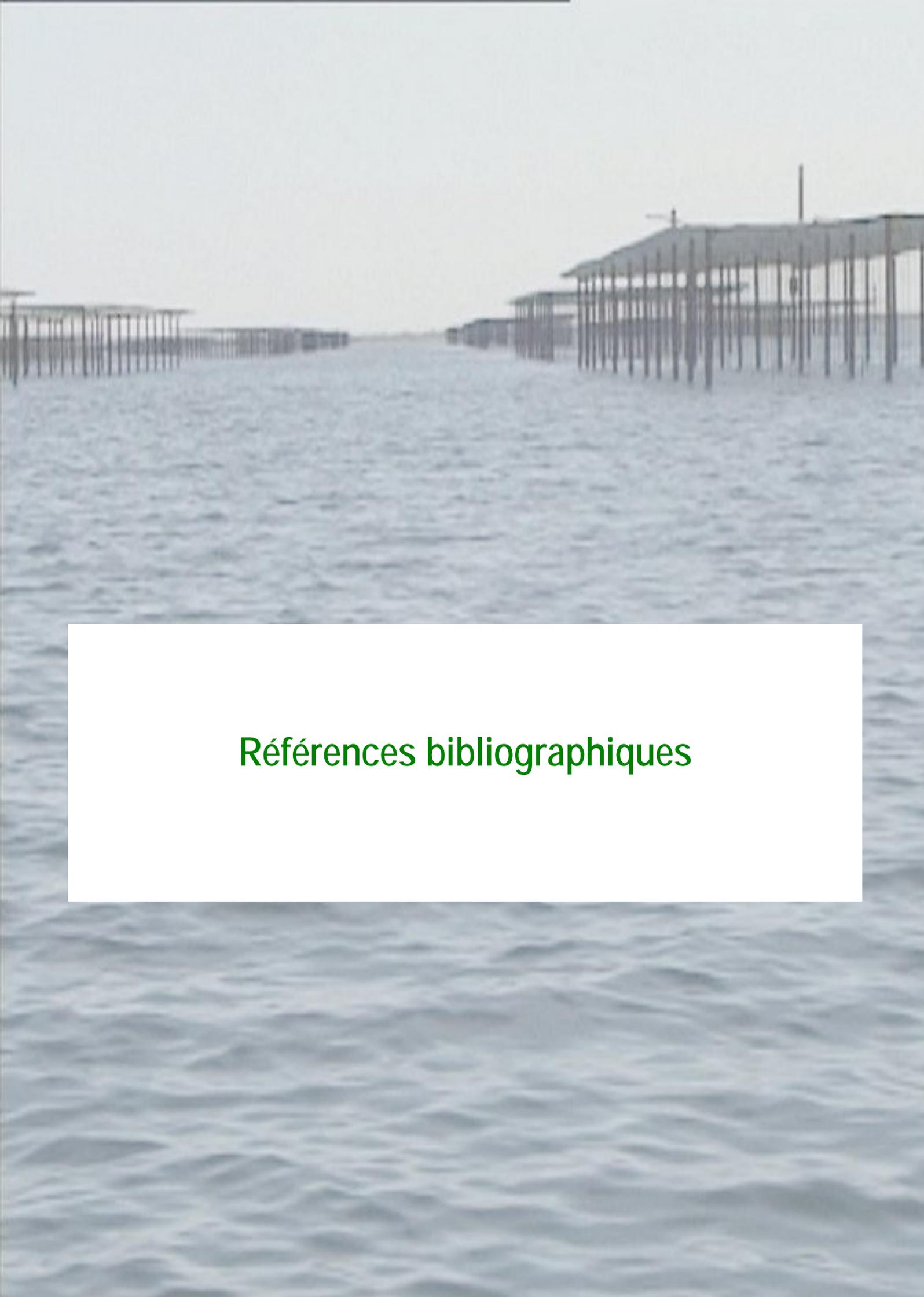
### Substitution de modèles d'écophysiologie aux modèles empiriques de croissance

Pour fonctionner, le modèle de dynamique de population requiert la formulation d'un modèle de croissance. Les modèles d'écophysiologie permettent de reconstituer la croissance individuelle des filtreurs sur la base d'un bilan énergétique. Le taux de croissance représente donc la connexion entre l'écophysiologie et la dynamique de population (Figure 7. 5). Ce type de modèle permettrait de pallier aux limites des modèles empiriques développés dans le cadre de cette étude : extrapolation possible à d'autres années et reproduction plus fine du processus de croissance liée à la reconstitution des mécanismes d'allocation d'énergie. A ce jour, aucune

loi d'écophysiologie n'a été développée pour les filtreurs du bassin de Thau et il a été montré que l'application de lois d'écophysiologie développées pour d'autres sites étaient mal adaptées aux filtreurs présents dans le bassin de Thau (Mazouni, 1995). Au cours de ce travail de thèse, l'application de certains modèles d'écophysiologie, présentés dans la littérature, aux données de croissance mesurées dans le bassin de Thau a été explorée. Il s'agit des modèles de Ren et Ross (2001) développé pour *Crassostrea gigas* et de Ross et Nisbet (1990) développé pour *Mytilus edulis* et que nous avons appliqué à *M. galloprovincialis*. Mais les ajustements se sont révélés beaucoup moins bons que les modèles empiriques. La mise en place de tels modèles pour les principales espèces de

## Synthèse et perspectives

filtreurs présentes dans le bassin de Thau nécessite un retour important à une phase d'acquisition de données afin de définir une loi pour chacune des grandes fonctions physiologiques et dans les conditions trophiques et physico-chimiques régnant dans la lagune de Thau.



## Références bibliographiques

- a -

- Abadie, E., Amzil, Z., Belin, C., Comps, M.A., Elzière-Papayanni, P., Lassus, P., Le Bec, C., Marcaillou-Le Baut, C., Nézan, E., Poggi, R., 1999. Contamination de l'étang de Thau par *Alexandrium tamarense*. Episode de novembre à décembre 1998. In: IFREMER (Ed.), Bilan et Perspectives, Brest, 44 pp.
- Almeida, M.J., Machado, J., Coimbra, J., 1999. Growth and biochemical composition of *Crassostrea gigas* (Thunberg) and *Ostrea edulis* (Linné) in two estuaries from the North of Portugal. J. Shellfish Res. 18, 139-146.
- Alunno-Bruscia, M., Vercelli, C., Chabirand, J.M., Oheix, J., Buestel, D., 2001. Influence de la densité d'élevage sur la croissance et la qualité de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans l'étang de Thau. Rapport Interne IFREMER DRV/RA/LCM, 2001-06, 72 pp.
- Amanieu, M., Legendre, P., Trousselier, M., Frisoni, G.F., 1989. Le programme Ecothau : théorie écologique et base de la modélisation. Oceanol. Acta 12, 189-199.
- Anonyme, 1998. CEPRALMAR - Bilan d'activités 1992-1997. CEPRALMAR, Montpellier, France, 95 pp.
- Anonyme, 2001. Synthèse des travaux du chantier "Lagunes Méditerranéennes" (1997-2000), 51 pp.
- Antona, M., Rey, H., 1988. Les systèmes des exploitations conchylicoles de l'étang de Thau : approches multidimensionnelles. Rapport de

contrat FIOM/CEPRALMAR, 257 pp.

- Arakawa, K.Y., 1990. Competitors and fouling organisms in the hanging culture of the pacific oyster, *Crassostrea gigas* (Thunberg). Mar. Behav. Physiol. 17, 67-94.
- Armsworthy, S.L., MacDonald, B.A., Evan Ward, J., 2001. Feeding activity, absorption efficiency and suspension feeding processes in the ascidian, *Halocynthia pyriformis* (Stolidobranchia: Ascidiacea). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 260, 41-69.
- Auby, I., Trut, G., D'Amico, F., Beliaeff, B., 1999. Réseau hydrologique du bassin d'Arcachon - Synthèse des résultats 1988-1997. Rapport interne IFREMER DEL/AR, 99-09, 58 pp.

- b -

- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2000a. Feeding behaviour of seed mussel *Mytilus galloprovincialis*: environmental parameters and seed origin. J. Shellfish Res. 19, 195-201.
- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2000b. Growth of seed mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk): effects of environmental parameters and seed origin. J. Shellfish Res. 19, 187-193.
- Babarro, J.M.F., Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., 2000c. Metabolism of the mussel *Mytilus galloprovincialis* from two origins in the Ria de Arousa (north-west Spain). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 80, 865-872.

## Références bibliographiques

- Bacher, C., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., Razet, D., 1991. Modèle énergétique uniboîte de la croissance des huîtres (*Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48, 391-404.
- Bacher, C., Bioteau, H., Chapelle, A., 1995. Modelling the impact of a cultivated oyster population on the nitrogen dynamics : The Thau lagoon case (France). Ophelia 42, 29-54.
- Bacher, C., Millet, B., Vaquer, A., 1997. Modélisation de l'impact des mollusques cultivés sur la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau (France). C.R. Acad. Sci. Paris 320, 73-81.
- Bacher, C., Duarte, P., Ferreira, J.G., Héral, M., Raillard, O., 1998. Assessment and comparison of the Marennes-Oléron Bay (France) and Carlingford Lough (Ireland) carrying capacity with ecosystem models. Aquat. Ecol. 31, 379-394.
- Bailly, D., 1989. Aspects économiques et sociaux de la gestion des bassins conchylicoles. Aquaculture. Examen des données d'expériences récentes, OCDE, 337-349.
- Bailly, D., 1991. Aspects économiques et sociaux de la gestion des bassins conchylicoles : le cas de Marennes-Oléron. ICES Mar. Sci. Symp. 192, 234-241.
- Bailly, D., 1994. Economie des ressources naturelles communes. La gestion des bassins conchylicoles. Thèse de doctorat, Université de Rennes I, 324 pp.
- Barbariol, V., Razouls, S., 2000. Experimental studies on the respiratory metabolism of *Mytilus galloprovincialis* (Mollusca Bivalvia) from the Mediterranean Sea (Gulf of Lion). Vie et Milieu 50, 87-92.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Bougrier, S., 1993. No influence of food quality, but ration-dependent retention efficiencies in the Japanese oyster *Crassostrea gigas*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 171, 91-106.
- Barillé, L., Héral, M., Barillé-Boyer, A.L., 1997a. Modélisation de l'éco-physiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. Aquat. Living Resour. 10, 31-48.
- Barillé, L., Prou, J., Héral, M., Razet, D., 1997b. Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection, and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 212, 149-172.
- Barillé-Boyer, A.L., Haure, J., Baud, J.P., 1997. L'ostréiculture en baie de Bourgneuf. Relation entre la croissance des huîtres *Crassostrea gigas* et le milieu naturel. Rapport interne IFREMER DRV/RA/Bouin 97-16, 173 pp.
- Bayne, B.L., 1976. Marine Mussels: Their Ecology and Physiology. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 506 pp.
- Bayne, B.L., Worrall, C.M., 1980. Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3, 317-328.
- Bayne, B.L., Newell, R.C., 1983. Physiological energetics of marine molluscs. In: Saleuddin, A.S.M., Wilburg, K.M. (Eds.), The

## Références bibliographiques

- Mollusca, Vol. 9. Academic Press, London, pp. 407-515.
- Bayne, B.L., Iglesias, J.I.P., Hawkins, A.S.J., Navarro, E., Héral, M., Deslous-Paoli, J.M., 1993. Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content of the seston. J. Mar. Biol. Ass. UK 73, 813-829.
- Bingham, B.L., Walters, L.J., 1989. Solitary ascidians as predators of invertebrate larvae: evidence from gut analyses and plankton samples. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 131, 147-159.
- Bodren, S., Houdayer, R., 1997. Diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Module 2 : Elaboration d'une base de sondage des concessionnaires et des exploitations de l'étang de Thau. Rapport de contrat région Languedoc-Roussillon, 19 pp.
- Borja, A., Bald, J., 2002. Proposal for a management model for clam (*Ruditapes decussatus*) exploitation in the Basque country (Northern Spain). In: Duarte, P. (Ed.), Proceedings of the International Conference on Sustainable Management of Coastal Ecosystems, Lisbon, Spain, 3<sup>rd</sup> - 5<sup>th</sup> November 1999, pp. 129-140.
- Bougrier, S., Geairon, P., Deslous-Paoli, J.M., Bacher, C., Jonquières, G., 1995. Allometric relationships and effects of temperature on clearance and consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). Aquaculture 134, 143-154.
- Bourcereau, E., Daurès, F., Girard, S., Guyader, O., Kalaydjian, R., Thébaud, O., 2000. Données économiques maritimes françaises. Ifremer/SEM, 96 pp.
- Brown, J.R., 1988. Multivariate analyses of the role of environmental factors in seasonal and site-related growth variation in the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 45, 225-236.
- Brown, J.R., Hartwick, E.B., 1988a. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. I. Absolute and allometric growth. Aquaculture 70, 231-251.
- Brown, J.R., Hartwick, E.B., 1988b. Influences of temperature, salinity and available food upon suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. II. Condition index and survival. Aquaculture 70, 253-267.
- Buestel, D., Alunno-Bruscia, M., Chabirand, J.M., Vercelli, C., Oheix, J., Pichot, Y., Gangnery, A., 2001. Qualité des huîtres creuses *Crassostrea gigas* élevées dans le bassin de Thau et influence de la densité d'élevage sur la qualité. Recommandations pour l'élaboration d'un schéma des structures des élevages de mollusques du bassin de Thau. Rapport de contrat UE/PESCA, Ifremer/Région Languedoc-Roussillon/SRC Méditerranée, 101 pp.
- Buestel, D., Chabirand, J.M., Oheix, J., Pichot, Y., Vercelli, C., 1998. Programme qualité des mollusques 1996. Grille nationale de qualité des huîtres, *Crassostrea gigas*. Analyse des huîtres commercialisées en Méditerranée. Convention FIOM/IFOP/Régions

## Références bibliographiques

Basse-Normandie, Pays de Loire, Ifremer/LCM, 44 pp.

### - C -

Ceccherelli, V.U., Barboni, A., 1983. Growth, survival and yield of *Mytilus galloprovincialis* Lmk. on fixed suspended culture in a bay of the Po River delta. *Aquaculture* 34, 101-114.

Ceccherelli, V.U., Rossi, R., 1984. Settlement, growth and production of the mussel *Mytilus galloprovincialis*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16, 173-184.

Chapelle, A., Mesnage, V., Mazouni, N., Deslous-Paoli, J.M., Picot, B., 1994. Modélisation des cycles de l'azote et du phosphore dans les sédiments d'une lagune soumise à une exploitation conchylicole. *Oceanol. Acta* 17, 609-620.

Chapelle, A., 1995. A preliminary model of nutrient cycling in sediments of a Mediterranean lagoon. *Ecol. Model.* 80, 131-147.

Chapelle, A., Ménesguen, A., Deslous-Paoli, L.M., Souchu, P., Mazouni, N., Vaquer, A., Millet, B., 2000. Modelling nitrogen, primary production and oxygen in a Mediterranean lagoon. Impact of oysters farming and inputs from the watershed. *Ecol. Model.* 127, 161-181.

Chapelle, A., Lazure, P., Souchu, P., 2001. Modélisation numérique des crises anoxiques (malalgues) dans la lagune de Thau (France). *Oceanol. Acta* 24, 87-97.

Chrétiennot-Dinet, M.J., Courties, C., 1997. Biodiversity of unicellular

algae: example of pico- and ultraplanktonic eucaryotes of the Thau lagoon. *Vie et Milieu* 47, 317-324.

Churchhouse, R.F. (Editor), 1981. Numerical methods. *Handbook of applicable mathematics*, vol. 3. John Wiley and Sons, New York, 565 pp.

Cigarria, J., 1999. Effects of age, size, and season on growth of soft tissue in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793). *J. Shellfish Res.* 18, 127-131.

Collos, Y., Vaquer, A., Bibent, B., Slawyk, G., Garcia, N., Souchu, P., 1997. Variability in nitrate uptake kinetics of phytoplankton communities in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 44, 369-375.

Courties, C., Vaquer, A., Troussellier, M., Lautier, J., Chrétiennot-Dinet, M.J., Neveux, J., Machado, C., Claustre, H., 1994. Smallest eukaryotic organism. *Nature* 370, 255.

Cranford, P.J., Emerson, C.W., Hargrave, B.T., Milligan, T.G., 1998. *In situ* feeding and absorption responses of sea scallops *Placopecten magellanicus* (Gmelin) to storm-induced changes in the quantity and composition of the seston. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219, 45-70.

Cranford, P.J., Hill, P.S., 1999. Seasonal variation in food utilization by the suspension-feeding bivalve molluscs *Mytilus edulis* and *Placopecten magellanicus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 190, 233-239.

### - d -

## Références bibliographiques

- Dalby, J.E., Young, C.M., 1993. Variable effects of ascidian competitors on oysters in a Florida epifaunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 167, 47-57.
- Dame, R.F., 1993. The role of bivalve filter feeder material fluxes in estuarine ecosystems. In: Dame, R.F. (Ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 245-269.
- Dame, R.F., Prins, T.C., 1998. Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquat. Ecol.* 31, 409-421.
- Daniel, A., Le Goff, R., 2002. Evaluation de l'état d'eutrophisation des eaux côtières et estuariennes de Basse Normandie, Oct 2000-Sept 2001. Rapport IFREMER RST/DEL/PB, 02.02, 72 pp.
- David, A., 1970. Les relations trophiques entre le plancton, les huîtres d'élevage et les ciones, épibiontes (Etang de Thau), Thèse de Doctorat, Université des Sciences de Marseille, 115 pp.
- Dekshenieks, M.M., Hofmann, E.E., Klinck, J.M. and Powell, E.N., 2000. Quantifying the effects of environmental changes on an oyster population: a modeling study. *Estuaries* 23, 593-610.
- Denis, L., Alliot, E., Grzebyk, D., 1999. Clearance rate responses of Mediterranean mussels, *Mytilus galloprovincialis*, to variations in the flow, water temperature, food quality and quantity. *Aquat. Living Resour.* 12, 279-288.
- Deslous-Paoli, J.M., Mazouni, N., Souchu, P., Landrein, S., Pichot, P., Juge, C., 1993. Oyster farming impact on the environment of a Mediterranean lagoon (Thau) (Preliminary results of the OXYTHAU programme). In: Dame, R.F. (ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, 33. Springer-Verlag, Berlin, pp. 519-521.
- Deslous-Paoli, J.M., Souchu, P., Mazouni, N., Juge, C., Dagault, F., 1998. Relations milieu-ressources : impact de la conchyliculture sur un environnement lagunaire méditerranéen (Thau). *Oceanol. Acta* 21, 831-843.
- Deslous-Paoli, J.M., Mazouni, N., Gentien, P., Courties, C., Vaquer, A., Daniélou, M., Troussellier, M., 2001. Use of phytoplankton resources by suspended filter feeders cultured in the Thau lagoon. In: IFREMER (ed.), *Proceedings of the Symposium Aquaculture, environment and marine phytoplankton*, 21-23 May 2001, Brest, France, pp. 76-88.
- Dowd, M., 1997. On predicting growth of cultured bivalves. *Ecol. Model.* 104, 113-131.
- Dupuy, C., Vaquer, A., Lam-Höai, T., Rougier, C., Mazouni, N., Lautier, J., Collos, Y., Le Gall, S., 2000. Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205, 171-184.
- Dybern, B.I., 1965. The life of *Ciona intestinalis* (L.) f. *typica* in relation to the environmental temperature. *Oikos* 16, 109-131.

- e, f -

## Références bibliographiques

- Fernández-Reiriz, M.J., Labarta, U., Babarro, J.M.F., 1996. Comparative allometries in growth and chemical composition of mussel (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) cultured in two zones in the Ria Sada (Galicia, NW Spain). *J. Shellfish Res.* 15, 349-353.
- Fiala-Médioni, A., 1978a. Filter-feeding ethology of benthic invertebrates (Ascidians). IV. Pumping rate, filtration rate, filtration efficiency. *Mar. Biol.* 48, 243-249.
- Fiala-Médioni, A., 1978b. A scanning electron microscope study of the branchial sac of benthic filter-feeding invertebrates (ascidians). *Acta Zool. (Stockh.)* 59, 1-9.
- Ferreira, J.G., Duarte, P., Ball, B., 1998. Trophic capacity of Carlingford Lough for oyster culture - analysis by ecological modelling. *Aquat. Ecol.* 31, 361-378.
- Fleury, P.G., Ruelle, F., Claude, S., Palavadeau, H., Robert, S., d'Amico, F., Vercelli, C., Chabirand, J.M., 1999. Réseau de suivi de la croissance de l'huître creuse sur les côtes françaises : REMORA; résultats des stations nationales, année 1998, Rapport Interne IFREMER DRV/RA/RST, 99-03, 43 pp.
- Fleury, P.G., Cornette, F., Claude, S., Palvadeau, H., Robert, S., D'Amico, F., Le Gall, P., Vercelli, C., 2001a. Réseau d'évaluation de la croissance de l'huître creuse sur les côtes françaises. Résultats des stations nationales, année 2000. Rapport IFREMER DRV/RA/RST, 01-02, 48 pp.
- Fleury, P.G., Goyard, E., Mazurié, J., Claude, S., Bouget, J.F., Langlade, A., Le Coguic, Y., 2001b. The assessing of Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) rearing performances by the IFREMER/REMORA network: method and first results (1993-98) in Brittany (France). *Hydrobiologia* 465, 195-208.
- Flood, P.R., Fiala-Médioni, A., 1981. Ultrastructure and histochemistry of the food trapping mucous film in benthic filter-feeders (ascidians). *Acta Zoologica* 62, 53-63.
- Frontier, S., 1983. Stratégies d'échantillonnage en écologie. Masson (ed.), Paris, 494 pp.
- Fuentes, J., Reyero, I., Zapata, C., Alvarez, G., 1992. Influence of stock and culture site on growth rate and mortality of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk.) in Galicia, Spain. *Aquaculture* 105, 131-142.
- Fuentes, J., Reyero, I., Zapata, C., Alvarez, G., 1994. Production traits of the mussel *Mytilus galloprovincialis* cultured in Galicia (NW of Spain): relative effects of source of seed and growing environment. *Aquaculture* 122, 19-31.
- Fuentes, J., Morales, J., Villalba, A., 1998. Growth, mortality and parasitization of mussels cultivated in the Ria de Arousa (NW Spain) from two sources of seed: intertidal rocky shore vs. collector ropes. *Aquaculture* 162, 231-240.

- 9 -

Gangnery, A., 1998. Estimation des stocks de bivalves en élevage et des épibiontes dans la lagune de Thau en 1998. Evolution depuis 1980.

## Références bibliographiques

- Mémoire de spécialisation, ENSAR/IFREMER, 79 pp.
- Gangnery, A., 1999. Estimation des stocks de bivalves en élevage et des épibiontes dans la lagune de Thau et Modélisation de la dynamique des populations d'huîtres creuses (*Crassostrea gigas*, Thunberg). Mémoire de DEA, Université Paris VI/IFREMER/CREMA, 35 pp.
- Gangnery, A., Bacher, C., Buestel, D., 2001. Assessing the production and the impact of the cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranean, France) with a population dynamics model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 1012-1020.
- Gangnery, A., Chabirand, J.M., Lagarde, F., Le Gall, P., Oheix, J., Bacher, C., Buestel, D., 2003. Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau lagoon (Méditerranée, France). *Aquaculture*, 215, 267-290.
- Gangnery, A., Bacher, C., Buestel, D., accepted. Modelling oyster population dynamics in a Mediterranean coastal lagoon (Thau, France): sensitivity of marketable production to environmental conditions. *Aquaculture*.
- Gardner, J.P.A., 2000. Where are the mussels on Cook Strait (New Zealand) shores ? Low seston quality as a possible factor limiting multi-species distributions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194, 123-132.
- Gardner, J.P.A., 2002. Effects of seston variability on the clearance rate and absorption efficiency of the mussels *Aulacomya maoriana*, *Mytilus galloprovincialis* and *Perna canaliculus* from New Zealand. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 268, 83-101.
- Gasc, A., 1997. Etude de la production primaire régénérée dans un écosystème conchylicole: le bassin de Thau. Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 216 pp.
- Goodbody, I., 1962. The biology of *Ascidia nigra* (Savigny). I. Survival and mortality in an adult population. *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole* 122, 40-51.
- Gouletquer, P., Joly, J.P., Kopp, J., Legagneur, E., Moriceau, J., Ruelle, F., 1994. L'ostréiculture sur la côte Ouest du Cotentin. Rapport interne IFREMER DRV/RA/PB 94-02, 85 pp.
- Goyard, E., 1996. Réseau de suivi de la croissance de l'huître creuse sur les côtes françaises : REMORA. Bilan national de la croissance de l'huître creuse de 1993 à 1995. Rapport interne IFREMER, 34 pp.
- Grant, J., Stenton-Dozey, J., Monteiro, P., Pitcher, G., Heasman, K., 1998. Shellfish culture in the Benguela system: a carbon budget of Saldanha bay for raft culture of *Mytilus galloprovincialis*. *J. Shellfish Res.* 17, 41-49.
- Gros, P., Hamon, D., 1989. Estimation de la biomasse des bivalves intertidaux (moule, coque) exploités en baie de Saint-Brieuc (Manche Ouest). Rapport interne IFREMER DERO/EL/89-25, 137 pp.
- Guarini, J.M., 1994. Modélisation de la dynamique de la production des moules cultivées en baie de Saint Brieuc (Manche Ouest) : quantification de la demande énergétique du cheptel et des flux de matières échangées dans l'écosystème. Mémoire de DEA

## Références bibliographiques

- Université de Liège/IFREMER, 73 pp.
- Gulliksen, B., 1972. Spawning, larval settlement, growth, biomass, and distribution of *Ciona intestinalis* L. (Tunicata) in Borgenfjorden, North-Trondelag, Norway. *Sarsia* 51, 83-96.
- Gurney, W.S.C., Nisbet, R.M., 1998. *Ecological Dynamics*. Oxford University Press, New York, 335 pp.
- h -
- Hall, S., 1984. A multiple regression model of oyster growth. *Fish. Res.* 2, 167-175.
- Hamon, P.Y., 1983. Croissance de la moule *Mytilus galloprovincialis* (Lmk) dans l'étang de Thau. Estimation des stocks de mollusques en élevage. PhD Thesis, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 331 pp.
- Hamon, P.Y., 2000. Les malaïgues de l'étang de Thau : description des crises dystrophiques, relations entre les conditions physico-chimiques et l'apparition des malaïgues. Rapport inter IFREMER DRV/LCM, 129 pp.
- Hamon, P.Y., Tournier, H., 1980. Estimation de la biomasse en culture dans l'étang de Thau (été 1980). *Sci. Pêches Bull. Inst. Pêches Marit.* 313, 23 pp.
- Hamon, P.Y., Tournier, H., 1984. Evolution de la biomasse de mollusques en élevage dans l'étang de Thau de 1980 à 1984. *Trav. Inst. Pêches Marit.* 48, 33-44.
- Hamon, P.Y., Tournier, H., 1990. Etude des stocks de mollusques élevés dans l'étang de Thau de 1981 à 1987. Rapport interne IFREMER/DRV/RA, 90/43, 121 pp.
- Harzallah, A., Chapelle, A., 2002. Contribution of climate variability to occurrences of anoxic crises 'malaïgues' in the Thau lagoon (southern France). *Oceanol. Acta* 25, 79-86.
- Hawkins, A.S.J., Bayne, B.L., Bougrier, S., Héral, M., Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Smith, R.F.M., Urrutia, M.B., 1998. Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219, 87-103.
- Heasman, K.G., Pitcher, G.C., McQuaid, C.D., Hecht, T., 1998. Shellfish culture in the Benguela system: raft culture of *Mytilus galloprovincialis* and the effect of rope spacing on food extraction, growth rate, production, and condition of mussels. *J. Shellfish Res.* 17, 33-39.
- Héral, M., 1993. Why carrying capacity models are useful tools for management of bivalve molluscs culture. In: Dame, R.F. (Ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 455-477.
- Hofmann, E.E., Powell, E.N., Klinck, J.M., Wilson, E.A., 1992. Modeling oyster populations. III. Critical feeding periods, growth and reproduction. *J. Shellfish Res.* 11, 399-416.
- Hofmann, E.E., Klinck, J.M., Powell, E.N., Boyles, S., Ellis, M., 1994.

## Références bibliographiques

- Modeling oyster populations. II. Adult size and reproductive effort. *J. Shellfish Res.* 13, 165-182.
- Holley, M.C., 1986. Cell-shape, spatial patterns of cilia, and mucus-net construction in the ascidian endostyle. *Tissue and Cell* 18, 667-684.
- Hyun, K.H., Pang, I.C., Klinck, J.M., Choi, K.S., Lee, J.B., Powell, E.N., Hofmann, E.E., Bochenek, E.A., 2001. The effect of food composition on Pacific oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) growth in Korea: a modeling study. *Aquaculture* 199, 41-62.
- i, j, k -
- Incze, L.S., Lutz, R.A., Watling, L., 1980. Relationships between effects of environmental temperature and seston on growth and mortality of *Mytilus edulis* in a temperate northern estuary. *Mar. Biol.* 57, 147-156.
- Jarry, V., Fiala, M., Frisoni, G.F., Jacques, G., Neveux, J., Panouse, M., 1990. The spatial distribution of phytoplankton in a Mediterranean lagoon (Etang de Thau). *Oceanol. Acta* 13, 503-512.
- Jarry, V., Frisoni, G.F., Legendre, P., 1991. Organisation spatiale et modélisation écologique d'un peuplement phytoplanctonique de lagune (étang de Thau, France). *Oceanol. Acta* 14, 473-488.
- Jørgensen, C.B., Kiørboe, T., Møhlenberg, F., Riisgård, H.U., 1984. Ciliary and mucus-net filter feeding, with special reference to fluid mechanical characteristics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 15, 283-292.
- Karayücel, S., Karayücel, I., 2000. The effect of environmental factors, depth and position on the growth and mortality of raft-cultured blue mussels (*Mytilus edulis* L.). *Aquaculture Research* 31, 893-899.
- Klinck, J.M., Powell, E.N., Kraeuter, J.N., Ford, S.E., Ashton-Alcox, K.A., 2001. A fisheries model for managing the oyster fishery during times of disease. *J. Shellfish Res.* 20, 977-989.
- Klumpp, D.W., 1984. Nutritional ecology of the ascidian *Pyura stolonifera*: influence of body size, food quantity and quality on filter-feeding, respiration, assimilation efficiency and energy balance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19, 269-284.
- Kobayashi, M., Hofmann, E.E., Powell, E.N., Klinck, J.M., Kusaka, K., 1997. A population dynamics model for the Japanese oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 149, 285-321.
- Kopp, J., 1995. Situation, évolution récente et perspectives de l'ostréiculture rétaise. *Rapport Ifremer de contrat* 94/5525015, 115 pp.
- Koutitas, C.G., 1988. *Mathematical models in coastal engineering*. Pentech Press, London, 156 pp.
- Kowalke, J., 1999. Filtration in antarctic ascidians - striking a balance. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 242, 233-244.
- Kowalke, J., Tatian, M., Sahade, R., Arntz, W., 2001. Production and respiration of Antarctic ascidians. *Polar Biol.* 24, 663-669.
- Krichen, Y., 1981. Contribution à l'étude de la conchyliculture en mer.

## Références bibliographiques

- Biologie comparée avec celle du milieu lagunaire et techniques d'élevage. Rapport de stage INAT/Ifremer, 222 pp.
- | -
- Labarta, U., Fernández-Reiriz, M.J., Babarro, J.M.F., 1997. Differences in physiological energetics between intertidal and raft cultivated mussels *Mytilus galloprovincialis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 152, 167-173.
- La Jeunesse, I., 2001. Etude intégrée dynamique du phosphore dans le système bassin versant - lagune de Thau (Mer Méditerranée, Hérault), Thèse de Doctorat, Université d'Orléans, 290 pp.
- La Jeunesse, I., Deslous-Paoli, J.M., Ximénès, M.C., Cheylan, J.P., Mende, C., Borrero, C., Scheyer, L., 2002. Changes in point and non-point sources phosphorus loads in the Thau catchment over 25 years (Mediterranean Sea - France). Hydrobiologia 475-476, 403-411.
- Lam-Hoai, T., Rougier, C., Lasserre, G., 1997. Tintinnids and rotifers in a northern Mediterranean coastal lagoon. Structural diversity and function through biomass estimations. Mar. Ecol. Prog. Ser. 152, 13-25.
- Lamy, N., 1996. Organisation, structure et dynamique des peuplements macrobenthiques d'une table conchylicole de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse de Doctorat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 298 pp.
- Lasserre, P., Postma, H., 1982. Les lagunes côtières. Actes du Symposium International sur les lagunes côtières, 8-14 septembre 1981, Bordeaux, France. Oceanol. Acta n° sp, 461 pp.
- Lesser, M.P., Shumway, S.E., Cucci, T., Smith, J., 1992. Impact of fouling organisms on mussel rope culture : interspecific competition for food among suspension-feeding invertebrates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 165, 91-102.
- Lazure, P., 1992. Etude de la dynamique de l'étang de Thau par modèle numérique tridimensionnel. Vie Milieu 42, 137-145.
- m -
- Massé, H., Parache, A., 1984. Evolution de la tolérance thermique de *Mytilus galloprovincialis* Lamarck en fonction des températures saisonnières : comparaison de la sensibilité thermique d'individus provenant de populations différentes. Haliotis 14, 111-118.
- Mazouni, N., 1995. Influence des élevages ostréicoles sur le fonctionnement d'un écosystème lagunaire méditerranéen. Etude *in situ* de l'influence des filtreurs (coquillages et épibiontes) sur les flux de matières particulaire et dissoute. Thèse de Doctorat, Université de la Méditerranée, Aix-Marseille II, 168 pp.
- Mazouni, N., Gaertner, J.C., Deslous-Paoli, J.M., Landrein, S., Geringer d'Oedenberg, M., 1996. Nutrient and oxygen exchanges at the water-sediment interface in a shellfish farming lagoon (Thau, France). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 205, 91-113.
- Mazouni, N., Gaertner, J.C., Deslous-Paoli, J.M., 1998. Influence of oyster culture on water column

## Références bibliographiques

- characteristics in a coastal lagoon (Thau, France). *Hydrobiologia* 373/374, 149-156.
- Mazouni, N., Gaertner, J.C., Deslous-Paoli, J.M., 2001. Composition of biofouling communities on suspended oyster cultures: an *in situ* study of their interactions with the water column. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 214, 93-102.
- Medelgi, A., 1988. Influence de la densité d'élevage sur la croissance de l'huître creuse *Crassostrea gigas* (Thunberg) dans l'étang de Thau. Mémoire de spécialisation, Université de Tunis/INAT/IFREMER, 138 pp.
- Mesnage, V., Picot, B., 1995. The distribution of phosphate in sediments and its relation with eutrophication of a Mediterranean coastal lagoon. *Hydrobiologia* 297, 29-41.
- Millar, R.H., 1952. The annual growth and reproductive cycle in four ascidians. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 31, 41-61.
- Millar, R.H., 1971. The biology of ascidians. *Adv. Mar. Biol.* 9, 1-100.
- Millet, B., 1989. Fonctionnement hydrodynamique du bassin de Thau. Validation écologique d'un modèle numérique de circulation. *Oceanol. Acta* 12, 37-46.
- Millet, B., Cecchi, P., 1992. Wind-induced hydrodynamic control of the phytoplankton biomass in a lagoon ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 37, 140-146.
- Mølhenberg, F., Riisgård, H.U., 1978. Efficiency of particle retention in 13 species of suspension feeding bivalves. *Ophelia* 17, 239-246.
- Mook, D.H., 1981. Removal of suspended particles by fouling communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5, 279-281.
- n, 0 -
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Camacho, A.P., Labarta, U., Beiras, R., 1991. The physiological energetics of mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk) from different cultivation rafts in the Ria de Arosa (Galicia, N.W. Spain). *Aquaculture* 94, 197-212.
- Navarro, E., Iglesias, J.I.P., Pérez Camacho, A., Labarta, U., 1996. The effect of diets of phytoplankton and suspended bottom material on feeding and absorption of raft mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lmk). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 198, 175-189.
- Neveux, J., 1983. Dosage de la chlorophylle *a* et des phéopigments par fluorimétrie. In: Manuel des analyses chimiques en milieu marin. CNEXO, Brest, pp. 193-201.
- Nixon, S.W., 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. Actes du Symposium International sur les lagunes côtières, 8-14 septembre 1981, Bordeaux, France. *Oceanol. Acta* n° sp, 357-371.
- Osman, R.W., Whitlatch, R.B., Zajac, R.N., 1989. Effects of resident species on recruitment into a community : larval settlement versus post-settlement mortality in the oyster *Crassostrea virginica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54, 61-73.

- p -

- Parache, A., 1985. Contribution à l'étude de la croissance de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* LMK. Influence des conditions de milieu. PhD Thesis, Université d'Aix-Marseille II, 249 pp.
- Pastres, R., Solidoro, C., Cossarini, G., Melaku Canu, D. and Dejak, C., 2001. Managing the rearing of *Tapes philipinarum* in the lagoon of Venice: a decision support system. Ecol. Model. 138, 213-245.
- Pérez Camacho, A., Gonzales, R., Fuentes, J., 1991. Mussel culture in Galicia (N.W. Spain). Aquaculture 94, 263-278.
- Pérez Camacho, A., Labarta, U., Beiras, R., 1995. Growth of mussels (*Mytilus edulis galloprovincialis*) on cultivation rafts: influence of seed source, cultivation site and phytoplankton availability. Aquaculture 138, 349-362.
- Pérez Camacho, A., Labarta, U., Navarro, E., 2000. Energy balance of mussels *Mytilus galloprovincialis*: the effect of length and age. Mar. Ecol. Prog. Ser. 199, 149-158.
- Petersen, J.K., Riisgård, H.U., 1992. Filtration capacity of the ascidian *Ciona intestinalis* and its grazing impact in shallow fjord. Marine ecology Progress Series 88, 9-17.
- Petersen, J.K., Schou, O., Thor, P., 1995. Growth and energetics in the ascidian *Ciona intestinalis*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 120, 175-184.
- Petersen, J.K., Schou, O., Thor, P., 1997. In situ growth of the ascidian *Ciona intestinalis* (L.) and the blue mussel *Mytilus edulis* in an eelgrass meadow. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 218, 1-11.
- Petersen, J.K., Svane, I., 1995. Larval dispersal in the ascidian *Ciona intestinalis* (L.). Evidence for a closed population. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 186, 89-102.
- Petersen, J.K., Svane, I., 2002. Filtration rate in seven Scandinavian ascidians: implications of the morphology of the gill sac. Mar. Biol. 140, 397-402.
- Pichot, P., Landrein, S., Juge, C., 1991. Croissance et qualité de l'huître creuse *Crassostrea gigas* dans le bassin de Thau (Hérault) : résultats d'une étude réalisée en 1990-1991. Rapport interne IFREMER DEL/ST, 96-12, 39 pp.
- Plus, M., 2001. Etude et modélisation des populations de macrophytes dans la lagune de Thau (Hérault, France). Thèse de Doctorat, Université Paris VI, 369 pp.
- Pouvreau, S., Bodoy, A., Buestel, D. 1999. *In situ* suspension feeding behaviour of the pearl oyster, *Pinctada margaritifera* : combined effects of body size and weather-related seston composition. Aquaculture 181, 91-113.
- Pouvreau, S., Bacher, C., Héral, M., 2000. Ecophysiological model of growth and reproduction of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera*: potential applications for pearl farming in French Polynesia. Aquaculture 186, 117-144.
- Powell, E.N., Hofmann, E.E., Klinck, J.M., Ray, S.M., 1992. Modeling oyster populations. I. A commentary on filtration rate. Is faster always

## Références bibliographiques

- better? J. Shellfish Res. 11, 387-398.
- Powell, E.N., Klinck, J.M., Hofmann, E.E., Wilson-Ormond, E.A., Ellis, M.S., 1995. Modeling oyster populations.V. Declining phytoplankton stocks and the population dynamics of American oyster (*Crassostrea virginica*) populations. Fish. Res. 24, 199-222.
- Powell, E.N., Klinck, J.M., Hofmann, E.E., Ford, S., 1997. Varying the timing of oyster transplant: implications for management studies. Fish. Oceanogr. 6,213-237.
- Press, W.H., Teukolsky, S.A., Vetterling, W.T., Flannery, B.P., 1992. Numerical Recipes in FORTRAN: the art of scientific computing. Cambridge University Press, Cambridge, 963 pp.
- Prins, T.C., Smaal, A.C., Dame, R.F., 1998. A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. Aquat. Ecol. 31, 349-359.
- q, r -
- Raillard, O., Deslous-Paoli, J.M., Héral, M., Razet, D., 1993. Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. Oceanol. Acta 16, 73-82.
- Raillard, O., Ménesguen, A., 1994. An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. Mar. Ecol. Prog. Ser. 115, 117-130.
- Randløv, A., Riisgård, H.U., 1979. Efficiency of particle retention and filtration rate in four species of ascidians. Mar. Ecol. Prog. Ser. 1, 55-59.
- Ratkowsky, D.A., 1983. Nonlinear regression modeling. Owen (ed.), vol. 48. Marcel Dekker Inc., New York, 276 pp.
- Ren, J.S., Ross, A.H., 2001. A dynamic energy budget model of the Pacific oyster *Crassostrea gigas*. Ecol. Model. 142, 105-120.
- Rey, H., Dabat, M.H., Arcella, L., 1997a. Diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Module 1 : Préalables méthodologiques. Rapport de contrat région Languedoc-Roussillon, 37 pp.
- Rey, H., Dabat, M.H., Arcella, L., d'Artigues, M., 1997b. Diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Module 3 : Analyse de la structure des exploitations de l'étang de Thau. Rapport de contrat région Languedoc-Roussillon, 66 pp.
- Rey, H., Arcella, L., Dabat, M.H., 1997c. Diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Module 4 : Analyse fonctionnelle de l'étang de Thau. Rapport de contrat région Languedoc-Roussillon, 40 pp.
- Rey, H., Dabat, M.H., Arcella, L., 1997d. Diagnostic sectoriel de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Module 5 : Contributions à une histoire longue de la conchyliculture en Languedoc-Roussillon. Rapport de contrat région Languedoc-Roussillon, 60 pp.
- Ribes, M., Coma, R., Gili, J.M., 1998. Seasonal variation of *in situ* feeding rates by the temperate ascidian

## Références bibliographiques

- Halocynthia papillosa*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 175, 201-213.
- Riisgård, H.U., Christensen, P.B., Olesen, N.J., Petersen, J.K., Møller, M.M., Andersen, P., 1995. Biological structure in a shallow cove (Kertinge Nor, Denmark). Control by benthic nutrient fluxes and suspension-feeding ascidians and jellyfish. *Ophelia* 41, 329-344.
- Robbins, I.J., 1985. Ascidian growth and survival at high inorganic particulate concentrations. *Marine Pollution Bulletin* 16, 365-367.
- Roland, W.G., 1990. Production model for suspended culture of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*. *Aquaculture* 87, 35-52.
- Ropert, M., Gouletquer, P., 1999. Comparative physiological energetics of two suspension feeders : polychaete annelid *Lanice conchilega* (Pallas, 1766) and Pacific cupped oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1795). *Aquaculture* 181, 171-189.
- Ross, A.H., Nisbet, R.M., 1990. Dynamics models of growth and reproduction of the mussel *Mytilus edulis* L. *Func. Ecol.* 4, 777-787.
- S -
- Sarà, G., Manganaro, A., Cortese, G., Pusceddu, A., Mazzola, A., 1998. The relationship between food availability and growth in *Mytilus galloprovincialis* in the open sea (southern Mediterranean). *Aquaculture* 167, 1-15.
- Scholten, H., Smaal, A.C., 1998. Responses of *Mytilus edulis* L. to varying food concentrations: testing EMMY, an ecophysiological model. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 219, 217-239.
- Seed, R., 1976. Ecology. In Bayne, B.L. (ed.) *Marine mussels : their ecology and physiology*. Cambridge University Press, Cambridge, 13-65.
- Smaal, A.C., Prins, T.C., 1993. The uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. In: Dame, R.F. (Ed.), *Bivalve filter feeders in estuarine and coastal ecosystem processes*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 271-298.
- Smaal, A.C., Prins, T.C., Dankers, N., Ball, P., 1998. Minimum requirements for modelling bivalve carrying capacity. *Aquat. Ecol.*, 31, 423-428.
- Smaal, A.C., 2002. European mussel cultivation along the Atlantic coast: production status, problems and perspectives. *Hydrobiologia* 484, 89-98.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*. Freeman, W.H. and Company, San Francisco, 859 pp.
- Solidoro, C., Pastres, R., Melaku Canu, D., Pellizzato, M., Rossi, R., 2000. Modelling the growth of *Tapes philippinarum* in Northern Adriatic lagoons. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 199, 137-148.
- Souchu, P., Abadie, E., Vercelli, C., Buestel D., Sauvagnargues, J.C., 1998a. La crise anoxique du bassin de Thau de l'été 1997. Bilan du phénomène et perspectives. Rapport interne IFREMER DEL/ST, 98/04, 33 pp.

## Références bibliographiques

- Souchu, P., Gasc, A., Collos, Y., Vaquer, A., Tournier, H., Bibent, B., Deslous-Paoli, J.M., 1998b. Biogeochemical aspects of bottom anoxia in a Mediterranean lagoon (Thau, France). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 164, 135-146.
- Souchu, P., Vaquer, A., Collos, Y., Landrein, S., Deslous-Paoli, J.M., Bibent, B., 2001. Influence of shellfish farming activities on the biogeochemical composition of the water column in Thau lagoon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 218, 141-152.
- Stuart, V., Klumpp, D.W., 1984. Evidence for food-resource partitioning by kelp-bed filter feeders. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 16, 27-37.
- Svane, I., 1984. Observations on the long-term population dynamics of the perennial ascidian, *Ascidia mentula* O.F. Muller, on the swedish west coast. *Biology Bulletin* 167, 630-646.
- Svane, I., 1988. Recruitment and development of epibioses on artificial and cleared substrata at two sites in Gullmarfjorden on the swedish west coast. *Ophelia* 29, 25-41.
- Svane, I., Lundälv, T., 1981. Reproductive patterns and population dynamics of *Ascidia mentula* o. f. Muller on the swedish west coast. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 50, 163-182.
- Theisen, B.F., 1973. The growth of *Mytilus edulis* L. (Bivalvia) from Disko and Thule district, Greenland. *Ophelia* 12, 59-77.
- Tournier, H., Pichot, Y., 1987. Répartition de la chlorophylle *a* dans l'étang de Thau : richesse nutritive pour les mollusques d'élevage. *Rev. Trav. Ins. Pêch. Marit.* 49, 13-24.
- Turon, X., Becerro, M.A., 1992. Growth and survival of several ascidian species from the northwestern Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 82, 235-247.
- Tursi, A., 1980. Quelques aspects de la fixation de *Ciona intestinalis* (L.) - Tunicata. *Vie Milieu* 30, 243-251.
- Vallejo, S.M.A., 1982. Development and management of coastal lagoons. Actes du Symposium International sur les lagunes côtières, 8-14 septembre 1981, Bordeaux, France. *Oceanol. Acta* n° sp, 397-401.
- van Erkom Schurink, C., Griffiths, C.L., 1991. A comparison of reproductive cycles and reproductive output in four southern African mussel species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 76, 123-134.
- van Erkom Schurink, C., Griffiths, C.L., 1992. Physiological energetics of four South African mussel species in relation to body size, ration and temperature. *Comp. Biochem. Physiol.* 101 A, 779-789.
- van Erkom Schurink, C., Griffiths, C.L., 1993. Factors affecting relative rates of growth in four South African mussel species. *Aquaculture* 109, 257-273.
- Tatian, M., Sahade, R., Kowalke, J., Kivatinitz, S.C., Esnal, G.B., 2002. Food availability and gut contents in the ascidian *Cnemidocarpa verrucosa* at Potter Cove, Antarctica. *Polar Biol.* 25, 58-64.

- t, u, v -

## Références bibliographiques

van Haren, R.J.F., Kooijman, S.A.L.M., 1993. Application of a dynamic energy budget model to *Mytilus edulis* (L.). Neth. J. Sea Res. 31, 119-133.

Vaquer, A., Trousselier, M., Courties, C., Bibent, B., 1996. Standing stocks and dynamics of picophytoplankton in the Thau lagoon (northwest Mediterranean coast). Limnol. Oceanogr. 41, 1821-1828.

Volle, M., 1980. Analyse des données. Economica (Ed.), 2nde édition, Paris, 317 pp.

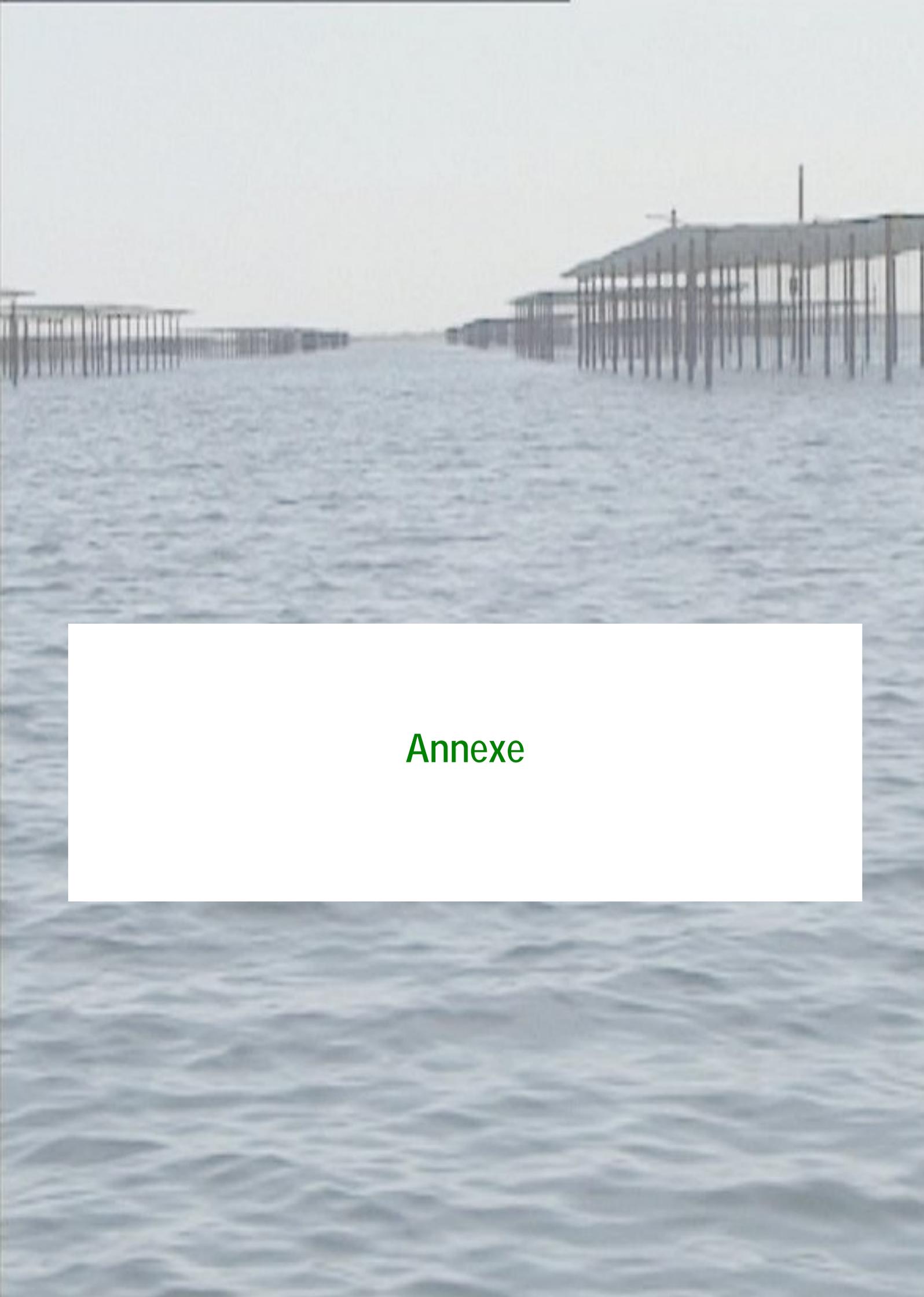
## - W, X, Y, Z -

de Waal, S., Cook, P.A., 2001. Use of a spreadsheet model to investigate the dynamics and the economics of a seeded Abalone population. J. Shellfish Res. 20, 863-866.

Wilson, J.H., 1987. Environmental parameters controlling growth of *Ostrea edulis* L. and *Pecten maximus* L. in suspended culture. Aquaculture 64, 119-131.

Young, C.M., 1989. Larval depletion by ascidians has little effect on settlement of epifauna. Mar. Biol. 102, 481-489.

Zajac, R.N., Whitlatch, R.B., Osman, R.W., 1989. Effects of inter-specific density and food supply on survivorship and growth of newly settled benthos. Mar. Ecol. Prog. Ser. 56, 127-132.



## Annexe

# Use of an inverse method to solve a partial differential equation of population dynamics

---

## ▪ Abstract

An inverse method was implemented for a classical partial differential equation representing dynamics of a population of individuals distributed in mass classes. The model is applied to the case of a cultivated oyster population where all parameters but the input of new individuals have been determined experimentally. Inputs are defined as a source term varying in time and are determined by a simple inverse method based on linear combinations of square functions. This method allows to determine the best solution using observed mass distributions and therefore to predict variation of mass distributions over time. The model is also used to predict production defined as the biomass of individuals over a given mass harvested over time. Combined to inverse method is an uncertainty analysis based on bootstrap and Monte Carlo simulations. Bootstrap is used to build new data sets and Monte Carlo simulations are carried out to predict confidence interval of production. Application to the oyster population yields an annual production of 9,020 tonnes with a precision of 8 %.

## ▪ Keywords

Uncertainty analysis, bootstrap, Monte Carlo simulation, production, oyster, Thau lagoon

## Introduction

Population dynamics may be represented by a partial differential equation (PDE) continuous in time and mass (Gurney and Nisbet, 1998; Hallam et al., 1988). Such a population model has been recently published by Gangnery et al. (2001) for a population of oysters in Thau lagoon (France) which is an important shellfish cultivation area for Pacific oysters, *Crassostrea gigas*. Population is structured in mass classes and the model simulates the variation in time of abundances in each class. Production of oysters are derived from the abundances of the maximum weight class. Abundances and biomasses are estimated with field surveys at several occasions and yield initial values and values to be compared to the simulation. Most of parameters used in the model were derived from field experiments, but there was no direct estimation of input terms (seeding of new individuals) which are difficult

to assess. Seeding depends on farmers strategy and even if some temporal pattern clearly exist, the farmer community comprises 600 small companies which behave in many different ways (Gangnery et al., 2003). Besides, field investigations yielded accurate estimations of standing stock and individual mass distributions twice a year. Seeding should then be estimated from mass distributions observed at different times using some inverse method. To some extent the problem is similar to population analysis in fishery, but major differences are due to the type of available information and the type of model (Pelletier and Gros, 1991) and a specific algorithm was implemented. The model is similar to classical equation of pollutant transport commonly used in oceanography and hydrology where inverse modeling problems can be found (Legovic et al., 1990). Our solution is adapted from recent publications on assessment of pollutant sources (Poulard et al., 1999; Kernevez, 1997). The method we have applied generally works with linear PDE with unknown source terms and yields the best estimation of seeding in the least squares sense. Using the solution, we simulated the population dynamics and assessed the annual production, which is one objective of the model. In a second step uncertainty analysis was carried out to assess the confidence interval of production considering uncertainties related to observed mass distributions.

## Material and methods

### Population dynamics model

Mass distribution is simulated with a demographic model of *C. gigas* population continuous in time and mass. The model accounts for growth, harvest and individual growth variation which is expressed as a random dispersion of mass (Gangnery et al., 2001). The equation has the following form:

Eq. 1

$$\frac{\partial}{\partial t} n(w,t) + \frac{\partial}{\partial w} G(w,t) \cdot n(w,t) = K \frac{\partial^2}{\partial w^2} n(w,t) - m \cdot n(w,t) - r(w,t) \cdot n(w,t) + \delta(w - w_0) \cdot e(t)$$

where  $n(w,t) \cdot dw$  is the number of individuals whose mass is in the interval  $[w, w+dw]$  at time  $t$ ,  $G(w,t)$  is the growth rate ( $g \cdot d^{-1}$ ) and is a function of the individual mass and of food concentration,  $K$  is a diffusion coefficient ( $g^2 \cdot d^{-1}$ ) related to inter-individual growth variability,  $m$  is the mortality rate ( $d^{-1}$ ) independent of both individual mass and time,  $r(w,t)$  is the harvest rate ( $g \cdot d^{-1}$ ) function of individual mass and time. New individuals enter the

population through seeding  $\delta(w - w_0) \cdot e(t)$  ( $d^{-1}$ ) at mass  $w_0$  ( minimum mass class) -  $\delta$  is the Dirac function. Initial condition is given by :

Eq. 2  
 $n(w,0)=n_0(t)$

The model is applied to assess the dynamics of the mass distribution over short periods – e.g. a few months, and cumulated production between time 0 and time t is equal to :

Eq. 3 
$$P(t) = \int_0^t \left( \int_{w_{min}}^{w_{max}} r(w,t) \cdot n(w,t) \cdot w \cdot dw \right) dt$$

### Inverse method

The problem is stated as following. Initial and final mass distributions are known and parameters and functions  $K$ ,  $m$ ,  $r(w,t)$ ,  $G(w,t)$  have been determined. For sake of simplicity, we assume that  $e(t)$  can be decomposed in a finite sum of elementary functions  $e_i(t)$ . In practice, seeding can be carried out according to a week or fortnight calendar. Each  $e_i(t)$  function would be a square function equal to 1 during period  $i$  and 0 elsewhere. The solution has the form :

Eq. 4 
$$e(t) = \sum_i a_i \cdot e_i(t)$$

We call  $n_i$  the solution of (1) when  $e(t)=e_i(t)$  and  $n(w,0)=0$  and  $n_e$  the solution of (1) when  $e(t)=0$  and  $n(w,0)=n_0(t)$ . Eq. 1 is linear in  $n(w,t)$  and it is easy to show that  $n(w,t) = n_e(w,t) + \sum_i a_i \cdot n_i(w,t)$  is solution of Eq. 1 for  $e(t)$  given by Eq. 4 and initial condition given by Eq. 2. Final observed mass distribution is given and equal to  $n^f(w)$  and final distribution corresponding to each of the elementary solutions  $n_e$  and  $n_i$  are defined as  $n_e^f(w)$  and  $n_i^f(w)$ . The problem is then equivalent to estimating  $a_i$  such as:

Eq. 5 
$$n^f(w) = n_e^f(w) + \sum_i a_i n_i^f(w)$$

In practice Eq. 1 is solved with a finite differences algorithm and mass distribution is a vector of  $p$  elements. Eq. 5 is written as:

$$N = N_e + \sum_{i=1}^p a_i \cdot N_i$$

or

$$N = N_e + A.M$$

with  $A=(a_i)$  and  $M=(N_i)$

This is a least square minimisation problem whose solution is given by:

$$\text{Eq. 6 } A = (N - N_e) \cdot M'(M \cdot M')^{-1}$$

This method applies for more complex problems where there are multiple source points (equivalent to our seeding mass) and initial condition is unknown and is developed in Kernevez (1997) and Poulard et al. (1999).

### Uncertainty analysis

As for stock assessment conducted in fishery studies (Pelletier and Gros, 1991), initial and final mass distributions were assessed through field surveys using stratified sampling and cluster sampling methods (Gangnery, 2003). Classical estimators of mass mean and variance can be found in the literature (Cochran, 1977) but we also need to estimate the joined probability density function of mass distribution. We applied bootstrap method for this purpose (Davison and Hinkley, 1997). We neglected the uncertainty related to other parameters and functions which were much easier to determine with enough precision compared to mass distributions. We assessed how mass distributions uncertainties would affect the precision of the solution obtained by inverse analysis and the production defined by Eq. 3. The procedure is similar to Pelletier and Gros (1991) who built new samples by an iterative resampling process mimicking the natural variability of data. The procedure is straightforward and composed of the following steps :

- i) build  $q$  independent samples of initial mass distributions and final mass distributions,
- ii) find the solution of Eq. 6 for each pair of initial/final mass distributions,
- iii) simulate mass distribution and total production for each solution of Eq. 6,
- iv) compute the average and standard deviation of the solution and of total production.

### Application to oyster population dynamics

Growth rate is assumed to depend on individual mass and we used an allometric growth rate as a function of food concentration, water temperature and individual mass, written as:

$$\text{Eq. 7 } G(w,t) = a \cdot C(t)^b \cdot T(t)^c \cdot w^d$$

where  $C(t)$  is the food concentration ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ),  $T(t)$  water temperature and  $w$  the individual mass (g). Food concentration was measured twice a month in from March 2000 until September 2001 and daily values were calculated by interpolating linearly between measured values. Growth was measured at different sites of Thau lagoon with a monthly frequency and parameters  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$  of Eq. 7 and parameter  $K$  of Eq. 1 were estimated by a non linear least square method (Gangnery et al. 2001; Gangnery et al., 2003). Mortality rate  $m$  was directly estimated from field observations. Details of harvest functions are given in Gangnery et al. (2001).

Standing stocks and mass distribution were assessed in March 2000 and October 2000 (Gangnery, 2003). Thau lagoon was divided into 6 geographical strata to account for spatial variability of standing stocks in relation with depth gradients. Oyster are cultivated on ropes hanging from bars supported by tables which rest on the sea floor where depth range lies between 4 and 7 m. The primary unit is defined by 5 m x 5 m tables and secondary units by ropes. Individual oyster masses were measured on each sample. Only one secondary unit is sampled within each sampled primary unit. Farmers use several cultivation techniques and oysters are not the only species cultivated in the lagoon (Gangnery et al., 2001; Gangnery et al., 2003), but we restricted our computations to the main cultivation technique to demonstrate its applicability. Bootstrap data sets were built up by sampling with replacement primary units among the original dataset. 1448 oysters were collected and weighed in March 2000 and 2523 in October 2000. Standing stock means were computed from bootstrap distributions (Figure 1) and were equal to 7,025 tonnes in March and 5,385 tonnes in October. For the same dates, standard deviations were equal to 621 and 348 tonnes. Mean individual mass was almost the same in March and October (63 g in March, 64g in October) but the distributions looked different (Figure 1). In March, the distribution was composed of 2 modes – one with very small individuals, the second with animals around 70 g. Only the second mode remained in October. In both distributions, very few animals had a mass over 140 g. Total number of animals were equal to  $11.2 \cdot 10^7$  in March (s.d.  $1.0 \cdot 10^7$ ) and  $8.4 \cdot 10^7$  in October (s.d.  $6.3 \cdot 10^6$ ).

An example of solution obtained by inverse method applied to one set of initial/final distribution is shown in Figure 2. Total seeding was equal to  $6.3 \cdot 10^7$  individuals with an irregular temporal distribution composed by four peaks in beginning of March, end of May, July and end of August (Figure 2a). Our inverse method is based on the minimization of the deviation between predicted and observed October mass distributions. In our example, predicted distribution fitted observed distribution for animals less than 100 g, but some difference occurred for larger animals (Figure 2b). Temporal variation of mass distribution

shows the population dynamics (Figure 2c). All animals with an initial mass above 70 g have been harvested. October distribution was therefore depending on animals having a mass smaller than 50 g in March, and seeded animals.

In the following, we display the main statistics of the bootstrap technique applied to the inverse method. Quantiles of October mass distributions predicted by the model compared very well to observed distributions at the same date (Figure 3a, Figure 1b). Maximum variability occurred around the main mode (mass=70 g) and the left hand of the distribution, where number of individuals would vary by +/- 50 %. Variability of seeding was much higher (Figure 3b). Three major seeding periods were found – beginning of March, beginning of July and August. A peak was present in May in 25 % of the simulations. Total seeding was computed by summing up seeding values during the simulation period. The average was equal to  $5.5 \cdot 10^7$  and the standard deviation to  $1.0 \cdot 10^7$ . These figures can be compared to the number of individuals at the beginning and the end of the simulation –  $11.2 \cdot 10^7$  in March and  $8.4 \cdot 10^7$  in October. Distribution was normal (Figure 3c). Even if the seeding timetable was variable, standing stock variability was more or less constant between March and October (Figure 4a). Mean predicted stock was equal to 4,720 tonnes (s.d. 450 tonnes) in October and 90 % of the values lay between 4,000 and 5,500 tonnes. Production showed a decrease between May and July and total production reached 9,020 tonnes in October (Figure 4b). Standard deviation was equal to 755 tonnes and 90% of predicted total production were found between 7,700 and 10,000 tonnes.

## Discussion

Population dynamics of cultivated oysters was represented by a PDE equation which accounted for individual growth, mortality, seeding and harvesting. The model was the same as Gangnery et al. (2001), but new data sets were used to estimate growth and mass distributions. In our previous model, seeding was derived from limited information obtained from the farmers, and the result was used as a test scenario for our model. Strategy here was different since we determined seeding using a more accurate and very different method. Seeding time series are not comparable, but differences between years could be due to different initial and final distributions, adaptation of farmers strategy due to changes in oyster growth rate and market demand. In both studies, we found that the productivity was high – here the ratio between total production and standing stock lay between 1.3 and 1.9. The turnover of the individuals can be written as the ratio between the number of individuals

seeded during the simulation and individuals already in the population – it varied here between 0.5 and 0.7. These figures show why population dynamics and total production are assessed with short term simulations – e.g. less than one year.

Our main objective was to assess total production confidence interval and we estimated that production was equal to 9,020 tonnes with a precision of 8 %. This should be compared to the precision of the observed standing stock (defined as the ratio between standard deviation and average and written as a percentage) which was equal to 9% in March and 7% in October. Seeding yielded by the inverse method exhibited large variations in time, but precision of total seeding was equal to 19 % and apparently did not affect the precision of production prediction.

There is a wide range of inverse methods applied to PDEs. Yeh (1986) reviewed procedures of parameter identification in groundwater hydrology, where this problem received much attention. Several algorithms have been proposed to identify spatially varying parameters in a two dimensional flow equation and the most efficient ones are based on the minimization of model output error using iterative procedures such as Gauss-Newton method. Comparable techniques are proposed by McGrail in a non linear and non steady state example. The problem become more simple if the system of equations is in a steady state – see Bolin et al. (1983) for a linear case where generalized inverse matrices can be used and Wunsch and Minster (1982) for a general method applied to both linear and nonlinear cases. Other problems deal with unknown boundary conditions and source terms. An example of a steady state situation can be found in Legovic et al. (1990) and general mathematical background is described by Kernevez (1997) for a general equation of pollution transport. The method we used was proposed by Poulard et al. (1999) to identify source terms in PDEs and applies to linear problems. In our case, this method was straightforward : the number of simulations to perform is exactly equal to the number of parameters to estimate plus one, which saves computing time.

A major issue remains the dimension of parameterization in relation to the number of observations – since overparametrization may yield unstability and irrelevant parameter estimations. In spatialized problems such as the ones reviewed by Yeh (1986), this often leads to trade-offs between spatial resolution (e.g. zonation) and number of observations. In our study, we did not attempt to define the optimum number of parameters to estimate, and we looked for solutions defined as a sum of elementary square functions, the duration of which was fixed at 15 days. This value is related to our understanding of management practices in the real case we studied rather than based on mathematical reasons, and we would like to

address more thoroughly this question in another article by assessing how the number and shape of elementary functions may affect the solution of the inverse problem.

Parameter uncertainty is generally assessed using variance-covariance matrix yielded by the minimization algorithm (Yeh, 1986). Bolin et al. (1983) applied their algorithm after having randomly added noise to their data. Following this idea, new data sets were built with a bootstrap method (Pelletier and Gros, 1991). Bootstrap is a classical method used when complex statistics are needed or when one wants to avoid strong assumptions (Davison and Hinkley, 1997). Performing our inverse method for all of the 100 data sets was easy to implement but was obviously requiring computing time which would be problematic for a PDE longer to solve than ours. However, it was the only applicable method able to deal with the data complexity.

As a conclusion and from a practical point of view, we brought here an important information related to the confidence interval of the production – which is the model main objective. On a more theoretical level, we think that the inverse method we used is an elegant solution applicable to a wide range of problems involving linear partial differential equations.

## List of References

- Bolin, B., Bjorkstrom, A. and Holmen, K., 1983. The simultaneous use of tracers for ocean circulation studies. *Tellus*, 35B: 206-236.
- Cochran, 1977. *Sampling techniques*. J. Wiley and sons, New York, 428pp.
- Davison, A.C., and Hinkley, D.V., 1997. *Bootstrap methods and their application*. Cambridge University Press, 582 pp.
- Gangnery, A., Bacher, C., Buestel, D., 2001. Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the Thau lagoon (Mediterranée, France) with a population dynamics model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 1012–1020 .
- Gangnery, A., Chabirand, J.M., Lagarde, F., Le Gall, P., Oheix, J., Bacher, C. and Buestel, D., 2003. Growth model of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, cultured in Thau lagoon (Mediterranee, France). *Aquaculture*, 215: 267-290.
- Gangnery A., 2003. Etude et modélisation de la dynamique des populations de bivalves en élevage (*Crassostrea gigas*, *Mytilus galloprovincialis*) dans le bassin de Thau et des ascidies solitaires. Thèse Univ. Montpellier II, 175 pp.
- Gurney, W.S.C., Nisbet, R.M., 1998. *Ecological dynamics*. Oxford University Press, New-York, 335 pp.

- Hallam, T.G., Lassiter, R.R., Li, J. and McKinney, W, 1988. Physiologically structured population models in risk assessment. In: *Biomathematics and related computational problems*, Ricciardi L.M. (ed.), Kluwer Academic Publishers.
- Kernevez, J.P., 1997. The sentinel method and its application to environmental pollution problems. *CRC Mathematical Modelling Series*, New-York, 204 pp.
- Legovic, T., Limic, N. and Vlakovic, V., 1990. Estimation of diffuse inputs to a coastal sea: solution to an inverse modelling problem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 30: 619-634.
- McGrail, B.P., 2001. Inverse reactive transport simulator (INVERTS): an inverse model for contaminant transport with nonlinear adsorption and source terms. *Envir. Modelling and Software*, 16: 711-723.
- Pelletier, D. and Gros, P., 1991 Assessing the impact of sampling error on model-based management advice: Comparison of equilibrium yield per recruit variance estimators. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48 (11): 2129-2139.
- Poulard, C., Stoeckel, M.-E., Mosé, R. and Ackerer, P., 1999. Transport parameter identification. Application of the sentinels method. In: *Advances in environmental and ecological modelling* (Blasco F., Weill A. eds.). Elsevier, Paris, 219 pp.
- Yeh, W., 1986. Review of parameter identification procedures in groundwater hydrology: the inverse problem. *Water Res. Research*, 22 (1): 95-108.
- Wunsch, C. and Minster, J.F., 1982. Methods for box models and ocean circulation tracers: mathematical programming and nonlinear inverse theory. *J. Geoph. Res.*, 87: 5647-5662.

Figure 1. Bootstrap distributions of oyster mass obtained by resampling data collected in March 2000 (a) and October 2000 (b).

Figure 2. Solution obtained by inverse method for given initial and final mass distributions : a) seeding (number of individuals.  $d^{-1}$ ) as a function of time, b) observed (x) and simulated final mass distributions, c) simulation of the standing stock as a function of time and mass class.

Figure 3. Predictions by the model run with bootstrapped initial distributions and seeding yielded by inverse method. a) 5, 25, 50, 75, 95 quantiles of October mass distributions, b) quantiles of seeding as a function of time, c) histogram of total seeding (number of individuals.  $d^{-1}$ ).

Figure 4. Quantiles of a) standing stock (tonnes), b) cumulated production (tonnes) predicted by the model run with bootstrapped initial and final distributions. The figure shows the quantiles 5, 25, 50, 75, 95.

Figure 1a

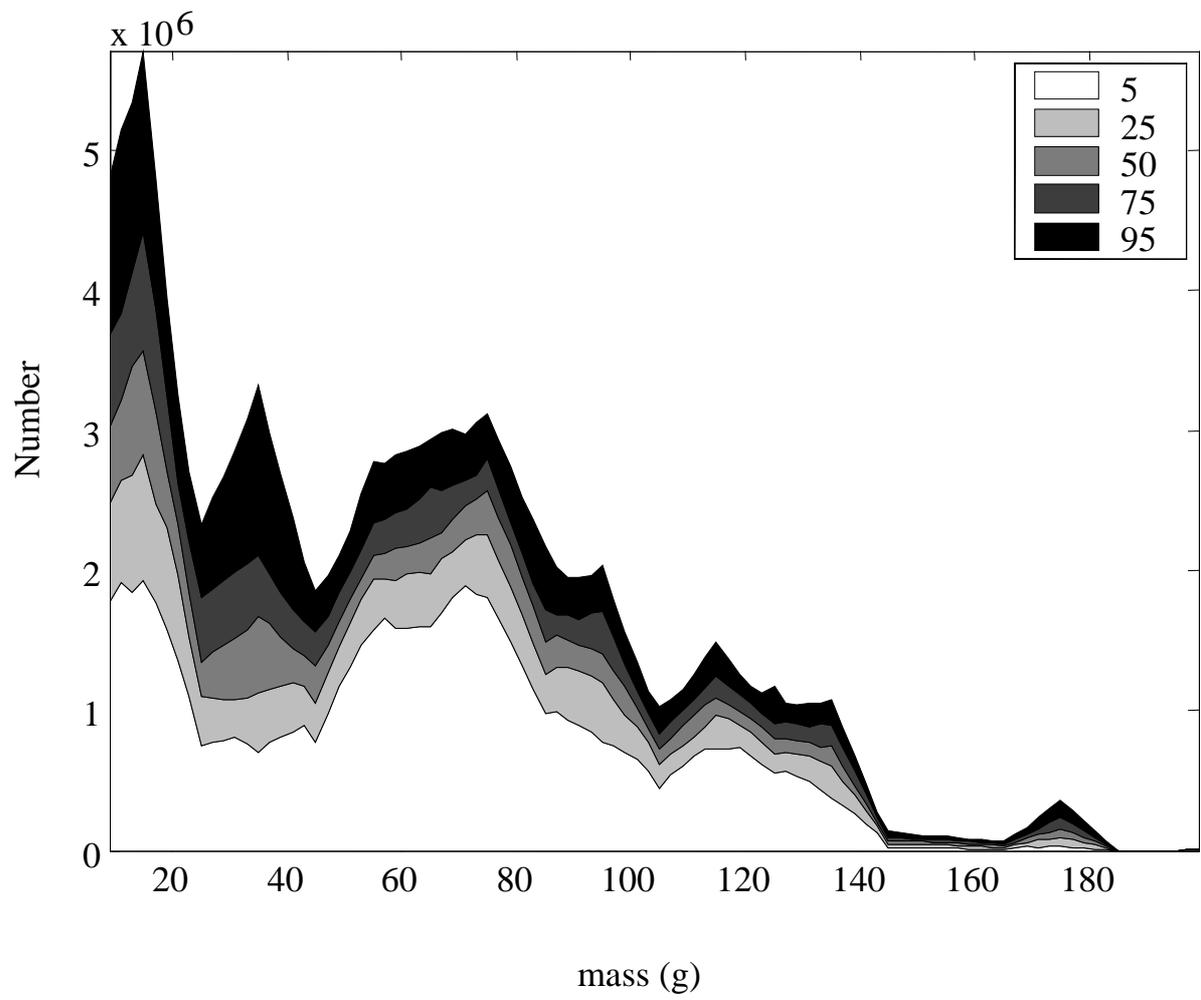


Figure 1b

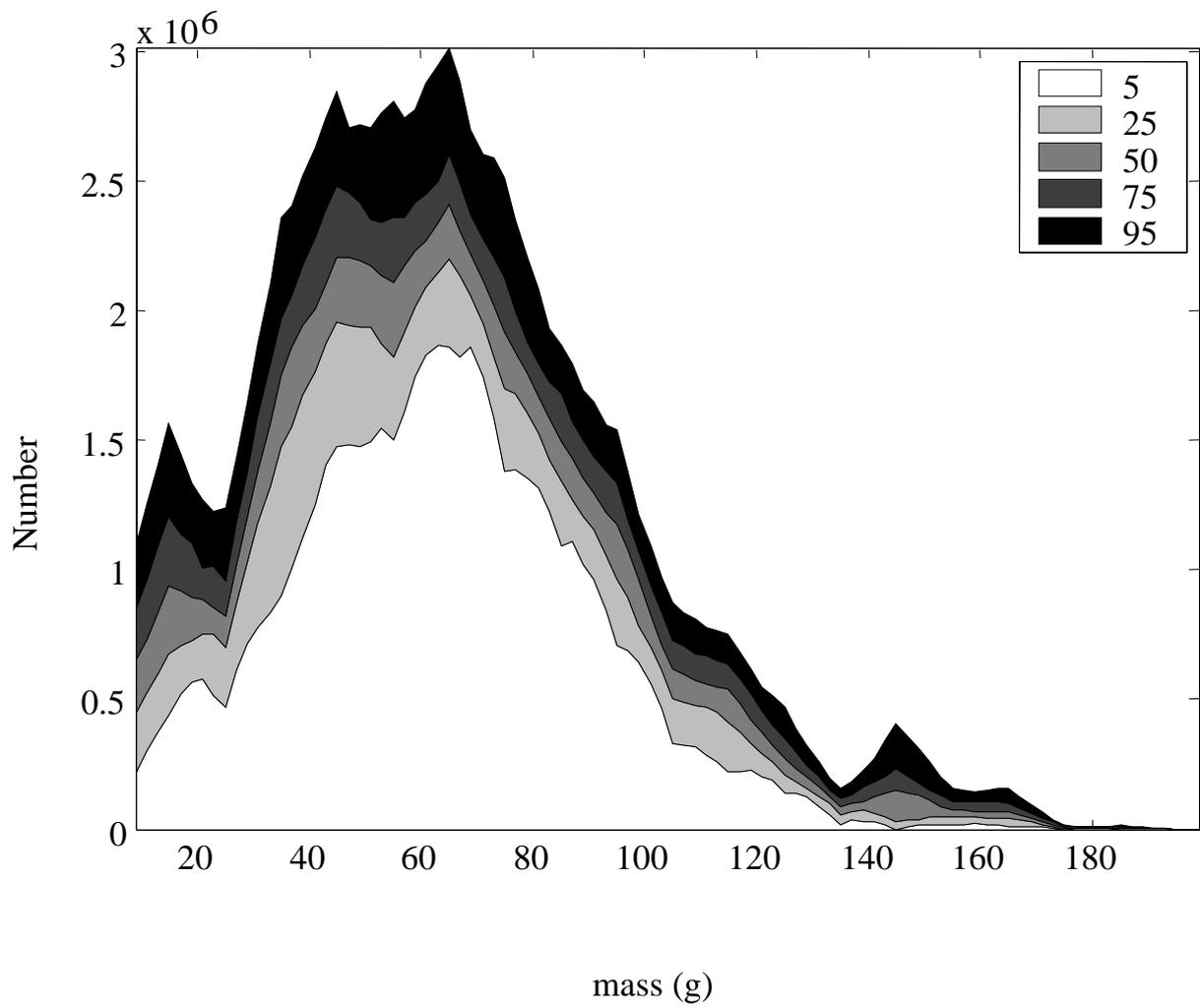


Figure 2a

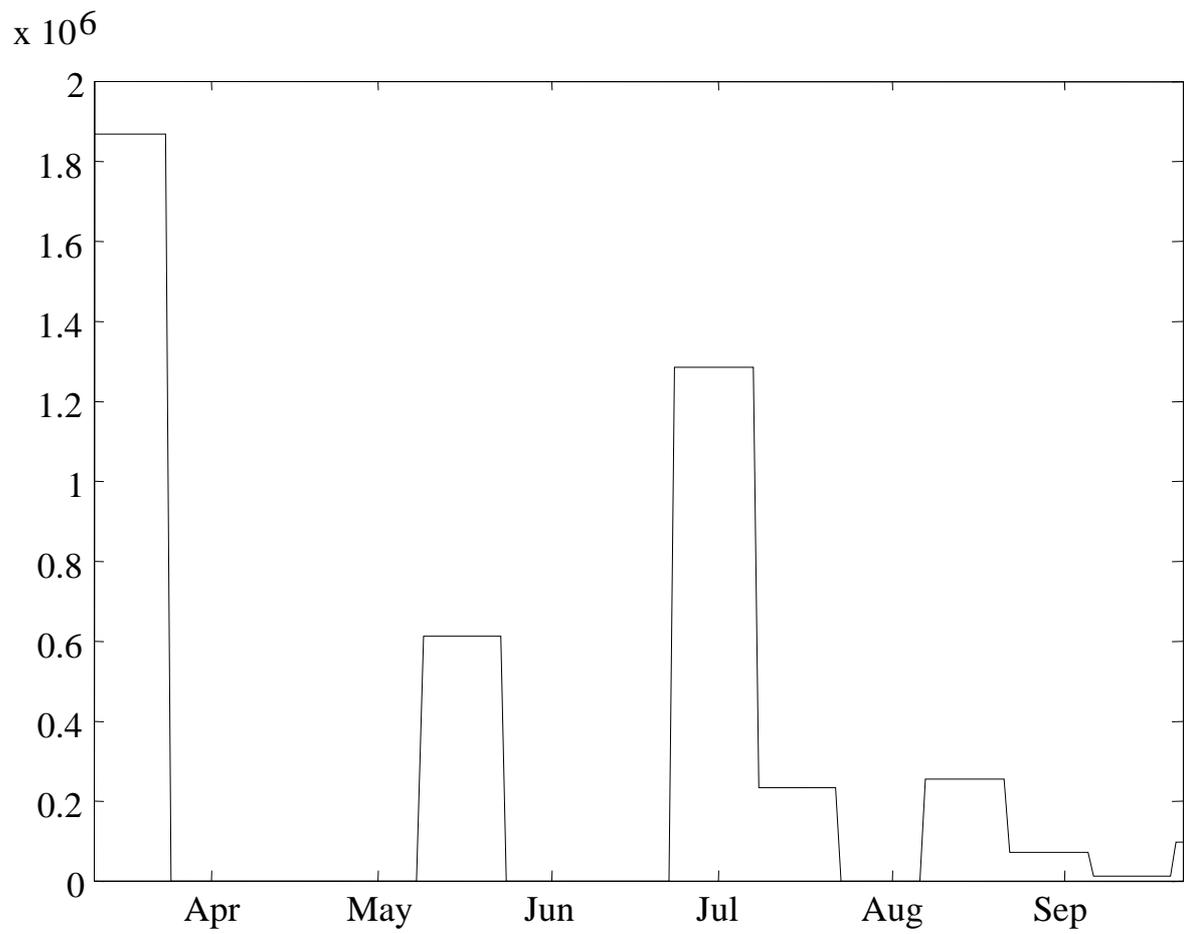


Figure 2b

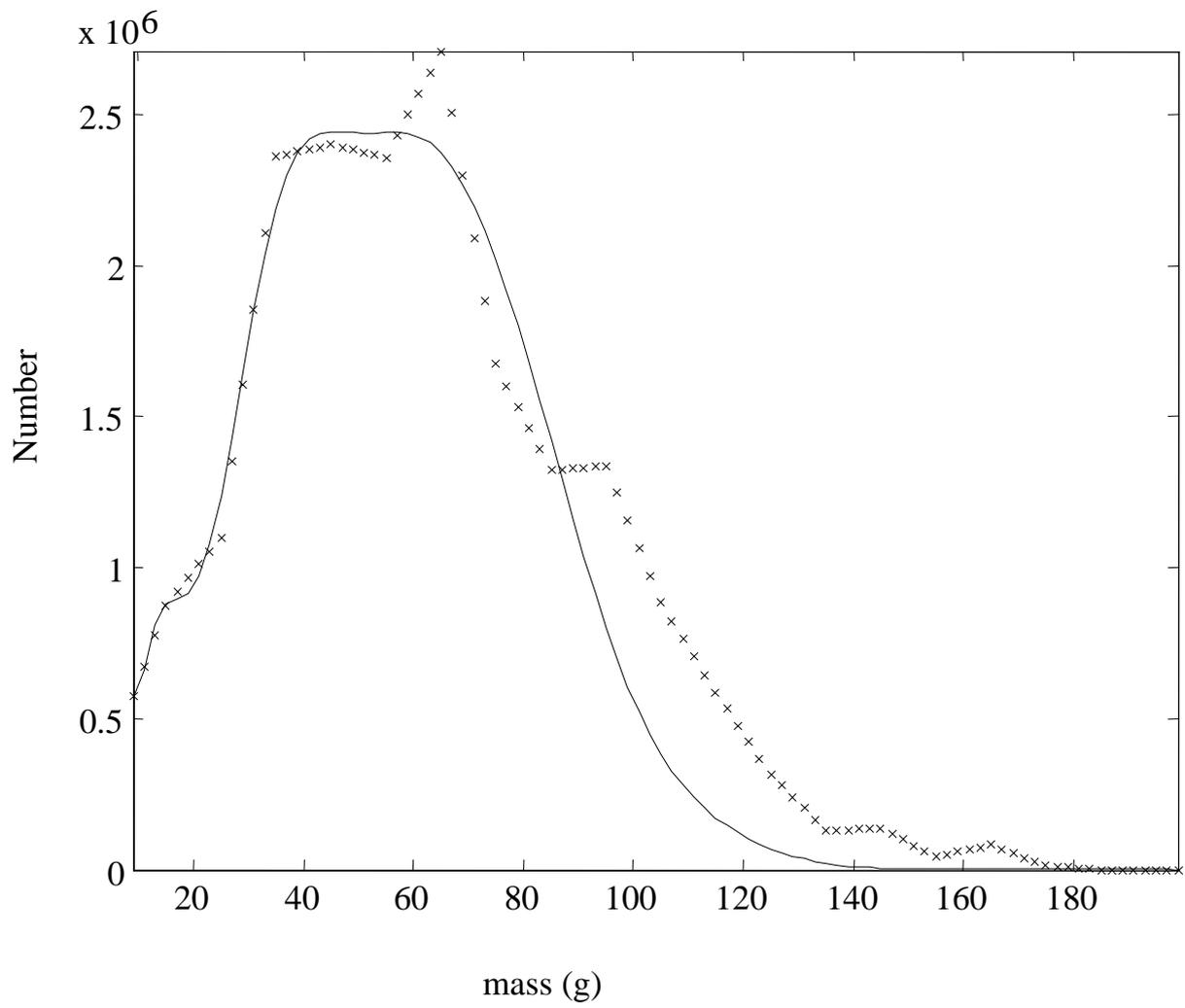


Figure 2c

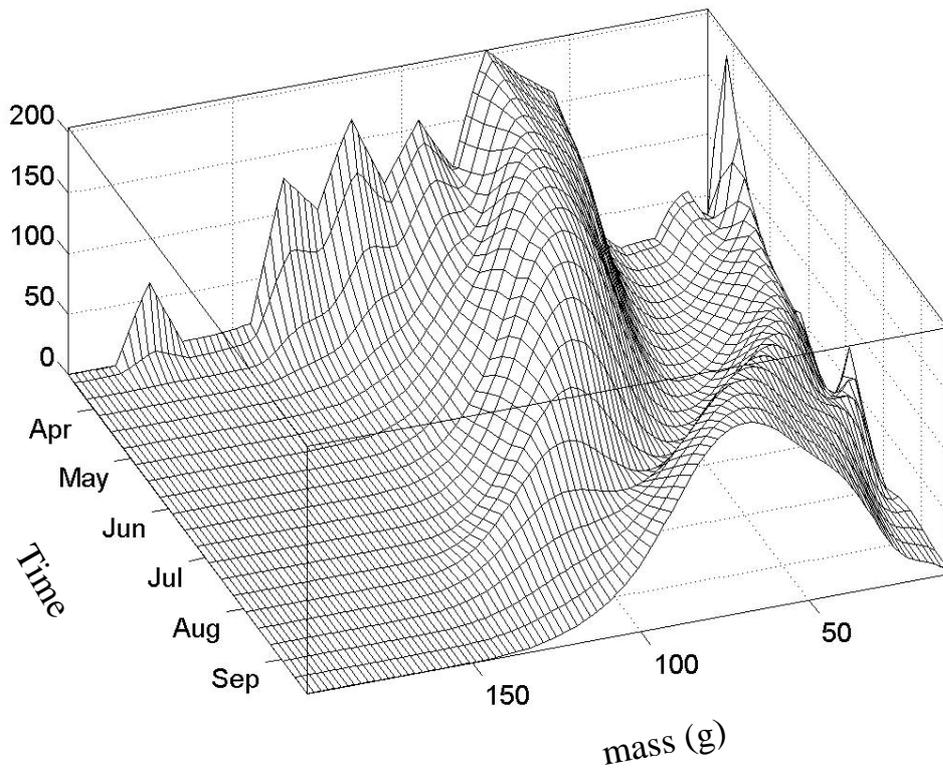


Figure 3a

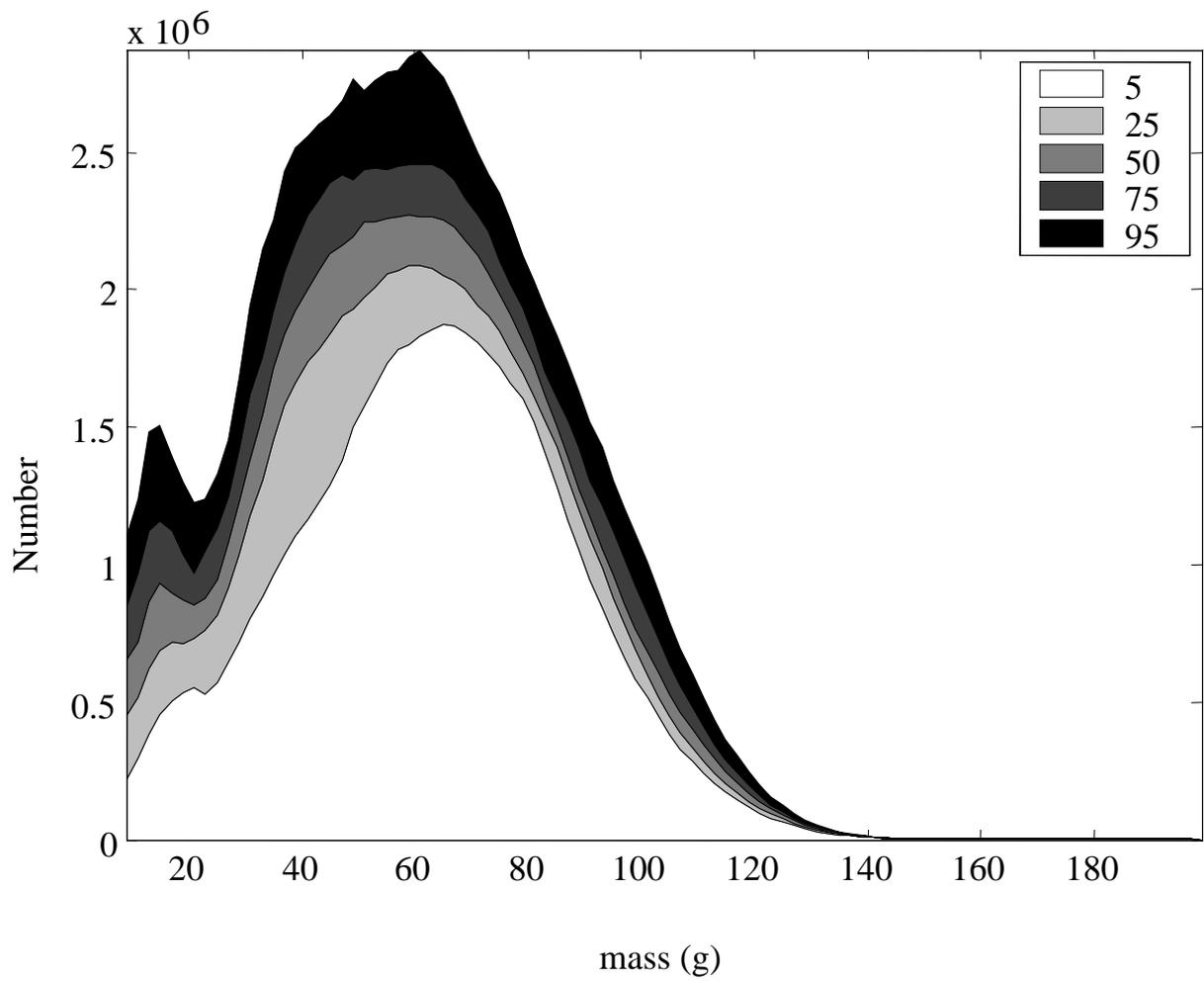


Figure 3b

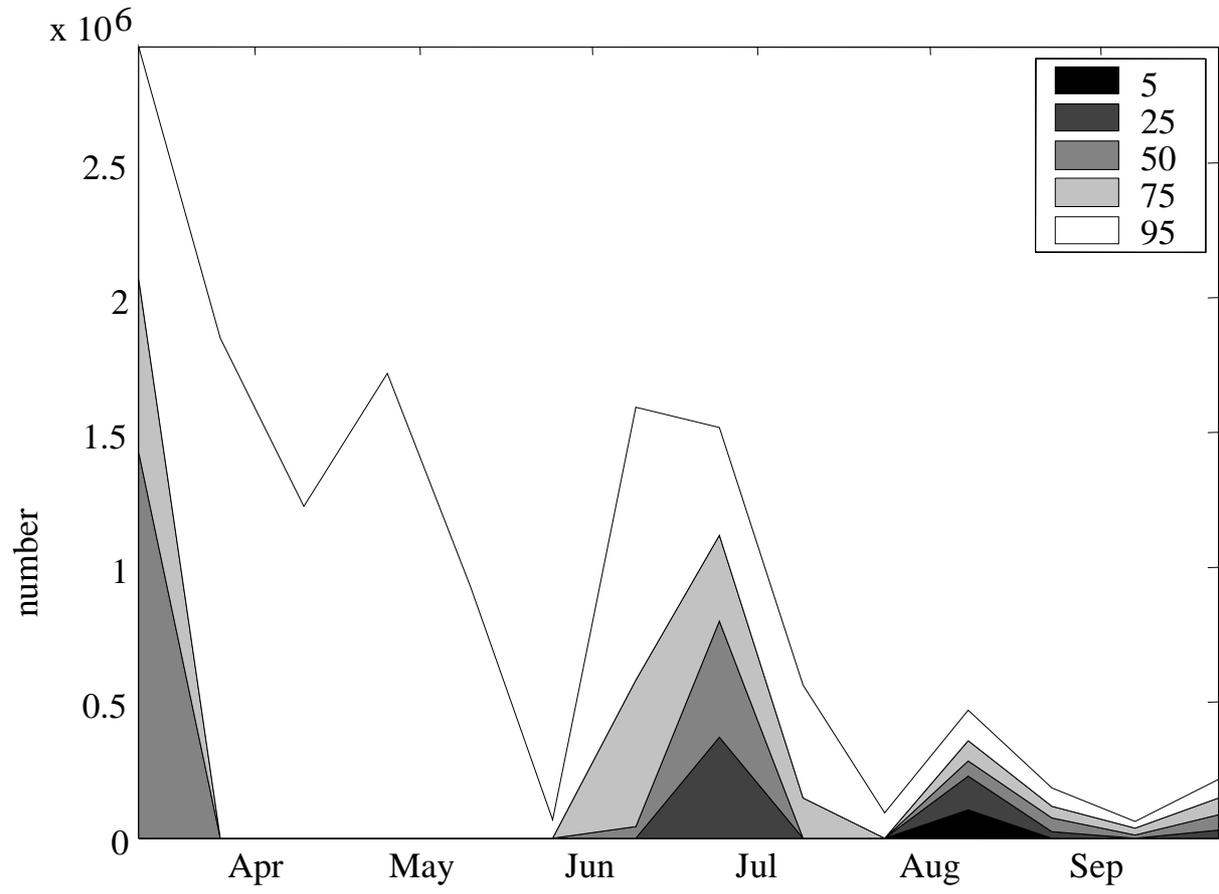


Figure 3c

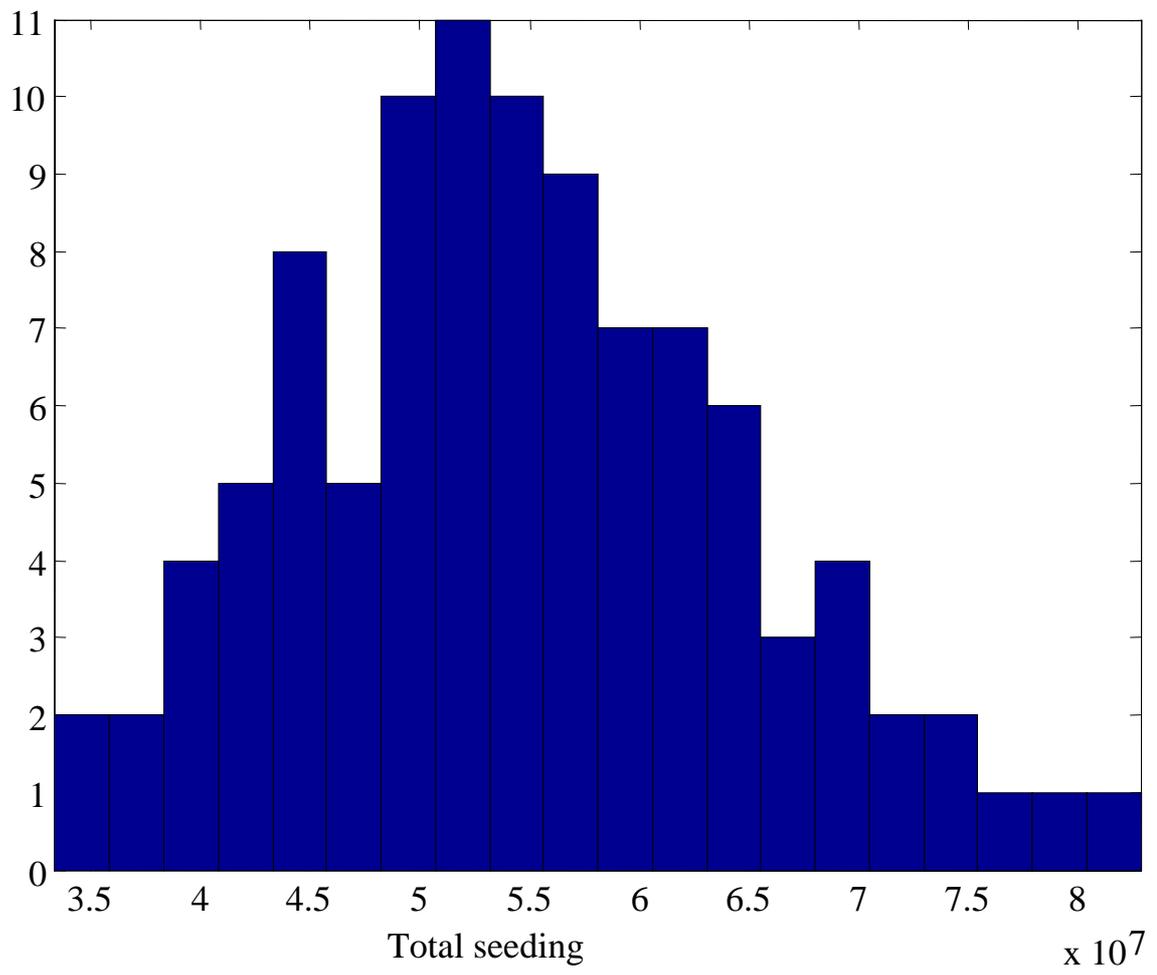


Figure 4a

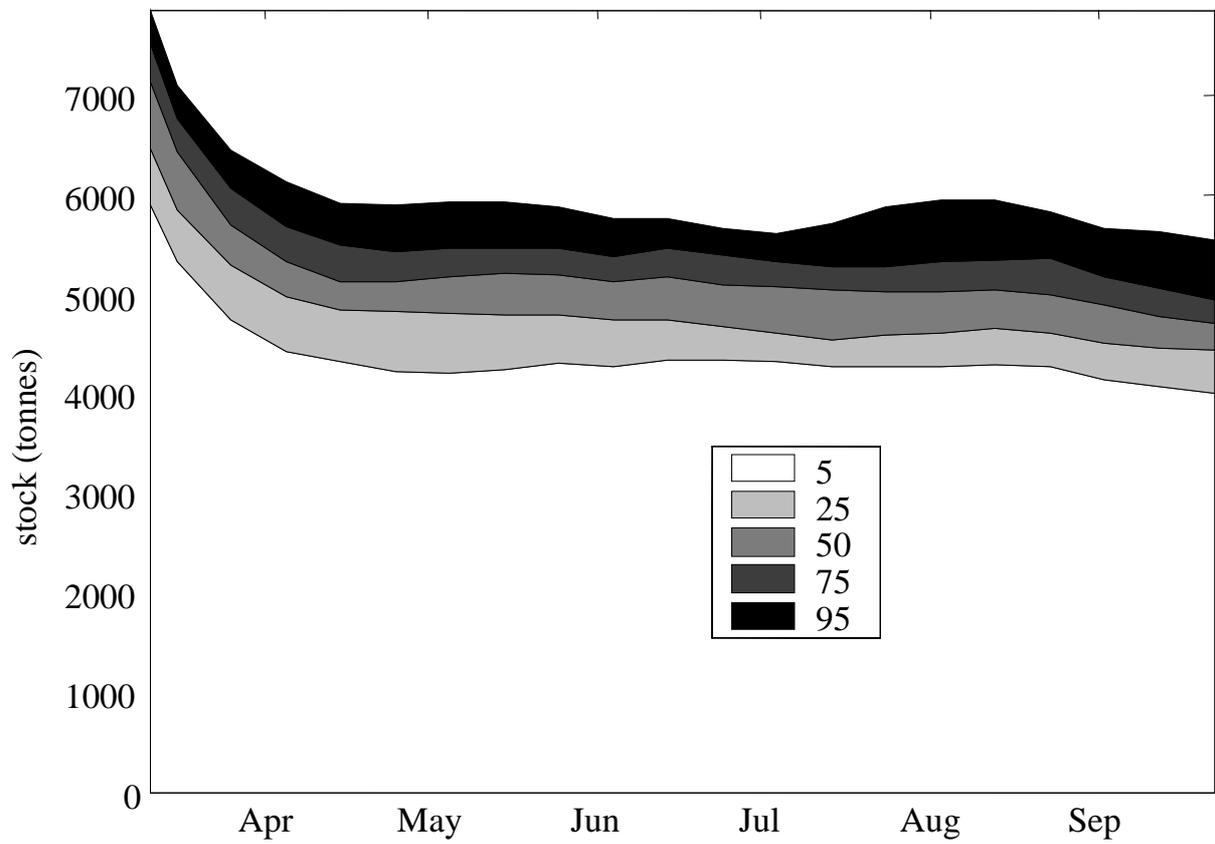


Figure 4b

