

UNIVERSITE DE LA ROCHELLE

THESE DE DOCTORAT

Pour obtenir le grade de DOCTEUR
Discipline : Océanographie biologique et environnement marin

Présentée et soutenue publiquement par

Delphine LEGUERRIER

Le 3 mai 2005

**CONSTRUCTION ET ETUDE D'UN MODELE DE RESEAU
TROPHIQUE DE LA VASIERE DE BROUAGE (BASSIN DE MARENNES
OLERON, FRANCE).**

**PRISE EN COMPTE DE LA SAISONNALITE ET DES ECHANGES
PHYSIQUES POUR LA SYNTHESE CONSTRUCTIVE DES
CONNAISSANCES SUR UNE ZONE INTERTIDALE D'UNE REGION
TEMPEREE.**

Laboratoires d'accueil :

UMR 10 CNRS/IFREMER, Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et
Aquacoles (CREMA) l'Houmeau

&

FRE 2727 CNRS / Université de la Rochelle, Laboratoire de Biologie et
Environnement Marins (LBEM)

Formation Complémentaire par la Recherche

(FCPR) – ENGREF Promotion 1999-2001

COMPOSITION DU JURY :

M. PIERRE CHARDY, Professeur de l'Université de Bordeaux I	Rapporteur
M. ALAIN VEZINA, Professeur du Bedford Institute of Oceanography	Rapporteur
M. GERARD BLANCHARD, Professeur de l'Université de la Rochelle	Examineur
M. CLAUDE MILLIER, Directeur scientifique à l'ENGREF	Examineur
M. PHILIPPE GROS, Directeur de Recherche à l'IFREMER	Examineur
M. CEDRIC BACHER, Directeur de recherche à l'IFREMER (directeur de thèse)	
Mme NATHALIE NIQUIL-ZELLER, Maître de Conférences de l'Université de la Rochelle (co-directrice de thèse)	

PRINCIPALES ABREVIATIONS UTILISEES TOUT AU LONG DU TEXTE ET DES FIGURES :

Abréviations désignant des compartiments

- le préfixe **p-** ou **b-** désigne le « milieu » (pélagique ou benthique, respectivement) du compartiment
- **phy** : phyto-plancton (pphy) ou microphytobenthos (bphy)
 - **bac** : bactéries pélagiques (pbac) ou benthiques (bbac)
 - **vir** : virus bactériophages (seulement pvir)
 - **mic** : microfaune pélagique (pmic) ou benthique (bmic), ces compartiments seront vite remplacés par **pro** : protozoaires:
 - o **ppro** (pélagiques),
 - o **bpro, bfor** : les protozoaires benthiques sont principalement des foraminifères
 - **bmei, bnem** : méiofaune (benthique) (surtout des nématodes à Brouage et l'Aiguillon)
 - **pzoo, pmes** : mesozooplancton
 - **bmac** : macrofaune benthique, division en classes :
 - o **bbiv** : bivalves
 - o **bgas** : gastéropodes
 - o **bann** : annélides
 - o **bart** : arthropodes
 - **pnek** : necton
 - o **pjuv** : juvéniles de poisson
 - o **pnek, pmul** : poissons adultes (mulets)
 - **bird, limi** : oiseaux (limicoles)
 - **det** : détritit (pdet : pélagiques, bdet : benthiques)
 - o COD / DOC : Carbone Organique Dissout (Dissolved Organic Carbon)
 - o COP / POC : Carbone Organique Particulaire (Particulate Organic Carbon)
 - **cult** : bivalves cultivés (huîtres ou moules)

Abréviations désignant des flux ou des processus

- **P** : production
- **C** : consommation
- **I** : ingestion
- **E** ou **U** : excrétion (vers le DOC)
- **F** : fécès (vers le POC)
- **PSF** : pseudo-fécès
- **PP** : production primaire
 - o **NPP** : production primaire nette (« Net Primary Production »)
 - o **GPP** : production primaire brute (« Gross Primary Production »)
 - o **PER** : « percent extra cellular release » : perte de DOC par les producteurs primaires

Abréviations désignant des lieux

- **BMO / MOB** : Bassin de Marennes-Oléron (Marennes-Oléron Basin)
- **Br / BM** : vasière de Brouage (Brouage Mudflat)
- **Aig / AC** : vasière de l'Aiguillon (Aiguillon Cove)
- **GdG / BoB** : Golfe de Gascogne (Bay of Biscay)
- **EC** : Manche (English Channel)

Abréviations désignant des indices:

- **TST** : "Total System Throughput", somme de tous les flux du système
- **FCI** : indice de recyclage de Finn
- **A(i), C(i), R** : Ascendance (interne), Capacité de développement (interne), Redondance
- **NT** : Niveau Trophique
- **ET** : Efficacité Trophique

Avant-Propos

Le présent ouvrage est une photographie « instantanée », un état de l'art au mois de décembre 2004, de la connaissance acquise sur le fonctionnement d'une vasière intertidale vu sous l'angle de la modélisation de son réseau trophique.

Il ne prétend être ni exhaustif (quoi qu'il s'y efforce) ni absolu, et constitue au contraire une base de travail amenée à être sans cesse remise en question et remaniée.

Remerciements

Je ne saurais commencer ce recueil sans un grand merci à tous ceux qui m'ont accueillie, aidée, soutenue, conseillée, dans l'ensemble du travail rapporté ici.

Je remercie Messieurs Gérard Blanchard et Patrick Gentien de m'avoir accueillie dans leurs laboratoires, Monsieur Pierre Richard et Madame Nathalie Zeller-Niquil de m'avoir accueillie dans leurs équipes respectives. Je remercie Monsieur Cédric Bacher et Madame Nathalie Zeller-Niquil de m'avoir encadrée tout au long de ces années de travail. Je tiens aussi à remercier Messieurs Maurice Héral, Philippe Gros et Claude Millier qui ont écouté avec attention l'exposé de mes déboires et questionnements, et m'ont toujours rassurée, encouragée et conseillée depuis l'amont de cette thèse, c'est à dire depuis que l'idée m'a prise de me lancer dans une FCPR, en 1999. Je tiens aussi à remercier, de fil en aiguille, Monsieur François Gauthiez qui m'a fait rencontrer Monsieur Jean-Marc Guarini, et Monsieur Jean-Marc Guarini grâce à qui j'ai connu le CREMA et l'équipe du LBEM. Je remercie aussi Monsieur Georges Jackson de m'avoir accueillie dans son laboratoire au début de ma thèse. Je remercie tout particulièrement messieurs Alain Vézina, Pierre Chardy, Philippe Gros, Claude Millier et Gérard Blanchard qui ont accepté de relire et d'évaluer ce manuscrit.

Avant d'aller plus loin, je voudrais inclure dans ce chapitre de remerciements un paragraphe d'excuses... envers tous ceux dont j'ai l'air de ne pas respecter complètement les avis : ce n'est pas parce que leurs conseils n'apparaissent pas exactement suivis qu'ils ne m'ont pas servi. Mais il faut bien avouer que ce travail est aussi un énorme compromis : l'Ecologie n'est paraît-il pas une science exacte et, sans vouloir juger du caractère positif ou négatif d'une telle caractéristique, force m'est de constater que le milieu n'est pas considéré de la même façon par les géologues et les biologistes, par exemple et pour ne citer qu'eux. Ajoutons aussi qu'au sein d'une même discipline, la perception du milieu va varier d'une personne à l'autre ! Aussi, au risque de mécontenter tout le monde, ai-je voulu ne mettre personne en colère, d'où le résultat que je vous présente aujourd'hui, qui est le fruit de mes capacités diplomatiques de synthèse (!). Fort heureusement, côté diplomatie, je vais être à bonne école dans les années à venir : je ne peux que m'améliorer.

Pour la découverte du milieu, de ses habitants, et de ses exploitants un grand merci à Pierre Richard, Jean-Marc Guarini, Jacques Pigeot, Denis Fichet, Gilles Radenac, Christine Dupuy, Aurélie Nadeau, Pierrick Bocher, Valérie Huët, Delphine Degré, Pierre-Guy Sauriau, Nicolas Boileau, Frédéric Corre, Olivier Herlory, Guillaume Ogereau... : grâce à vous, mes bottes et mon ciré ne sont pas restés enfermés pendant ces trois ans : je les aurai tout de même un peu rentabilisés !

Autour des données incluses dans ce papier, je remercie pour leur confiance (car je sais combien des données non encore publiées sont choses précieuses), pour les discussions fructueuses que nous avons eues, les conseils qu'ils m'ont donnés et/ou les explications qu'ils m'ont dispensées (et pour leur patience aussi, car je les leur ai parfois fait répéter maintes fois !!!), mesdames/mesdemoiselles Christine Dupuy, Héléne Montanié, Clarisse Mallet, Jadwiga Rzeźniak,

Delphine Degré, Elise Marquis, Aurélie Nadeau, Anne-Gaëlle Haubois, Caroline Struski, Françoise Lagardère et messieurs (désolée, je suis vieux jeu : les dames d'abord...), et messieurs Pierre Richard, Jean-Marc Guarini, Gérard Blanchard, Olivier Lemoine, Jacques Pigeot, Denis Fichet, Gilles Radenac, Pierrick Bocher, Nicolas Boileau, Frédéric Corre, Pierre-Guy Sauriau, Daniel Delmas, Jean-Christophe Auguet, Olivier Herlory Emmanuel Parlier, Eric Chaumillon, Alain Bataglia, Serge Robert, Nicolas Boileau, Frédéric Corre, Pascal Laffargue... Un grand merci particulier à ceux et celles (ils et elles se reconnaîtront !!!) que j'ai harcelés de questions parfois répétées au fur et à mesure de mes embrouillements de mémoire (et ces données, sont-elles en gC ? en g AFDW ? en g DW ? et de quand datent-elles ? et sur quel point ont-elles été prises ? le 4 ? le 3 ? le 2, c'est bien le 2bis ? Bis repetita placent, eh oui !...)

Pour leur encadrement, leurs conseils, leur intérêt pour mon travail, je remercie Gérard Blanchard (merci aussi pour tes conseils et ton exemple que j'ai toujours appréciés, désolée de n'avoir pas eu le temps de t'ennuyer encore avec mes questions finales, mais me voici prise par le temps...), Alain Franc (merci pour toutes ces riches discussions... qui ne sont pas terminées, n'est-ce pas, car nous avons encore du pain sur la planche !), Georges Jackson, Tammi Richardson & l'équipe du modelling group (thank you so much for your interest in my work, your advice, our discussions... your kindness and your welcome !), Cédric Bacher (heureusement que le train et le téléphone existent ! merci de ce temps que tu y as sacrifié !), Nathalie Niquil (souvent convaincue pour moi du côté positif de mon travail), Eric Benoit, Nadir Sari, Alain Vézina, Olivier Le Pape, Guy Fontenelle, Yves-Marie Bozec

Pour leur contribution efficace et leur enthousiasme, un grand merci à Aurélie Petiau et Gaëlle Kerleguer. Si j'ai peut être été beaucoup sur le dos de la première, j'ai sans doute été très lointaine pour la seconde, mais vous avez su toutes deux vous adapter et fournir un travail constructif en me pardonnant ces ajustements de novice dans l'encadrement.

Pour leur efficacité, leur accueil, leur gentillesse, leur bonne humeur, un grand merci à Brigitte Hudelaine et Armelle Maitre, que j'aurais bien pu faire tourner en bourrique plus d'une fois... Merci aussi à Anne-Lise Monterragioni, pour toutes ses qualités humaines et sa patience avec mes dossiers qui détiennent sans doute des records de lenteur et d'incomplétude...

Sans oublier, à l'ENGREF, Mme Mary et Martial, sans qui le manuscrit n'aurait pas été imprimé et envoyé à temps !

Et pour l'ambiance, l'amitié, le moral, je voudrais remercier tous ceux et celles qui ont partagé les moments de détente... parce que oui, on vit aussi de bons moments, il n'y a pas que du découragement ou de l'angoisse en constatant que le retard a ceci de commun avec les poissons qu'il n'arrête pas de grandir. Nathalie, merci de ta bonne humeur, et de ta confiance en moi, Cédric, merci de ta patience, de ta confiance aussi. Vous avez été tous deux très rassurants et compréhensifs, et je me suis en même temps sentie responsabilisée dans mon travail. Anne, tu as supporté une voisine parfois bien encombrante, même si elle n'était là que deux jours par semaine. Alors, soulagée... ou triste de ne plus avoir droit aux mimiques des deux étourdies de service (enfin, je fais confiance à Nathalie pour s'entourer vite d'un/une future(e) nouvel(le) acolyte !)? Merci Michèle, merci Nicolas, je sais, je suis étourdie et je demande souvent des trucs pour la veille, mais vous êtes toujours prêts à rendre service, dans une bonne humeur revigorante ! Merci Armelle, merci

Christine, votre présence dynamique fait toujours plaisir ! Merci Pierrick, merci Valérie, j'ai passé trois jours inoubliables au Mont saint Michel (et je ne dis pas cela que parce que j'ai failli geler sur place !!! sans Valérie, ceci dit, je crois que ce serait arrivé !). Merci Hans, de toujours nous ouvrir les yeux sur l'ailleurs.

... Et puis un grand merci à toute l'équipe des thésards, joyeuse, chaleureuse, travailleuse aussi, si, si !! et ô combien indispensable !!! Manu (Avel mad dit, braog prins ! - désolée, la place de roi, c'est pris par mon cousin) JC (eh, le playboy, n'en fais pas trop !!!) Karine (coooool, arrondissons les angles... et rendez-vous en Australie, au Canada ou ailleurs!) Olive (Mais non t'es pas psycho rigide, ça, c'est des mots pour faire savant ! t'as juste un grand sens de l'organisation ! au fait, merci pour ce premier contact avec le terrain en hiver : là, j'ai vraiment failli avoir les doigts gelés !!) Delphine D (bon, pas de panique, où nous sommes-nous trompées ?... ah, dès le début... bon, on recommence tout, alors ???) Brice (ben oui, tu te retrouves avec les thésards... m'enfin, tu seras toujours un edelien, s'pas ?) Jadja (à très bientôt à Paris ?) Elise (encore déçue de n'avoir pas pu venir ajouter mon mal de mer au vôtre...) Pascal (bon, alors, qu'est-ce qu'elles mangent, à la fin, tes soles ???) Caro (merci pour les cours d'ArcView... entre autres !!!) Pierre-Yves (bon courage pour la relève !!!) Anne-Gaëlle (comment c'est-tu au pays des caribous ?) Delphine & Nathalie (courage les filles !) Karine (t'as fini la première !!!) Claire (bientôt Cousteau ?) ... Et tous les autres, que je connais moins, mais sans qui les soirées n'auraient pas été ce qu'elles furent !!!

Un grand merci à ma famille, sans qui, cela a l'air bêtement tautologique mais c'est si vrai, je ne serais pas là. Et puis ce n'est pas si naïf de le dire après tout, car il ne suffit pas de naître, il faut aussi grandir, et vous m'avez transmis le goût de lire et la curiosité d'apprendre. Un grand merci donc, à toute ma famille, au sens large car mes parents, sœurs, grands parents, oncles, tantes, cousins, cousines, me sont tous si chers et m'ont à eux tous aidée à construire les bases de ce que je suis. Merci aussi pour votre soutien pendant ces trois ans, vos paroles réconfortantes pendant mes baisses de moral, votre présence rassurante dans le coin de mon cœur.

Merci aussi à ma belle famille, qui m'a accueillie, s'est intéressée à mon travail, et m'a encouragée.

Merci à mes amies si chères, que je vois peu, que j'ai trop peu vues pendant ces trois ans, mais qui m'ont pardonné cette distance, écoutée, motivée... et aussi consolée : Flore, Isabelle, Marie, Marion, Véronique.

Et puis surtout, je voudrais remercier celui qui a stoïquement, héroïquement dirais-je même, essuyé mes sautes d'humeur, crises d'angoisse, accès de découragement, coups de déprime, excès d'énergie non canalisée... Qui a su me comprendre, m'accompagner, m'encourager, me soutenir, me supporter... Celui que j'aime du fond du cœur et qui a toujours eu confiance en moi lorsque je me décourageais, et, à cause de cela peut-être (ô paradoxes de la Nature Humaine !!!) a reçu (subi ?) de plein fouet mes explosions de rage devant mon retard, ma frustration devant mes incompétences, mon désespoir devant mes lacunes. Merci Arnaud, même si tu as parfois eu l'impression de passer après cette thèse, tu sais que rien ne m'est plus précieux que Toi.

Pour Papi

Table des Matières

<u>AVANT-PROPOS</u>	<i>I</i>
<u>REMERCIEMENTS</u>	<i>II</i>
<u>TABLE DES MATIERES</u>	<i>VI</i>
<u>TABLE DES TABLEAUX</u>	<i>VII</i>
<u>TABLE DES FIGURES</u>	<i>VIII</i>
<u>TABLE DES ENCARTS</u>	<i>IX</i>
<u>I. INTRODUCTION GENERALE, CONTEXTE DE L'ETUDE</u>	<i>I.1</i>
<u>II. CONSTRUCTION ET ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES</u>	<i>II.17</i>
<u>III. BILAN DES CONNAISSANCEZS SUR LA VASIERE DE BROUAGE</u>	<i>III.72</i>
<u>IV. MODELES DE RESEAUX TROPHIQUES ET ANALYSE DE LEUR FONCTIONNEMENT</u>	<i>IV.175</i>
<u>V. DISCUSSION, RECHERCHES COMPLEMENTAIRES ET PERSPECTIVES</u>	<i>V.232</i>
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	<i>292 à 349</i>
<u>LEXIQUE</u>	<i>350 à 358</i>

Table des Tableaux

N°	titre	page
II.1	Matrice descriptive d'un modèle de réseau trophique	53
II.2	Description schématique des « throughputs » à travers les compartiments d'un modèle de réseau trophique	54
II.3	Synthèse des indices de l'analyse des réseaux construits à partir des analyses « input-ouput »	60-61
II.4.	Construction de la matrice markovienne de passage entre les compartiments d'un réseau trophique	66
III.1	Biomasses de macrofaune mesurées, par famille et selon la hauteur d'estran, en gAFDW.m ⁻² – répartition des compartiments pour chaque zone.	129
IV.1	Compartiments du modèle <i>a priori</i> utilisé pour l'étude de l'influence de l'ostréiculture	194
IV.2	Compartiments des modèles de l'Aiguillon et Brouage	202
IV.3	Indices de l'analyse des réseaux calculés sur les modèles saisonniers de l'Aiguillon et Brouage	208
IV.4	Compartiments du modèle a priori spatialisé de Brouage	221
IV.5	Structure du système d'équations et d'inégalités	221
IV.6	Flux d'échanges <i>via</i> la colonne d'eau	228
IV.7	Concentrations et débits entre zones	229
IV.8	Echanges entre la zone L et l'extérieur en présence ou absence de cultures	232
IV.9	Calcul de l'efficacité de transfert de la macrofaune aux vecteurs biotiques	236
V.1	Modèles utilisés pour la réalisation d'une ACP (sites, indices)	263
V.2	Taux de retour des compartiments particuliers pour les modèles Aig et Br20	271

Table des Figures

N°	titre	page
I.1	Localisation de la mer des Pertuis, du bassin de Marennes Oléron, de la vasière de Brouage	3
I.2	La démarche de modélisation en écologie	14
II.1	Problème des « contraintes attractives »	45
II.2	ACP sur les indices obtenus dans le calcul « mcia »	50
II.3	Description des éléments de la matrice markovienne de passage	65
III.1	Localisation de la Vasière de Brouage et de l'Anse de l'Aiguillon dans la mer des Pertuis	79
III.2	Variables et paramètres utilisés pour le calcul des courants, débits et hauteurs d'eau	82
III.3	Schéma du principe de l'action des virus bactériophages	98
III.4	Cartographie des points d'échantillonnage « macrofaune » - avril 1995	128
III.5	Biomasses de macrofaune mesurées, par famille, en fonction de la hauteur sur l'estran	129
III.6	La conchyliculture dans le bassin de Marennes Oléron	143
III.7	Effectifs des oiseaux venant se nourrir sur la vasière de Brouage (moyennes mensuelles)	168
IV.1	Problème posé par l'intégration de la mortalité naturelle dans l'expression de la production	186
IV.2	Problème posé par l'intégration des flux physiques dans l'expression de la production des compartiments pélagiques.	187
IV.3	Comparaison du modèle de référence aux modèles hypothétiques sans huîtres et doublant la surface cultivée : somme des flux benthiques et pélagiques	196
IV.4	Régimes alimentaires des vecteurs biotiques et de la macrofaune, comparaison sans/avec ostréiculture	196
IV.5	Activités des compartiments de l'Aiguillon et de Brouage pour les deux saisons	204
IV.6	Résultats synthétiques des analyses de sensibilité pour le modèle de la vasière de Brouage	206
IV.7	Modèle <i>a priori</i> découpé sur trois zones spatiales	220
IV.8	Activités dans les milieux benthique et pélagique	226
IV.9	Bilan des échanges entre zones et entre milieux	228
IV.10	Consommation totale par les groupes de macrofaune, modèle préliminaire 3 zones	234
IV.11	Consommations totales des vecteurs biotiques, modèle préliminaire 3 zones	235
IV.12	Régimes alimentaires des juvéniles de poissons et des limicoles, modèle préliminaire 3 zones	237
IV.13	Régimes alimentaires des protozoaires benthiques, modèle préliminaire 3 zones	238
V.1	Evolution du système Br20 après perturbation de compartiments	249
V.2	Projection des indices de l'analyse des réseaux dans le nouveau repère	266
V.3	Projection des sites sur les trois premiers axes déterminés par l'ACP (sites, indices)	268
V.4	Coefficients de contribution vs. Taux de transfert. Cas du modèle Br16	270
V.5	Schéma global de fonctionnement de la vasière	300

Table des Encarts

N°	titre	page
II.1	Construction des matrices A et G utilisées dans l'analyse inverse	33
II.2	Algorithme de résolution du problème posé par l'analyse inverse	35
II.3a	Construction des matrices pour le calcul de l'analyse inverse en couplage saisonnier	39
II.3b	Construction des matrices pour le calcul de l'analyse inverse en couplage spatial et saisonnier	43
II.4a	Principe de la méthode « Monte Carlo Inverse Analysis »	47
II.4b	Application de la méthode MCIA à un exemple théorique	49
II.5	Calcul des temps et taux de transfert à l'aide des fonctions génératrices	69
III.1	Transect d'étude de la vasière de Brouage. Profil bathymétrique & points de prélèvements	80
III.2	Schéma d'intégration des producteurs primaires dans le réseau trophique	84
III.3	Schéma d'intégration du réseau microbien pélagique dans le réseau trophique	94
III.4	Schéma d'intégration du réseau microbien benthique dans le réseau trophique	100
III.5	Schéma d'intégration de la méiofaune dans le réseau trophique	118
III.6	Schéma d'intégration du mésozooplancton dans le réseau trophique	122
III.7	Schéma d'intégration de la macrofaune benthique dans le réseau trophique	132
III.8	Définitions : fécès & pseudo fécès, ingestion & consommation	148
III.9	Schéma d'intégration des bivalves cultivés dans le réseau trophique	154
III.10	Régime alimentaire de quelques espèces de limicoles	170
III.11	Schéma d'intégration des vecteurs biotiques dans le réseau trophique	176
III.12	Spatialisation du système : schématisation et division du profil bathymétrique	180
IV.1	Schéma du modèle en mètre carré moyen, année moyenne (Leguerrier et al. 2003)	191
IV.2	Schéma du modèle utilisé pour l'étude d'impact de l'ostréiculture (Leguerrier et al. 2004)	193
IV.3	Schéma du modèle <i>a priori</i> des systèmes Aiguillon et Brouage	201
IV.4	Résultats des calculs saisonniers pour les systèmes Aiguillon et Brouage	203
IV.5	Modèles annuels de réseaux trophiques obtenus à partir des modèles saisonniers	207
IV.6	Indices de l'analyse des réseaux de modèles annuels (l'Aiguillon, Brouage et autres sites.	209
IV.7	Tableaux des temps et taux de transfert calculés pour les modèles Aiguillon et Brouage	213
IV.8	Figures des liens indirects principaux entre compartiments des modèles Aiguillon et Brouage.	215
IV.9	Structure du système d'équations et d'inégalités du modèle spatial et saisonnier	223
IV.10	Flux d'échanges entre les compartiments du modèle spatialisé de Brouage	225
IV.11	Bilan des échanges physiques entre zones et entre milieux du modèle spatialisé de Brouage	227
IV.12	Flux internes du modèle de bas d'estran avec et sans cultures de bivalves	231
V.1	Equations d'évolution des systèmes autour de l'équilibre	246
V.2a	Etude de la stabilité des modèles obtenus - formalisme	248
V.2b	Etude de la stabilité es modèles obtenus - résultats	250
V.3	Conséquences de l'utilisation du principe de parcimonie	254
V.4a	Quelques « fonctions – objectifs »	256
V.4b	Pistes pour l'application du principe MEP aux réseaux trophiques	258
V.5	Indices utilisés pour l'ACP (sites, indices)	262
V.6	Résultats des ACP sur les systèmes (sites, indices)	264
V.7	Temps et taux de retour pour les modèles Br20 et Br16	272
V.8	Liens intégrés entre les compartiments des modèles Br20 et Br16	274
V.9	Indices de l'analyse des réseaux pour chaque zone du modèle spatialisé	282

ANNEXES

VOLUME II

<u>ANNEXES A : DONNEES</u>	A-1 à A-47
<u>ANNEXES B : INDICES CHAINES DE MARKOV</u>	B-48 à B-51
<u>ANNEXES C : ANALYSE DE STABILITE</u>	C-52 à C-64
<u>ANNEXES D : PROJECTIONS (SITES, INDICES)</u>	D-65 à D-74
<u>ANNEXES E : EQUATIONS ET RESULTATS 3ZONES</u>	E-75 à E-90
<u>ANNEXES F : ARTICLES, COMMUNICATIONS</u>	91 à 253

<u>ARTICLE 1</u>	93
<u>ARTICLE 2</u>	115
<u>ARTICLE 3</u>	136
<u>ARTICLE 4</u>	201
<u>FORMATIONS</u>	254
<u>COMMUNICATIONS</u>	255

I. INTRODUCTION GENERALE : CONTEXTE DE L'ETUDE

A.	LE BASSIN DE MARENNES-OLERON : EXPLOITATION ANTHROPIQUE D'UN ECOSYSTEME.	2
B.	L'ORIENTATION DES RECHERCHES SCIENTIFIQUES ACTUELLES	4
C.	OBJECTIFS DU TRAVAIL	10
	1. <i>Les outils mathématiques</i>	10
	2. <i>Description du fonctionnement des vasières intertidales</i>	11
D.	DEMARCHE SUIVIE	12
	1. <i>La démarche de modélisation en écologie</i>	12
	2. <i>Déroulement du présent ouvrage</i>	13

A. LE BASSIN DE MARENNES OLÉRON : EXPLOITATION ANTHROPIQUE D'UN ECOSYSTEME.

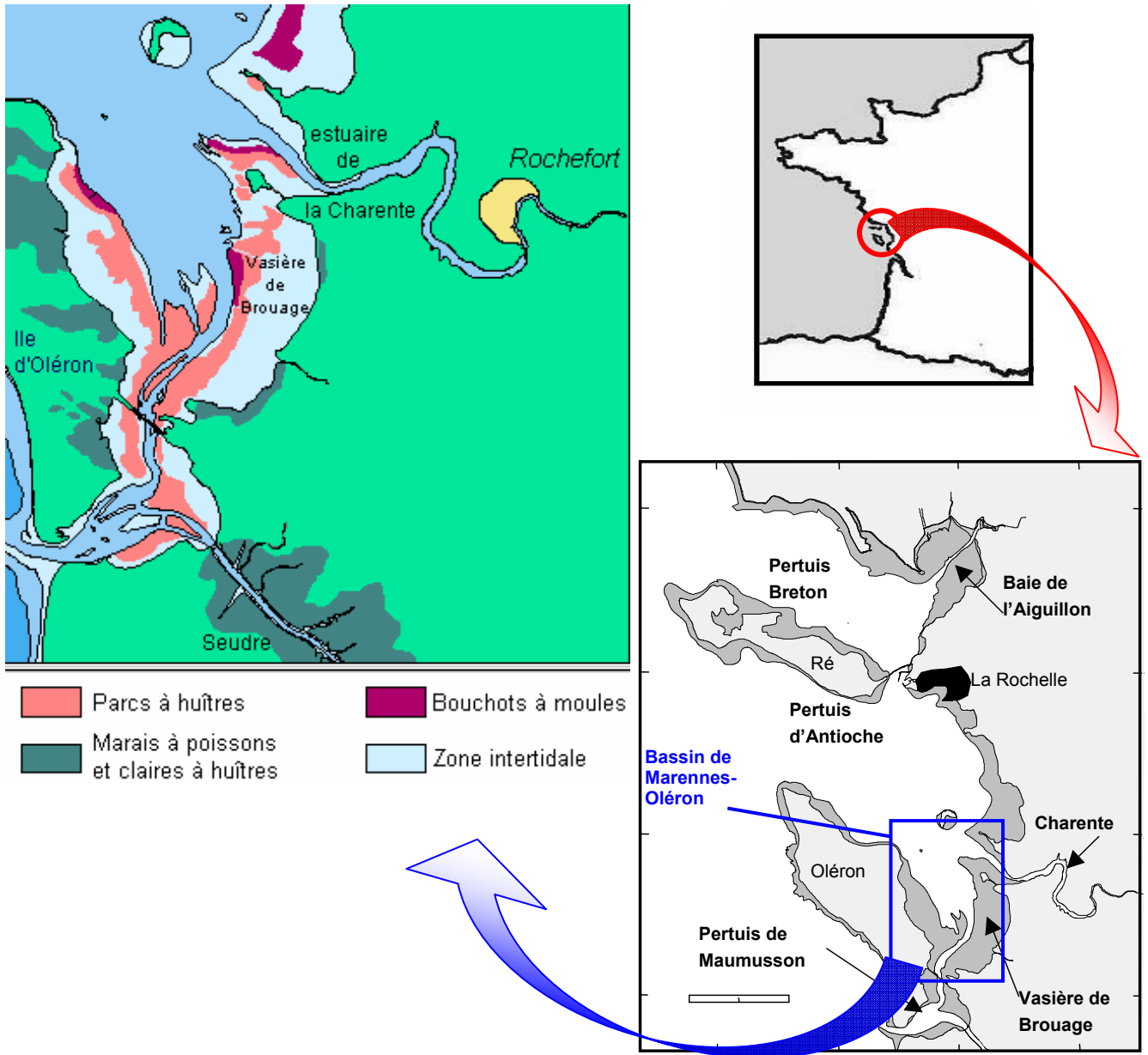


Figure I.1 : Mer des Pertuis, situation du bassin de Marennes Oléron et de la vasière de Brouage

Situé dans la mer des Pertuis Charentais, sur la côte Atlantique française (Figure I.1), le bassin de Marennes–Oléron est étudié depuis de nombreuses années principalement en raison de son activité séculaire de production conchylicole, en particulier ostréicole (*Crassostrea gigas*), mais aussi mytilicole (*Mytilus edulis*) et de la volonté de la préserver

(Gouletquer & Héral 1997). Sa production annuelle de 30 000 à 40 000 tonnes d'huîtres constitue en effet 25% de la production totale en France (Soletchnik et al. 1998). Ce bassin de 150 Km², encadré par deux estuaires (celui de la Charente au Nord et celui de la Seudre au Sud), le continent à l'est et l'île d'Oléron à l'ouest (Soletchnik et al. 1998), accueille une population d'huîtres cultivées de 110 000 tonnes réparties sur 2 731 hectares de surface intertidale (O. Lemoine, comm. pers.), soit sur 30% de la zone intertidale totale (qui représente 60% de la surface du bassin soit 90km² – Gouletquer et al. 2000).

Les deux épizooties successives qui ont décimé les cheptels d'huîtres portugaise (*Crassostrea angulata*) à la fin des années 60 et d'huître plate (*Ostrea edulis*) à la fin des années 70 (Gruet et al. 1976, Héral & Deslous-Paoli 1985, Héral et al. 1989) ont aussi montré les limites du système. La communauté scientifique se penche depuis de nombreuses années sur les relations entre les mollusques et leur milieu, et l'impact des facteurs extérieurs sur leur croissance, leur reproduction et leur physiologie (Deslous-Paoli et al. 1981, Deslous-Paoli 1982, Héral & Alzieu 1984, Héral et al. 1986). L'étude de la composition de la nourriture potentielle passe par l'analyse de l'eau qu'elles sont susceptibles de filtrer (Héral & Razet 1977, Héral & Prou 1980). Depuis 1977, un suivi hydrologique régulier mesure l'évolution des paramètres physiques (température, salinité...), des sels nutritifs et de la chlorophylle dans le bassin (Héral et al. 1984, Faury et al. 1999). Les études visant à évaluer la capacité trophique du bassin ont abouti à la conclusion que celle-ci était limitée à 40 000 tonnes de production ostréicole par an (Héral et al. 1988, Héral 1991).

Les mollusques cultivés sont limités dans leur croissance d'une part par la quantité de nourriture disponible, et d'autre part par la turbidité de l'eau, qui, trop forte, gêne leur filtration (Soletchnik et al. 1991). La capacité de tri des huîtres par exemple est effective sous un certain seuil, puis disparaît pour de fortes charges sestoniques (Pastoureaud et al. 1995). L'impact que les mollusques cultivés ont sur leur environnement est plus vaste qu'une simple utilisation des ressources et a des conséquences sur les caractéristiques morphologiques de l'estran et sur la composition des communautés qui s'y trouvent (Nugues et al. 1996). Ainsi, la diminution de la vitesse des courants sous les tables entraîne une sédimentation plus importante, un enrichissement en matière organique du sédiment, et par conséquent des changements dans la structure des communautés benthiques (Pearson & Rosenberg 1978 ; Weston 1990, *in* Nugues et al. 1996).

La quantité de nourriture disponible a fait l'objet très tôt de nombreuses études (Héral & Alzieu 1984) et a été mise en relation avec la croissance des huîtres (Bacher 1991, Raillard

& Ménesguen 1994). Plus qualitativement, l'utilisation des isotopes stables (Carbone 13 et Azote 15) a permis de mettre en évidence l'origine d'une partie de la nourriture : les algues microscopiques provenant majoritairement des vasières avoisinantes (Riera & Richard 1996, 1997). La forte turbidité des eaux du bassin, en particulier sur les zones proches du rivage, ne permet sans doute pas une forte production primaire dans la colonne d'eau où la lumière est rapidement atténuée (Colijn 1982, Cole & Cloern 1984, Cloern 1987, Alpine & Cloern 1988). Les vasières intertidales sont pourtant parmi les écosystèmes naturels les plus productifs au monde (Schelske & Odum 1962), et ceci grâce aux diatomées épipéliques qui se développent à la surface des sédiments. Elles sont particulièrement productives sur les zones d'estran (Blanchard et al. 1998, 2002), et une fois remises en suspension, elles entreraient donc pour une bonne part dans le régime alimentaire des mollusques avoisinants.

B. L'ORIENTATION DES RECHERCHES SCIENTIFIQUES ACTUELLES

La vasière de Montportail-Brouage, qui constitue à elle seule 30% de la zone découvriante du bassin (Figure I.1), est ainsi depuis plusieurs années un site d'attentions privilégiées. Plusieurs études ont permis d'identifier les microalgues en présence et leurs évolutions annuelles (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995), puis de quantifier leur production, intrinsèquement liée à une dynamique de court terme (Blanchard et al. 1996, 1997, 1998, 2002, Guarini et al. 1998, 1999, 2000a, 2000b).

Cette production sert alors de nourriture non seulement aux huîtres, mais aussi à toute une communauté benthique vivant sur la vasière : le microphytobenthos est à la base du réseau trophique benthique (Herman et al. 1999, 2000 ; Middelburg et al. 2000). En plus d'être le premier producteur primaire des vasières intertidales et de nourrir directement les déposivores (Blanchard et al. 2000) et indirectement les suspensivores (Riera & Richard 1996, 1997), il contribue aussi à la cohésion des sédiments sur lesquels il se développe (McIntyre et al. 1996, Orvain et al. 2003b). Le site de la vasière de Brouage est l'atelier de nombreux travaux orientés vers la compréhension du devenir de cette production primaire et du fonctionnement de l'écosystème.

L'ensemble des actions de recherche menées, souvent en partenariat, au sein des laboratoires LBEM et CREMA l'Houmeau vise à mieux connaître les nombreux processus qui se déroulent au sein d'un écosystème de vasières intertidales.

Hydrodynamisme et dynamique sédimentaire :

Le code de calcul SiAM2DH (Simulation d'Advection Multivariable en 2 dimensions horizontales) mis au point par P. Le Hir (IFREMER/Brest) est implanté au CREMA (Bassoulet et al. 2000). Basé sur un découpage de la zone d'étude en mailles rectangulaires horizontales variables (précision maximum de 100mX100m sur la zone atelier de Brouage), il permet de résoudre numériquement les équations différentielles de l'hydrodynamisme liées aux courants de marée et au vent (équations dites de Saint-Venant), du transport de particules ou de matières dissoutes (advection/dispersion), de la remise en suspension des sédiments vaseux (modèle de tassement du sédiment, seuils critiques d'érosion et de sédimentation liée aux courants et au clapot – Gouleau et al. 2000, Le Hir et al. 2000).

Hydrodynamique de Brouage :

VanHoutte-Brunier (2001), dans le cadre de l'étude du devenir de l'atrazine dans le bassin de Marennes Oléron, a élaboré un modèle hydrodynamique simple, sur un transect. Ce modèle, plus léger que le modèle SiAM2DH (Bassoulet et al. 2000) constitue la base d'une étape intermédiaire à l'utilisation de ce dernier, pour la mise en place et la calibration d'un couplage physique/biologie.

Production primaire :

La biomasse microalgale de la colonne d'eau est constituée d'un mélange de cellules d'origines planctonique et benthique. La production primaire planctonique dépend de la disponibilité des sels nutritifs - apportés par les rivières et dispersés par les courants de marée - et de la lumière. L'étude et la modélisation des facteurs contrôlant la production de ces deux sources de matière organique ont fait l'objet de plusieurs publications (Ravail-Legrand 1993, Raillard & Ménesguen 1994, Blanchard et al. 1996, 1997, Guarini et al. 1999, 2000a, 2000b).

La thèse d'Olivier Herlory, débutée en 2001, est un travail de terrain et de modélisation qui permettra de mieux comprendre les processus de migration et de remise en suspension des microalgues épipéliques alimentant les populations du bassin (Grangeré 2003, Herlory et al. 2004, Guarini et al. 2004, sous presse).

Filtreurs cultivés :

Des modèles de la croissance de la moule *Mytilus edulis* et de l'huître *Crassostrea gigas* ont été mis au point dans le cadre de l'évaluation de la capacité trophique des Pertuis - programmes européens TROPHEE (1991-94) et Capacité Trophique (1995-96). Connaissant les concentrations de matières en suspension, de phytoplancton et de matière organique particulaire (variables d'entrée), ces modèles détaillent les processus écophysologiques de la consommation de nourriture et de son assimilation et les dépenses énergétiques liées au

métabolisme (Barillé & Prou 1993, Raillard et al. 1993, Barillé et al. 1997b, Bougrier et al. 1997, Grant & Bacher 1998). Appliqués aux élevages en filières du Pertuis Breton (*M. edulis*) et aux secteurs en élevage dans le bassin de Marennes Oléron (*C. gigas*), ils ont permis de simuler les croissances annuelles en relation avec le fonctionnement de l'écosystème et d'en estimer la capacité trophique (Bacher et al. 1998).

Importance des protozoaires pélagiques dans l'alimentation des huîtres :

Dupuy (1999) a mis en évidence la consommation de ciliés et de flagellés de taille supérieure à 5 μm dans les marais, qui constituent, en été, leur principale ressource énergétique dans ces milieux (Dupuy et al. 1999, 2000a).

Production primaire et huîtres cultivées :

L'étude de Caroline Struski, débutée en janvier 2000, a pour but d'étudier les processus de couplage entre la dynamique des producteurs primaires benthiques et planctoniques et de comprendre quelle peut être leur contribution relative à la nutrition de l'huître cultivée. L'acquisition de données en continu sera faite simultanément en différents points du bassin de Marennes Oléron pour obtenir des séries à court terme de mesures de vitesses de courant, de fluorimétrie et de turbidité. Ces données seront utilisées pour la calibration/validation de la production primaire et du modèle hydrodynamique SiAM2D sur des fenêtres de 15 jours à différentes périodes de l'année (Struski & Bacher accepté).

Filtreurs non cultivés :

La distribution spatiale de la macrofaune benthique (dépositivores, suspensivores) a été étudiée et cartographiée par Bacher et Sauriau (1995). Si le stock qu'elle représente est très inférieur au stock des filtreurs en élevage, son impact en termes de flux de matière consommée et biodéposée n'a pas été quantifié. Des études de biomasse et dynamique des populations ont ensuite porté et portent encore pour certaines plus particulièrement sur la vasière de Brouage (Kang 1999, Degré 2001, Legrand 2003, Haubois 2003, Bocher & Radenac, comm. pers.)

Traceurs isotopiques :

Les isotopes stables sont utilisés depuis plusieurs années dans le but de suivre le trajet de la matière dans les écosystèmes (Peterson 1999) : on parle de traçage isotopique. Le traçage isotopique de la matière organique (Carbone, Azote) a été réalisé dans le réseau trophique benthique des vasières intertidales (Kang 1999). La technique utilisée (isotopes stables du carbone et de l'azote) se base sur la signature différentielle des ressources trophiques (phytoplancton océanique, estuarien, détritiques terrestres, microalgues benthiques) et leur incorporation sans modification majeure dans les tissus des consommateurs (Riera &

Richard 1996, 1997). La méthode a été appliquée, par exemple, pour identifier la nourriture des huîtres dans le bassin de Marennes Oléron (Riera & Richard 1996, 1997), des nématodes dans le bassin de Marennes Oléron (Riera et al. 1996), et dans la baie de Roscoff (Riera & Hubas 2003), et des moules cultivées dans le Pertuis Breton (Malet 2001, Treuil 2004). En montrant qu'une espèce comme *Cerastoderma edule* pouvait incorporer dans ses tissus jusqu'à 80% de carbone issus des microalgues benthiques, accessibles *via* leur remise en suspension, le paradigme d'une utilisation exclusive du phytoplancton par les suspensivores a été remis en question (Kang 1999).

Bioturbation et remise en suspension :

Orvain (2002) a mis en place un modèle numérique afin de quantifier la contribution de la bioturbation par les invertébrés aux flux de remise en suspension des sédiments des vasières intertidales en baie de Marennes Oléron. La remise en suspension des couches superficielles d'un sédiment cohésif est, en effet, directement soumise aux facteurs hydrosédimentaires. Elle se traduit par un accroissement de la turbidité mais aussi de la biomasse algale (microphytobenthos) dans la colonne d'eau sus-jacente. Cependant, la consolidation du biofilm microalgal et les processus de bioturbation dus à l'ensemble des activités fouisseuses et trophiques de la faune d'invertébrés benthiques, conditionnent également cette remise en suspension (Orvain et al. 2003a, 2003b, 2004). Appuyé sur des résultats expérimentaux obtenus en canal hydraulique au laboratoire, le modèle hydrodynamique mis au point intègre l'influence de la densité des espèces dominantes de ces vasières intertidales (*Hydrobia ulvae*, *Scrobicularia plana*) (Orvain 2002).

Dynamique des peuplements microphytobenthique et macrofaunique :

Haubois (2003) a caractérisé les dynamiques des peuplements microphytobenthiques et macrofauniques dans les vasières intertidales du bassin de Marennes Oléron (Haubois et al. 2002, 2004, sou presse), en explicitant les transferts trophiques entre ces compartiments de l'écosystème. Les dépositivores benthiques (hydrobies) et le microphytobenthos sont considérés comme un système prédateur-proie dont les échanges sont quantifiés. Si le broutage par les dépositivores (en amont du système) réduit la fraction remise en suspension (utilisable en aval du système), c'est qu'il existe potentiellement une relation de compétition entre les dépositivores et les suspensivores dans le réseau trophique étudié. Le système prédateur-proie est étudié expérimentalement dans les deux structures et modélisé (Haubois et al. sous presse).

Etude de la nématofaune benthique:

Rzeznik-Orignac (2004) a étudié la « contribution de la méiofaune dans le transfert des métaux dans le réseau trophique de la Baie de Gdansk (Baltique) et de la Baie de

Marennes Oléron (Atlantique) ». Les résultats comportent notamment une caractérisation et une quantification spatialisées des communautés de méiofaune sur la vasière de Brouage (Rzeznik-Orignac et al. 2003). Trois points ont été échantillonnés tout au long de l'année le long du transect étudié sur Brouage. Ces trois points sont situés à trois niveaux d'estran différents. Cette étude a mis en valeur l'importance numérique de la nématofaune dans les communautés. L'étude spécifique menée a permis une identification des régimes alimentaires. Enfin, des mesures en laboratoire ont permis des quantifications en termes de biomasse et de consommation (Rzeznik-Orignac et al. sous presse).

Importance des virus et de la production bactérienne pélagique :

La thèse de Jean-Christophe Auguet, débutée en 2001, a pour objet l'étude des virus et bactéries se développant à l'embouchure de la Charente. Cette étude donne une évaluation de la population et de la production bactériennes dans les eaux pélagiques entrant dans le bassin, et de l'impact des attaques virales sur cette population.

Etude des protozoaires benthiques :

La thématique de recherche de Christine Dupuy est tournée vers l'étude de la microfaune benthique. Le stage de DEA de Yann Rousseau (DEA EDEL) visait à comparer les rôles des foraminifères et des nématodes dans le réseau trophique benthique et en particulier le broutage des bactéries benthiques. Les problèmes méthodologiques soulevés n'ont pas permis d'aboutir à une quantification, mais l'existence du broutage de bactéries benthiques par les foraminifères du sédiment a été mise en évidence qualitativement.

Les poissons comme vecteurs biotiques :

Laffargue (2004) a étudié le comportement et la croissance des juvéniles de sole dans le Pertuis Charentais, et a notamment évalué la ration quotidienne estivale des juvéniles. Des expériences en mésocosme ont de plus permis de montrer l'influence positive des tables ostréicoles sur la fréquentation de cette espèce.

La thèse d'Emmanuel Parlier, débutée en 2002 a pour but d'évaluer les exportations de matière *via* les consommations de poissons (juvéniles utilisant les vasières comme nourriceries, adultes benthiques...) considérés comme vecteurs biotiques (Forman 1981). Cette thèse a pour sites l'anse de l'Aiguillon, la baie du Mont Saint Michel, la baie de Seine, et l'estuaire de la Loire. Ces travaux pourront apporter des éléments de comparaison entre les résultats estimés dans le modèle de Brouage et des mesures de terrain sur un écosystème comparable.

Les oiseaux comme vecteurs biotiques :

La Ligue pour la Protection des Oiseaux mène depuis octobre 2001 une campagne d'observations, prévue sur 5 ans, afin de déterminer les mouvements de population et leur consommation dans la réserve naturelle de Moëze-Oléron (Boileau comm. pers.). Cette étude, menée au moyen de bagages d'oiseaux, d'observations comportementales et de comptages diurnes, ainsi que d'échantillonnages de la macrofaune benthique disponible, permettra de quantifier *in situ* la prédation par les oiseaux sur les sites de Brouage et de la côte est de l'île d'Oléron. Cette étude a pour but de répondre entre autres aux questions concernant l'augmentation des populations de limicoles hivernant sur le site: ce site est-il privilégié car il est plus propice que d'autres? Quel est l'effet de la chasse et des perturbations anthropiques sur les populations et leurs migrations? Y a-t-il un risque d'épuisement de la ressource trophique pour les oiseaux?

Le travail mené par Pierrick Bocher et collaborateurs est centré sur le Bécasseau maubèche. L'étude des populations de bivalves permettra la comparaison de l'impact de ce prédateur sur les populations de quatre sites européens : Le secteur est de la **Mer de Wadden** (NL) avec la logistique du NIOZ, la **Baie du Wash** (GB) avec la collaboration d'organismes locaux (BTO, RSPB & UEA), la **Baie de l'Aiguillon**, récemment mise en réserve naturelle et co-gérée par L'ONCFS et la LPO, le **Bassin de Marennes Oléron** incluant la Réserve naturelle de Moëze-Oléron.

Il s'agit donc dans un premier temps d'établir et de comparer les densités et la distribution de deux espèces de bivalves *Macoma Balthica* et *Scrobicularia plana* et de mesurer l'impact des Bécasseaux maubèches sur la dynamique, l'abondance et la distribution de ces bivalves. Il s'agit ensuite d'établir et de comparer l'importance et l'accessibilité pour les bécasseaux maubèches de ces deux espèces de bivalves sur les quatre sites. Les données acquises sur le terrain au cours de l'hiver 2003-2004 sont en cours d'analyse.

Etude d'un écosystème proche : l'Anse de l'Aiguillon :

La thèse de Delphine Degré, débutée en 2001, a pour but de cartographier les populations du sédiment de l'anse de l'Aiguillon, et de déterminer leurs interactions avec les populations d'oiseaux limicoles. Notre collaboration a permis l'élaboration de deux modèles de réseaux trophiques à des fins de comparaison (Leguerrier et al. en correction).

C. OBJECTIFS DU TRAVAIL

Au confluent des études de terrain en cours, il est nécessaire de synthétiser les informations acquises, et c'est l'objectif du présent travail de thèse : à la jonction entre les diverses études menées sur le site, comment peut-on avoir une vision globale du fonctionnement de cet écosystème ? Comment peut-on lier dans une même description les interactions biologiques et physiques entre les éléments de l'écosystème ? Comment intégrer les variations temporelles observées à l'échelle de l'année ? L'objectif principal est donc de mettre en œuvre des outils adaptés à la réalisation d'une synthèse organisatrice des données sur la vasière de Brouage, afin de décrire à travers cet exemple le fonctionnement général des vasières intertidales de type européen. Cette étude se fait selon deux axes complémentaires : un axe « amont » méthodologique et d'écologie fondamentale, qui repose sur des méthodes existantes qu'il s'agit d'adapter ou dont on s'inspire pour créer des outils complémentaires, et un axe « aval » d'écologie appliquée : celui de la description du fonctionnement trophique de la vasière de Brouage.

1. Les outils mathématiques

Pour mener à bien cette synthèse organisatrice, il s'agit de mettre en œuvre un ensemble d'outils, dont, tout d'abord, ceux qui permettent la construction du réseau trophique afin de relier le comportement de tous les compartiments connus (ou moins connus...) de l'écosystème. La méthode de l'analyse inverse (Vézina 1989) est particulièrement adaptée à la construction de réseaux trophiques lorsque de nombreux éléments manquent à la détermination des flux reliant les composants du système. D'une manière générale, les réseaux trophiques sont décrits à l'équilibre et pour une zone moyenne : il est en effet difficile de mettre en place des modèles dynamiques aux trop nombreux paramètres. Ces sont donc des modèles descriptifs qui rendent compte de l'état des connaissances au moment de leur construction. Cependant, les caractéristiques physiques et biologiques de la zone étudiée présentent de nombreuses variations spatio-temporelles que l'on « gomme » dans une description trop moyennée. Un des objectifs de la présente étude a été de prendre en compte ces aspects temporel et spatial dans une adaptation de la méthode.

Une fois le réseau trophique décrit, une observation « brute » peut porter sur l'évaluation de flux inconnus. Cependant, cette observation directe demeure limitée du fait de la complexité des systèmes décrits. L'analyse des réseaux (Patten 1985, Szyrmer & Ulanowicz 1987, Kay et al. 1989, Wulff et al. 1989, Higashi et al. 1993a, b, Ulanowicz &

Abarca-Arenas 1997) permet de mettre en évidence les propriétés globales des réseaux obtenus. De très nombreux indices ont été mis au point, basés sur différentes méthodes d'étude : analogies avec la thermodynamique, théorie des graphes, analyses « input-output », chaînes de Markov... Nous avons décidé d'aller plus loin dans l'étude des réseaux à l'aide de chaînes de Markov, avec la mise au point d'indices intégrateurs (des liens directs et indirects entre compartiments) des notions de flux totaux, de délai, et de taux de transfert entre les compartiments (Leguerrier et al. soumis). A travers deux exemples (un modèle de réseau trophique et un modèle physique), l'exploitation de ces indices est décrite. Ils permettent une description simplifiée et intégrée des réseaux, sur la base de laquelle peuvent simplement être appréhendées les interactions entre compartiments.

2. Description du fonctionnement des vasières intertidales

L'intérêt de la modélisation est, à travers une synthèse des connaissances, d'atteindre une description instructive, un savoir plus grand que la simple somme des connaissances juxtaposées (le fameux « 1+1=3 »). Ainsi, les modèles permettent de faire « de la synthèse des connaissances un instrument de révélation des secrets de la Nature » (Jorgensen & Müller 2000a). L'objectif du travail appliqué à la vasière de Brouage était de mieux connaître son fonctionnement afin notamment d'en identifier les compartiments clefs et leurs rôles dans l'organisation de l'écosystème. L'identification de compartiments-clefs parmi les éléments moins bien connus permet aussi d'orienter les recherches futures vers les sujets prioritaires.

Un des enjeux du présent travail est de traduire les grandes tendances annuelles et les disparités spatiales du fonctionnement de l'écosystème en les prenant en compte dans l'élaboration du modèle de réseau trophique. A l'aide des outils mis en place, le réseau trophique de la vasière de Brouage a été construit, en moyenne spatio-temporelle d'abord, puis en couplant deux saisons distinctes, une saison estivale et une saison hivernale, et enfin en subdivisant la vasière en zones géographiques aux caractéristiques physiques différentes. Les enseignements nouveaux acquis, en comparaison avec la vision donnée par le modèle moyen, ont permis de montrer l'intérêt qu'il y avait à apporter ces précisions supplémentaires.

Les méthodes proposées sont générales et doivent entre autres permettre la comparaison entre divers sites. Nous avons ainsi modélisé une autre vasière, celle de la Baie de l'Aiguillon, afin de comparer le fonctionnement de ces deux sites proches. Comparer des résultats permet de mieux cerner les spécificités des systèmes et donc d'en fournir des descriptions synthétiques et pertinentes.

D. DEMARCHE SUIVIE

1. La démarche de modélisation en écologie

La complexité des systèmes modélisés rend indispensable la mise en place d'équipes interdisciplinaires afin de construire des modèles intégrant de façon fiable l'ensemble des connaissances acquises sur un site (Radford & Blackford 1996). Cette démarche concertée doit exister à chaque étape du processus :

- au moment de la conceptualisation de l'objet et de la mise au point du plan d'échantillonnage pour le recueil de données : quelles sont les connaissances déjà acquises ? que sait-on d'ores et déjà du fonctionnement du système ? que peut-on extrapoler ? comment peut-on traduire mathématiquement ce fonctionnement ? quelles données supplémentaires seraient nécessaires pour compléter ce schéma ? sous quelle forme sont-elles souhaitables ?
- au moment de l'intégration des données dans le modèle : même s'il y a eu concertation sur la forme qu'elles allaient avoir et ce qu'elles représentaient, ce contrôle permet de s'assurer de la bonne compréhension des résultats expérimentaux par les « modélisateurs »
- au moment où les premiers résultats sont obtenus : il s'agit alors de confronter ces résultats avec l'intuition (validation : Jørgensen & Bendoricchio 2001) pour éventuellement remettre en cause le modèle conceptuel. Il s'agit aussi de mener des analyses de sensibilité afin de déterminer quels paramètres sont les plus influents, quels résultats sont les plus sensibles, afin d'orienter les recherches suivantes.

Nous l'avons vu à travers l'exemple de la modélisation de la vasière de Brouage, les résultats de modèles, même s'ils mettent en évidence des propriétés émergentes et répondent à certaines questions, peuvent aussi avoir pour effet de poser de nouvelles interrogations, de pointer certains manques dans les données, en un mot d'appeler des corrections ou des mises au point. Ajoutons à cela l'évolution du savoir qui permet à chaque nouvelle étude de terrain d'amender les modèles, et nous voyons pourquoi ces derniers ne sont jamais figés, mais au contraire en constante évolution. La mise au point et l'application de nouvelles méthodes n'a pour but que de mieux prendre en compte ces données et conceptions nouvelles. Il est en effet important de noter que c'est l'observation de la nature qui, à travers les interrogations posées, amène à faire évoluer les modèles mathématiques, et non le contraire (Paine 2001).

Le schéma suivant décrit les différentes étapes du cycle de modélisation d'un écosystème :

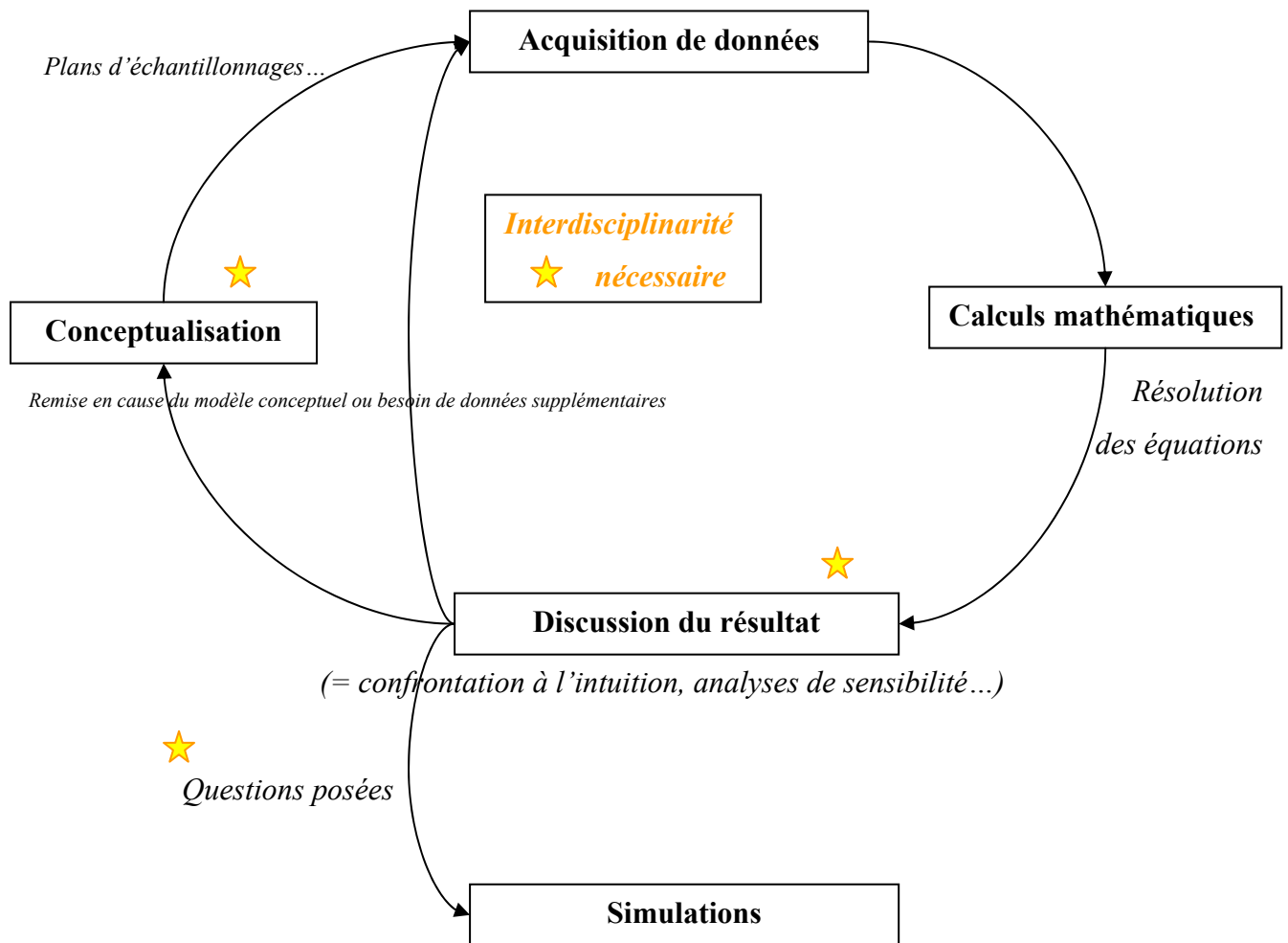


Figure I.2 : La démarche de modélisation en écologie

2. Déroulement du présent ouvrage

Après cette présentation des objectifs dans un contexte conjoncturel, les parties II à V ont pour objet la présentation du recueil des données et de leur synthèse intégrative :

Dans une deuxième partie sont décrites les méthodes mises en œuvre pour la construction des réseaux trophiques, ainsi que les méthodes d'études des réseaux obtenus, ce qu'elles apportent et permettent de mettre en lumière.

La troisième partie décrit les raisonnements mis en œuvre dans les choix de modélisation adaptés à la vasière de Brouage. Il s'agit de rappeler les principales

caractéristiques biologiques du système et de détailler l'ensemble des données disponibles. Les données recueillies, les calculs effectués et les valeurs utilisées dans les modèles sont exposés en annexe (A).

La quatrième partie présente les modèles de la vasière intertidale de Brouage obtenus sur la base de différents modèles *a priori* ou conceptuels, ainsi qu'une comparaison avec un modèle de la vasière de l'Anse de l'Aiguillon modélisée selon la même méthode. Illustrations du caractère évolutif de ce travail, les différents modèles conceptuels se succèdent au rythme des apports de connaissances et de l'évolution des méthodes d'élaboration et d'étude des réseaux. La discussion de ces modèles est orientée par les implications écologiques des résultats obtenus, et identifie données de terrain nécessaires à une validation ou une précision des modèles. La comparaison des résultats obtenus avec la description d'autres sites permet de donner des pistes quant à la validation de certains résultats calculatoires. Le dernier modèle présenté est ainsi un modèle préliminaire pour une étude spatialisée du réseau trophique.

Enfin, la cinquième partie constitue une ouverture basée sur les méthodes mises en œuvre et les résultats obtenus, axée notamment sur les perspectives à envisager dans la continuité de ce travail.

Le bassin de Marennes Oléron, premier site ostréicole français, a d'abord été étudié dans l'objectif de mesurer sa capacité d'accueil pour les mollusques cultivés, notamment à cause des épidémies survenues dans les années soixante-dix. Les recherches se sont étendues et les connaissances sont maintenant très vastes sur ce domaine, très productif notamment grâce à ses vasières intertidales, sites de production du microphytobenthos. Afin de mieux mettre en relation l'ensemble de ces connaissances, et pour en tirer une nouvelle vision du fonctionnement de l'écosystème, nous allons nous attacher les réunir dans un modèle non seulement descriptif mais aussi instructif. Dans le cadre d'une démarche interdisciplinaire, les données peuvent être rassemblées, synthétisées, mises en relation et interprétées sous un nouveau jour.

Un double objectif guide ainsi cette construction d'un réseau trophique spatialisé et saisonnalisé d'une vasière intertidale : d'une part, au plan méthodologique, il s'agit d'adapter et/ou de mettre au point les méthodes qui permettront de synthétiser les données et d'étudier les résultats, et d'autre part l'application de ces méthodes au système de la vasière de Brouage doit permettre d'en mieux comprendre le fonctionnement en faisant émerger nouvelles propriétés, invisibles par la simple juxtaposition des connaissances. Un tel travail permet de plus de hiérarchiser les besoins en termes de données manquantes, en mettant notamment en évidence les compartiments clefs du système ou en permettant de formuler les hypothèses à vérifier.

II. CONSTRUCTION ET ETUDE DES RESEAUX

TROPHIQUES :

A.	OBJECTIFS ET METHODES DE LA MODELISATION EN ECOLOGIE	18
	1. <i>La modélisation en écologie</i>	18
	2. <i>Une question d'échelle</i>	21
	3. <i>La modélisation des écosystèmes sous forme de réseaux trophiques</i>	23
	4. <i>Le calcul des flux dans les modèles de réseaux trophiques</i>	25
B.	LA METHODE DE L'ANALYSE INVERSE	30
	1. <i>Formalisation du problème</i>	30
	2. <i>Résolution</i>	34
	3. <i>Analyses de sensibilité</i>	34
	4. <i>Transformation de la méthode de l'analyse inverse : intégration de la saisonnalité et spatialisation</i>	36
	5. <i>Résolution du problème des « contraintes attractives » : évolution de l'analyse inverse</i>	43
C.	ÉTUDE DES RESEAUX TROPHIQUES : PROPRIETES EMERGENTES ET INDICES SYNTHETIQUES.	50
	1. <i>Remarques préliminaires</i>	50
	2. <i>Organisation générale des écosystèmes : indices thermodynamiques</i>	53
	3. <i>Suivi de la matière au sein des écosystèmes : Analyse « Input-Output » et dérivés</i>	57
D.	DEVELOPPEMENT DE L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES A L'AIDE DE CHAINES DE MARKOV	62
	1. <i>Construction de la matrice de transfert</i>	63
	2. <i>Trajectoire au sein du réseau, suivi pas à pas</i>	64
	3. <i>Temps et taux de transfert entre compartiments</i>	66
	4. <i>Indices intégrateurs : formalisation des calculs de temps et taux de transfert</i>	66
E.	BILAN SUR LES METHODES DE CONSTRUCTION ET D'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES	69

A. OBJECTIFS ET METHODES DE LA MODELISATION EN ECOLOGIE

1. La modélisation en écologie

a) Définition de la modélisation

1. MODÈLE n.m. (it. *Modello*) **I. 1.** Ce qui est donné pour servir de référence, **2.** Ce qui est donné pour être reproduit (...) **II** Didact. **1.** Structure formalisée utilisée pour rendre compte d'un ensemble de phénomènes qui possèdent entre eux certaines relations. *Modèle mathématique* : représentation mathématique d'un phénomène physique, économique, humain, etc., réalisée afin de pouvoir mieux étudier celui-ci. **2.** Représentation schématique d'un processus, d'une démarche raisonnée. *Modèle linguistique.*

2. MODELE adj. (seult épithète). Parfait en son genre. *Un écolier modèle.*

MODELISATION n.f. Etablissement des modèles (sens II.1.).

In : petit Larousse en couleur, 1998.

On trouve aussi dans le *Trésor de la langue française* la définition : « système physique, mathématique ou logique représentant les structures essentielles d'une réalité et capable à son niveau d'en expliquer ou d'en reproduire dynamiquement le fonctionnement » ou dans le *Dictionnaire de l'Environnement* : « représentation simplifiée, relativement abstraite, d'un processus, d'un système, en vue de le décrire, de l'expliquer ou de le prévoir ». Le concept de « modélisation » est aussi vaste qu'ambigu : par adaptation de l'acception première, le modèle est passé de la référence (objet ou personne à imiter) à son imitation. On peut désigner sous l'appellation de « modèle » aussi bien une maquette construite d'allumettes accolées ou un abstrait système de complexes équations mathématiques représentant des entités pourtant bien concrètes. On distingue en particulier les modèles physiques des modèles mathématiques. Les premiers sont des reproductions, à échelle réduite, des systèmes que l'on veut étudier. Des maquettes, par exemple, servant à prévoir le comportement de diverses structures face aux intempéries ou à l'évolution de leur environnement (les modèles physiques à fonds mobiles du Mont Saint Michel ou de la baie de Somme construits par le laboratoire *SOGREAH*, l'utilisation de souffleries pour étudier le transport éolien de sable ou de neige (Naaim Bouvet & Brugnot 1996, Naaim Bouvet & Naaim 1998)... ou évaluation de la remise en suspension d'un sédiment cohésif, Wainright 1990, Orvain 2003a). En écologie, de telles maquettes sont appelées « microcosmes » ou « mésocosmes », véritables écosystèmes en

miniature, mis au point pour observer des propriétés particulières des biocénoses dans leur biotope (Prins et al. 1995). Les modèles mathématiques quantifient les objets qu'ils décrivent, et c'est dans cette situation que nous nous plaçons à partir de maintenant. Les deux types de modèles se complètent, les mésocosmes pouvant notamment servir à évaluer des réponses physiologiques de leurs « habitants » à l'évolution de l'environnement (Blanchard et al. 2000, Orvain & Sauriau 2002, Orvain et al. 2003b, 2004), calibrer des modèles mathématiques (Orvain et al. 2003a, Orvain 2002) ou encore tester des hypothèses sur les comportements de réseaux trophiques (Pérez-Fuentetaja et al. 1996, Petersen 2001, Garstecki & Wickham 2001, Granéli & Turner 2002). Mais il faut bien garder à l'esprit la définition première de ce qu'est un modèle : ce dernier doit être au service de la réalité qui est sa référence, le « modèle du modèle » en quelque sorte...

b) Objectifs généraux de la modélisation

L'objectif premier d'un modèle est toujours de représenter, souvent afin d'expliquer, puis, éventuellement, sur la base de cette explication, de prédire. Jørgensen & Bendoricchio (2001) décrivent ainsi les modèles comme des « *outils [utilisés] pour résoudre des problèmes, puisqu'ils donnent une image simplifiée de la réalité* ». Un modèle ne pouvant par définition contenir l'ensemble des caractéristiques de l'objet qu'il décrit, il convient dans un premier temps de faire un choix quant au degré de complexité voulu. Ce degré de complexité sera lié à la connaissance *a priori* que l'on a du système à décrire autant qu'à la question posée au modèle. Différents types de modèles peuvent être mis en œuvre, selon les questions qui leur sont posées et selon le degré de connaissance que l'on a sur l'objet à modéliser.

D'une manière générale, la modélisation est une confrontation entre la réalité et la représentation que nous nous en faisons. Ainsi les résultats de modèles peuvent-ils parfois contredire le sens commun, et remettre par là même en question nos connaissances et notre vision de la réalité (Gerstev & Gersteva 2004).

c) La méthode de modélisation

Jørgensen & Bendoricchio (2001) décrivent une méthode générale de modélisation mathématique en étapes successives entre lesquelles des allers-retours sont nécessaires :

- la définition du problème : espace, temps et sous-systèmes (complexité)
- l'identification des variables d'état, pour chacune desquelles, dans le cas idéal, des données doivent être disponibles

- la conceptualisation, par exemple sous la forme d'un diagramme : elle donne des indications sur les informations requises par le modèle : variables d'état, forçages, processus à prendre en compte, et données à acquérir.
- la vérification : cette étape doit répondre à deux questions de base : le modèle est-il stable sur le long terme ? le modèle réagit-il selon les attentes ? « un modèle est dit vérifié s'il se comporte comme son constructeur le voulait ».
- les analyses de sensibilité permettent d'identifier les composants les plus sensibles du modèle. La méthode classique suivie pour mener des analyses de sensibilité est de changer successivement différents paramètres du modèle et d'étudier les résultats obtenus. Une représentation relative des variations dans les « inputs » et dans les « outputs » du modèle permet des comparaisons et donc un classement des éléments les plus influents (pour les paramètres) ou les plus sensibles (pour les résultats) du modèle.
- la calibration : cette étape permet d'améliorer l'estimation des paramètres, qui sont généralement dans un premier temps encadrés par des valeurs génériques trouvées dans la littérature : il s'agit de les calibrer par des données de terrain.
- les diagnostics et la validation du modèle : les résultats du modèle doivent être comparés à la réalité, c'est-à-dire à un jeu de données autre que celui qui a servi à la construction du modèle, afin d'en vérifier la validité.

d) Objectifs pour la présente étude

Dans le cas présent, nous cherchons à décrire un écosystème entier et à travers cette synthèse de connaissances, à en comprendre le fonctionnement. Nous cherchons donc à créer un modèle descriptif qui intègre une grande complexité, afin à la fois de synthétiser les connaissances déjà acquises et d'en déduire de nouvelles ou de poser de nouvelles interrogations à travers une confrontation des résultats obtenus avec les connaissances que l'on a du milieu ou les attentes que l'on pouvait avoir. Ainsi, il s'agit de dégager une vision holistique et les propriétés émergentes de l'écosystème dans son entier.

2. Une question d'échelle

A la base des écosystèmes se trouvent les individus, qui interagissent entre eux et avec leur milieu (Barbault 1992, Frontier et al. 2004). Une première étape dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes semble donc liée à celle de la description du fonctionnement intrinsèque des individus puis de leurs interactions avec leur environnement. De nombreux modèles en biologie ont été élaborés selon différents angles de vision, correspondant aux questions auxquelles on s'intéresse : le mécanisme de la réponse à un stimulus extérieur sera étudié du point de vue interne à l'individu : comment est reçue l'information, par quelle voie est-elle transmise, comment se déclenche la réaction ? Ce point de vue permettra d'expliquer l'existence de la réponse au stimulus responsable, et le modèle obtenu sera un modèle mécaniste qui permettra de mieux comprendre le fonctionnement de l'individu. On peut aussi chercher à relier seulement l'intensité de cette réponse à celle du stimulus : on devra alors trouver une caractéristique mesurable de cette réponse ainsi qu'une caractéristique mesurable du stimulus, et mettre en relation les intensités mesurées pour chacune. Le modèle ainsi obtenu est celui d'une réponse fonctionnelle, et peut permettre de prédire l'amplitude d'une réponse à un stimulus d'intensité donnée. Chacun des deux modèles a son utilité propre, ils ne répondent pas aux mêmes questions, ne demandent pas de connaissances dans les mêmes domaines, ils ont chacun leurs limites et leurs avantages. Gerstev & Gersteva (2004) distinguent les modèles "dominants" qui préexistent à l'expérimentation permettant de les valider, et les modèles "sub-dominants", qui au contraire ont pour but de représenter la réalité observée. Dans le second cas, la validation est difficile, voire impossible, mais la simplification obtenue peut permettre de mieux comprendre ou de mieux décrire les phénomènes à l'œuvre. Ces modèles réductionnistes, s'ils permettent de décrire de façon fine le comportement des individus, ne permettent en revanche pas d'atteindre à la description de celui des écosystèmes : il s'agit d'aboutir, en les réunissant dans une approche holistique, à la combinaison de tous ces êtres dans l'unité indivisible qu'est l'écosystème (Jørgensen & Müller 2000a).

Des modèles de population peuvent être élaborés sur la base de ces modèles fins, ou encore rendre compte, directement et de manière plus globale, du comportement de groupes entiers d'individus. Dans tous les cas, les comportements individuels et particuliers finissent par être gommés afin de rendre compte de phénomènes à une échelle plus vaste. En effet, il est impossible de considérer chaque individu de manière particulière lorsqu'on s'intéresse à des interactions à cette échelle. Une réponse individuelle (respiration, prédation, mort...) est

liée à de multiples facteurs (extérieurs ou individuels) parmi lesquels il faut prendre en compte les interactions entre individus de même espèce (effets de surpopulation, cannibalisme...) ou d'espèces différentes (prédation, symbiose...). Le modèle individuel est alors abandonné pour celui de populations. La dynamique des populations étudie la structure des populations en les subdivisant en cohortes qui correspondent à différentes classes d'âges pour une même espèce. Cette méthode permet ainsi de suivre l'évolution de la population d'une espèce donnée dans un milieu donné (e.g. Gangnery et al. 2001).

Cette vision est encore trop détaillée pour permettre l'étude de nombreuses populations en interaction. Les populations vont être considérées dans leur ensemble : les interactions sont moyennées, les populations sont composées d'individus type et les comportements particuliers sont oubliés : les éléments sont maintenant les groupes spécifiques eux-mêmes et les nombres d'individus les composant ou leur biomasse globale en constituent des variables descriptives. La subdivision spécifique étant elle-même parfois trop précise, il s'agit ici de trouver un niveau d'agrégation qui permette de faire une modélisation de l'ensemble de l'écosystème : ce niveau de complexité choisi sera toujours un compromis entre réalisme et applicabilité (Auger et al. 2000a, b), et il sera bien sûr choisi à la fois en fonction de la question que l'on veut poser au modèle (Wissel 1992) et ... de la connaissance qu'on en a !

3. La modélisation des écosystèmes sous forme de réseaux trophiques

L'écosystème, unité fondamentale de la science qu'est l'Ecologie, peut être caractérisé par les « multiples interactions entre sa biocénose et son biotope » (Jørgensen & Müller 2000a).

Afin de modéliser l'ensemble des relations entre les individus d'un écosystème, il convient donc de réduire la complexité du modèle *a priori*, ou modèle conceptuel, à partir duquel on prétend construire un modèle quantitatif. Cette agrégation, même si elle fait parfois des simplifications qui masquent des mécanismes fins (Pedros-Alios 1994) est nécessaire si l'on veut étudier les résultats obtenus au niveau mathématique (Auger et al. 2000a).

Même en rassemblant les individus en populations, et en faisant des regroupements d'espèces, on reste avec un grand nombre d'ensembles à l'échelle d'un écosystème entier. Et pourtant, il s'agit de comprendre comment tous ces éléments s'agencent et dépendent – ou non – les uns des autres. Du point de vue de la biocénose, la question des relations entre individus peut toujours se poser en terme de transferts de matière : la croissance de tout individu est liée à son « alimentation ». On peut considérer celle-ci dans un sens classique : celle des proies et des prédateurs est la quantité qui sera passée, *via* la prédation, du groupe des proies à l'estomac des prédateurs, ou dans une acceptation plus large : les autotrophes ont aussi besoin de matière première, et l'importance des bactéries dans un écosystème peut être décrite en terme de transfert de matière mieux assimilable par les animaux supérieurs... Il semble donc que la description d'un écosystème sous l'angle des relations trophiques entre les éléments qui le composent donne une vision intégrée du fonctionnement de sa biocénose. L'étude des chaînes alimentaires n'est pas nouvelle et a longtemps été un moyen largement utilisé dans la description des écosystèmes (Dajoz 1985). Si l'on parle aujourd'hui de réseau trophique, c'est qu'il s'agit d'intégrer la complexité des transferts de la matière qui ne passe pas seulement d'un échelon du vivant à l'autre successivement, mais peut effectuer les allers-retours entre des éléments. Ainsi ne peut-on que rarement classer les individus de l'écosystème selon le schéma de principe « producteurs primaires - producteurs secondaires (herbivores) – prédateurs - ... Le système à modéliser est plus complexe du fait de l'intégration notamment de comportements omnivores ou détritivores et de prédatons interguildes qui, contrairement à la règle évoquée dans les années 70 (Pimm & Lawton 1978), sont plus courantes que les monodiètes (Polis & Strong 1996, Kuijpers et al. 2003). Les modèles en réseau ont notamment des chances d'être plus stables vis-à-vis des perturbations

(Pahl-Wostl 1997), et les efficacités de transfert entre échelons trophiques de 10% évoquées par l'étude des chaînes trophiques sont sans doute sous-estimées lorsque la structure en réseau est prise en compte (Pace et al. 1984). Cousins (1985, 1987) remet même en question la notion de niveau trophique, pour proposer un concept de "continuum trophique".

Un réseau trophique est donc un modèle de biocénose intégrateur d'un très grand nombre de données. D'une manière générale, le réseau trophique est conçu comme un graphe, avec des nœuds (les compartiments) et des vecteurs (les flux qui les relient) (Michalski & Arditi 1995). Certes, en apparence, seules les relations des compartiments entre eux interviennent, et l'interaction de la biocénose avec le biotope semble mise à l'écart, du moins dans la direction « influence de la biocénose sur le biotope ». Mais, comme nous allons le voir, des modèles couplant interactions biologiques et phénomènes physiques ont aussi été mis en place. De plus, afin de bien comprendre le fonctionnement de la biocénose elle-même, il est nécessaire d'intégrer les relations physiques entre ses constituants, ainsi que leurs rapport au biotope : c'est ainsi qu'un modèle de réseau trophique est en réalité un véritable modèle d'écosystème, intégrateur des relations inter-espèces et biotope-biocénose, et non pas seulement un modèle de biocénose.

4. Le calcul des flux dans les modèles de réseaux trophiques

De nombreuses méthodes permettent le calcul de flux d'énergie dans un écosystème, et parmi les nombreuses distinctions possibles (Fulton et al. 2003b, Gertsev & Gertseva 2004), celle des modèles statiques et dynamiques est primordiale. Le choix d'appliquer un type de modélisation ou un autre dépend de la question posée au départ, ainsi que des données disponibles : sans jeu de données adéquat, il sera impossible de paramétrer le modèle.

Contrairement à la description dynamique qui considère les biomasses des compartiments comme les variables dont il s'agit de décrire l'évolution, le réseau trophique statique considère les flux comme étant les inconnues du système. La complexité du système est liée à ce nombre de flux.

a) Les méthodes « dynamiques ».

Dans le cadre de l'étude des peuplements et de leur interactions, les modèles mécanistes comme ceux évoqués précédemment semblent particulièrement adaptés. Ils rendent en effet compte des interactions entre les individus et de l'évolution des populations qui en résulte et ont souvent pour but d'étudier la stabilité des systèmes (May 2001). La dimension spatiale, peut être prise en compte, entre autres à l'aide de modèles en boîtes (Bacher 1989, Raillard & Ménesguen 1994, Ménesguen & Hoch 1997), ce qui permet un couplage physique - biologie dans des modèles très complets d'écosystèmes (Baretta & Ruardij 1989, Osidele & Beck 2003), ou portant sur une partie ciblée des protagonistes (par exemple sur le zooplancton en mer du Nord : Broekhuizen et al. 1995).

Pour chaque compartiment (i) de "biomasse" ("biomasse" désigne ici une vraie biomasse en poids frais ou sec, ou une quantité d'énergie ou de matière, exprimée en unités énergétiques, en Carbone, ou en tout autre élément de base) B_i , la variation de cette biomasse (variable d'état) s'écrit:

$$dB_i/dt = (\Sigma \text{flux entrant} - \Sigma \text{flux sortant}) \text{ pendant } dt.$$

La résolution de ce système d'équations différentielles ordinaires couplées permet donc de visualiser l'évolution des variables d'état que sont les biomasses des compartiments. Cette résolution est généralement, dès que l'on dépasse trois ou quatre compartiments, impossible à réaliser analytiquement, et l'on a recours à des méthodes de résolution numérique.

Ces modèles nécessitent l'estimation d'un très grand nombre de paramètres ainsi qu'une étude fine de chacun des compartiments, afin d'exprimer les flux entrant et sortant de chaque compartiments en fonction de divers paramètres forçant le système (tels que la température ou la salinité par exemple), en fonction de la biomasse des compartiments impliqués dans les processus et en fonction de la biomasse du compartiment lui-même. La forme des équations décrivant le comportement de chaque compartiment a en effet une influence sur le comportement global du système (Fulton et al. 2003a, Mitra et al. 2003).

Les études théoriques permettent de déduire, à partir de la dynamique de petits modèles, des propriétés générales sur les réseaux trophiques (Svirezhev 1997, Chattopadhyay & Sarkar 2003), notamment en terme d'influence « top-down » et « bottom-up » (McCann et al. 1998) ou de propagation d'information dans le réseau (Xu & Li 2002), ainsi que les effets du comportement de chaque niveau trophique (du type de fonction choisie pour le décrire) sur le reste du réseau (Berryman et al. 1995, Arditi & Michalshi 1996, Auger et al. 2002). Des phénomènes de chaos ou d'instabilité sont observables dès la résolution de systèmes à trois ou quatre compartiments (Varriale & Gomes 1998) et les chaînes et réseaux trophiques « naturels » ont sans doute des mécanismes propres qui réduisent l'arrivée du chaos dans la nature (Chattopadhyay & Sarkar 2003, Fussmann & Heber 2002). Cependant, et cela donne des indications sur la structure réelle des écosystèmes, les modèles mathématiques peuvent parfois être simplement stabilisés par la complexification d'une chaîne trophique en réseau (Pahl-Wostl 1997), par l'ajout de comportements omnivores (Kuijper et al. 2003), ou par du recyclage (Loreau 1994). De nombreux modèles dynamiques de chaînes ou de réseaux trophiques sont ainsi axés sur l'étude de petits modèles, souvent de type 'nutriments-phytoplancton-zooplancton' afin d'en étudier la stabilité (Post et al. 2000, Buffoni et al. 2001, Edward 2001, Kooi et al. 2002, Kuijper et al. 2003) ou la production pour des niveaux trophiques supérieurs (Dowd 2004). Ainsi, d'une manière générale, les modèles dynamiques fins ne représentent pas plus d'une dizaine de compartiments biologiques (Fasham & Evans 1995, Cossarini et al. 2002, Bacher et al. 1995), éventuellement couplés à des échanges entre boîtes spatiales (Bacher et al. 1989, Raillard & Ménesguen 1994, Chapelle et al. 2000) et nécessitent une connaissance détaillée des compartiments impliqués. En effet, même pour les modèles simples comme des chaînes trophiques, l'évaluation des paramètres et le choix de la forme des fonctions modélisant les comportements sont cruciaux (Getz et al. 2003)

Des modèles très complets d'écosystèmes, comprenant de nombreux compartiments et décrivant un très grand nombre de processus sont aussi rencontrés : ainsi, Pace et al. (1984) décrivaient-ils déjà l'évolution au cours du temps de 14 compartiments biotiques, plus 3

compartiments abiotiques, reliés par 73 flux, dans le but d'étudier les trajets de la matière dans le réseau, et notamment l'importance du réseau microbien. Osidele & Beck (2003) décrivent l'évolution de 13 variables d'état au cours du temps, dont 6 compartiments vivants, dans un modèle basé sur la phosphore ; Blackford et al. (2004) étudient les échanges biogéochimiques entre 8 compartiments vivants et leurs constituants (C, N, P, Si, Chl a) ; Fulton et al. (2003a, b, 2004) étudient le même genre de relations, en faisant varier la forme des équations, entre 21 groupes vivants et un grand nombre de compartiments détritiques ou de nutriments.

D'autres méthodes peuvent être mises en œuvre afin de modéliser la dynamique des systèmes, comme par exemple le suivi de la matière ou des états du système à l'aide de chaînes de Markov (Ballantyne 2004).

Ces modèles dynamiques présentent l'intérêt de pouvoir être validés par la comparaison de leurs simulations avec les données historiques obtenues sur le terrain, qui permettent aussi de les calibrer. Ils sont aussi très gourmands en données et en paramètres et il n'est pas toujours possible de les calibrer, en fonction des connaissances acquises. Doit-on en conclure qu'un écosystème sur lequel on n'a pas de données historiques précises n'est pas modélisable ? Non, on peut aussi considérer le réseau trophique comme une photographie instantanée du système, une description de son fonctionnement dans certaines conditions, et cela aussi nous apportera des enseignements sur son fonctionnement.

b) Les méthodes « statiques »

Nous avons vu que les modèles dynamiques sont souvent lourds à mettre en place et nécessitent l'évaluation d'un grand nombre de paramètres, ainsi qu'une connaissance fine du comportement de chaque compartiment pris en compte. Cela ne veut pas dire pour autant que, en l'absence de ces connaissances précises, on ne peut rien apprendre sur le fonctionnement des écosystèmes ! Il est en effet possible de synthétiser les connaissances acquises, sous certaines hypothèses, dans des modèles reliant les compartiments à l'état stable. Certaines méthodes visent à évaluer les flux du réseau trophique sur la base de modèles dynamiques une fois l'état stationnaire atteint (Chardy & Dauvin 1992, Li et al. 1996, Petihakis et al. 2002), et les études se focalisent souvent sur les solutions à l'équilibre des modèles dynamiques, qui sont elles-mêmes statiques (Kumblad et al. 2003, Ballantyne 2004).

Certes, il est possible d'utiliser des modèles dynamiques dont on attend l'atteinte de l'équilibre (Chardy & Dauvin 1992) ou intégrer leurs résultats sur une année (Baretta & Ruardij 1989), mais nous cherchons ici une méthode qui permette une évaluation directe de

cet état stable en minimisant le nombre de paramètres et les calculs nécessaires. De plus, dans le cadre présent d'application des méthodes, nous ne disposons pas de jeux de données suffisants pour paramétrer de façon assez fine chacun des compartiments du système. L'analyse de l'état stationnaire d'un système sans celle de la dynamique est en effet pertinente et fiable, et réduit considérablement les temps de calculs et la complexité des problèmes (Klepper 1995). On se place donc dans le cadre stationnaire:

$dB/dt = 0 = (\Sigma \text{flux entrant} - \Sigma \text{flux sortant})$ pendant dt, ou encore:

$\Delta B = (\Sigma \text{flux entrant} - \Sigma \text{flux sortant})$ pendant la période considérée (une année moyenne, une journée typique...)

L'hypothèse de l'état stationnaire ou l'observation du fonctionnement moyen sont peut-être discutables, mais elles permettent de se placer dans un cas simple et de prendre en compte un maximum de compartiments.

Reste ensuite à déterminer les flux d'échanges entre les compartiments. Différentes méthodes peuvent être mises en œuvre, des méthodes empiriques aux résolutions mathématiques. Toutes sont basées sur une démarche commune qui consiste en:

- à l'aide d'un bilan qualitatif des connaissances acquises sur le site et de l'idée *a priori* que l'on a du fonctionnement de l'écosystème, déterminer un modèle conceptuel, c'est à dire identifier les compartiments à prendre en compte, ainsi que l'ensemble des relations (flux) qui existent probablement entre eux

- faire le bilan des connaissances quantifiables en termes de flux: mesures de production primaire, taux d'assimilation des compartiments, biomasses et taux de production... Certaines connaissances sont acquises sur le terrain étudié, d'autres peuvent être issues de milieux proches, ou encore être des limites biologiques connues pour de grandes catégories d'individus.

Sur la base de ces données, des ajustements intuitifs sont possibles, et conduisent à des modèles équilibrés, mais subjectifs car non automatisés (Dame & Patten 1981, Baird & Milne 1981, Kuijpers et al 1981, Baird & Ulanowicz 1989, Baird et al. 1995, Christian et al. 1996, Baird & Heymans 1996, Baird et al. 1998, Rousseau et al. 2000 en flux mensuels, Heymans et al. 2002, Christian & Thomas 2003). La méthode ECOPATH (Christensen & Pauly 1992) se base sur la résolution d'un système d'équations linéaires très cadrée. Le logiciel, en partage libre sur internet, est convivial et très largement utilisé dans le monde (par ex. Carrer & Opitz 1999, Christian & Luczkovich 1999, Sandberg et al. 2000, Ortiz & Wolff 2002a, Shannon et al. 2003, Bradford-Grieve et al 2003, Rybarczyk & Elkaïm 2003, Rybarczyk et al. 2003, Harvey et al. 2003, Arias-Gonzales et al. 2004, Okey et al. 2004, Neira & Arancibia 2004,

Heymans et al. 2004, Angelini & Agostinho 2005, Gamito & Erzini 2005), notamment pour les études des ressources renouvelables des pêcheries (Pauly et al. 2000, Christensen & Pauly 2004) et grâce au module Ecosim qui permet d'extrapoler une dynamique sur la base du système statique obtenu (Christensen & Walters 2004). Cependant, il s'agit encore d'une résolution intuitive puisque le système d'équations doit être entièrement déterminé pour donner un résultat, et les coefficients inconnus des équations sont déterminés par ajustements successifs de l'utilisateur. Même avec le module Ecoranger ajouté dernièrement (Kavanagh et al. 2004), il faut encore avoir une idée sur tous les paramètres demandés. Et surtout, la forme des équations étant imposée, il est impossible d'inclure certaines connaissances qui ne correspondent pas aux critères demandés : des connaissances empiriques comme par exemple un taux de respiration ou d'exsudation par les producteurs primaires en fonction de leur production primaire brute ou nette ne peuvent être ajoutées. En un mot, la méthode manque d'accessibilité et de souplesse pour l'utilisateur, qui ne peut la transformer. Enfin, la méthode de l'analyse inverse (Vézina & Platt 1988, Vézina 1989) propose, sur la base d'un bilan exhaustif des connaissances acquises, de résoudre de façon objective un système d'équations linéaires sous déterminé, dans un domaine de définition créé à partir des connaissances générales de la biologie des compartiments, et à l'aide d'un critère (la méthode des moindres carrés) qui, s'il n'est pas facile à justifier au plan écologique, n'est pas moins objectif et impartial. Cette méthode a jusqu'ici été appliquée à des modèles planctoniques (par ex. Vézina & Platt 1988, Jackson & Eldridge 1992, Eldridge & Jackson 1993, Niquil et al. 1998, Donali et al. 1999, Vézina & Savenkoff 1999, Vézina et al. 2000, Savenkoff et al. 2001a, b, Richardson et al. 2004).

B. LA METHODE DE L'ANALYSE INVERSE

1. Formalisation du problème

Dans le cadre de cette thèse, c'est la méthode de l'analyse inverse (Vézina & Platt 1988, Vézina 1989) qui a donc été mise en œuvre pour construire le réseau trophique de la vasière de Brouage.

La première étape de la position du problème consiste à modéliser le réseau trophique sous forme de compartiments reliés par des flux : il s'agit du modèle conceptuel, à l'aide duquel on recense et agrège l'ensemble des éléments jugés importants pour le fonctionnement de l'écosystème, ainsi que les flux qui les relient : c'est une synthèse *a priori* des connaissances, au niveau qualitatif, et on parle donc aussi de modèle *a priori*.

Les inconnues du système sont les flux qu'il s'agit de déterminer, soit le vecteur F , de dimension égale au nombre de flux identifiés pour le système. Les biomasses peuvent être connues ou inconnues, mais n'interviennent pas dans ce calcul: ce sont des caractéristiques des compartiments pour la période modélisée, contrairement aux modèles dynamiques dans lesquelles elles constituent des variables. Un certain nombre de données de terrain permettent de déterminer certaines composantes de ce vecteur et/ou d'écrire des équations linéaires reliant celles-ci: par exemple la production d'un compartiment sera égale à la somme des flux sortant vers les prédateurs de ce compartiment, ou encore à la somme des entrées dans ce compartiment, moins sa respiration et son élimination. De plus, la conservation de la matière et l'hypothèse de l'état stationnaire du système donne aussi lieu à l'écriture des bilans par compartiment: la somme des flux entrant dans chaque compartiment est égale à la somme des flux sortant plus le gain de biomasse (négatif s'il y a une perte, nul si on est à l'équilibre). On peut, puisque l'on se place dans le cas linéaire, écrire le système d'équations obtenu sous une forme matricielle en écrivant chaque équation sous la forme :

$$\sum_j \alpha_{ij} F_j = \beta_i$$

Encart II.1

Construction des matrices A et G utilisées dans l'analyse inverse

On note :

- A la matrice des coefficients : $A = [\alpha_{ij}]$ et b le vecteur solution : $b = [\beta_i]$, on peut donc écrire : $A \cdot F = b$.
- G la matrice des coefficients : $G = [\gamma_{ij}]$ et h le vecteur solution : $h = [h_i]$, on peut donc écrire : $G \cdot F \geq h$.

Cas de rapports de flux

Dans le cas de valeurs de rapports de flux (par exemple Production/Consommation : P/C, où P et C sont des sommes de flux), l'égalité $P/C = a$ est traduite en termes linéaires par : $P - a \cdot C = 0$. Si cette égalité porte le n° i, on aura donc :

- $\alpha_{ij} = 1$ lorsque F_j est un flux de production
- $\alpha_{ij} = -a$ lorsque F_j est un flux de consommation
- $\beta_i = 0$

La même remarque peut être faite sur la construction de la matrice G et du vecteur h : dans le cas d'équations ou inégalités portant sur des combinaisons linéaires de flux, les paramètres servent à construire les vecteurs solution alors que dans le cas d'équations ou inégalités portant sur des valeurs de rapports de flux, les paramètres servent à construire les matrices de coefficients.

Cas d'encadrements

Prenons l'exemple d'un encadrement direct de flux ou d'une combinaison linéaire de flux (par exemple la production P d'un compartiment ou sa consommation C). Un encadrement du type :

$$m_i \leq \sum_j \gamma_{ij} \cdot F_j \leq M_i \text{ sera intégré sous la forme de deux inégalités :}$$

L'inégalité i_1 : $m_i \leq \sum_j \gamma_{ij} \cdot F_j$ soit $h_{i1} = m_i$ et $\gamma_{i1j} = \gamma_{ij}$

L'inégalité i_2 : $-M_i \leq \sum_j -\gamma_{ij} \cdot F_j$ soit $h_{i2} = -M_i$ et $\gamma_{i2j} = -\gamma_{ij}$

Les remarques équivalentes peuvent être faites sur les encadrements de rapports de flux :

- l'encadrement d'un paramètre se traduit par l'écriture de deux inégalités, une inégalité donnant une valeur supérieure est inversée pour être écrite sous la forme unique $G \cdot F \geq h$.

Matrices A et G, vecteurs b et h :

		Flux (1 /colonne)		
Equations		A		b
Inégalités		_____		h
Possibilité	1	G		0
		_____		0
			1	0

Remarques sur les liens paramètres (données) / coefficients des matrices et vecteurs

	m	n		Paramètres: D
i	α_{im}	α_{in}	$F_m/F_n = \alpha_{in}/\alpha_{im}$	$D_i = -\alpha_{in}/\alpha_{im}$
i	A		$1 \cdot F_n = \beta_i$	$D_i = \beta_i$
i	γ_{im}	γ_{in}	$F_m/F_n \geq \gamma_{in}/\gamma_{im}$	$D_i = -\gamma_{in}/\gamma_{im}$: $D_i > 0$ est un minimum $D_i < 0$ est un maximum
i	G		$1 \cdot F_n \geq h_i$	$D_i = h_i$

Soit A la matrice des coefficients : $A = [\alpha_{ij}]$ et b le vecteur solution : $b = [\beta_i]$, on peut donc écrire : $A \cdot F = b$.

Remarque : dans le cas de flux connus, on a simplement : $\alpha_{ij} = \delta_{ij}$ (symbole de Kroneker* : si $i=j$, $\delta_{ij} = 1$, si $i \neq j$ $\delta_{ij} = 0$ - Lelong-Ferrand & Arnaudès 1978a) et $F_i = \beta_i$.

On a généralement plus d'inconnues que d'équations : le système est sous déterminé et admet une infinité de solutions. Parmi toutes celles-ci, certaines ne sont pas réalistes: par exemple celles qui conduisent à calculer des valeurs de productions aberrantes par rapport à leur biomasse, connue sur le terrain. Ou encore celles qui conduisent à des valeurs farfelues pour l'efficacité d'assimilation de certains compartiments, dont la respiration calculée est nulle par exemple. Afin de restreindre l'espace des solutions possibles, des encadrements effectués grâce aux données acquises sur le site ou sur des sites proches, ou des données générales issues de la littérature permettent d'écrire un nouveau système linéaire entre les inconnues du système : un système d'inégalités, qui constitue le domaine de définition du problème.

Chaque inégalité s'écrit donc sous la forme :

$$\sum_j \gamma_{ij} F_j \geq h_i$$

que l'on peut écrire sous forme matricielle : $G = [\gamma_{ij}]$, $h = [h_i]$: $G \cdot F \geq h$.

Remarque : dans le cas d'une borne supérieure pour le flux ou la combinaison linéaire de flux, les termes de l'inégalité sont négatifs. La construction de ces matrices est détaillée dans l'encart II.1.

Le principe de l'analyse inverse consiste donc à résoudre un système d'équations linéaires, dans un domaine de définition défini par des inégalités linéaires. Le système étant sous-déterminé, il existe un très grand nombre de solutions possibles. Parmi toutes celles-ci, la plus simple est choisie : c'est celle de moindre norme que l'on prend, conformément au principe de parcimonie ou du « rasoir d'Ockham » (William Ockham, philosophe 1290-1349, professeur à l'Université d'Oxford) selon lequel, lorsqu'on a une solution simple à un problème, il est inutile de la compliquer en l'absence d'éléments qui y contraindraient: « *Pluralites non est ponenda sine necessita* » (in Legendre & Legendre, 1998). Ce principe, qui sera discuté ultérieurement, permet un calcul simple d'une solution unique: celle de moindre norme parmi toutes les solutions possibles, ce qui permet de mettre en œuvre des méthodes d'optimisation sous contrainte, avec pour fonction à optimiser la norme du vecteur solution (méthode des moindres carrés).

Encart II.2
Algorithme de résolution du problème posé par l'analyse inverse

Remarque préliminaire : formalisme utilisé :

Le système à résoudre est le suivant :

$$\begin{cases} A \cdot F = b \\ G \cdot F \geq h \\ \min(\|F\|) \end{cases} \quad (1)$$

On pose n le nombre d'équations, m le nombre d'inégalités, et N la taille du vecteur-inconnue du système, entre les N_c compartiments du système.
 Ω est l'espace vectoriel de tous les flux possibles F , donc $\dim(\Omega)=N$.

$$A(n, N); G(m, N)$$

Pour la désignation des éléments d'une matrice et les opérations sur celles-ci, le formalisme Matlab© sera utilisé :

$M(i, j)$ désigne l'élément de la ligne i et de la colonne j de la matrice M .

$M(k : l, j)$ désigne les éléments de la colonne j , des lignes k à l de la matrice M .

$M(i, k : l)$ désigne les éléments de la ligne i , des colonnes k à l de la matrice M .

$[M ; P]$ est la matrice obtenue par juxtaposition verticale des deux matrices M et N , qui ont le même nombre de colonnes.

$[M, P]$ est la matrice obtenue par juxtaposition horizontale des deux matrices M et P , qui ont le même nombre de lignes.

Enfin, contrairement à la notation 'prime' de Matlab©, la transposée d'une matrice M sera notée tM .

Première étape: résoudre le système d'équations linéaires

Les équations étant supposées être toutes indépendantes, $\text{rang}(A)=n$. Dans le cas contraire, certaines équations sont linéairement dépendantes, et le système peut ne pas avoir de solution, si les solutions sont incompatibles. Nous nous plaçons donc dans le cas où la matrice A est de plein rang, i.e. n'est pas singulière (son rang est égal au nombre d'équations, puisque le système est sous-déterminé : $n < N$). D'après Lawson & Hanson (1974, pp 36-38), la solution au problème $A \cdot F = b$ admet une unique solution de norme minimale. Nommons F_1 cette solution, que l'on calcule en utilisant le pseudo-inverse de A (A^+), obtenu à l'aide de la décomposition en valeurs singulières de A ($A = U_f \cdot L_f \cdot ^tV_f$) :

On pose $k \leq n$. Afin de prendre en compte le maximum d'information possible, on peut choisir $k=n$, mais on peut aussi « autoriser une marge d'erreur » en prenant $k < n$ (Wunsch & Minster 1982). Dans la suite, nous considérerons $k=n$.

$$\begin{cases} U = U_f \\ L = L_f(:, 1 : n) \\ V = V_f(:, 1 : n) \end{cases} \quad (2)$$

d'où: $F_1 = V \cdot L^{-1} \cdot ^tU \cdot b = A^{-1} \cdot b$

Deuxième étape : compléter le vecteur flux pour vérifier les inégalités

L'idée suivante est d'utiliser le noyau de A afin de chercher un complément au vecteur F_1 de telle sorte que la somme satisfasse aux conditions du problème. Cette idée est développée par Wunsch & Minster (1982).

$\ker(A)$ est engendré par $V_p = V_f(:, n+1:N)$.

Donc, $\forall F_2 \in \Omega, F = F_1 + V_p \cdot F_2$ est une solution de (1).

Les vecteurs F_1 et $V_p \cdot F_2$ sont orthogonaux car combinaisons linéaires de vecteurs orthogonaux (vecteurs de V_f). Rechercher $F_1 + V_p \cdot F_2$ de norme minimale revient donc à chercher $V_p \cdot F_2$ de norme minimale, soit F_2 de norme minimale, puisque V_p est une base orthonormée de $\ker(A)$.

$$F_2 \text{ doit être choisi pour vérifier: } \begin{cases} G \cdot (F_1 + V_p \cdot F_2) \geq H \\ \min(\|F_2\|) \end{cases} \quad (3)$$

$$\text{Alors } \begin{cases} G_p = G \cdot V_p \\ H_p = H - G \cdot F_1 \end{cases} \text{ donne } \begin{cases} G_p \cdot F_2 \geq H_p \\ \min(\|F_2\|) \end{cases} \quad (3')$$

Ce problème 'LDP' (least distance problem) est équivalent au problème 'NNLS' (non negative least square) suivant, qui est une fonction programmée sous Matlab® (Lawson & Hanson, 1974, chap. 23, annexe 2.1 : pp 165-167):

$$\text{En posant } \begin{cases} E = [G_p; H_p] \\ \dim(E) = (N - n + 1, m) \\ J = [0..0; 1] \\ \dim(J) = (N - n + 1, 1) \end{cases}$$

$$\text{on recherche donc } u \text{ tel que } \begin{cases} \min(\|E \cdot u - J\|) \\ u \geq 0 \end{cases} \quad (4)$$

$$x = E \cdot u - J \text{ est alors utilisé pour calculer } F_2: F_2 = -\frac{x(1 : N - k)}{x(N - k + 1)} \quad (5)$$

$$\text{La solution est donc : } F = F_1 + V_p \cdot F_2 \quad (6)$$

2. Résolution

L'algorithme de résolution repose sur la décomposition du problème en deux temps :

- 1) on résout le système $A \cdot F = b$ en utilisant la décomposition en valeurs singulières de A, le vecteur F_1 obtenu est le vecteur de norme minimale engendrant l'espace des solutions de $A \cdot F = b$.
- 2) on cherche le vecteur F_2 appartenant au noyau de A tel que $F = F_1 + F_2$ soit de norme minimale et $G \cdot F \geq h$.

Cette résolution est détaillée dans l'encart II.2.

3. Analyses de sensibilité

Les analyses de sensibilité ont pour but, d'une manière générale, de fournir une mesure de la sensibilité des variables d'état aux paramètres, fonctions forcantes et valeurs initiales (Jørgensen & Bendoricchio 2001). Dans le cas présent, il s'agira donc d'identifier les données pour lesquelles la plus grande précision sera nécessaire ainsi que les flux qui seront les moins bien connus ou les plus sujets à discussion. Ceci a pour but d'évaluer à la fois la robustesse du résultat obtenu vis-à-vis des incertitudes sur les données et l'effet de variations dans les paramètres, notamment les moins connus (Saltelli et al. 2000). L'idée est donc dans le même temps de discuter le résultat obtenu dans un esprit de validation, de définir les axes de recherche et d'orienter l'acquisition de données, et de comparer le fonctionnement de différents écosystèmes modélisés avec le même type de modèle (Bacher 1991).

Dans le cas présent, il s'agira de quantifier l'influence des données (valeurs de terrain ou taux issus de la littérature) sur les résultats des calculs, ou même d'évaluer l'influence de certains flux sur les autres. La première interrogation répond à la question classiquement posée aux analyses de sensibilité, la seconde utilise des résultats de modèle comme des paramètres : le flux dont on veut tester l'influence, qui est un résultat du modèle, est imposé à une certaine valeur à l'aide d'une équation supplémentaire.

Techniquement, la méthode d'analyse de sensibilité basée sur une variation successive des paramètres un par un et le calcul des solutions correspondantes (Jackson & Eldridge 1992, Niquil et al. 1998, Vézina & Savenkoff 1999). Ainsi, pour mesurer l'impact d'un paramètre p sur un flux F :

- la valeur d'un paramètre est changée dans une des équations ou égalités, d'une valeur $\hat{\partial}p$

- l'analyse inverse est utilisée pour calculer le résultat correspondant
- ce résultat est comparé au résultat de référence, et l'on obtient une différence ∂F .
- la sensibilité de F au paramètre p est définie par le rapport des variations relatives relatif (Jørgensen & Bendoricchio 2001)

$$S(F,p) = [\partial F/F] / [\partial p/p]$$

Cette définition permet de s'affranchir des problèmes posés par des valeurs absolues très différentes (par exemple on peut chercher à mesurer l'influence d'un taux P/B d'une valeur initial de 0.7 an^{-1} sur un flux d'une valeur initiale de $300 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), et de comparer directement les résultats des analyses de sensibilité menées sur des paramètres différents.

Dans le cas présent, nous chercherons à évaluer l'influence de plusieurs paramètres sur plusieurs flux, et à comparer

- les paramètres entre eux sur la base de leur impact sur le résultat,
- les flux entre eux sur la base de leur sensibilité aux données.

On peut faire varier chaque paramètre testé d'une valeur relative identique (par exemple +/- 10%, Niquil et al. 1998), puis classer les résultats en fonction de la somme de leurs sensibilités relatives à ces paramètres (ce qui permet de classer les flux en fonction de leur sensibilité globale), ou encore classer les paramètres en fonction de la somme de leurs impacts sur chacun des flux (ce qui permet de classer les paramètres en fonction de leur impact global) (Leguerrier et al. 2003).

Toutes les données n'ayant pas la même incertitude, il peut être intéressant de remplacer les équations et inégalités par des équations imposant pour le paramètre testé des valeurs successives entre ses valeurs extrêmes. De plus, afin de ne pas fausser l'évaluation de l'influence de ces paramètres sur le résultat, toutes les équations sont pour cette étude transformées en inégalités : les flux seront alors tous des résultats de calculs dont la sensibilité aux paramètres pourra être évaluée (ce qui ne peut être le cas quand leur valeur est strictement imposée). Le système choisi pour référence est celui obtenu à partir du système d'inégalités, le paramètre à tester étant imposé à sa valeur moyenne à l'aide d'une équation. Puis N_p valeurs successives lui sont imposées entre son minimum et son maximum. La sensibilité de F au paramètre p est donc définie par la moyenne des sensibilités calculées pour chaque valeur intermédiaire de p entre sa valeur minimale et sa valeur maximale (Leguerrier et al. soumis) :

$$S(F,p) = \Sigma_i \{[\partial F_i/F] / [\partial p_i/p]\} / N_p$$

Chaque nouvelle valeur (changée de ∂p_i par rapport à la valeur moyenne p) permet le calcul d'un nouveau flux différant d'un écart ∂F par rapport à la valeur F obtenue avec la valeur moyenne p.

Sur le modèle du « Global Tuning Importance » (GTI) mesurant l'influence d'un paramètre sur un ensemble de résultats en sommant chacune des « tuning importances » de ce paramètre sur les variables (Solidoro et al. 2003), on peut ensuite faire la somme des variations obtenues pour obtenir l'impact global d'un paramètre : $S(p)$ (en sommant sur les résultats) ou la sensibilité globale d'un flux $S(F)$ (en sommant sur les paramètres testés) :

$$S(p) = \sum_F \|S(F, p)\|$$

$$S(F) = \sum_p \|S(F, p)\|$$

4. Transformation de la méthode de l'analyse inverse : intégration de la saisonnalité et spatialisation.

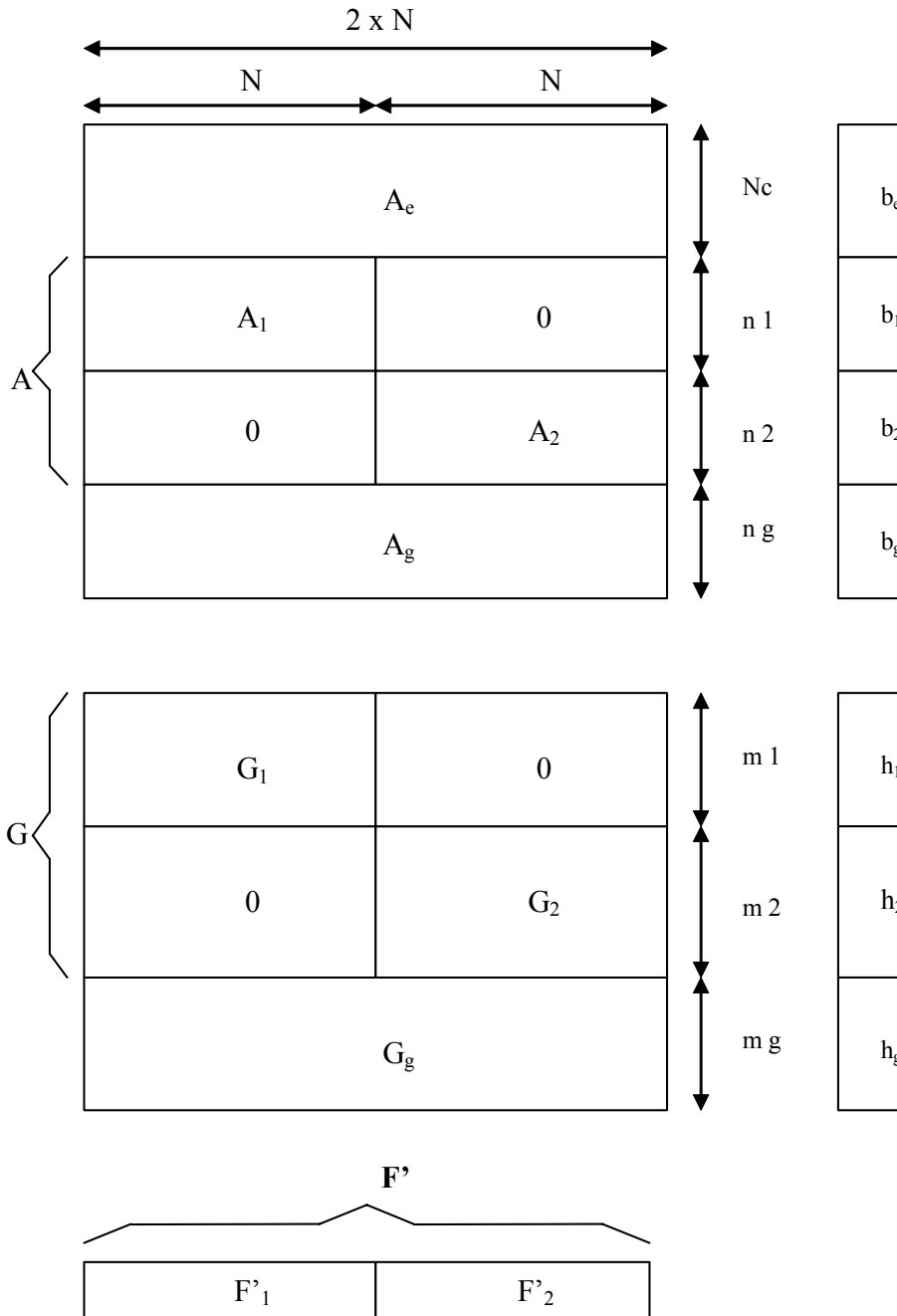
La plupart des modèles de réseaux trophiques représentent des systèmes à l'état stationnaire où toutes les variations temporelles ont été gommées. Dans le cas de systèmes tels les lagons d'atolls, particulièrement stables, une moyenne spatio-temporelle est tout à fait acceptable (Niquil et al. 1998). En revanche, la vasière de Brouage, objet d'étude du présent travail, présente des faciès très différents entre le haut et le bas de l'estran, par exemple, ainsi qu'entre les saisons hivernale et estivale.

Sans aller jusqu'à une résolution spatiale et temporelle fine, qui nécessiterait la mise en place de modèles dynamiques complexes réclamant l'estimation de trop nombreux compartiments, il est cependant possible d'envisager le couplage de modèles stationnaires établis sur des zones homogènes et pour des périodes moyennes. Cette méthode conduit à augmenter considérablement la taille des systèmes à résoudre, et le choix des zones spatiales ainsi que des saisons doit donc être effectué avec soin. Dans le cas présent, nous nous attacherons à un modèle comprenant deux saisons distinctes : « été » et « hiver », et trois zones spatiales : haut (« U » : upper), milieu (« M » : middle) et bas d'estran (« L » : lower) (détails en troisième partie concernant la vasière de Brouage et son écologie).

a) Saisonnalité

Les vasières européennes sont soumises à des variations saisonnières, visibles au niveau des fluctuations de populations et de biomasses individuelles (Bachelet 1982). La saison hivernale est celle où sont accueillis de nombreux oiseaux migrateurs (Yésou 1992), alors qu'elle est caractérisée par des productions primaire et secondaire ralenties (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Blanchard et al. 1997, Guarini et al. 1998, Evans et al. 1984, Essink et al., 1991). Une solution serait de modéliser séparément les deux saisons et de comparer

Encart II.3a
Construction des matrices pour le calcul de l'analyse inverse en couplage saisonnier



Le vecteur F est constitué de deux sous-vecteurs, F_1 et F_2 , chacun de taille N (nombre de flux du modèle *a priori*) représentant chacun les flux d'une saison. Voir le texte pour plus de précisions.

leurs comportements respectifs, comme cela a déjà été fait sur certains milieux, en utilisant des méthodes diverses (Baird & Ulanowicz 1989, Baird et al. 1998, Donali et al. 1999, Vézina & Savenkoff 1999, Savenkoff et al. 2000, Vézina et al. 2000). Le problème d'une telle méthode réside dans l'indépendance totale entre les deux calculs. Or, il s'agit ici de considérer un système en équilibre sur l'année, mais avec des variations de biomasses possibles pendant chaque saison, qui dépendraient donc les unes des autres. La « réinjection » de la variation de biomasse obtenue à l'aide du calcul sur une saison pour contraindre celle de l'autre conduirait à privilégier les résultats d'une saison sur l'autre. Nous avons donc cherché à calculer les flux de la première saison et ceux de la seconde dans une résolution commune. L'idée est d'utiliser l'analyse inverse sur un méta-vecteur [F1, F2] regroupant deux vecteurs saisonniers, F1 et F2 (Leguerrier et al. soumis). Les matrices A et G et leurs vecteurs solutions b et h sont obtenus en regroupant les données saisonnières et annuelles. En effet, certaines contraintes peuvent être imposées au niveau saisonnier, comme par exemple des taux d'assimilation qui sont instantanés vis à vis de l'échelle de temps choisie, mais d'autres ne sont connues qu'au niveau annuel: il s'agit par exemple des calculs de production obtenus par application de taux de croissance exprimés en an^{-1} . Ainsi, les matrices d'équations et d'inégalités A_1 , A_2 , G_1 et G_2 sont-elles juxtaposées pour la construction des matrices globales A_{12} et G_{12} qui sont utilisées dans un calcul classique d'analyse inverse. A_1 et G_1 agissent uniquement sur les éléments du méta-vecteur F qui correspondent à la première saison, et A_2 et G_2 sur les éléments correspondant à la deuxième saison. L'équilibre annuel est imposé par la juxtaposition de la matrice d'équilibre A_e à la matrice saisonnière A_{12} : elle relie les variations de biomasse de chaque saison, en imposant que leur somme soit nulle. Enfin, les données annuelles sont ajoutées à l'aide de la construction de matrices globales A_g et G_g qui concerneront tous les éléments de F. La figure de l'encart II.3a schématise cette explication.

b) Spatialisation

La description des mouvements de matière est importante dans les zones côtières où l'advection se combine aux phénomènes de diffusion et à ceux de déposition et remise en suspension pour aboutir à un système complexe de transport de la matière. Plusieurs études visent à décrire, avec des méthodes différentes, les mouvements de matière dans les zones côtières et océaniques. Des bilans de matière peuvent être effectués sur la base de mesures de terrain (Vézina et al. 1995, Durrieu de Madron et al. 2000, Lapouyade & Durrieu de Madron 2001, Verity et al. 2002). Ces mesures peuvent ensuite servir à calibrer des modèles résolvant les équations de transport aux dérivées partielles qui intègrent les phénomènes d'advection-

diffusion, de remise en suspension et déposition (Soetaert & Herman 1995a). Le logiciel SiAM 2D a été mis au point dans ce but, et permet de décrire les mouvements de matière dans la baie de Seine (Brenon & Le Hir 1999) et dans le bassin de Marennes Oléron (Le Hir et al. 2000). Pour la résolution numérique des équations, les équations continues sont discrétisées en utilisant des pas de temps plus ou moins fins. Des simplifications peuvent être effectuées afin de diminuer les temps de calcul en choisissant des découpages plus grossiers jusqu'à considérer un nombre réduit de boîtes et/ou un pas de temps plus long, ce qui a pour conséquence, bien sûr, de diminuer la résolution. Ces modèles spatiaux peuvent être couplés à des modèles d'écosystème, avec un nombre réduit de compartiments (Dowd sous presse) ou au contraire dans des modèles complexes intégrant un grand nombre de variables ou processus (Pace et al. 1984, Soetaert & Herman 1995b, Fulton et al. 2003a, b).

Dans le cas continu, les systèmes d'équations à résoudre sont des systèmes d'équations aux dérivées partielles, les variables étant le temps et l'espace envisagé horizontalement (Chen et al. 1999, Sherratt 2001), verticalement (Allen et al. 1998, Chifflet et al. 2001, Tian et al. 2001) ou en trois dimensions (Allen et al. 2001, Petihakis et al. 2002).

Le caractère spatial peut être agrégé en boîtes, selon un découpage horizontal (Bacher 1989, Raillard & Ménesguen 1994, Baretta et al. 1995, Soetaert & Herman 1995b, Savenkoff et al. 2001b, Fulton et al. 2004) ou vertical (Bartleson & Kemp 1990), ce qui permet de ne revenir qu'à une variable (le temps), les équations d'advection-diffusion entre boîtes étant intégrées dans un premier temps de façon à ne prendre en compte que les circulations résiduelles (Raillard & Ménesguen 1994).

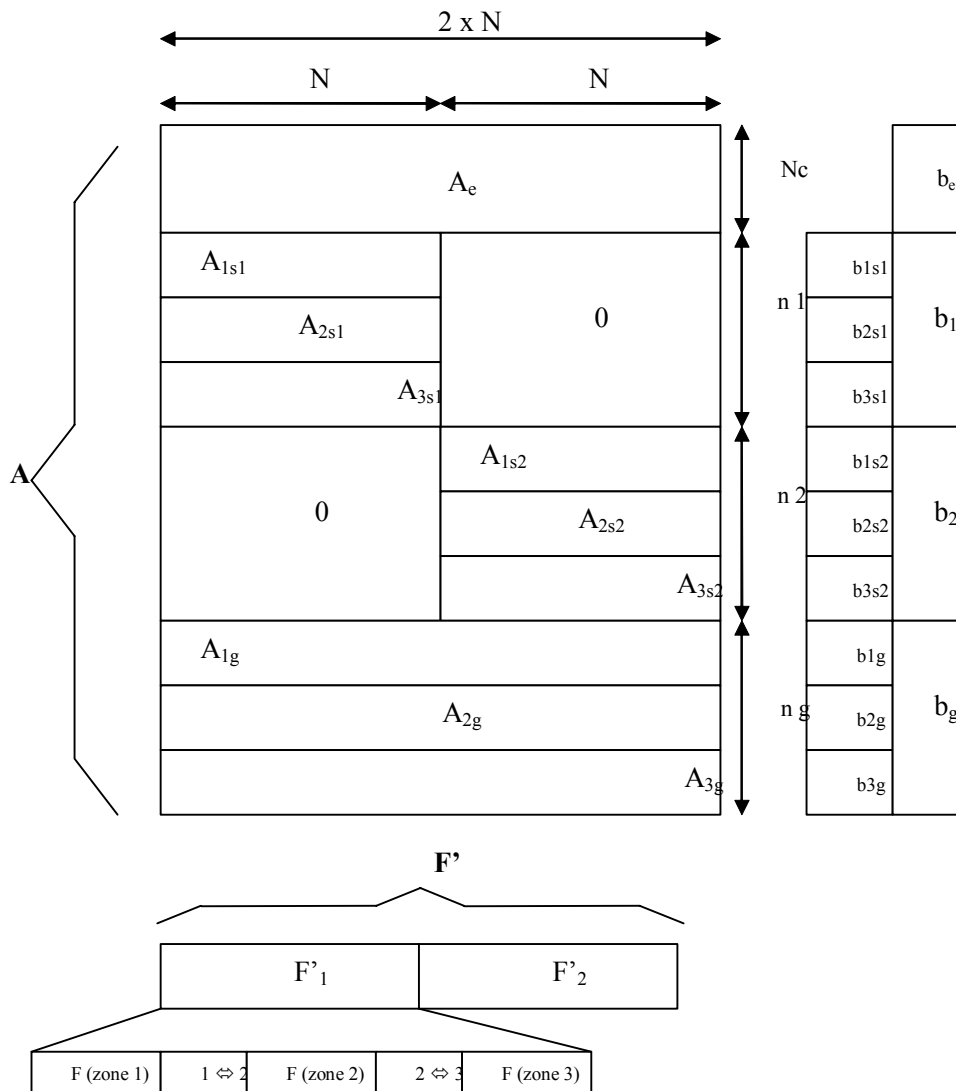
Le découpage de zones intertidales en boîtes homogènes permet donc de prendre en compte la dimension spatiale des échanges en distinguant des zones spatiales différentes (Buzzeli 1998, Buzzeli & Meyer. 1998, Sohma et al. 2000). Cependant, le modèle de simulation dynamique de Buzzelli et al. (1999), comprenant quatre boîtes spatiales et seulement 6 compartiments trophiques par boîte, requiert l'évaluation de plus de 70 paramètres et celui de Sohma et al. (2000) reste un modèle à équations aux dérivées partielles, qui requièrent aussi l'évaluation d'un grand nombre de paramètres et une bonne connaissance du comportement de chaque compartiment. Cependant, il convient de garder une résolution suffisante pour éviter une perte d'information due à une trop grande simplification (Fulton et al. 2004).

La comparaison de zones géographiques découplées est aussi possible, que ce soit en construisant sur chaque zone un modèle dynamique (Blackford et al. 2004) ou statique (Ortis & Wolff 2002a) d'écosystème.

Pour l'étude présente, nous nous baserons sur un découpage de la vasière intertidale en boîtes spatiales sur la base des connaissances locales. Dans le cas présent, la spatialisation du système est réalisée sur le modèle de Buzzelli et al. (1999) ou Sohma et al. (2000) qui découpent la zone intertidale selon son profil, le lien entre boîtes spatiales se faisant *via* la colonne d'eau. Les liens entre boîtes spatiales sont en effet nécessaires à la modélisation du réseau trophique à cette échelle découplée, puisque c'est *via* la colonne d'eau que se déplacent les éléments de la zone intertidale (microphytobenthos remis en suspension, nutriments...). Il s'agit donc en fait d'un simple dédoublement du modèle conceptuel, les compartiments équivalents étant liés d'une zone à l'autre par de nouveaux flux *a priori* (Breed et al. 2004). Les modèles conceptuels peuvent être différents d'une zone à l'autre, certains compartiments pouvant être présents seulement dans certains endroits de l'écosystème. C'est le cas, par exemple, du compartiment des mollusques cultivés dans l'écosystème de Brouage. L'intérêt de créer un tel modèle conceptuel, malgré l'allongement du temps de calcul inhérent à l'augmentation de la taille des matrices, réside, comme pour le couplage saisonnier, dans le calcul simultané des flux sur les trois zones, et donc de l'absence de préséance *a priori* d'une zone sur les autres pour le calcul. En effet, les échanges entre les zones pouvant se faire dans les deux sens, il est impossible de prédire quelle zone doit imposer son résultat à la voisine.

En se plaçant dans le cas particulier des seuls mouvements de marée le long du transect, les flux hydrologiques entre les zones spatiales peuvent être calculés à l'aide du modèle simplifié mis en place par Alice Van Houtte-Brunier (2001).

Encart II.3b
Construction de la matrice A pour le calcul de l'analyse inverse en couplage spatial



Comme pour l'encart 3a (couplage simple de deux saisons), le vecteur F est constitué de deux sous-vecteurs, F_1 et F_2 , chacun de taille N (nombre de flux du modèle *a priori*) représentant chacun les flux d'une saison. De plus, chaque sous-vecteur est constitué des flux d'échanges entre les compartiments de chaque zone, et entre les compartiment des zones deux à deux, d'où trois parties pour chaque vecteur. Ainsi, les indices des vecteurs et matrices sont écrits sous la forme : « n° de la zone 's' n° de la saison ». Seule la structure de la matrice A et ici présentée, la matrice G présente une structure comparable. Voir le texte pour plus de précisions.

D'un point de vue pratique, la construction des matrices se fait sur le modèle des accolements prévus pour la construction du modèle couplant deux saisons. De plus s'y ajoute une structure interne particulière des matrices A_1 , A_2 , A_e , A_g , G_1 , G_2 , G_g . En effet, chaque matrice peut être divisée en trois « sous-matrices » (sous vecteurs pour leurs solutions b et h) correspondant chacune à une zone spatiale : les vecteurs F_1 et F_2 sont en effet constitués de flux classés : d'abord les flux d'échanges interne à la zone n°1, puis les échanges entre les zones 1 et 2, enfin les flux internes à la zone 2 etc.... L'encart II.3b schématise ainsi la construction de la matrice A .

5. Résolution du problème des « contraintes attractives » : évolution de l'analyse inverse

La méthode de résolution (minimiser une fonction sur un espace de définition) conduit à un résultat aux limites du domaine de définition fixé par les contraintes (Figure II.1) or, on s'attendrait plutôt, dans une vision écologique du système, à obtenir des valeurs moyennes. Un résultat « sur les bords » suggère que le système est en situation extrême.

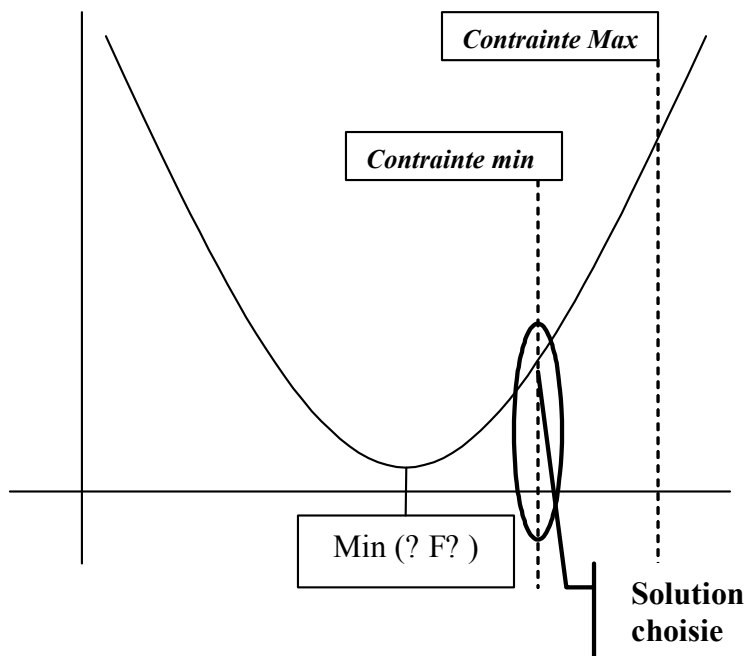


Figure II.1 : un des problèmes posés par l'utilisation du principe de parcimonie : celui des « contraintes attractives » (extrait de l'encart V.3).

Pour éviter ce phénomène, il est possible de chercher un résultat, non plus unique, mais sous une forme moyenne. La réalisation d'analyses de sensibilité permet de tester l'influence de certains paramètres sur la solution, et la robustesse de cette dernière. L'application de méthodes de Monte-Carlo permet de généraliser cette procédure en faisant varier simultanément l'ensemble des paramètres dans les limites de leur domaine de définition : au lieu d'inégalités, on construit des équations correspondant à chaque paramètre que l'on veut tester. Les paramètres sont alors considérés comme des variables aléatoires, dont chaque jeu donne naissance à un système d'équations. Une solution est liée à chacun de ces jeux. Deux populations sont alors liées : celle des jeux de paramètres possibles et celle des solutions possibles (encart II.4a).

A chaque tirage aléatoire d'un jeu de données, une solution est calculée par analyse inverse lorsque le jeu de données tiré est « compatible » (c'est-à-dire en l'absence de données contradictoires). Les résultats de calculs sont donc sous la forme de 3 matrices dont chaque colonne constitue un « individu » de l'échantillonnage réalisé. Les individus tirés dans la population des solutions possibles sont liés à ceux de la population des systèmes de données compatibles, et un troisième tirage concerne les individus de la population des systèmes de données incompatibles. On peut alors se demander :

- Quelle est la distribution des données ? Comment sont-elles réparties entre « compatibles » et « incompatibles » ? Que révèle-t-on sur le système à travers cette séparation ?
- Quelle est la distribution des résultats ? Où se situe dans cette distribution la valeur obtenue par application de l'analyse inverse classique ?
- Y a-t-il une corrélation entre les éléments des solutions (écologiquement, certains flux sont en effet positivement ou négativement liés) ?
- Dans quelle mesure les paramètres d'entrée influencent-ils les résultats ? Sur quels flux chaque paramètre est-il le plus influent ?

Encart n°II.4a
Utilisation de méthodes de Monte-Carlo couplées à l'analyse inverse

Les matrices et vecteurs A, b, G et h décrits en partie II.B sont transformés en une nouvelle matrice A_1 d'équations linéaires et son vecteur solution associé b_1 , tout en conservant une partie de la matrice G : G_1 avec son vecteur solutions h_1 . A chaque itération, A_1 et b_1 sont construits à l'aide d'un vecteur de données, D, dont chaque composante $D(k)$ est comprise entre les limites minimale et maximale du paramètre concerné : $D_{\min}(k)$ et $D_{\max}(k)$. Le vecteur D est tiré aléatoirement pour le calcul de chaque solution : il est possible d'associer une loi de probabilité à chaque composante du vecteur. Dans un premier temps, nous avons utilisé une loi uniforme. Selon la signification de leur valeur, les composantes de D sont reportées dans la matrice A (lorsqu'il s'agit de rapports de flux, par exemple une valeur de Respiration/Consommation) ou dans le vecteur b (lorsqu'il s'agit de l'évaluation directe d'un flux, par exemple une respiration, ou d'une combinaison linéaire de flux, par exemple une production).

Pour chaque répétition (i) de la procédure, les étapes suivantes sont donc exécutées :

- Un vecteur D_i est construit à l'aide du tirage aléatoire de chacune de ses composantes $D_i(k)$ entre les deux valeurs $D_{\min}(k)$ and $D_{\max}(k)$
- La matrice A_1 et le vecteur b_1 sont construits à l'aide de D_i .
- Le système est résolu en utilisant la méthode de l'analyse inverse décrite en II.B.2, avec $A=A_1$, $b=b_1$, $G=G_1$, $h=h_1$.
- Les vecteurs solution (F_i) et données (D_i) sont alors adjoints aux matrices de données et solutions : DT et FT.
- Il peut arriver que les équations et inégalités construites ne soient pas compatibles entre elles : en ce cas la solution ne peut pas être calculée, et le vecteur de données D_i est adjoint à la matrice des données incompatibles DT_{incomp} .
- La succession est arrêtée lorsque le coefficient de variation (CV) obtenu pour la moyenne des solutions est inférieur à une valeur arbitrairement choisie. Ce CV sur l'évaluation de la moyenne peut être rigoureusement calculé en employant une méthode de bootstrap (CVb), ou estimé par la valeur "écart-type/ $\sqrt{\text{taille}}$ " (CVe) (Scherrer1984). Les moyennes des composantes de FT ayant une moyenne inférieure à $0.05 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ ont été éliminées du calcul à cause de leur trop grande variabilité pour une significativité somme toute négligeable (ces flux sont considérés comme nuls pour le système). La plus forte valeur des composantes de CV est alors retenue comme CV_{moyen} pour le test d'arrêt.

Les résultats obtenus sont donc sous la forme de 3 matrices dont chaque colonne constitue un « individu » de l'échantillonnage réalisé à l'aide d'une méthode de Monte-Carlo :

- DT_{inc} est un tirage dans la "population" des systèmes de données incompatibles
- DT est un tirage dans la population des données compatibles, sans lien *a priori* entre les individus qui le composent
- FT est un tirage dans la population des solutions possibles, dont chaque individu est lié à un individu de DT.

Les questions posées sont alors les suivantes :

- Quelle est la distribution des résultats. Comment les données sont-elles réparties entre les « compatibles » et les « incompatibles » ? Que révèle-t-on sur le système à travers cette séparation ?
- Y a-t-il une corrélation entre les éléments de F (écologiquement, certains flux sont en effet positivement ou négativement liés) ?
- Dans quelle mesure les paramètres influencent-ils les résultats ? Sur quels flux chaque paramètre est-il le plus influent ?

Les premières questions peuvent être traitées au moyen d'analyses multivariées: des Analyses en Composantes Principales (ACP) on été effectuées sur les matrices FT, considérées comme matrices de descriptions quantitatives d'un grand nombre d'individus.

La question de l'influence des données sur les résultats peut être étudiée *via* différents moyens : des régressions multilinéaires sur chacun des termes de FT en fonction de la matrice totale DT, ACP conjuguée sur la matrice [FT, DT], ou ACP sur FT avec variables instrumentales (DT).

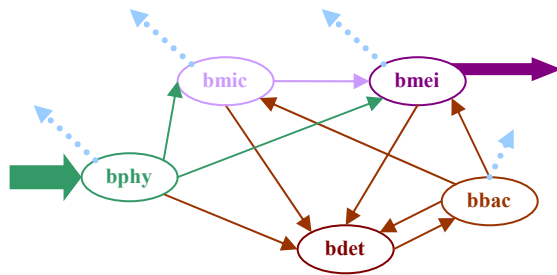
Ces dernières questions peuvent être traitées au moyen d'analyses multivariées illustrées dans le cas d'un petit exemple théorique (encart II.4a). Les paramètres décrivent pour la plupart tout le spectre de leurs valeurs possibles. Pour certains, des plages de valeurs sont toujours incompatibles avec le reste du système d'équations et d'inégalités. De plus, des combinaisons de paramètres s'avèrent aussi incompatibles. Ainsi, dans le cas de l'exemple théorique, 18 399 systèmes sur les 46 642 construits, soit 39%, conduisaient à des résultats. Le nombre de résultats nécessaires pour évaluer des valeurs moyennes est évalué à l'aide de l'étude de la statistique de la moyenne des résultats par une méthode de rééchantillonnage « bootstrap ». Le coefficient de variation lié à l'estimation de la moyenne décroît avec le nombre d'individus utilisé pour calculer la moyenne. Ainsi, on obtient un coefficient de variation inférieur à 10% à partir de 200 résultats, inférieur à 5% à partir de 500 résultats, inférieur à 1% à partir de 15 000 résultats. Ces quantités dépendent bien sûr du système utilisé, et la méthode « bootstrap » requiert un long temps de calcul. Pour effectuer un test d'arrêt dans le tirage des systèmes d'équations et le calcul de leurs résultats, il est plus rapide d'utiliser l'estimateur « écart-type/ $\sqrt{\text{taille}}$ », dont on a vérifié la qualité de l'estimation (encart II.4b). On considère que la qualité du résultat est satisfaisante pour un coefficient de variation de l'estimation de la moyenne inférieur à 5%.

Des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été effectuées sur les matrices solutions, considérées comme matrices de descriptions quantitatives d'un grand nombre d'individus. La question de l'influence des données sur les résultats peut être étudiée *via* différents moyens : des régressions multilinéaires sur chacun des flux en fonction des données, ACP conjuguée sur les solutions et les données, ou ACP sur les solutions en considérant les données comme des variables instrumentales. Les résultats présentés en encart II.4b sont assez triviaux, vu la simplicité du modèle utilisé : 5 paramètres testés pour le calcul de 19 flux ne laissent pas planer un grand mystère sur les corrélations attendues entre paramètres et résultats, d'autant plus que certains paramètres, tels la valeur de la production primaire, donnent directement la valeur des flux correspondant. Moins triviale était la corrélation entre indices calculés pour chaque résultat. On n'est pas étonné du lien entre TST, puissance et ascendance, mais il est intéressant de noter que l'ascendance interne, la synergie et la norme du résultat sont très liées. Les figures suivantes présentent les résultats des projections selon les trois premiers axes de l'ACP sur les indices obtenus. Elles permettent notamment de grouper : la norme, la synergie et l'ascendance interne ; la puissance, l'ascendance et le TST, la capacité de développement, la production primaire, la capacité de développement interne, et enfin la redondance et la redondance externe de dissipation.

Encart II.4b

Application de la méthode « mcia » (« Monte-Carlo Inverse Analysis ») à un petit modèle théorique

Modèle a priori : 19 flux entre 5 compartiments

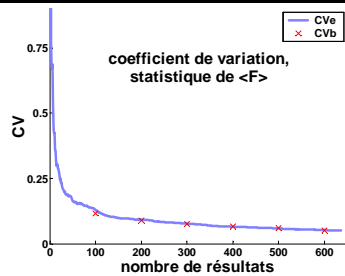


Équations et inégalités

	classique	MCIA
Equations	5 (équilibres de masse)	11 = 5 + 6
Inégalités	22 = 2 x 11	10 = 2 x 5

6 des 11 doubles inégalités (min, max) sont transformées pour la méthode mcia en équations : ce sont les paramètres testés du tableau ci-dessous.

Résultat préliminaire : nombre d'itérations nécessaires

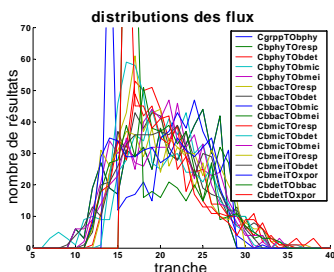


La statistique de <F> est utilisée pour évaluer la qualité du résultat. Les valeurs du coefficient de variation estimées (CVe) sont en accord avec celles calculées à l'aide d'un ré échantillonnage de type « bootstrap » (CVb, calculé tous les 100 résultats). Le critère d'arrêt pourra donc être basé sur un calcul automatisé à partir de l'estimation directe, plus rapide.

Le nombre de résultats nécessaires pour avoir un coefficient de variation inférieur à 10% est d'environ 200, inférieur à 5%, d'environ 500, inférieur à 1%, d'environ 15 000. Les calculs qui suivent sont menés à partir de matrices obtenues sur le critère d'arrêt : « obtention d'un coefficient de variation inférieur à 5% ».

Etude des résultats obtenus : un résultat moyen

Paramètre testé	Mini	Maxi	Moyenne (MCIA)	Remarques	Obtenu par IA classique	Remarques
Production primaire	150	350	273.21		150	Valeur minimale
Production bactérienne	75	125	97.23		75	Valeur minimale
GE (P/uptake) bactérienne	10%	50%	40%	Incompatibilité des valeurs minimales	50%	Valeur maximale
Production de la méiofaune	1.62	18.84	10.05		18.84	Max (exportée)
Respiration de la méiofaune	7.44	66	34.42		24.37	
GE (P/C) de la méiofaune	10%	60%	35%		11%	



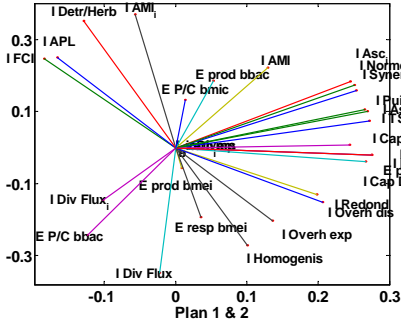
Les valeurs des paramètres sont dans le résultat moyen des valeurs intermédiaires, alors qu'elles étaient souvent égales aux bornes dans le résultat obtenu par analyse inverse classique. En cela, l'objectif de se rapprocher d'une solution moyenne en s'écartant des bornes des contraintes est atteint.

A partir d'une distribution uniforme des données, le résultat obtenu a une distribution très centrée (figure ci-contre : répartition des flux par tranche de valeur). Ces « tranches » sont sans unité et sont déterminées par un découpage du domaine de valeurs prises par chaque flux : leurs limites ont des valeurs différentes pour chaque flux.

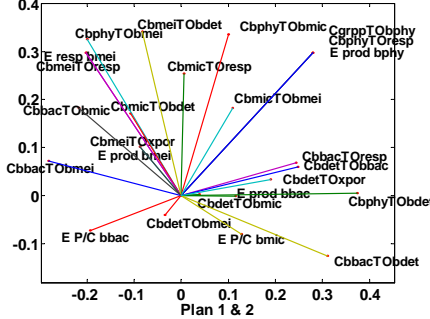
Etude des résultats obtenus : analyses multivariées

Des analyses multivariées permettent d'étudier les résultats obtenus et l'interdépendance des paramètres, des flux et des indices de l'analyse des réseaux :

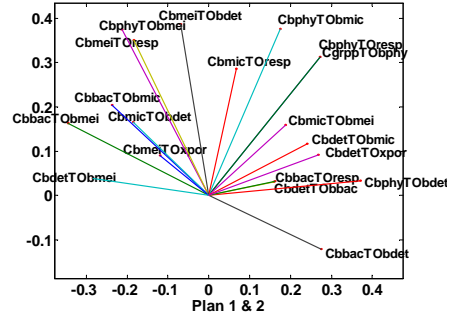
ACP (Ind, Equ), projection des variables, qualité: 66%



ACP conj (param, flux), qualité de projection: 46%



ACPVI (Flux, param), qualité: 59%



L'ACP sur les indices et les paramètres (équations) montre une forte corrélation entre certains indices. Remarque : La corrélation entre la norme, l'ascendance interne et la synergie peut apporter des arguments en faveur de l'utilisation du principe de parcimonie (Cf. V.A.3.a)

Une ACP sur les paramètres et les flux fait apparaître les liens (triviaux dans le cas d'un modèle réduit comme celui-ci) entre les paramètres et les flux : le paramètre « production primaire » (E prod bphy) conditionne bien sûr la valeur des flux « production primaire brute » et « respiration des producteurs primaires ». L'efficacité de production des bactéries est inversement corrélée à la respiration, la production et l'uptake de ce compartiment. On observe aussi que le broutage de la méiofaune est plus lié à la respiration qu'à la production de ce compartiment.

Les paramètres expliquent 74% de la variabilité des individus de FT. L'ACP de FT avec les paramètres pour variables instrumentales (qui expliquent 74% de la variabilité des individus de FT) fait ressortir l'interdépendance de certains flux, comme la plupart des flux liés à la méiofaune, sauf leur consommation de microfaune

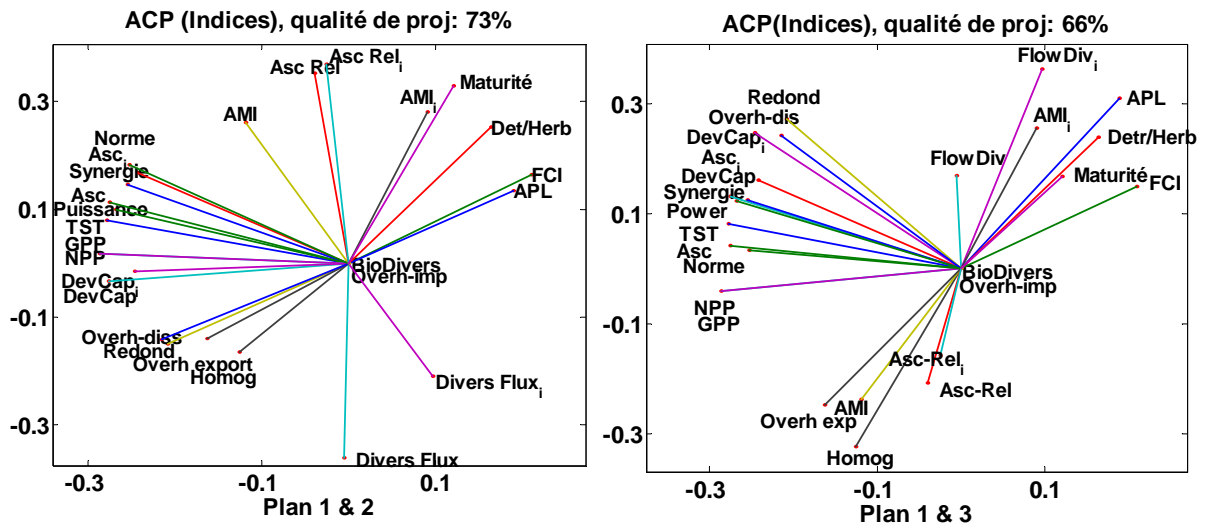


Figure II.2 : projection selon le plan des axes 1 & 2 et 2 & 3 des indices calculés pour différents résultats obtenus par analyse inverse sur le modèle de l'encart 4b.

L'objectif initial du développement de cette méthode était de résoudre le problème des « contraintes attractives ». Sur ce plan, l'objectif est atteint, cependant, le principal problème de cette méthode est le temps de calcul nécessaire. A chaque tirage aléatoire, un résultat doit être calculé par analyse inverse. Sur de petits modèles (moins d'une cinquantaine de flux), il faut déjà plusieurs heures pour lister un nombre de jeux de paramètres statistiquement intéressant : chaque calcul demande quelques secondes, qui, multipliées aux nombreux calculs nécessaires, représentent un temps non négligeable. En effet, la détection des systèmes incompatibles demande autant de temps que la résolution des systèmes compatibles... En conséquence, l'utilisation de la méthode sur le modèle complet d'écosystème n'a pas été menée et demanderait un travail supplémentaire d'optimisation des algorithmes.

Les analyses de sensibilité « simples » suffisent à répondre aux premières questions que l'on se pose sur le comportement des résultats en fonction de certains paramètres. La réduction du temps de calcul permettrait d'utiliser cette méthode pour d'une part faire des analyses de sensibilité croisées de manière automatique et exhaustive, d'autre part présenter un modèle final avec sa variabilité globale : un nuage de modèle finaux, et enfin de représenter de la même façon l'ensemble de fonctions globales de l'analyse des réseaux.

Les travaux méthodologiques conduits sur la méthode de l'analyse inverse ont permis d'adapter cette dernière afin de calculer d'un même coup les valeurs des flux et leurs intervalles de confiance. Le principe consiste à résoudre un système où les anciennes inégalités ont été remplacées par des équations dont les paramètres varient aléatoirement et simultanément afin de décrire l'ensemble des combinaisons de valeurs possibles. Une telle méthode permet de s'affranchir du problème des « contraintes attractives » inhérent à la minimisation d'un polynôme convexe de degré 2 (la norme) sur un domaine de définition fermé.

La méthode ainsi mise au point donne des résultats satisfaisants sur de petits modèles mais n'a pas encore été appliquée aux modèles complets de réseaux trophiques présentés ci-après en partie

C. ÉTUDE DES RESEAUX TROPHIQUES : PROPRIETES EMERGENTES ET INDICES SYNTHETIQUES.

Une fois le réseau trophique obtenu, il est certes intéressant de l'étudier de manière directe, mais les systèmes obtenus sont souvent complexes et les propriétés émergent de ces descriptions touffues ne sont pas apparentes à première vue (Pimm 1982). De plus, seuls les flux directs sont apparents, et les liens indirects qui relient les compartiments peuvent avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement du réseau trophique (Patten 1991, 1992) voire dominer les premiers (Pahl-Wostl 2000).

1. Remarques préliminaires

De nombreux indices ont été mis au point pour l'étude des réseaux trophiques, par des auteurs différents, dans le cadre de philosophies différentes et sous des présentations variées. Les objectifs de l'analyse des réseaux sont d'une part de donner sous forme synthétiques une caractérisation des réseaux obtenus, en termes de dimension et d'organisation par exemple, et d'autre part d'étudier les liens entre les compartiments en tenant compte de toutes les relations intermédiaires. Le présent chapitre a pour objectif de réaliser une synthèse de ces indices rencontrés dans la littérature et utilisés pour étudier les réseaux trophiques modélisés sous la forme de graphes orientés et quantifiés. Certains d'entre eux seront ensuite appliqués aux modèles obtenus dans le cadre du présent ouvrage.

a) Formalisme

Les modèles de réseaux trophiques sont décrits à l'équilibre par une matrice de flux de transferts : F dont les termes F_{ij} désignent la valeur des flux des compartiments sources (j) vers leurs compartiments cibles (i).

Le formalisme choisi est différent de celui employé par Ulanowicz (Ulanowicz 1984, Szyrmer & Ulanowicz 1987, Kay et al. 1989, Ulanowicz & Norden 1990 ...) Nous avons choisi la représentation utilisée par d'autres auteurs (Finn 1976, Higashi et al 1993a, b, Patten & Higashi 1995 ...) qui désignent les sources par les numéros de colonne des matrices et les cibles par les numéros de lignes (Tableau II.1).

Remarque sur les notations :

Il est déjà peu simple de naviguer d'une formalisation à l'autre en fonction des notations adoptées par les différents auteurs. L'anglais servant de base à la plupart des abréviations et notations utilisées dans les ouvrages, nous avons gardé cette langue pour la dénomination de nombreux termes. Ainsi, même si à chaque fois une traduction est donnée, ce sont les termes anglais qui servent de base pour les notations symboliques et abrégées.

Sources Cibles	1	2	.	.	N	N+1
1	Echanges internes					Import. & GPP
2						
.						
.						
N						
N+1	Exportations					
N+2	Respirations					

Tableau II.1 : matrice descriptive d'un réseau trophique décrit à l'aide d'une méthode statique. Les numéros de colonne de 1 à N désignent les compartiments sources, les numéros de ligne de 1 à N les compartiments cibles. « Import. » abrège le terme « importations », « GPP » est utilisé pour désigner la production primaire brute (« gross primary production »).

b) Indices de taille

Dans ce qui suit, nous nous attacherons à la description d'un réseau trophique modélisé selon une méthode statique, comprenant N compartiments entre lesquels la matière circule. Le nombre de flux impliqués dans cette circulation sera noté N_f . Les compartiments seront désignés par leurs numéros de 1 à N. Leurs biomasses par le vecteur B : B(i) est la biomasse du compartiment n^oi.

La matrice de base utilisée sera la matrice F décrite dans le tableau II.1. Elle sert tout d'abord à calculer les « throughputs » ou « activités » des compartiments : somme des termes entrant (T_{in}) ou somme des termes sortant (T_{out}). Dans le cas d'un système à l'équilibre, ces valeurs sont égales, nous parlerons simplement du throughput : T. Le TST ou « Total System Throughput » est égal à la somme de tous les flux du système (Kay et al. 1989). Cette définition (somme de tous les flux) présente l'intérêt d'être valable que le système soit ou non à l'équilibre : en effet, des définitions antérieures désignaient sous le nom de TST la somme des flux entrant dans tous les compartiments (Finn 1976) ou, dans le cas de l'équilibre, la somme de tous les throughputs (Ulanowicz 1984). Nous désignerons ces derniers termes par

TST_{in} (somme de tous les flux entrant), et TST_{out} (somme de tous les flux sortant). Patten (1995) désigne aussi par TST ce que nous appellerons ici TST_{out}. Nous avons :

$$TST = TST_{in} + \Sigma(\text{exportations du système}) = TST_{out} + \Sigma(\text{importations du système})$$

Le TST compte donc deux fois les échanges du système avec l'extérieur : à l'importation et à l'exportation, mais a le mérite de rester le même quel que soit le point de vue (perspective des flux entrants ou « inputs » ou des flux sortant ou « outputs », Kay et al. 1989). Il est souvent désigné pour représenter la taille du réseau trophique (Ulanowicz 1984), mais il faut aussi garder à l'esprit qu'il est très lié au niveau d'agrégation choisi (Kay et al. 1989, Han 1997), et ne pourra donc être directement comparé qu'entre des réseaux modélisés sur la même base conceptuelle (même nombre de compartiments, agrégés de la même façon).

De plus, nous désignerons par $T_{i_{in}}$ la somme des flux entrant dans un compartiment venant d'autres compartiments du réseau et par $T_{i_{out}}$ la somme des flux sortant d'un compartiment vers d'autres compartiments du réseau (T_i : « Throughput » interne).

L'ensemble de ces indices est résumé dans le tableau II.2

Sources Cibles	<i>1</i>	<i>2</i>	.	.	<i>N</i>	T_{i_{in}}	<i>N+1</i>	T_{in}
<i>1</i>	<i>Echanges internes</i>					T_{i_{in}} (1)	<i>Import.</i> & <i>GPP</i>	T_{in} (1)
<i>2</i>						T_{i_{in}} (2)		T_{in} (2)
.						.		.
.						.		.
<i>N</i>						T_{i_{in}} (N)		T_{in} (N)
T_{i_{out}}	T_{i_{out}}(1)	T_{i_{out}}(2)	.	.	T_{i_{out}}(N)	TST _{i_{in}} TST _{i_{out}}	<i>Input</i>	TST _{in}
<i>N+1</i>	<i>Exportations</i>					<i>Output</i>	<i>Sommes</i>	
<i>N+2</i>	<i>Respirations</i>					<i>Resp</i>		
T_{out}	T_{out} (1)	T_{out} (2)	.	.	T_{out} (N)	TST _{out}		TST

Tableau II.2: description schématique des « throughputs » pour un réseau modélisé à l'aide d'une méthode statique.

2. Organisation générale des écosystèmes : indices thermodynamiques

A partir des lois générales de la thermodynamique émerge une description structurale des réseaux trophiques. Ulanowicz (2000) discute notamment les aspects de croissance et de développement à l'aide d'analogues écologiques des fonctions thermodynamiques et de la théorie de l'information. L'Ascendance est la plaque tournante de son analyse des écosystèmes (Ulanowicz 1997). Nous allons voir que de nombreuses fonctions ont été évoquées sur la base de l'observation des lois de la thermodynamique.

Nous nous plaçons pour la synthèse suivante dans le cadre de réseaux à l'équilibre.

Remarques préliminaires : les logarithmes utilisés, notés log, sont les log en base 2 (Perez-España & Arregun-Sanchez 1999, Allesina & Bondavalli 2003). On rappelle que le TST est pris dans l'acceptation postérieure à 1989 : somme de tous les flux.

a) Quantité d'information

Ulanowicz & Norden (1990) retracent la conception des indices adaptés de la thermodynamique et de l'analyse des réseaux en se référant à MacArthur (1955 in Ulanowicz & Norden 1990) et Rutledge et al. (1976 in Ulanowicz & Norden 1990).

Mac Arthur utilise la fraction des flux sortant des compartiments pour définir, sur la base des indices de diversité de Shannon-Wiener, le terme de **diversité des flux** :

$$Df = -\sum_{i,j} \frac{F_{ij}}{T_j} \log\left(\frac{F_{ij}}{T_j}\right)$$

Les indices de Shannon-Wiener sont utilisés notamment pour la définition de la diversité biologique, ici **diversité des biomasses** :

$$Db = -\sum_i \frac{B_i}{B} \log\left(\frac{B_i}{B}\right) \text{ où } B \text{ représente la biomasse totale, soit la somme de toutes les}$$

biomasses.

Rutledge et al. (1976) réinterprètent l'idée de MacArthur et définissent l'entropie statistique d'un système comme mesure de la redondance fonctionnelle dans un système :

$$\text{En posant } Q_j = \frac{\sum_i F_{ij}}{\sum_{i,j} F_{ij}} = \frac{T_{out_j}}{TST} \text{ la probabilité pour unité d'énergie du réseau de passer}$$

à travers le compartiment j. Ils calculent l'entropie H : $H = -\sum_j Q_j \cdot \log Q_j$

On écrit alors la quantité d'information mutuelle, ou AMI (« average mutual information ») (après simplification de la formule proposée dans Ulanowicz & Norden 1990)

$$AMI = \sum_{i,j} \frac{F_{ij}}{TST} \cdot \log\left(\frac{F_{ij} \cdot TST}{Tin_i \cdot Tout_j}\right) = \sum_{i,j} \frac{F_{ij}}{TST} \cdot \log\left(\frac{F_{ij} \cdot TST}{T_i \cdot T_j}\right)$$

Le problème des mesures de l'information est qu'elles sont sans dimension. Le TST est donc choisi pour « dimensionnaliser » ces indices, et l'on obtient :

- l'ascendance A : $A = TST \cdot AMI$
- la capacité de développement C : $C = TST \cdot H$

C est une borne supérieure pour A, et la différence entre les deux termes est due à la fois à la redondance structurale R et aux dépenses d'information lors des échanges avec l'extérieur : les « overheads » ou surcoûts / charges d'échanges avec l'extérieur (Ulanowicz & Norden 1990, Ulanowicz 1997). Ces derniers sont divisés en « overheads » à l'importation, à l'exportation, et de dissipation (dû à la respiration).

En rappelant que les termes F_{ij} représentent :

- pour $j = N+1$: les importations du système
- pour $i = N+1$: les exportations du système
- pour $i = N+2$: les respirations des compartiments

Notons Θ les « overheads » : on aura Θ_I : « overheads » à l'importation, Θ_E « overheads » à l'exportation et Θ_R « overheads » de dissipation, que nous désignerons en français, faute de mieux, par « redondance externe » à l'importation, à l'exportation, et de dissipation, tout en gardant le symbole Θ employé par Ulanowicz et Norden (1990).

$$\Theta_I = -\sum_{i=1}^N T_{i,N+1} \cdot \log\left(\frac{T_{i,N+1}^2}{Input \cdot Tin_i}\right)$$

$$\Theta_E = -\sum_{j=1}^N T_{N+1,j} \cdot \log\left(\frac{T_{N+1,j}^{12}}{Output \cdot Tout_j}\right)$$

$$\Theta_R = -\sum_{j=1}^N T_{N+2,j} \cdot \log\left(\frac{T_{N+2,j}^{12}}{Resp \cdot Tout_j}\right)$$

Remarque : on peut aussi définir une ascendance interne A_i et une capacité de développement interne C_i , qui ne prennent pas en compte les échanges avec l'extérieur du système. En ce cas, la différence entre les deux sera égale à la redondance R.

Les indices ainsi définis peuvent être interprétés en terme de développement des réseaux trophiques. D'une manière générale, des « overheads » faibles sous-entendent une plus grande organisation du système : Ulanowicz (1997) suggère que les réseaux trophique en évolution tendent à acquérir une plus grande organisation, des circuits plus efficaces, et donc une plus grande ascendance. Cette interprétation en terme de maturité a été discutée par Christensen (1995), selon qui ascendance et maturité seraient même négativement corrélées. L'indice d'ascendance relative (A/C) peut être interprétée dans le cadre de l'étude de la dépendance des réseaux vis-à-vis des facteurs externes. En effet, l'ascendance relative interne (A_i/C_i) ne prend pas en compte les échanges du système avec l'extérieur. L'écart entre ces ascendances relatives ($A/C - A_i/C_i$) représente donc le degré de dépendance des systèmes aux facteurs exogènes et aux systèmes écologiques et physiques adjacents (Baird *et al.* 1991). D'après Heymans *et al.* (2002), un plus grand niveau d'organisation impliquerait aussi une capacité d'adaptation diminuée.

b) Evolution des écosystèmes : « goal functions »

Dans la recherche d'une évaluation de la maturité des écosystèmes, différentes fonctions ont été proposées, qui tendraient vers un optimum au fur et à mesure du développement de ces écosystèmes. Ces fonctions ont été appelées « fonctions-objectifs » ou « goal functions » et ont été introduites pour donner une vision holistique des écosystèmes, sur la base de fonctions mesurant notamment la distance d'un système à son équilibre thermodynamique (Bastiatoni 1998).

Diverses fonctions ont ainsi été avancées pour décrire l'état de maturation des systèmes, qui auraient tendance à (synthèses de Patten 1995, Bendoricchio & Jørgensen 1997) :

- maximiser la puissance ou la puissance circulant dans le système (Lotka, 1924, Odum & Pinkerton 1955)
- minimiser l'entropie totale (Glansdorff & Prigogine, 1971)
- maximiser la production d'entropie (Ludovisi & Poletti 2003a)
- maximiser les temps de rétention (Cheslak & Lamarra 1981)
- maximiser l'ascendance (Ulanowicz 1986)
- minimiser l'ascendance, au contraire (Christensen 1995, Aoki 1997)
- maximiser la biomasse (Margalef 1968)
- maximiser les effets indirects (Patten 1995, Fath & Patten 1998, 1999, Fath 2004)
- maximiser l'énergie (« embodied energy » Odum 1983)
- maximiser l'exergie stockée (Mejer & Jørgensen 1979, Ludovisi & Poletti 2003b)
- maximiser l'exergie dissipée (Schneider & Kay 1993, 1994)

Perez-España & Arregun-Sanchez (1999) proposent ainsi un index de maturité pour les écosystèmes qu'ils baptisent « U », basé sur l'incertitude dans la détermination du chemin suivi par une particule dans le système et l'habilité du système à recycler la matière détritique :

$$U = \sum_i \frac{F_{i,\text{det}}}{TST} \cdot \left(\sum_{i,j} \frac{F_{ij}}{TST} \cdot \log \frac{F_{ij}}{TST} \right) \text{ où 'det' représente le ou les compartiment(s)}$$

détritique(s). En calculant cet indice pour divers systèmes, ils sont arrivés à la conclusion que les systèmes immatures sont plus stables que les systèmes matures (Perez-España & Arregun-Sanchez 2001).

Discutant l'assertion de Baird et al. (1991) et Baird & Ulanowicz (1993) selon qui une plus grande ascendance relative était liée à une plus grande maturation, Aoki (1997) compare le Throughput interne TST_i , la quantité mutuelle d'information AMI, et deux mesures possibles de l'entropie (Rutledge et al. 1976, Ulanowicz & Norden 1990) pour les réseaux trophiques de différents lacs. L'évolution normale de ces derniers étant considérés comme allant d'un état oligotrophe à un état eutrophe, l'eutrophisation est choisie comme un repère pour la maturation des systèmes. Lors de cette maturation, ou tout au moins lors d'un processus d'eutrophication, l'AMI aurait tendance à diminuer, les throughputs internes et l'entropie à augmenter. C'est ainsi que l'on parle de la production d'entropie comme d'un indice écologique possible de la maturation d'un écosystème (Ludovisi & Poletti 2003a).

L'exergie (Ex) est une fonction de plus en plus utilisée pour décrire l'état d'un système (Marques et al. 1997, Bendoricchio & Jørgensen 1997, Ray et al. 2001, Jørgensen & Marques 2001, Ludovisi & Poletti 2003b, Marques & Jørgensen 2002, Fath & Cabezas 2004). Son expression basée sur les concentrations relative des espèces présentes dans le système a été simplifiée (Jørgensen et al. 1995) selon la formule suivante :

$$Ex = \sum_i \beta_i c_i \text{ où les coefficients } \beta \text{ ont été calculés selon le degré de complexité des}$$

organismes (en fait selon la quantité d'information portée par leur ADN, Marques et al. 1997, Jørgensen 1999). L'exergie d'un système est donc une mesure de la qualité de ses composants, et une augmentation d'exergie peut être accompagnée d'une diminution de biomasse et vice-versa, remettant en cause l'assertion peut-être trop simple de Margalef (1968) qui associait maturité et forte biomasse.

Ces différentes fonctions sont liées (Fath et al. 2001) mais encore difficiles à unifier dans une théorie unique (Jørgensen & Müller 2000b).

3. Suivi de la matière au sein des écosystèmes : Analyse « Input-Output » et dérivés

Afin de formaliser l'étude des transferts de matière et d'énergie dans les réseaux trophiques, Hannon (1973) appliqua la méthode d'analyse « entrées-sorties » ou « input-output » jusque là utilisée en économie (Leontief 1936, 1951), initiant la tendance de la normalisation par les activités (« throughflows » ou « throughputs ») des compartiments. Cette méthode, permettant de prendre en compte les passages directs et indirects de matière entre les compartiments a conduit à la mise au point de nombreux indices synthétiques : indice de recyclage de Finn et longueur moyenne de chemin (Finn 1976), matrices structurelles 'input' et 'output', position trophique moyenne des compartiments, étude du recyclage (Ulanowicz 1984, 1986, Szymer & Ulanowicz 1987, Ulanowicz & Norden 1990, Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997, Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002).

Deux formalismes parallèles permettent d'étudier les réseaux : selon un point de vue rétrospectif ou causal (« backward case » ou « output analysis ») ou selon un point de vue prospectif ou conséquentiel (« forward case » ou « input analysis »).

a) Tableau des matrices et indices dans les deux formalismes

Le tableau suivant (II.3) constitue une synthèse des matrices et indices utilisés pour décrire les transferts de matière dans les écosystèmes décrits à l'équilibre sous la forme matricielle présentée dans les tableaux II.1 et II.2.

Remarques sur les notations :

δ_{ij} : symbole de Kroneker

- si $i=j$, $\delta_{ij} = 1$
- si $i \neq j$, $\delta_{ij} = 0$

I : matrice unité : diagonale de 1

	« Backward »	« Forward »
Principe	Connaissant les sorties du système, on remonte aux entrées qui ont été nécessaires	Etude du devenir des entrées : on suit la matière un fois entrée dans le réseau
Origine	En économie, Leontief (1936, 1951) étudie les diagrammes de flux économiques sous l'angle de la demande en biens de consommation.	En économie, Augustinovicz (1970) étudie le devenir des entrées vers leur destination
Application à l'Ecologie	Hannon (1973) : Analyse des Flux (« Flow Analysis »)	Finn (1976), Patten (1976) : Analyse Compartmentale (« Compartmental Analysis »)
Matrices de base <i>(Elles seront utilisées dans les calculs des coefficients)</i>		
Les flux comme fraction des Throughputs	G1 : matrices des flux pondérés par les entrées (« fractional inflow matrix »), obtenue en normalisant chaque flux par l'entrée du compartiment cible : $G1_{ij} = F_{ij} / Tin_i$	G2 : matrice des flux pondérés par les sorties (« fractional outflow matrix »), obtenue en normalisant chaque flux par la sortie du compartiment source : $G2_{ij} = F_{ij} / Tout_j$
Matrices structurales	N1 = $(I-G1)^{-1}$ inverse de Leontief ou matrice structurale des entrées (« input structure matrix »)	N2 = $(I-G2)^{-1}$ inverse d'Augustinovicz ou matrice structurale des sorties (« output structure matrix »)
Interprétation de N	Les termes N_{ij} contiennent l'ensemble des relations, directes et indirectes entre les compartiments j et i Nous parlerons de relations intégrées.	
	$N1_{ij} =$ a) quantité de $Tout_j$ requise pour produire une unité en sortie de i b) nombre de fois qu'une unité de matière arrivant en i a transité à travers j	$N2_{ij} =$ a) sortie générée dans i par une unité de $Tout_j$ b) nombre de fois qu'une unité de matière sortant de j passera par i avant de quitter le système
Attributs des compartiments <i>(Certains indices concernent les compartiments de façon individuelle)</i>		
Turnover rates	<i>Vitesse à laquelle la matière quitte le compartiment. Unité : temps⁻¹</i>	
	$- Tin_i / B_i$	$- Tout_j / B_j$
Turnover times	<i>Temps mis par le stock original pour passer à travers le compartiment. Unité : temps</i>	
	$- B_i / T_i$	$- B_j / T_j$
Recyclage	Taux de recyclage dans Tin : $c_{ii} = \frac{N1_{ii} - 1}{N1_{ii}} / Tin_i$	Taux de recyclage dans $Tout$: $c_{jj} = \frac{N2_{jj} - 1}{N2_{jj}} / Tout_j$
	Efficacité de recyclage $re_{ii} = \frac{N1_{ii} - 1}{N1_{ii}} = \frac{N2_{jj} - 1}{N2_{jj}} = re_{jj}$	

Longueur des trajets	Somme des lignes de N1 : vecteur d'« inflow path length » : pénétration des apports exogènes et endogènes vers j dans le réseau : jusqu'où vont-ils ? $PL1_i = \sum_j N1_{ij}$	Somme des colonnes de N2 : vecteur d'« outflow path length » : trajet suivi par la matière avant d'arriver en i. $PL2_j = \sum_i N2_{ij}$
Relations bilatérales (Les relations des compartiments deux à deux : de j vers i)		
Interprétation	Z : matrices des flux totaux	
	Z1 : flux total sortant de j qui arrivera en i $Z1_{ij} = \frac{N1_{ij} - \delta_{ij}}{N1_{ij}} \cdot Tin_i = D_{ij} \cdot Tin_i$	Z2 : flux total arrivant de j qui est passée auparavant par j $Z1_{ij} = \frac{N2_{ij} - \delta_{ij}}{N2_{ij}} \cdot Tout_j = C_{ij} \cdot Tout_j$
Coefficients totaux	D : Coefficients de dépendance : fraction de la consommation totale de i (Tini) qui est passée par j : = Régime alimentaire étendu	C : coefficients de contribution : fraction de Tout _j qui arrivera en i
Flux-Stock prise en compte les stocks dans les compartiments (utilisation de chaînes de Markov)		
Matrice Markovienne des probabilités de passage	Pas de temps : scalaire choisi pour garantir la positivité de chaque compartiment de la diagonale de M : $\leq \min(\text{turnover times})$	
	Matrice A1 : flux $A1_{ij} = \frac{F_{ij}}{B_i}$ Matrice M1 : probabilités de transition $M1 = (I - \Delta t \cdot A1)$	Matrice A2 : $A2_{ij} = \frac{F_{ij}}{B_j}$ Matrice M2 : probabilités de transition $M2 = (I - \Delta t \cdot A2)$
Chaîne de Lindeman (1942) : Prise en compte des niveaux trophiques		
Vecteurs de base	In : vecteur des entrées (« inputs ») externes vers les compartiments L : degré auquel les compartiments agissent comme des producteurs primaires pour le réseau $L_i = \frac{In_i}{Tin_i}$	Rsp : vecteur des respirations Out : vecteur des sorties (« outputs »)
Niveaux trophiques	Matrice de Lindeman : chaque colonne m est donnée par : $Lind(i, m) = \sum_j G1_{ij}^{(m-1)} \cdot L_j$ $Lind(:, m) = G1^{(m-1)} \cdot L$	Pas d'équivalent.
Interprétation	Le terme Lind (i,m) donne la fraction de l'activité totale de (i) qui s'exerce au niveau trophique m.	

Tableau II.3. : Tableau de synthèse des indices de l'analyse des réseaux construits à partir des analyses input-output, étudiant les trajets suivis par la matière dans les réseaux. Références : Lindeman 1942, Finn 1976, Mattis & Patten 1981, Patten & Mattis 1982, Szyrmer & Ulanowicz 1987, Kay et al. 1989 : synthèse.

b) Indices globaux construits sur la base du suivi des transferts de matière dans le réseau

Dans le cadre de l'étude des chemins suivis par la matière au sein des réseaux trophiques, diverses propriétés ont pu être mises en avant à travers des indices supplémentaires liés notamment au fait que la matière effectue des passages successifs dans le réseau :

Recyclage :

Finn (1976) définit un indice de recyclage sur la base de la décomposition du TST en TST direct (TSTs : straight) et TST de recyclage (TSTc : « Cycling TST »). (*Remarque* : Le TST utilisé à l'origine par Finn était en fait le TSTout). L'indice de recyclage posé est alors :

$$CI = \frac{TST_c}{TST_s}$$

Cet indice varie donc potentiellement de 0 à l'infini. Puis Finn (1977 in Ulanowicz 1984) propose de comparer la somme des flux impliqués dans le recyclage au flux total (TST). Ulanowicz (1982, in Ulanowicz 1984) propose une méthode de recensement de tous les flux impliqués dans le recyclage et calcule ainsi l'indice de recyclage maintenant appelé FCI (« Finn Cycling Index ») dans le programme Netwrk 4.2 © (disponible sur le site: www.cbl.umces.edu/~ulan).

A partir de la matrice des flux totaux, dont les termes diagonaux sont égaux, Szyrmer & Ulanowicz (1987) calculent cet indice :

$$FCI = \frac{TSTc}{TST} = \frac{\sum_i Z1_{ii}}{TST} = \frac{\sum_j Z2_{jj}}{TST}$$

Fath (2004) recense quatre **hypothèses sur les réseaux trophiques** :

- L'amplification : ce phénomène existe lorsque les termes non diagonaux des matrices N sont supérieurs à 1 : les flux intégrés excèdent les flux simples.
- L'homogénéisation : l'action du réseau homogénéise les relations entre compartiments : les relations intégrées sont plus uniformément réparties que les relations directes.
- La synergie : l'utilité positive excède l'utilité négative : les relations intégrées dominantes sont positives
- La dominance des effets indirects : les contributions indirectes (N-(I+G)) excèdent les contributions directes (G).

Homogénéisation des ressources

Fath & Patten (1999) proposent de comparer les coefficients de variations des matrices G et N, c'est-à-dire de comparer la répartition des flux directs à celle des flux intégrés :

$$H = \frac{CV(G)}{CV(N)}$$

En observant que cette valeur est supérieure à 1 pour les écosystèmes testés, ils en concluent que le réseau agit en répartissant les ressources entre ses compartiments, et que la subdivision du réseau en niveaux trophiques ne donne pas un portrait complet de l'écosystème, qui doit être considéré de manière holistique.

Utilité et Synergie des écosystèmes

Les relations entre compartiments peuvent être définies de manière binaire : mutualisme, anabolisme, prédation, commensalisme, neutralité, altruisme, catabolisme et compétition résument l'ensemble des effets possibles des individus pris deux à deux. Sur la base de cette idée, Fath & Patten (1998) construisent une matrice d'Utilité, basée sur les flux nets entre compartiments de l'écosystème : c'est une matrice bi-directionnelle mesurant les processus top-down et bottom-up.

Soit Du la matrice d'utilité directe :

$$Du = \left[\frac{\delta_{ij}}{T_i} \right] = \left[\frac{F_{ij} - F_{ji}}{T_i} \right]$$

où T_i désigne indifféremment T_{in_i} ou T_{out_i} car on se place dans le cas d'un réseau à l'équilibre.

La matrice U est la matrice d'utilité totale (prenant en compte les relations directes et indirectes) :

$$U = \sum_{k=0}^{\infty} D^k = (I - D)^{-1}$$

Sur la base de ces matrices sont définies des matrices dimensionnelles à l'aide de la matrice Td , ayant sur sa diagonale les termes T_i :

$$\Delta = [\delta_{ij}] = [F_{ij} - F_{ji}] = Td \cdot Du$$

$$Y = Td \cdot U$$

La synergie du réseau peut être quantifiée par la somme des termes de la matrice intégrée dimensionnelle Y , qui est toujours positive (Fath & Patten 1998).

D. DEVELOPPEMENT DE L'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES A L'AIDE DE CHAINES DE MARKOV

Dès qu'un système peut être décrit en boîtes ou compartiments, avec une probabilité pour la matière, l'information, un traceur... de passer de l'un à l'autre au cours du temps, l'utilisation de chaînes de Markov permet de simplifier l'étude de l'évolution du système en fonction du temps, considéré de manière discrète (Purdue 1979). Une telle représentation requiert un découpage discret à la fois du temps et des états du système (Guangsuo et al. 2002). L'utilisation de chaînes de Markov est ainsi particulièrement adaptée au traçage de la matière dans des réseaux géographiques spatialement découpés : Gonzalez-Andujar (1997) étudie par ce moyen la répartition spatiale de graines dans le sol. Thompson et al. (2002) comparent les résultats obtenus à l'aide d'un modèle complet de circulation des masses d'eaux avec un modèle ainsi spatialement et temporellement simplifié. Sivakumar et al. (2004), étudient le transport statistique d'un soluté dans un milieu hétérogène. Elle est aussi idéale pour des systèmes décrits par différents états possibles comme les successions pour différents systèmes écologiques : végétation (Baltzer 2000) ou forêts (Logofet & Lesnaya 2000, Benabdellah et al. 2003), communautés benthiques (Hill et al. 2002). Li & Charnov (2001) ou Ballantyne (2004) utilisent ainsi des chaînes de Markov pour étudier les transferts de matière et la stabilité de réseaux trophiques, substituant cette méthode aux équations dynamiques en temps continu. Le caractère temporel des modèles obtenus à l'aide de chaînes de Markov permet d'envisager le calcul de temps de résidence (Guangsuo et al. 2002, Yu & Wehrly 2004).

Nous avons repris l'idée d'utiliser des chaînes de Markov pour tracer la matière dans le réseau trophique dans le cadre du « forward case » (Kay et al. 1989), en utilisant le formalisme proposé par Higashi et al. (1993b) qui évoquent l'utilisation de chaînes de Markov afin de prendre en compte les délais dans le transfert de la matière dû au stockage dans les compartiments. En effet, ces délais ne sont pas pris en compte dans les indices de l'analyse des réseaux issus des matrices G et N, classiquement utilisées (Kay et al. 1989, Higashi et al. 1993a, Fath & Patten 1999). Le but d'une telle étude était de représenter les réseaux (réseaux trophiques ou tout système pouvant être modélisé par un graphe dans lequel il existe une circulation) sous une forme synthétique intégrant les temps de transfert d'un compartiment à l'autre et les effets indirects (Higashi et al. 1993a, Patten & Higashi 1995, Fath & Patten 1998, 1999) entre les compartiments.

1. Construction de la matrice de transfert

La construction de la matrice de transfert a été décrite par Kay et al. (1989) et Higashi et al. (1993b). La probabilité de passage de la matière d'un compartiment (source) à un autre (cible) est proportionnelle au flux calculé entre ces deux compartiments divisé par la biomasse du compartiment source : on se place dans le cadre du « forward case » où l'on suit la matière à partir de la source, qui sert donc de référence.

Considérons un système à N compartiments, l'extérieur du système constituant le compartiment 'N+1'. Les probabilités de passage des compartiments sources (j) vers les compartiments puits (i) sont donc calculées comme suit (Figure II.3) :

- du compartiment j au compartiment i : $P_{ij} = F_{ij}/B_j * \Delta t$
- du compartiment j vers l'extérieur du système : $P_{N+1,j} = F_{N+1,j}/B_j * \Delta t$
- probabilité de rester dans le compartiment j : $P_{jj} = 1 - \Sigma(P_{ij})$

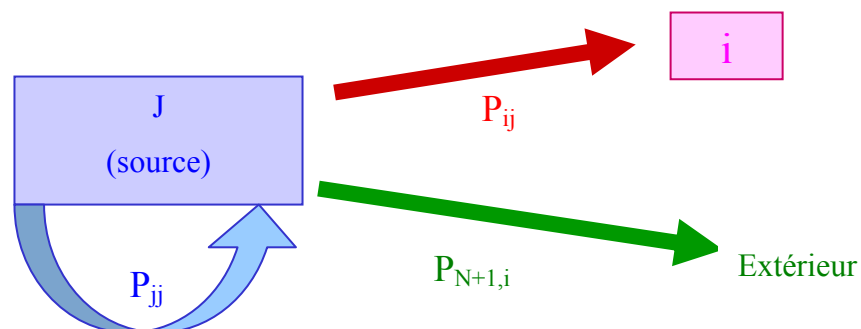


Figure II.3 : description des éléments de la matrice de passage P dans le cadre du formalisme choisi.

Le pas de temps Δt est choisi égal à la moitié du minimum des 'turnover times' (B/T , où T est le 'throughput' de sortie : la somme des flux sortants) des compartiments. L'idée est bien sûr d'avoir chacun des termes compris entre zéro et un, sans pour autant avoir zéro pour probabilité de rester dans le compartiment ayant le plus petit turnover. Les résultats seront identiques quel que soit le choix de pas de temps inférieur à cette valeur. La matrice obtenue est rendue stochastique par l'ajout de la colonne N+1 correspondant à l'extérieur considéré comme compartiment accumulateur. Nous avons donc maintenant une matrice de Markov (Gillespie 1992), dont la structure est présentée dans le tableau II.4.

Source Cible	1	2	..		N	N+1
1	$\frac{F_{ij}}{B_j} \bullet \Delta t$					0
2						0
.						.
.						.
N						0
N+1						1

Tableau II.4 : construction de la matrice markovienne de passage entre les compartiments d'un réseau. La matrice F à laquelle il est fait référence est décrite par le tableau II.1., transformée de telle sorte que la ligne N+1 soit la somme des lignes N+1 et N+2 (exportations + respirations = output des compartiments vers « l'extérieur »).

2. Trajectoire au sein du réseau, suivi pas à pas

Note : dans la suite, on considérera un pas de temps égal à 1, afin de simplifier les notations.

L'idée de départ est de suivre les trajectoires d'un traceur placé dans le compartiment à l'instant t=0. Ceci se fait en utilisant la propriété des matrices markoviennes :

$$C^t = P^t \cdot C^0$$

où C^t désigne le vecteur des probabilités de présence du traceur dans chaque compartiment à l'instant t et P^t les puissances de la matrice markovienne P.

On peut aussi construire les matrices Q_i , pour lesquelles les compartiments i deviennent des compartiments absorbants. :

$$Q_{kl} = P_{kl}$$

$$Q_{ij} = 0$$

$$Q_{ii} = 1$$

On peut alors observer l'accumulation de matière dans le compartiment puit, c'est-à-dire observer la probabilité de premier passage en i d'une particule se trouvant dans le réseau avec la probabilité de distribution C^0 à l'instant t=0. Selon la distribution C^0 choisie, on observera la probabilité qu'une particule arrive en i au bout d'un certain temps, sachant

qu'elle était en j à $t=0$ ($C^0(k) = \delta_{kj}$), qu'elle a quitté le compartiment j à $t=0$ ($C^0 = P(:, j)$) qu'elle est entrée dans le système à $t=0$ ($C^0 = [F(i, N+1) / B_i]$).

Il est possible aussi de calculer les temps de résidence (RT) de la matière dans le réseau :

$$\text{Probabilité de sortir à } t+1 : P(t) = P_0 \cdot P^t \cdot C^0_{RT} = E(t) = \sum P(t-1) \cdot t = P_0 \cdot (I-P)^{-2} \cdot C^0$$

Selon la répartition de départ (C^0), on calculera :

- un temps de résidence individuel pour le compartiment i ($C^0(i)=1$, tous les autres sont nuls)
- un temps de résidence moyen pour le système (la matière est 'dans le réseau' à $t=0$, répartie dans chacun des compartiments avec une probabilité proportionnelle aux biomasses)
- un temps de transfert (la matière est entrée dans le système à l'instant t , et est donc répartie entre les compartiments d'entrée du système, en proportion des flux d'entrée).

3. Temps et taux de transfert entre compartiments

Afin d'étudier les relations indirectes entre compartiments, les matrices Q_i associées aux compartiments d'arrivée et décrites dans le paragraphe précédent sont utilisées. Le tracé de l'évolution de la probabilité de présence de la matière dans les compartiments puits donne une idée de :

- la valeur du taux de transfert en fonction du compartiment source: il s'agit de l'asymptote de la courbe, croissante et majorée,
- la valeur moyenne du temps de transfert entre ces deux compartiments : il s'agit de l'espérance de la variable t .

On étudie alors les temps et taux de premier passage de la matière vers ces compartiments, en fonction du compartiment de départ. Il s'agit des manipulations décrites dans le paragraphe précédent, mais sur les matrices Q :

$$T = L. \left[\sum_{t=1}^{\infty} (Q - I) Q^{t-1} . t \right] . C^0$$

4. Indices intégrateurs : formalisation des calculs de temps et taux de transfert

Il est possible de calculer rigoureusement et en une fois l'ensemble de ces indices, en se basant sur l'utilisation de fonctions génératrices. On génère alors un ensemble d'indices qui servent de base à différentes interprétations, selon les hypothèses de départ choisies : on considère le devenir d'un traceur qui soit quittait le compartiment source à l'instant initial, soit s'y trouvait, par exemple.

Encart II.5**Calcul des temps et taux de transfert à l'aide des fonctions génératrices.**

Pour déterminer le temps de passage de j vers i , on utilise les probabilités conditionnelles suivantes et leurs fonctions génératrices. On définit l'événement $A_{i,t}$ = "être dans le compartiment i à l'instant t ?", $A_{i,j,t}$ correspond à l'événement $A_{i,t}$ sachant que l'on était en j à l'instant 0 , et la probabilité conditionnelle $a_{i,j,t}$ correspondante vaut: $a_{i,j,t} = P(A_{i,t} / A_{j,0})$. $C_{i,t}$ est l'événement « être pour la première fois en i à $t(>0)$ », $C_{i,j,t}$ correspond à l'événement $C_{i,t}$ sachant que l'on était en j à l'instant 0 , et la probabilité conditionnelle $c_{i,j,t}$ correspondante vaut: $c_{i,j,t} = P(C_{i,t} / A_{j,0})$.

L'idée est de chercher à exprimer simplement les probabilités c en fonction des probabilités a qui sont, elles, directement connues en fonction de la matrice P .

Le temps de passage moyen E_{ij} correspond à l'espérance de la variable aléatoire t associée à la probabilité de distribution $c_{i,j,t}$. En listant tous les éléments de $C_{i,j,t}$, tous les événements où i a été atteint au moins une fois à un instant t doivent être exclus. Le produit $a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$ donne la probabilité d'être en i à l'instant $t-k$ et de retourner à i après k étapes. On peut donc écrire : $c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=1}^{t-1} a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$

Nous verrons ensuite qu'il est nécessaire d'étendre cette somme de $k=0$ à t . on introduit donc le nouvel élément $c_{i,i,0}$ - qui peut être choisi arbitrairement - et le

calcul devient : $c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,j,t} \cdot c_{i,i,0} + a_{i,j,0} \cdot c_{i,i,t}$

Pour $i=j$, $a_{i,i,0} = 0$ et l'équation devient :

$$c_{i,i,t} = a_{i,i,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,i,t} \cdot c_{i,i,0} \quad (1)$$

Ceci est valide pour $t>0$. Pour étendre cette équation au cas $t=0$, un nouveau terme $c_{i,i,0} = 0$ doit être défini, et l'équation est donc valide pour tout t .

Les fonctions génératrices permettent alors de calculer $c_{i,j,t}$ de façon simple. En

notant : $\gamma_{i,j} = \sum_{k=0}^{\infty} c_{i,j,k} \cdot s^k$ et $\alpha_{i,j} = \sum_{k=0}^{\infty} a_{i,j,k} \cdot s^k$,

il nous reste :

$$\alpha_{i,j} \cdot \gamma_{i,i} = \sum_{p=0}^{\infty} a_{i,j,p} \cdot s^p \cdot \sum_{q=0}^{\infty} c_{i,i,q} \cdot s^q = \sum_{t=0}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t$$

En utilisant (1), on écrit : $\sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} = -c_{i,i,t} + a_{i,j,t} \cdot (1 + c_{i,i,0})$ et donc :

$$\alpha_{i,j} \cdot \gamma_{i,i} = -\gamma_{i,i} + \alpha_{i,j} \cdot (1 + c_{i,i,0}) \quad (2)$$

Une équation similaire est obtenue pour $t>0$ et $i \neq j$. on a :

$$c_{i,i,t} = a_{i,i,t} - \sum_{k=1}^{t-1} a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \quad \text{et on étend la somme de } 0 \text{ à } t :$$

$$c_{i,i,t} = a_{i,i,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,i,t} \cdot c_{i,i,0} + a_{i,i,0} \cdot c_{i,i,t}$$

Avec $a_{i,i,0} = 1$ on obtient :

$$0 = a_{i,i,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,i,t} \cdot c_{i,i,0} = a_{i,i,t} \cdot (1 + c_{i,i,0}) - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

$$\text{ou } a_{i,i,t} \cdot (1 + c_{i,i,0}) = \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

Remarque : cette équation n'est pas valable pour $t=0$.

En utilisant

$$\alpha_{i,i} \cdot \gamma_{i,i} = \sum_{t=0}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t = \sum_{t=1}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t + a_{i,i,0} \cdot c_{i,i,0} = \sum_{t=1}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t + c_{i,i,0}$$

$$\text{on obtient : } \alpha_{i,i} \cdot \gamma_{i,i} = (1 + c_{i,i,0}) \cdot \alpha_{i,i} + c_{i,i,0} \quad (3)$$

Les équations (2) et (3) peuvent être simplifiées si on choisit $c_{i,i,0} = -1$. On a alors :

$$\begin{cases} \gamma_{i,i} = -\frac{1}{\alpha_{i,i}} \\ \gamma_{i,j} = -\frac{\alpha_{i,j}}{\alpha_{i,i}} \end{cases}$$

Ce qui permet, en remarquant que $E_{ij} = \gamma'_{ij} = \sum_{t=0}^{\infty} t \cdot c_{ij,t} \cdot s^{t-1}$ en $s = 1$, de calculer le

temps de transfert du compartiment j au compartiment i . Le taux de transfert de j à i

est quant à lui égal à : $\gamma_{i,j} = \sum_{k=0}^{\infty} c_{i,j,k} \cdot s^k$ en $s = 1$.

On définit l'événement $A_{i,t}$ par « être dans le compartiment i à l'instant $t \geq 0$ », $A_{i,j,t}$ correspond à l'événement $A_{i,t}$ sachant que l'on était en j à l'instant 0 », et la probabilité conditionnelle $a_{i,j,t}$ correspondante vaut: $a_{i,j,t} = P(A_{i,t} / A_{j,0})$. $C_{i,t}$ est l'événement « être pour la première fois en i à $t(>0)$ », $C_{i,j,t}$ correspond à l'événement $C_{i,t}$ sachant que l'on était en j à l'instant 0 , et la probabilité conditionnelle $c_{i,j,t}$ correspondante vaut: $c_{i,j,t} = P(C_{i,t} / A_{j,0})$. Le temps de passage moyen E_{ij} correspond à l'espérance de la variable aléatoire t associée à la probabilité de distribution $c_{i,j,t}$. En listant tous les éléments de $C_{i,j,t}$, tous les événements où i a été atteint au moins une fois à un instant t doivent être exclus.

Les probabilités a sont simplement exprimées en fonction de la matrice P , on va chercher à exprimer les probabilités c en fonction des premières. Pour cela, les fonctions génératrices vont être utilisées. Le produit $a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$ donne la probabilité d'être en i à l'instant

$t-k$ et de retourner à i après k étapes. On peut donc écrire :
$$c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=1}^{t-1} a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

Les fonctions génératrices α et γ permettent de calculer $c_{i,j,t}$ de façon simple. En notant :

$$\gamma_{i,j} = \sum_{k=0}^{\infty} c_{i,j,k} \cdot s^k \quad \text{et} \quad \alpha_{i,j} = \sum_{k=0}^{\infty} a_{i,j,k} \cdot s^k$$
, on montre que le temps de transfert E_{ij} est égal à γ'_{ij}

en $s = 1$ et que le taux de transfert de j à i est quant à lui égal à : γ_{ij} en $s = 1$ (voir encart II.5 et article soumis).

Sur la base de ces indices, il est possible de donner une représentation simplifiée des réseaux trophiques, ou de tout autre réseau que l'on peut représenter par un modèle de boîtes.

L'ensemble de la méthode est détaillé dans l'article soumis à Ecological Modelling : « Synthetic indices on compartmental networks: a probabilistic approach based on Markov chains », à travers l'exemple de son application à deux réseaux : le réseau trophique planctonique de l'Atoll de Takapoto (Niquil et al. 2001) et le modèle hydrodynamique simplifié sous forme de larges boîtes spatiales à Passamaquoddy Bay (Thompson et al. 2002).

Nous l'avons aussi appliquée dans le cadre de la comparaison des modèles annuels réalisés pour les réseaux trophiques de la vasière de Brouage et de l'Anse de l'Aiguillon (Leguerrier et al. soumis)

E. BILAN SUR LES METHODES DE CONSTRUCTION ET D'ETUDE DES RESEAUX TROPHIQUES

Nous avons vu qu'il est nécessaire d'adapter la modélisation d'un écosystème aux questions que l'on cherche à résoudre ainsi qu'à l'état des connaissances. Ainsi, dans le cas présent, nous cherchons à faire un bilan de connaissances, afin d'en déduire des propriétés sur le fonctionnement d'un écosystème de vasière.

Différentes unités de base peuvent être choisies : des modèles en Phosphore (Osidele & Beck 2003), en Azote (Jackson & Eldridge 1992, Baird et al. 1995, Bacher et al. 1995, 1997, Chapelle et al. 2000, Christian & Thomas 2003), combinant plusieurs nutriments (Vézina & Savenkoff 1999, Blackford et al. 2004), les regroupant en un seul compartiment (Dowd 2004) ou combinant leurs dynamiques dans l'analyse (Ulanowicz & Baird 1999). L'énergie est parfois choisie comme unité dans les transferts (Dame & Patten 1981, Carrer & Opitz 1999) ou encore les biomasses (Vasconcellos et al. 1997, Ortiz & Wolff 2002a,b, Shannon et al. 2003, Harvey et al. 2003, Okey et al. 2004, Neira & Arancibia 2004, Arias-Gonzalez et al. 2004, Gamito & Erzini 2005 et dans de nombreux autres modèles Ecopath), mais c'est le Carbone qui est le plus souvent utilisé (Baird & Ulanowicz 1989, 1993, Baird et al. 1991, Monaco & Ulanowicz 1997, Heymans et al. 2002, Rybarczyk & Elakaim 2003). C'est ce dernier que nous choisissons, car c'est l'unité de référence du monde vivant en général, même s'il pourrait être intéressant, ultérieurement, de réaliser un modèle complémentaire, voire couplé, en unités Azote sur le modèle de Jackson & Eldridge (1992) ou Vézina & Savenkoff (1999). L'idée d'utiliser d'autres unités que le Carbone dans un modèle couplé est de mettre en valeur le caractère limitant de l'élément complémentaire choisi. Dans le cas du bassin de Marennes-Oléron, il ne semble pas qu'un tel élément ait été formellement identifié. De plus, trop peu de données sont disponibles sur les autres éléments pour pouvoir élaborer un modèle aussi complet.

Malgré le caractère statique de la description des réseaux trophiques en moyenne spatio-temporelle, il est donc possible de déduire un grand nombre de propriétés et d'indices sur leur comportement dynamique à l'aide de calculs basés sur les flux d'échanges entre les compartiments. Les distinctions faites dans ce présent chapitre complètent donc la description de Wissel (1992) qui classe les modèles en « descriptifs » et « simulateurs », attribuant une capacité prédictive aux premiers et une capacité explicative aux seconds. Au contraire, nous

voyons ici que la compréhension et la prédiction peuvent être issues des deux types de modèles, à l'aide d'outils appropriés.

En effet, même s'ils décrivent des réseaux à l'état stationnaire, les modèles statiques nous renseignent, notamment grâce à l'analyse des réseaux, sur la structure et les caractéristiques principales de leurs objets. Des comparaisons sur la base des indices de l'analyse des réseaux peuvent être menées entre écosystèmes différents (Baird et al. 1991, Baird & Ulanowicz 1993, Monaco & Ulanowicz 1997, Sandberg et al. 2000, Heymans et al. 2002, Ortiz & Wolff 2002) ou entre différents modèles d'un même écosystème le long d'un gradient spatial (Marques et al. 1997), dans différentes régions homogènes (Ortiz & Wolff 2002) ou au cours du temps (Christian & Thomas 2003, Shannon et al. 2003, Heymans et al. 2004). Cependant, même si de nombreux indices sont adimensionnels, il est important de comparer des systèmes modélisés selon des schémas conceptuels identiques ou au moins proches, dans la même unité (Baird & Ulanowicz 1993).

L'utilisation de chaînes de Markov pour tracer la matière dans les réseaux (Leguerrier et al soumis) permet de calculer des indices synthétiques et holistiques, prenant en compte stocks et flux, temps et taux de passage de la matière dans les systèmes.

La synthèse des connaissances acquises sur un écosystème peut être faite à l'aide de différents types de modèles mathématiques (dynamiques, statiques). Le choix de modélisation doit être adapté à la question posée et à l'état des connaissances. Nous ferons le choix ici de modéliser le système de la vasière de Brouage au moyen de l'analyse inverse, outil particulièrement adapté à la reconstruction de réseaux trophiques dans le cadre d'un manque d'information important.

Une fois le résultat obtenu, des techniques telles que celle de l'analyse des réseaux issue de la théorie de l'information, permettent de mettre en valeur des propriétés émergentes de l'écosystème et de faire des comparaisons inter systèmes. Le traçage mathématique de la matière dans le réseau peut être fait au moyen d'indices intégrant à la fois la quantité de matière transmise et les délais de transmission. En utilisant certaines propriétés des chaînes de Markov, il est ainsi possible de construire des indices supplémentaires synthétisant les trajets directs et indirects de la matière dans le réseau trophique.

Les méthodes préalablement existantes ont été reprises afin de coupler des subdivisions spatiale et temporelle dans la modélisation des systèmes et de prendre en compte les phénomènes de transfert et de stockage dans l'étude des réseaux obtenus. Il va s'agir maintenant d'appliquer ces méthodes pour élargir la connaissance que nous avons de l'écosystème des vasières intertidales.

III. BILAN DES CONNAISSANCES SUR LA VASIERE DE BROUAGE

A.	LES SITES D'ETUDE	75
B.	STRUCTURE PHYSIQUE, CARBONE ORGANIQUE DU SEDIMENT ET DE LA COLONNE D'EAU	78
C.	LES PRODUCTEURS PRIMAIRES	81
	1. Généralités	81
	2. <i>Le microphytobenthos</i>	82
	3. <i>Le phytoplancton</i>	83
	4. <i>Echanges colonne d'eau/sédiments</i>	84
D.	LES RESEAUX TROPHIQUES MICROBIENS	87
	1. <i>Le réseau trophique microbien pélagique</i>	90
	a) Bactéries de la colonne d'eau	90
	b) Protozoaires de la colonne d'eau	91
	c) Virus bactériophages de la colonne d'eau	92
	2. <i>Le réseau trophique microbien benthique</i>	95
	a) Bactéries du sédiment	95
	b) Protozoaires du sédiment :	97
	c) Virus du sédiment	101
	3. <i>Couplage benthos - pelagos</i>	102
E.	LA MEIOFAUNE DANS LE SEDIMENT	105
	1. <i>Généralités sur la méiofaune</i>	105
	2. <i>La méiofaune de la vasière de Brouage</i>	106
	a) Peuplements méiofauniques à Brouage:	107
	b) Abondance de la nématofaune à Brouage et son évolution:	107
	c) Régime alimentaire des nématodes	108
	d) Évaluation du broutage des diatomées benthiques par la méiofaune de Brouage:	109
	e) Influence de la macrofaune cultivée sur les peuplements de méiofaune	110
F.	LE ZOOPLANCTON DANS LA COLONNE D'EAU	114
	1. <i>Généralités sur le zooplancton</i>	114
	a) Régime alimentaire	114
	b) Devenir de la nourriture ingérée, production	115
	2. <i>Le zooplancton dans le bassin de Marennes-Oléron</i>	115
	a) Mesures locales	115
	b) Remarque	117
	c) Bilan des données utilisées pour les modèles de Brouage	117

G.	LA MACROFAUNE BENTHIQUE NON CULTIVEE	120
1.	<i>Subdivision en compartiments pour le modèle de réseau trophique</i>	120
2.	<i>Etudes dans le bassin de Marennes-Oléron et sur la vasière de Brouage</i>	121
3.	<i>Evaluation des stocks : description de la macrofaune non cultivée sur la vasière de Brouage</i>	122
a)	Cartographie d'avril 1995	122
b)	Dynamique de population de bivalves en haut d'estran (2000 - 2001)	124
c)	Population d' <i>Hydrobia ulvae</i> sur la vasière de Brouage	124
d)	Echantillonnage de mars 2003	124
e)	Echantillonnage de février 2004	125
f)	Cas particulier de la zone de bas d'estran	125
4.	<i>Choix de la subdivision pour le modèle</i>	127
5.	<i>Comportements alimentaires</i>	127
6.	<i>Les contraintes liées aux compartiments de la macrofaune benthique</i>	131
a)	Production des compartiments	131
b)	Broutage des hydrobies	133
c)	Efficacité d'assimilation, efficacité de production	134
H.	LA CONCHYLICULTURE ET SES CONSEQUENCES	136
1.	<i>L'ostréiculture</i>	138
2.	<i>Les parcs abandonnés</i>	139
3.	<i>La mytiliculture</i>	139
4.	<i>Intégration dans le réseau trophique</i>	140
a)	Régime alimentaire	140
b)	Quelle prise en compte des pseudo fécès ?	141
c)	Relations aquaculture & environnement	144
5.	<i>Simulations</i>	146
I.	LES VECTEURS BIOTIQUES : NECTON ET OISEAUX	149
1.	<i>Le necton</i>	150
a)	Les espèces présentes	150
b)	Les juvéniles de poissons : rôle de nourricerie de la vasière	151
c)	Le necton carnivore : crustacés et mollusques céphalopodes	156
d)	Les poissons adultes : les mulets	158
2.	<i>Les oiseaux</i>	160
a)	Espèces présentes sur la vasière de Brouage	160
b)	Migrations et sites d'accueil	161
c)	La consommation des limicoles sur les vasières intertidales	162
d)	Effet des activités humaines sur les populations de limicoles	165
e)	Données quantitatives sur la vasière de Brouage	166
J.	MODELES CONCEPTUELS	171
1.	<i>Modèle Moyen</i>	171
2.	<i>Saisonnalité</i>	171
3.	<i>Spatialisation</i>	172

Afin de modéliser le réseau trophique de la vasière de Brouage, il s'agit maintenant de dresser un bilan des connaissances acquises sur le terrain, et d'en déduire un modèle conceptuel et les équations et inégalités qui permettront de le compléter. Cette partie fait le point sur les connaissances actuelles et les études en cours sur la vasière de Brouage, ainsi que, le cas échéant, des éléments connus sur des zones comparables et utilisés afin de construire les modèles de réseaux trophiques de la vasière.

Plusieurs modèles ont été construits, auxquels il sera parfois fait référence dans cette partie. Le premier est un modèle « zéro dimension », représentant un mètre carré moyen de vasière pendant une année moyenne et le second un modèle couplant deux saisons différentes sur un mètre carré moyen. Enfin le troisième, couplant trois zones sur deux saisons, est encore à l'état de projet. Les détails des valeurs utilisées et des calculs effectués sont présentés en annexe A.

A. LES SITES D'ETUDE

Sur la côte sud-ouest de la côte Atlantique française (cf. Figure I.1), les Pertuis Charentais se trouvent entre les latitudes N 45°50' & N 46°20' et les longitudes W 1°00' & W 1°30' (Figure III.1) et sont délimités au du nord au sud par les côtes de Vendée et de Charente-Maritime à l'est et par les îles de Ré et d'Oléron à l'ouest. L'anse de l'Aiguillon et la vasière de Brouage sont les zones les plus protégées de l'hydrodynamique océanique et les plus influencées par les transports estuariens.

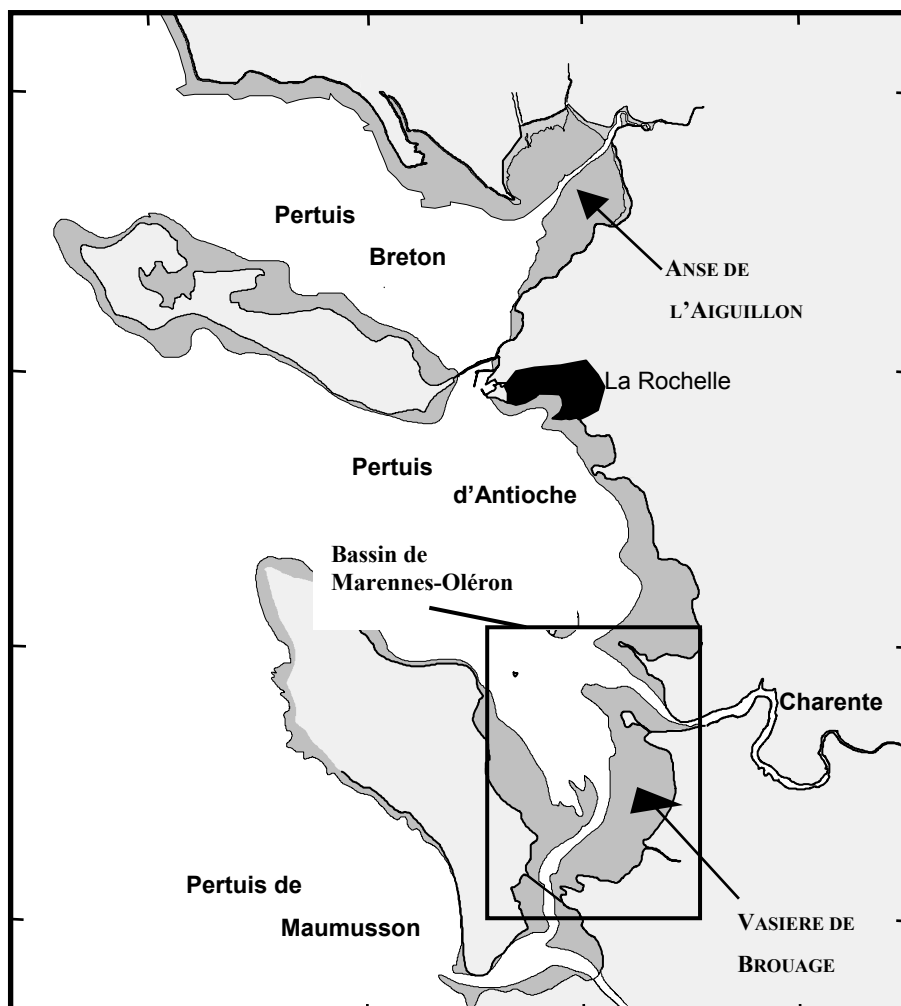
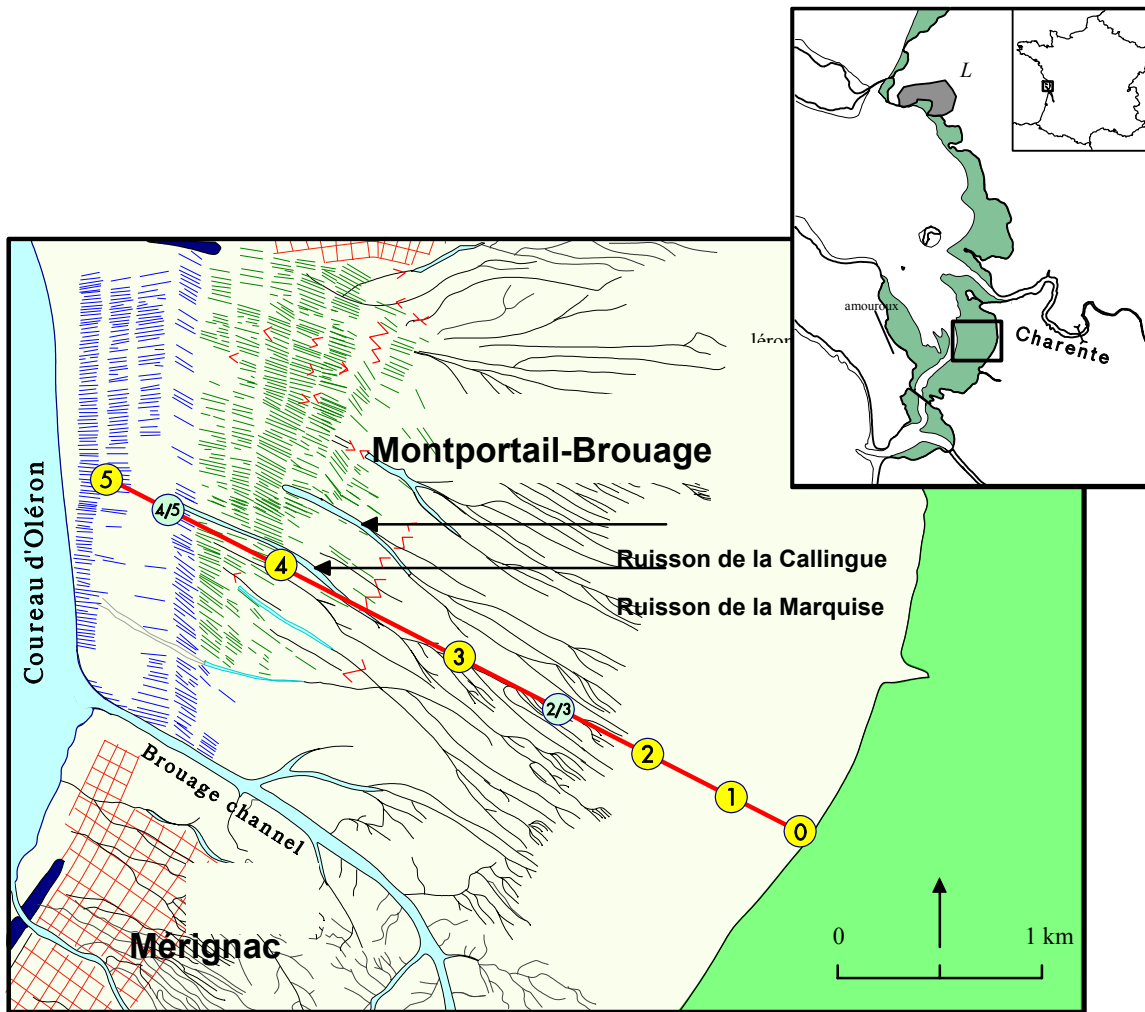


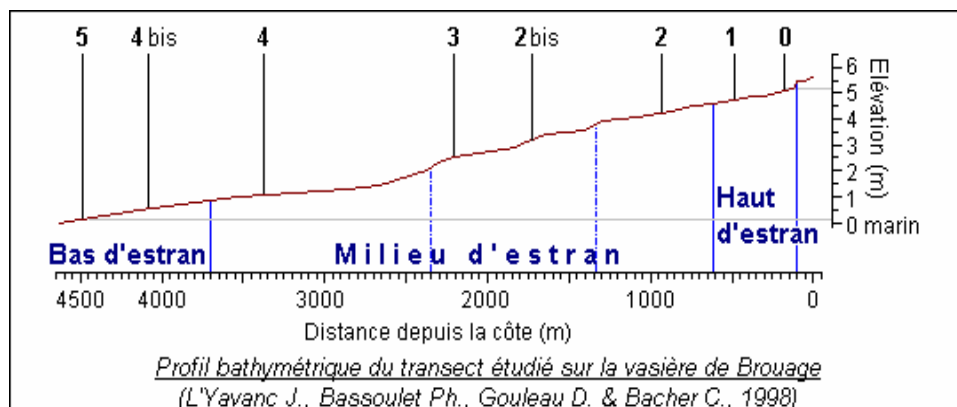
Figure III.1 : situation de la vasière de Brouage et de l'anse de l'Aiguillon dans la mer des Pertuis Charentais. La vasière de Brouage est le principal objet de la présente étude, mais les données acquises sur le site de l'Anse de l'Aiguillon, système proche, seront aussi utilisées.

Encart III.1

Localisation et profil du transect d'étude de la vasière de Montportail-Brouage



Les points de prélèvements sont numérotés à partir du haut de l'estran.



La vasière de Brouage, avec ses 40 Km², est la plus étendue du bassin de Marennes Oléron (Gouleau et al. 2000). La pente y est douce (1 :1000 en moyenne) et la zone intertidale large (4.5 Km) (Bassoulet et al. 2000). Au milieu de trouve un système de drainage particulier, en « banquettes » et « seillons » qui se rejoignent pour former de plus gros coureux dans le bas d'estran (Gouleau et al. 2000). La vitesse des courants y varie de 0.28 à 0.49 m.s⁻¹ (Le Hir et al. 2000). La partie inférieure de la vasière est couverte de bouchots et d'anciens parcs ostréicoles abandonnés (« crassats » ou « gabeux ») où s'accumulent les huîtres sauvages. Le transect étudié sur la vasière suit la ligne de plus grande pente et plusieurs points de prélèvements sont répartis tout le long (cf. encart III.1).

L'Anse de l'Aiguillon reçoit des apports océaniques *via* le Pertuis Breton et des apports d'eau douce de la Sèvre Niortaise et d'un réseau de petits canaux drainant le Marais Poitevin. L'anse est un bassin semi-circulaire de sédimentation, au fond en pente douce. La partie Charentaise est plus large et moins inclinée que la partie Vendéenne (les pentes respectives sont de : 1.5 :1000 vs. 1.8 :1000 et les largeurs de 3.5 vs. 3 km). La vasière intertidale est entourée d'une couronne de marais salés et divisée en son milieu par la rivière de Marans, continuation de la Sèvre Niortaise.

Ces deux sites, dont le second est étudié depuis une époque plus récente que le premier, sont caractéristiques des systèmes européens de vasières intertidales. Ce sont des zones très productives, alimentant en grande partie des productions conchylicoles locales. Ce sont de plus des aires importantes d'escale et d'hivernage des oiseaux, déclarées en réserves naturelles depuis les années 1990 (Joyeux 2001). Enfin, les Pertuis Charentais, avec la baie de Bourgneuf et l'estuaire de la Loire, constituent d'importantes zones de nourriceries pour les juvéniles de poissons, notamment la sole, importante espèce commerciale dans le Golfe de Gascogne (Le pape et al. 2003a, b). Ce sont donc des sites dont il est important de comprendre le fonctionnement.

B. STRUCTURE PHYSIQUE, CARBONE ORGANIQUE DU SEDIMENT ET DE LA COLONNE D'EAU

Une grande partie de la matière apportée à la vasière de Brouage le sera donc via la colonne d'eau et sera constituée d'apports du bassin. Afin de les quantifier, nous avons utilisé un modèle physique schématisant le transect d'étude de la vasière (Van Houtte-Brunier 2001). Ce modèle en une dimension est basé sur la décomposition du transect en boîtes adjacentes, entre lesquelles des équations de conservation du volume et les calculs de hauteur d'eau (analyses harmoniques, adaptée d'un programme du Service HydrOgraphique de la Marine (SHOM), Van Houtte-Brunier comm. pers.) permettent de calculer les vitesses de courant et les débits associés (Van Houtte-Brunier 20001).

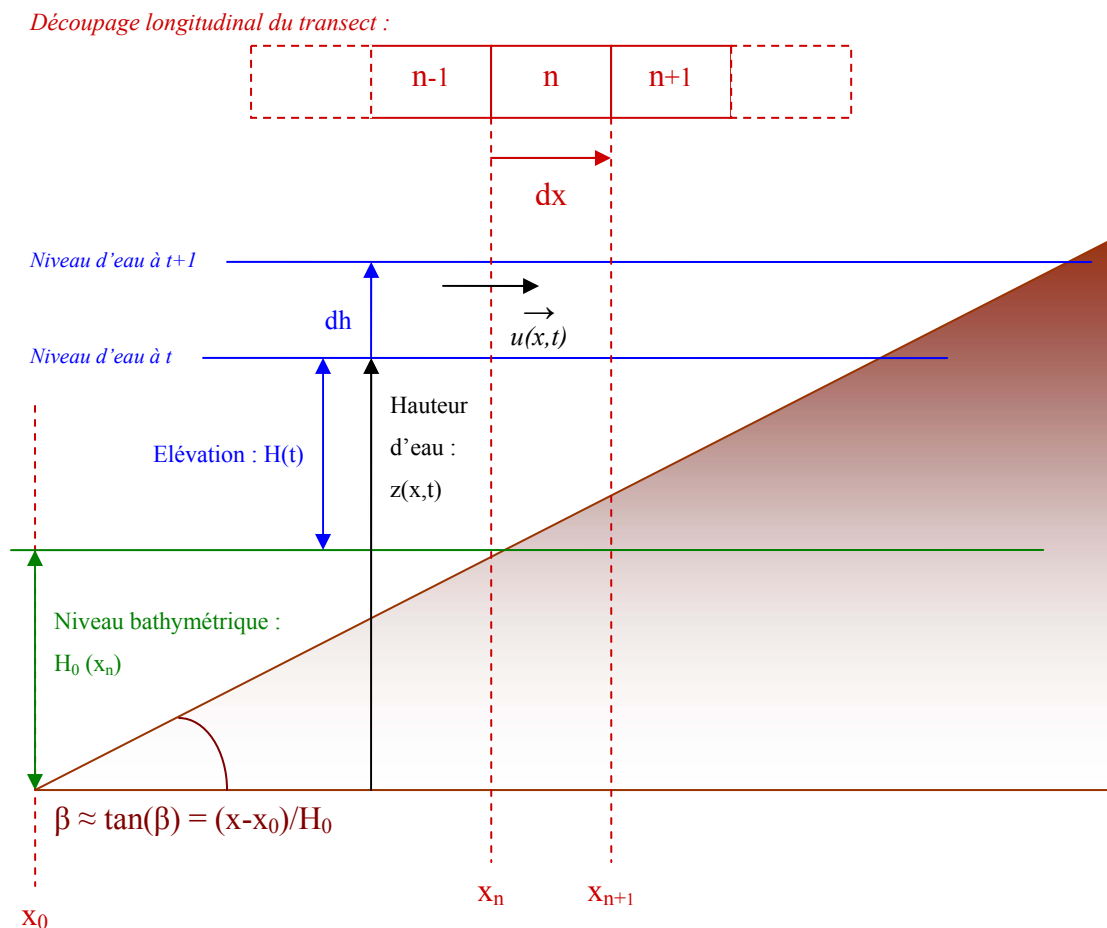


Figure III. 2: description des variables et paramètres utilisés pour le calcul des vitesses du courant en tout point de la vasière. L'élévation $H(t)$ est calculée en fonction de la date à l'aide des harmoniques fournies par le SHOM. La hauteur d'eau en un point d'abscisse x (mesurée par rapport au point d'abscisse x_0 de bas d'estran) est égale à cette élévation additionnée au niveau bathymétrique en ce point. La vasière étant relativement plane, ce niveau bathymétrique peut être calculé simplement en fonction de la pente β assimilée à sa tangente. D'après Van Houtte-Brunier 2001.

Puisque la longueur d'onde de la marée est beaucoup plus grande que la largeur de la vasière, il est possible de considérer que l'élévation du niveau d'eau est horizontale et uniforme (Le Hir et al. 2000). Ainsi, la vitesse est identique en tout point du transect. La conservation du volume permet de calculer la vitesse moyenne du courant, u :

$$\frac{\partial z}{\partial t} + \frac{\partial(uz)}{\partial x} = 0$$

$$u = \frac{dx}{z} \cdot \frac{dh}{dt} \quad , \text{ (avec : } z(x,t) = H_0(x) + H(t) : \frac{\partial z}{\partial t} = \frac{dh}{dt} \text{)}$$

Les volumes de chaque zone ont donc pu être calculés, ainsi que les débits d'entrée et de sortie du transect et les débits entre zones (Annexe A0).

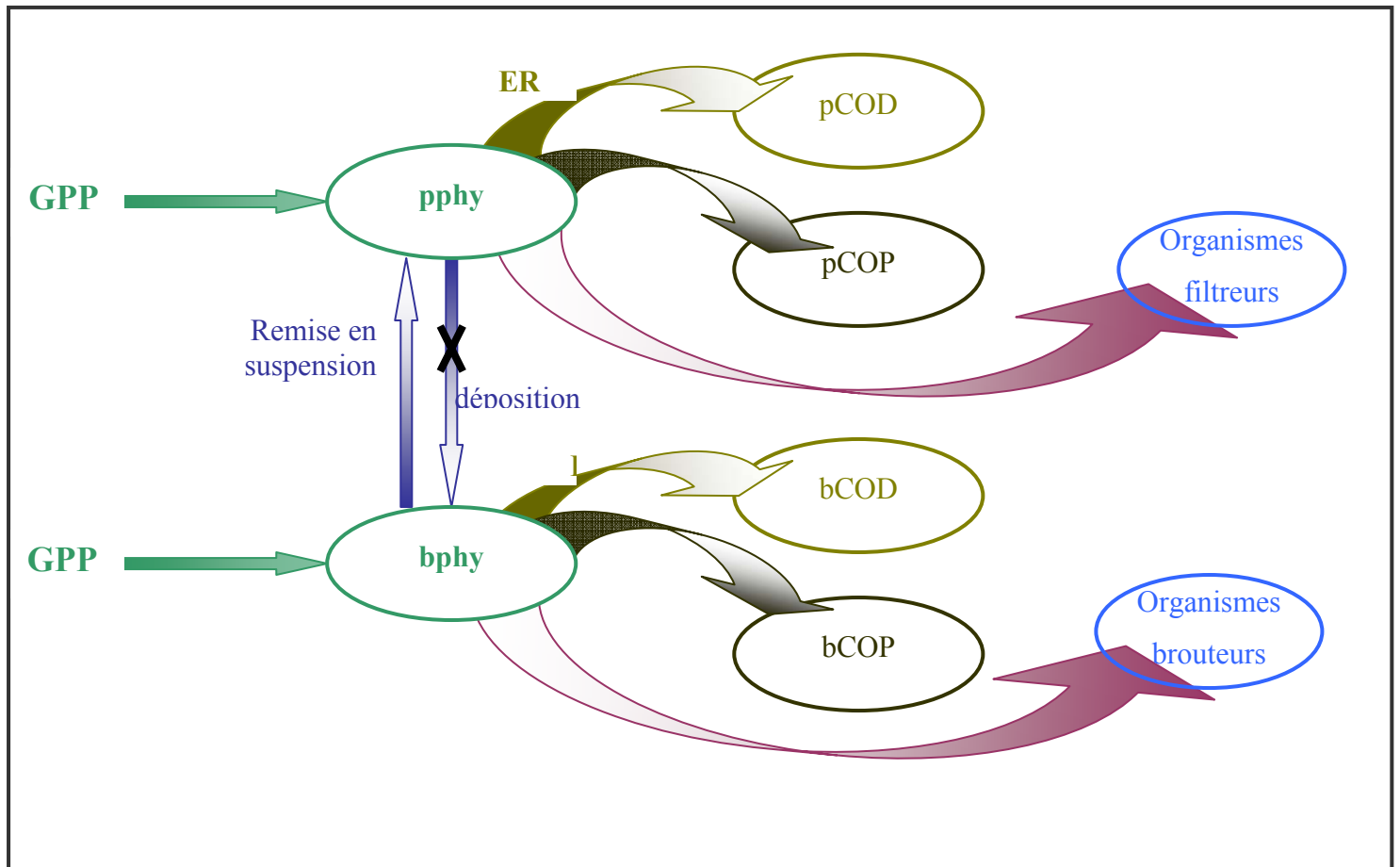
Dans la colonne d'eau, le phytoplancton, les matières en suspension et leur fraction organique ont été mesurées depuis les années 70 dans le cadre du réseau « RAZLEC » (Soletchnik et al. 1998). Les concentrations COD ont été mesurées dans l'embouchure de la Charente (Auguet, comm. pers.). Ces concentrations, multipliées par les débits entrants, permettent d'évaluer les importations de matière vers le réseau trophique (Annexe A0).

Le carbone organique contenu dans les sédiments a été évalué en été 1997 le long du transect d'étude de la vasière et pour différentes profondeurs (Galois et al. 2000). Dans le premier centimètre, la concentration en Carbone Organique Particulaire (COP) varie de 6 à 7.5 mgC.cm⁻³ (soit 60 à 75 gC.m⁻² si l'on considère seulement le premier cm). D'après Feuillet-Girard et al. (1994), le Carbone organique détritique qui sédimente est constitué à 40% de Carbone Organique Dissout (COD), et l'on considère que cette valeur se retrouve dans le premier centimètre de sédiment.

La sédimentation est plus forte sous les structures conchyliques, mais existe aussi naturellement, et conduit dans le bassin de Marennes Oléron à une élévation des fonds de 1 cm par an en moyenne (Gouleau et al. 2000 mesurent 0.7 cm.an⁻¹ d'élévation des banquettes). Celles-ci ont été prises en compte dans le modèle spatialisé et saisonnalisé *via* l'adjonction d'un flux d'accumulation pour les trois compartiments benthiques de bactéries, DOC et POC. Nous avons évalué ce flux à l'aide des mesures de sédimentation effectuées sur site dans des pièges à sédiments (Feuillet-Girard et al. 1994), et par une évaluation de la quantité de carbone contenue dans 1 cm de sédiment selon deux sources d'information (Galois et al. 2000, Fichet, comm. pers.). Les valeurs obtenues selon les trois méthodes (Annexe A0) sont du même ordre de grandeur et permettent d'écrire un encadrement de l'accumulation potentielle de carbone organique dans le sédiment.

Encart III.2

Schéma d'intégration des producteurs primaires dans le réseau trophique



Abréviations utilisées:

- | | | |
|------|---|--|
| pphy | = | phytoplancton |
| bphy | = | microphytobenthos |
| GPP | = | Production primaire brute ("Gross Primary Production") |
| ER | = | excrétion ("Extracellular Release") |
| n.u. | = | production non utilisée (mortalité naturelle) |

C. LES PRODUCTEURS PRIMAIRES

1. Généralités

La turbidité des eaux est très forte à la surface des vasières intertidales, et l'on suppose que la production primaire purement phytoplanctonique locale est très faible (Ravail et al. 1988, Ravail-Legrand 1993). Le microphytobenthos est donc le principal composant de la production primaire à la surface des vasières intertidales (Blanchard & Cariou Le Gall 1994). Le terme de microphytobenthos désigne les algues eucaryotes photosynthétiques microscopiques et les cyanobactéries qui vivent sur le sol marin (Mac Intyre et al. 1996). Elles peuvent être remises en suspension et participer alors à la production primaire planctonique (Denis et al. 1996). Ainsi, le présent modèle compte deux compartiments de producteurs primaires : celui des producteurs primaires benthiques (microphytobenthos) et celui des producteurs primaires pélagiques (phytoplancton "vrai" et microphytobenthos remis en suspension) qui peuvent échanger dans le cadre de remise en suspension ou déposition, sans altération de leurs capacités (les éléments d'un compartiment sont incorporés à l'autre sans changement de nature, il s'agit de simples flux migratoires). Les mesures de chlorophylle dans la colonne d'eau comptabilisent donc cette part de microphytobenthos remis en suspension, et le "phytoplancton" désigne en fait cette association, qui peut contenir jusqu'à 84% de diatomées pennées du microphytobenthos remis en suspension (Guarini et al. sous presse). La distinction 'phytoplancton' / 'microphytobenthos' est donc assez floue (Mac Intyre et al. 1996).

Les producteurs primaires rejettent une partie du carbone incorporé (gpp: "gross primary production") sous forme de carbone organique dissout (COD) (ER : « extracellular release ») (Zlotnik & Dubinski 1989, Malinski-Ruhansky & Legrand 1996), et sous forme de respiration (CO₂). L'excrétion est souvent exprimée en pourcentage du carbone incorporé (PER) qui peut varier de 0 à 80% selon les espèces d'algues et les conditions (Malinski-Ruhanski & Legrand 1996). La fourchette retenue dans les modèles présentés ici est de 2 à 55% (Vézina & Platt 1988).

La production primaire est utilisée par divers organismes du réseau trophique, filtreurs (pour le phytoplancton) ou brouteurs (pour le microphytobenthos). Puisque l'on suppose les réseaux en équilibre (il n'y a pas d'accumulation de biomasse sur l'année), la biomasse produite et non consommée sera dirigée vers les compartiments détritiques : le carbone organique particulaire (COP) (voir encart III.2).

2. Le microphytobenthos

Les études concernant le microphytobenthos sont plus récentes et ont débuté à Marennes Oléron, sur la vasière de Brouage, dans les années 90 (Blanchard & Cariou-Le Gall 1994). Après avoir étudié la dynamique globale de la biomasse microphytobenthique (Cariou-Le Gall & Blanchard 1995, Guarini et al. 1998), les chercheurs se sont attachés à sa production, et donc à sa capacité photosynthétique et à sa productivité. Les variations de cette dernière en fonction de la température ont été modélisées (Blanchard et al. 1996) :

$$P_{\max}(T) = P_{MAX} \cdot \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right)^{\beta} \cdot e^{\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} - 1} ; \quad P(T) = S_{\max} \cdot P_{\max}(T)$$

avec:

P_{MAX} : production primaire instantanée, en $\mu\text{gC} \cdot \mu\text{gChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ (il s'agit d'une production nette, i.e. une fois la respiration effectuée, et non d'une production brute qui mesurerait la totalité du carbone organique intégré).

T_{\max} , T_{opt} : températures, en $^{\circ}\text{C}$, respectivement maximale (à partir de laquelle les algues meurent), et optimale (de croissance optimale).

β : paramètre sans dimension.

S_{\max} : concentration productrice, en $\mu\text{gChla} \cdot \text{m}^{-2}$.

Les paramètres P_{MAX} , T_{\max} , T_{opt} , et β varient au cours du temps et ont été évalués pour quatre périodes : décembre, avril, juin et septembre (Blanchard et al. 1997). Ces variations sont déterminées par l'état physiologique des algues autant que par les conditions extérieures : il existe sans doute une forte variabilité de ces indices (Guarini, comm. pers.). La capacité photosynthétique $P_{\max}(T)$ sert ensuite à calculer la productivité $P(T)$.

Ce modèle a été utilisé en association avec un modèle de température à la surface de la vase (Guarini et al. 1997) pour calculer, en chaque point de la vasière et à chaque instant, la production primaire du microphytobenthos. Les valeurs obtenues ont ensuite été sommées sur chaque zone et sur chaque saison, pour aboutir à l'estimation de la production primaire microphytobenthique pour chaque zone et chaque saison (annexes A1-B).

L'observation à l'échelle de la marée a permis de mettre en évidence une régulation de la production par un contrôle de la biomasse *via* les cycles d'exondation/submersion et le broutage (Blanchard et al. 1998, 2001, 2002). La biomasse contenue dans le premier centimètre de sédiment oscille selon les rythmes de marée (Herlory et al. 2004), augmentant pendant les périodes de production (exclusivement les exondations diurnes car la lumière ne

pénètre pas les eaux de fortes turbidités, Alpine & Cloern 1988) et diminuant pendant les périodes de submersion ou d'exondation nocturne (sous l'effet de remises en suspension et du broutage qui ne sont plus contrebalancés par la production). A l'aide de ces observations, on peut considérer que la vasière produit en moyenne $1 \text{ gC net.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Guarini comm. pers.). Cette valeur « nette » est extrapolée à partir du bilan de biomasse entre la fin et le début des émergences diurnes et donc est égale à la production brute moins la respiration, l'excrétion et le broutage pendant cette période.

Le mécanisme à fine échelle temporelle et spatiale des variations de la biomasse du microphytobenthos a été décrit à l'aide d'un modèle mathématique traduisant le comportement de ces algues particulières (Guarini et al. 1999, 2000a, 2000b) :

En période d'exondation diurne, un biofilm de diatomées se construit rapidement à la surface du sédiment (Herlory et al. 2004). C'est ce biofilm qui reçoit directement l'énergie lumineuse et peut donc entrer en phase de production, le reste de la biomasse, enfouie et non exposée à la lumière, ne produisant pas (Barranguet et al. 1997). Ainsi prend-on, dans le modèle cité précédemment, une valeur de $S_{max} = 25 \text{ mgChla.m}^{-2}$, qui est la biomasse accumulée dans le biofilm. Juste avant le retour de la marée, le biofilm migre de nouveau dans les profondeurs (1 cm) du sédiment (Herlory et al. 2004). Ce modèle est synchronisé par la marée et dépend fortement des autres facteurs extérieurs, notamment la température et la prédation par les organismes brouteurs. La séparation des pertes de biomasse entre le broutage et la remise en suspension doit encore être élucidée, même si de premières hypothèses sont élaborées (Guarini, comm. pers.).

3. Le phytoplancton

La concentration des eaux côtières en Chlorophylle a est mesurée par les réseaux de surveillance de l'IFREMER depuis les années 1970 (Soletchnik et al. 1998). Des résultats du réseau RAZLEC, on peut calculer une moyenne mensuelle dans le bassin, et donc un flux entrant, en multipliant ces valeurs par le débit calculé mensuellement (annexes A0).

Les eaux du bassin de Marennes Oléron sont particulièrement turbides (Bacher 1989, Raillard et al. 1994), et ceci a pour effet d'atténuer la pénétration de la lumière dans la colonne d'eau (Cloern 1987, Alpine & Cloern 1988). Ceci est d'autant plus vrai à Brouage où les concentrations en matières en suspension sont encore plus fortes du fait des remises en suspension de vase fluide sous l'action des vagues (Gouleau et al. 2000). Or, la lumière est nécessaire à la production primaire, qui est donc faible dans ce milieu. Cependant, il est

possible que l'agitation de la colonne d'eau, qui provoque cette turbidité en remettant la vase en suspension, permette aussi un renouvellement de la biomasse phytoplanctonique au niveau des eaux de surface, et donc permette du même coup une production primaire (Cole & Cloern 1984).

Sur la base des concentrations en matières en suspension suivies dans le bassin, du calcul de l'irradiance résultante en chaque point, de courbes photosynthèse-irradiance, établies sur le site de Marennes Oléron, Caroline Struski a fait le calcul de la production primaire phytoplanctonique potentielle dans la colonne d'eau en divers points de Brouage, en chaque instant d'une année moyenne. Ces productions instantanées sont d'abord intégrées sur chaque saison, puis sommées sur chaque zone : les valeurs obtenues sont donc les productions primaires phytoplanctoniques pour chaque saison et pour chaque zone (les calculs et résultats sont présentés en annexe A1-B). Ce calcul est peut être surestimé, vu qu'il prend en compte une turbidité mesurée dans le bassin et non à Brouage même, mais il ne prend pas non plus en compte la possible amélioration des conditions d'irradiation des algues par les remous. Cette valeur, utilisée dans les modèles « saisonnalisés » et spatialisés (modèles 2 et 3), constitue toujours une meilleure approximation que celle des premiers modèles pour lesquelles le P/B annuel minimal issu d'un modèle établi dans les eaux de la Manche (Ménesguen & Hoch, 1997) était utilisé.

4. Echanges colonne d'eau/sédiments

La question de la remise en suspension n'est pas encore réglée : quelle est exactement la quantité remise en suspension ? Les premières études pouvaient laisser entendre qu'une grosse partie de la production était emportée à chaque marée (Blanchard et al. 1998). Mais cette remise en suspension ne se fait pas de façon continue sur l'année, comme le montre l'observation de la chlorophylle *a* d'origine microphytobenthique dans la colonne d'eau (Grangeré 2003, Guarini et al. sous presse). Elle n'est pas directement liée à la remise en suspension du sédiment, ce qui rend impossible une évaluation directe par extrapolation des résultats de modèles physiques (Guarini et al. 2004). En effet, les algues peuvent « replonger » dans le sédiment avant la montée des eaux, et donc se rendre inaccessibles. Elles seront remises en suspension dans le cas où elles seront encore présentes en surface à la fin de l'exondation. L'hypothèse selon laquelle elles retournent toutes dans le sédiment lorsqu'elles ont toutes effectué un cycle de production permet d'expliquer que la remise en suspension se ferait lorsqu'une certaine biomasse critique est atteinte : les algues se relaient

en quelque sorte pour venir produire en surface : toutes les heures, la biomasse dans le biofilm de surface est renouvelée. Une fois que toutes ont pu produire, le biofilm est réintégré dans le sédiment. Mais si toutes n'ont pas pu effectuer leur cycle avant la durée de l'exondation diurne, le biofilm est remis en suspension dans sa totalité. Ceci rend le mécanisme de remise en suspension du microphytobenthos bien distinct de celui de la remise en suspension du sédiment, différence qui a été mise en évidence par l'observation de fortes concentrations en Chlorophylle a d'origine microphytobenthique dans la colonne d'eau en conditions hydrodynamiques clames (Grangeré 2003).

Le microphytobenthos est remis en suspension au niveau des banquettes, puis il circule dans les seillons, où il eut être temporairement redéposé. Mais le bilan entre les compartiments de phytoplancton et de microphytobenthos est une nette remise en suspension, du second vers le premier. Ainsi, dans les modèles *a priori* saisonnalisés et/ou spatialisés (modèles 2 et 3), le flux de déposition du phytoplancton vers le microphytobenthos a-t-il été supprimé pour ne laisser qu'un flux net positif de remise en suspension.

Dans le modèle spatialisé, nous prendrons en compte la remise en suspension qui a lieu sur la zone centrale de la vasière : en première approximation, on peut considérer qu'un biofilm est remis en suspension, par jour, sur les banquettes (soit sur 67% de la surface totale), pendant les mois de février, mars, avril, mai et juin, puis octobre et novembre (Guarini comm. pers.). Une autre question concerne la portion de cette valeur qui sera consommée sur place ou emportée vers le large lors du jusant. En effet, la remise en suspension du microphytobenthos se fait lors du flot, et donc les algues sont d'abord transportées vers l'amont. Mais, lors du jusant, celles qui n'ont pas été consommées sont emportées au large et diluées, seule une partie d'entre elles reviendra à la marée suivante. En première approximation, et cette quantité sera à faire varier dans des analyses de sensibilité, nous considérerons que 50% du microphytobenthos remis en suspension est exporté vers la colonne d'eau (Guarini comm. pers.).

Le microphytobenthos est le principal producteur primaire sur les vasières intertidales de type européen (vasières nues). A Brouage, sa production nette a été estimée au moyen d'un modèle couplant les calculs de température de la vase en fonction de données météorologiques et l'évaluation, selon la saison, de la productivité des algues en fonction de la température.

La production phytoplanctonique, plus faible, a été évaluée au moyen d'un modèle couplant calculs de pénétration de la lumière dans la colonne d'eau en fonction de la turbidité de celle-ci et productivité primaire évaluée sur la base de courbes Photosynthèse / Irradiance.

La libération de DOC par les producteurs primaires est exprimée en pourcentage de leur incorporation de carbone (PER). Le microphytobenthos peut être remis en suspension lors de processus d'érosion mais, ayant une dynamique propre, ce phénomène ne suit pas les lois observées pour la remise en suspension du sédiment. Une fois dans la colonne d'eau, il est associé au phytoplancton et participe à la production primaire pélagique.

D. LES RESEAUX TROPHIQUES MICROBIENS

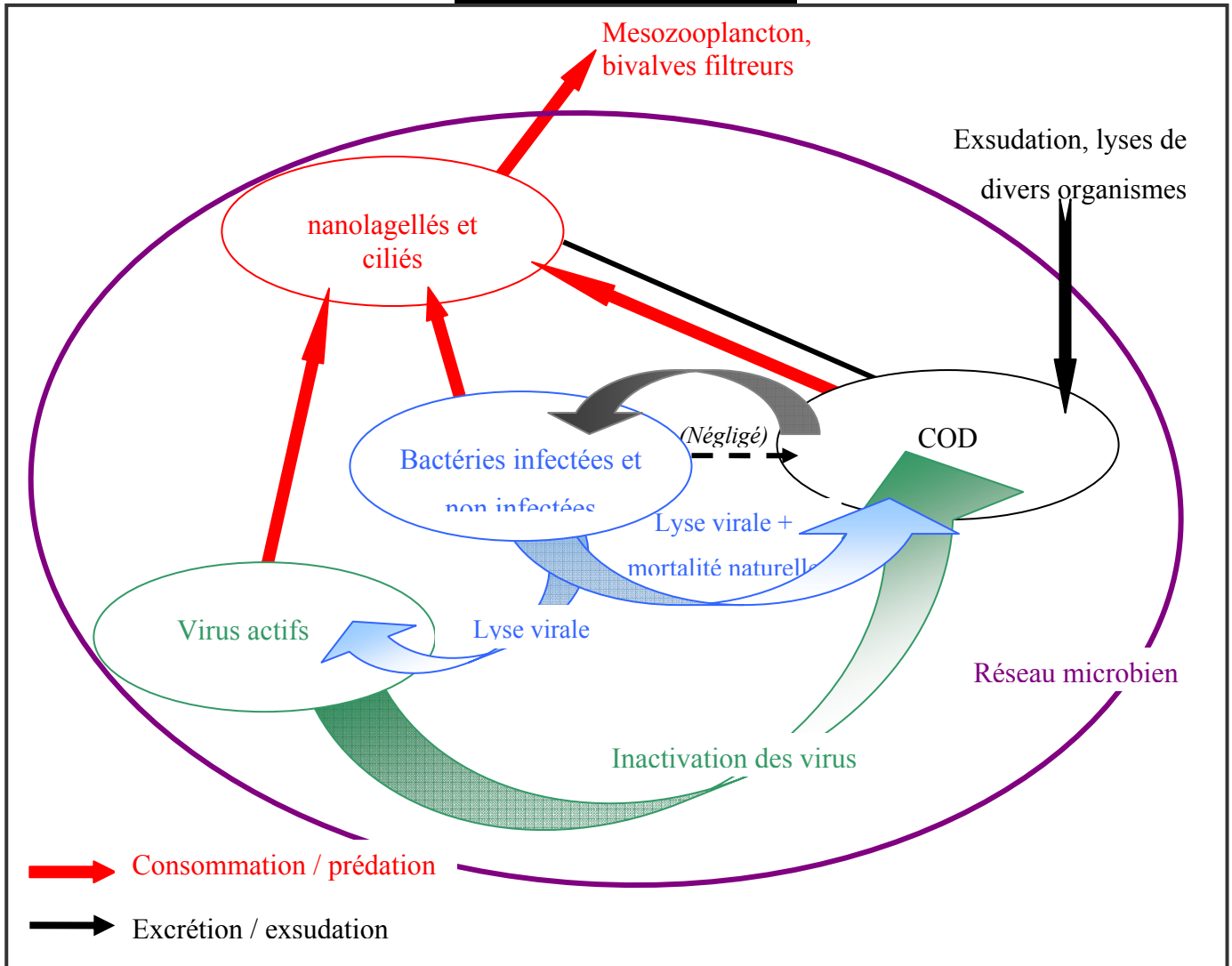
Les microorganismes, dans la colonne d'eau comme dans le sédiment, jouent un rôle important dans le recyclage de la matière et son transfert vers les niveaux trophiques supérieurs (Newell & Field 1983) et il est primordial de ne pas les négliger dans l'élaboration du réseau trophique (Paine 2001). La matière organique est subdivisée en matière organique dissoute (< 0,2 ou 0,4 μm) et particulaire (> 0,4 μm) (Wilhelm & Suttle 1999). Le réseau trophique microbien désigne ici l'ensemble des éléments dont la biologie se base en majeure partie sur la matière dissoute. La notion de boucle microbienne a été introduite par Pomeroy (1974) qui montrait le rôle important des bactéries dans le recyclage de la MOD dans le classique schéma « producteurs primaires \rightarrow herbivores ». Les protozoaires ont ensuite fait leur entrée dans ces chaînes simples, que ce soit dans le sédiment (Fenchel 1969, Patterson et al. 1989, Epstein 1997a,b) ou dans la colonne d'eau (Fenchel 1982a, b, c, d, Rassoulzadegan & Sheldon 1986, Rassoulzadegan et al. 1988, Sherr et al. 1986a, b, Rassoulzadegan et al. 1990) où ils apparaissent non seulement comme d'importants consommateurs de bactéries et facilitateurs de décomposition (Fenchel 1982e, Rassoulzadegan & Sheldon 1986, Sherr et al. 1986a, Sherr & Sherr 1987, Biddanda & Pomeroy 1988) ou herbivores (Sherr & Sherr 1994), mais aussi comme des liens trophiques vers les plus hauts niveaux (Sherr et al. 1986b, Sherr & Sherr 1988, Gifford 1991, Sanders & Wickham 1993, Dupuy et al. 1999). Outre son rôle premier de décomposition, le réseau trophique microbien constitue ainsi un intermédiaire trophique entre les détritiques dont il permet le recyclage et les niveaux trophiques supérieurs qui ne peuvent que difficilement exploiter la matière organique dissoute (Pomeroy 1974, Azam et al. 1983). En effet, la matière organique dissoute n'est que peu transférée aux niveaux trophiques supérieurs, mais est recyclée par la communauté microbienne (Azam et al. 1983, Fuhrman 1992) qui peut servir d'intermédiaire trophique par ses composants de dimensions supérieures (bactéries, protozoaires).

Les bactéries sont des organismes unicellulaires, généralement de taille inférieure à 1 μm . Les bactéries peuvent être autotrophes (e.g. cyanobactéries) ou hétérotrophes, aérobies ou anaérobies. Dans la présente étude, seul le compartiment bactérien hétérotrophe aérobie benthique et pélagique est pris en compte. En effet, ces bactéries permettent directement le recyclage de la matière organique, en la métabolisant et en la rendant plus disponible pour les échelons supérieurs.

Les virus sont le plus souvent, vu leur taille (20 à 700 nm, mais généralement inférieure à 60 nm), assimilés à de la matière organique dissoute. Ils sont très spécifiques de leurs hôtes (Wommack et al. 1999). Eléments essentiels du contrôle du développement bactérien, ils sont responsables de la régulation des populations bactériennes, tant au niveau de leurs abondances (Wilhelm et al. 2002) qu'à celui de leurs diversités (Wommack et al. 1999). Dans le réseau trophique microbien, ils constituent un « court-circuit » en ramenant le carbone organique particulaire des cellules vivantes vers une forme dissoute (Wilhelm & Suttle 1999).

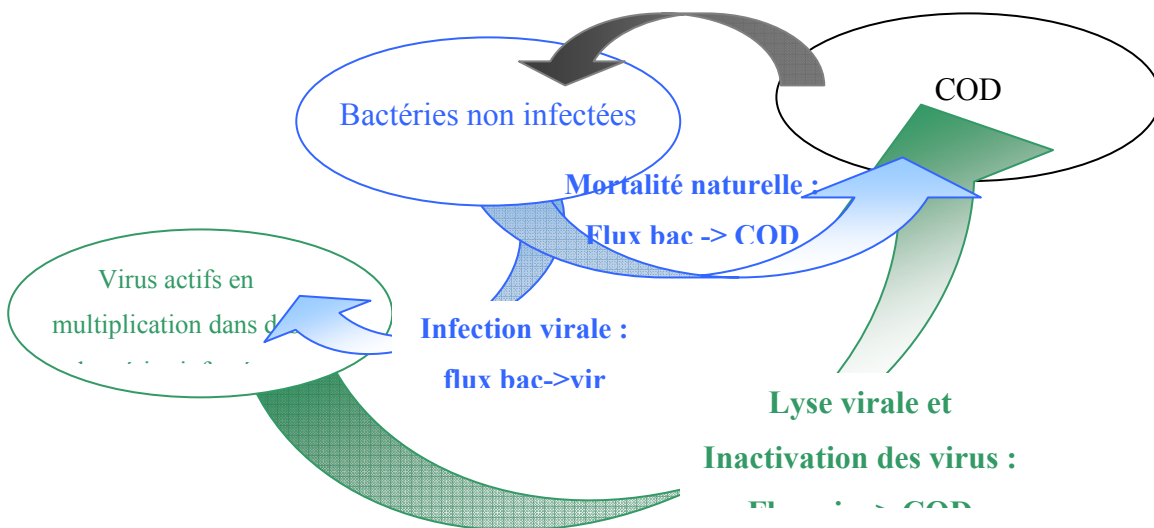
Les protistes peuvent être autotrophes, hétérotrophes, ou encore mixotrophes, selon qu'ils possèdent ou non des chloroplastes, ou peuvent retenir ceux des cellules algales ingérées (Stoecker & Michaels 1991). Les protistes hétérotrophes sont nommés protozoaires (eucaryotes unicellulaires, Campbell 1995) recherchant activement leur nourriture parmi les bactéries, les autres protistes, et les détritiques (Campbell 1995). On distingue entre autres les flagellés, les ciliés, et les foraminifères (Campbell 1995). Dans l'étude, nous considérerons les nanoflagellés autotrophes et hétérotrophes (de taille comprise entre 2 et 20 μm , Sherr & Sherr 1991), les ciliés et les foraminifères. Les dinoflagellés (souvent de taille comprise entre 5 μm et 150 μm) qui seront, lorsque la quantification dans le bassin sera évaluée, à intégrer au compartiment des producteurs primaires.

Encart III.3
Réseau microbien pélagique



D'après Furhman (1999), Anderson & Ducklow (2001) et Wilhelm & Suttle (1999).

Traduction du rôle des virus dans le modèle conceptuel :



1. Le réseau trophique microbien pélagique

a) Bactéries de la colonne d'eau.

Dans la colonne d'eau, les abondances bactériennes sont très stables (de l'ordre de 10^6 cellules.mL⁻¹). Les abondances bactériennes et virales sont corrélées : légèrement inférieures aux abondances de leurs parasites attitrés, les variations des abondances bactériennes sont suivies étroitement par celles de leurs populations parasites associées (Wommack et al. 1999). Les espèces se succèdent dans le temps, mais, à l'échelle mensuelle, les abondances virale et bactérienne sont stables (Wommack et al. 1999). Les populations bactériennes sont constituées en moyenne de 90% à 95% de bactéries libres, qui utilisent le carbone organique dissout dans la colonne d'eau, notamment venant de l'exsudation (ER : extracellular release) du phytoplancton (Baines & Pace 1991). Les autres bactéries sont fixées sur les éléments particulaires. Ces dernières sont plus grosses que les bactéries libres, et ont un métabolisme différent (Delmas comm. pers). Elles ont entre autres une activité protéolytique plus importante, et dégradent les particules sur lesquelles elles s'attachent, conduisant, puisqu'elles ne consomment pas toute cette matière lysée, à l'enrichissement du milieu en matière organique dissoute. Lors de la sédimentation ou de l'ingestion des particules par de la macrofaune, elles peuvent ou non rester attachées sur celle-ci et donc se retrouver dans le sédiment ou être ingérées par des filtreurs. Elles constituent alors, avec leurs 50% de protéines, une source de nourriture de bonne qualité que ces derniers peuvent assimiler (Zobell & Landon 1937, Zobell & Feltham 1938 in Crosby et al. 1990, Amouroux 1986a, Prieur et al 1990, Langdon & Newell 1990).

La mesure de la quantité de matière exsudée par les bactéries est très difficile : le marquage de la matière organique dissoute dans des expériences *in vitro* permet la mesure d'activités bactériennes (Pace et al. 2004), mais il est impossible de quantifier quelle est la part réellement perdue, puisque les bactéries « ré ingèrent » cette matière (Delmas comm. pers). Nous négligerons donc cette exsudation dans le modèle, pour ne considérer que la production bactérienne, dont une partie est détournée par les virus et retourne au matériel organique dissout (Wilhem & Suttle 1999). Dans les expériences de mesure des activités bactériennes, on néglige la part d'incorporation de radioactivité dans les virus qui infectaient éventuellement les cellules considérées (Delmas comm. pers). D'autres problèmes ont été mis en évidence dans l'estimation des productions bactériennes par des méthodes de marquage radioactif, par exemple à la leucine tritiée (revue de Pace et al. 2004) ou à la thymidine tritiée (Fallon et al. 1983, Riemann & Bell 1990 in Bratback et al. 1992): la conversion des taux de

radioactivité incorporée en production bactérienne est un des points discutables de cette technique (Ducklow et al. 2000), la contribution de la leucine non marquée dilue l'isotope ajouté, d'autres organismes peuvent incorporer le matériel marqué, les taux mesurés au jour ou sans lumière sont différents, l'efficacité de précipitation des protéines n'est pas parfaite, et le matériel lui-même peut retenir les protéines de manières différentes. En première approximation, on considère que toute la matière incorporée (10 à 50% de l'« uptake », pour une moyenne de 30%, le reste étant respiré, Raymond & Bauer 2000) conduit à la production bactérienne. Toolan (2001) trouve un encadrement plus large pour les efficacités de production : 0 à 69%. En effet, comme dans le cas des respirations bactériennes dans le sédiment (voir plus bas), les mesures de respiration bactérienne pélagique sont très variables (Toolan 2001), et nous utiliserons donc pour contraindre ce flux les estimations plus fiables de production ainsi que ces taux de respiration. La production peut être consommée par les prédateurs des bactéries (principalement les nanoflagellés), ou retourner à la matière organique dissoute par lyse cellulaire. Les productions bactériennes sont comprises, dans le bassin de Marennes Oléron, entre 1.2 et 58 $\mu\text{g.L}^{-1}.\text{jour}^{-1}$, valeurs supérieures mesurées en mer ouverte (2 $\mu\text{g.l}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ au maximum) (Delmas, comm. pers). Elles ont été mesurées mensuellement dans le cadre de la thèse de Jean-Christophe Auguet (annexe A2-A) à l'embouchure de la Charente.

b) Protozoaires de la colonne d'eau

Dans la colonne d'eau, les protozoaires hétérotrophes (ciliés, nanoflagellés, foraminifères) peuvent se nourrir sur la matière dissoute (Sherr 1988), les bactéries (Fenchel 1982d, Rassoulzadegan & Sheldon 1986, Sherr et al. 1986a, 1992, Sherr & Sherr 1991, 1994) et sur les producteurs primaires (Sherr et al. 1991, Sherr & Sherr 1994, Strom & Strom 1996) et, les nanoflagellés peuvent se nourrir sur le virioplancton (Gonzalez & Suttle 1993). Les nanoflagellés de la colonne d'eau sont d'importants consommateurs de bactéries et jouent clairement un rôle important dans le recyclage des nutriments (Taylor 1982, Caron 1994). Ils sont aussi impliqués dans les mécanismes de régulation et de structuration des populations bactériennes (Langenheder & Jürgens 2001), en association selon les saisons avec les virus bactériophages (Rodriguez et al. 2000).

Des estimations des abondances et biomasses de nanoflagellés et ciliés ont été réalisées par Elise Marquis, dans le cadre de sa thèse, dans le Golfe de Gascogne. Intégrée sur la colonne d'eau (en raison des mixages incessants de celle-ci), la biomasse de ciliés et flagellés a été évaluée à $8.39 \pm 3.01 \mu\text{gC.L}^{-1}$ soit mgC.m^{-3} (ciliés : 2.56 ± 1.90 , flagellés : 5.83

± 1.11) (E Marquis comm. pers, annexe A3-A). Ces données sont présentées en annexe. Dans le cadre de son DEA, Joana Léger (2004) a mesuré des abondances de nanoflagellés de taille inférieure à 3 µm dans la colonne d'eau à l'intérieur du bassin de Marennes Oléron près de l'île d'Aix. Ces mesures sont très difficiles en raison de la turbidité du milieu, mais elles ont permis de mettre en évidence la prédation de virus par les flagellés (Léger et al. 2004, Léger 2004). Ces données sont présentées en annexe. Les valeurs obtenues permettent, avec celles du Golfe de Gascogne, d'obtenir un encadrement de la biomasse potentielle de protozoaires planctoniques dans le bassin de Marennes Oléron (proportion dans le Golfe de Gascogne en ciliés et flagellés, biomasse de flagellés (valeur minimale) dans le BMO).

Des valeurs issues de la littérature permettent ensuite d'encadrer la production et la respiration de ce compartiment : Burkill (1982), Newell et al. (1981) et Newell & Linley (1984) ont évalué, par des suivis mensuels, les taux de consommation, de respiration et de production de protozoaires ciliés et flagellés phytophages et bactérivores, en Manche. De plus, les efficacités d'assimilation sont évaluées de 2.7% à 10.3% sur le matériel détritique (Crosby et al. 1990), et de 50% à 90% sur le matériel vivant (valeur communément admise pour les êtres vivants hétérotrophes, utilisée par Vézina et al. 1997).

c) *Virus bactériophages de la colonne d'eau*

Les virus sont les agents biologiques marins les plus communs (Furhman 1999). Ces microorganismes (particules de 20 à 700 nm de long) détournent une partie de la matière organique en infectant leurs cellules hôtes : ce sont des parasites intracellulaires obligatoires. Ils infectent probablement tous les organismes, et en particulier les bactéries, dont ils pourraient être responsables de 10 à 50% de la mortalité dans les eaux de surface (Furhman 1999). On pense que, dans la colonne d'eau, la majorité des virus (qui sont tous comptés ensemble) sont des bactériophages (régressions linéaires expliquant plus de 60% des variations des populations de bactéries par celles des populations de virus (Hewson et al. 2001, Auguet et al. accepté). Deux comportements sont observables chez les bactériophages : le cycle lytique, qui conduit à la destruction de la bactérie hôte sous forme de débris cellulaires, et la lysogénie, qui conduit à la multiplication de cellules infectées (Campbell 1995). Dans le second cas, le virus tempéré s'intègre au génome de la cellule hôte (prophage) et se réplique avec le chromosome bactérien : il se multiplie lors de la division bactérienne. Sous l'effet de variations du milieu (induction), le prophage est alors exclu du chromosome bactérien et se réplique dans la cellule jusqu'à la lyse de celle-ci. Dans tous les cas, un virus isolé représente un simple ensemble de gènes enveloppé dans des protéines. Cette matière organique piégée peut être ensuite retournée au pool de matière organique dissoute disponible

pour la production bactérienne (l'inactivation des virus pouvant se faire de plusieurs façons : mutation de l'ADN, désintégration par les protéases et nucléases...), ou assimilée par les nanoflagellés si les virus concernés sont de taille suffisante, dans une proportion de 0.2% à 9% du carbone qu'ils assimilent (Gonzalez & Suttle 1993). Cette dernière voie possible nous conduit à considérer le virioplancton comme un compartiment à part entière du réseau conceptuel. En revanche, ils ne sont pas assimilés par les bivalves filtreurs du fait de leur taille: dans le cas où ces derniers les capturent avec la matière dissoute, ils ne les digèrent pas mais les « piègent » pendant un certain temps (Montanié comm. pers).

La production virale a été évaluée à Brouage par la méthode de dilution (Whilhelm et al. 2002), et la quantité de carbone détournée du compartiment bactérien évaluée en supposant qu'une bactérie infectée libère 50 virus lors de la lyse (Whilhelm et al. 2002). Dans le modèle de réseau trophique, l'intégralité du carbone ainsi détourné sera dirigé vers le compartiment des virus : il s'agit en fait d'une partie réellement transformée en matière virale (1/5^{ème} de la biomasse bactérienne lysée en considérant des bactéries de 20 fgC et des virus de 0.08 fgC) et d'une partie dirigée directement vers le compartiment du carbone organique dissout. Cependant, cette étape supplémentaire permet de rendre compte de la totalité du carbone bactérien perdu par lyse virale.

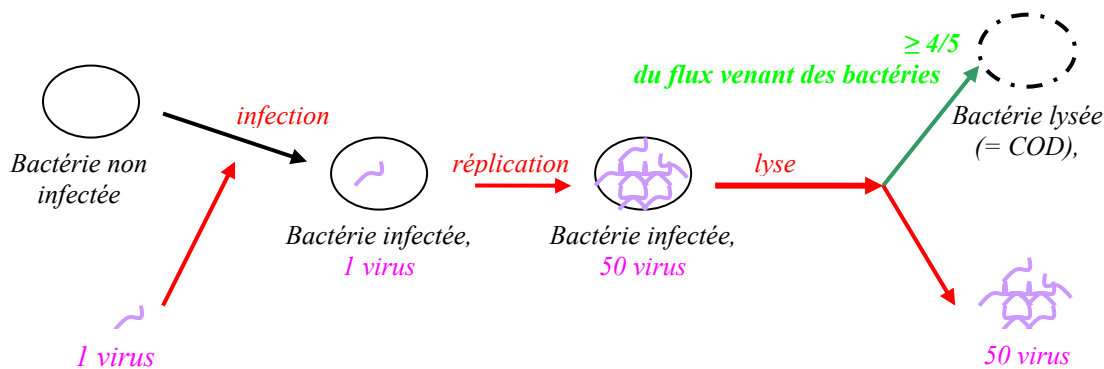
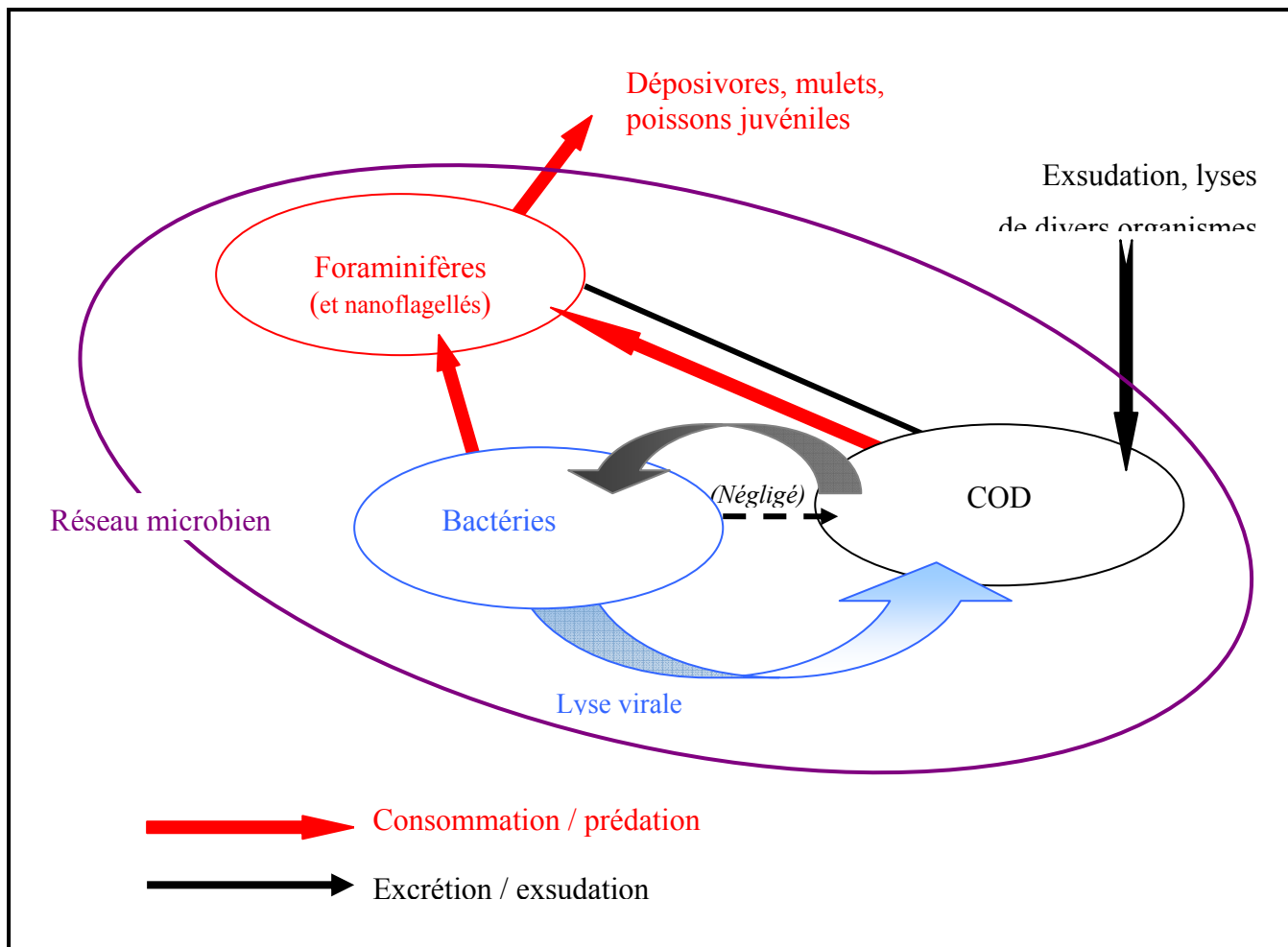


Figure III.3 : schéma de principe de l'action des virus bactériophages

La fraction de production bactérienne détournée par les virus ou par les nanoflagellés a été évaluée dans la colonne d'eau à l'embouchure de la Charente et sera prise en compte dans le modèle (Montanié comm. pers., annexe A4).

L'ensemble de ces observations est sur le plan qualitatif intégré au réseau conceptuel selon le schéma de l'encart III.3.

Encart III.4
Réseau microbien benthique



Remarque : on ne considère pas ici les virus, encore inconnus, mais les autres compartiments correspondent à leurs équivalents pélagiques ;

2. Le réseau trophique microbien benthique

a) Bactéries du sédiment

Dans les sédiments fins vaseux, les concentrations bactériennes sont très supérieures à celles que l'on peut observer dans la colonne d'eau : 3 à $15 \cdot 10^9$ bactéries.g sédiment sec^{-1} selon les zones géographiques (6.2 à $15 \cdot 10^9$ pour deux criques intertidales du New Jersey, Tso & Taghon 1996, 1 à $10 \cdot 10^9$ à Brouage, (Garet 1996), soit 6 à $30 \cdot 10 \cdot 10^9$ bactéries.mL⁻¹ de sédiment (en comptant une densité de 2 pour le sédiment). Ces bactéries, plus grosses que celles de la colonne d'eau, ont aussi des métabolismes différents, et sont particulièrement actives : les productions mesurées sont de l'ordre de 5 à 30 $\mu\text{g.g séd.}^{-1}.\text{h}^{-1}$, soit 0.24 à 1.4 $\mu\text{g} \cdot \text{L sed.}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$ (Garet 1996, Delmas, comm. pers). En milieu oxydé, c'est-à-dire à la surface du sédiment jusqu'à une profondeur de 5 à 10 mm, les bactéries rencontrées sont aérobies et peuvent être autotrophes ou hétérotrophes, puis, plus profondément, là où le sédiment est réduit, on trouve des bactéries au fonctionnement différent, qui utilisent l'azote ou la silice et n'incorporent pas la thymidine. Dans le présent contexte, nous ne représentons que les bactéries aérobies et hétérotrophes, dans un schéma en unité Carbone, et nous nous plaçons donc dans la couche supérieure des sédiments, soit dans les 10 premiers millimètres en ce qui concerne les bactéries.

Les productions bactériennes des sédiments vaseux sont sans doute assez fortes, en tous cas comparativement aux productions mesurées dans des sédiments sableux (Cammen 1991). Des mesures ont été effectuées à Brouage à dix années d'intervalle : Garet (1996), dans sa thèse, a mesuré la production et la respiration de la population bactérienne des cinq premiers centimètres de sédiment, dans la zone de la haute slikke de la vasière de Brouage. Des prélèvements mensuels ont été effectués pendant 18 mois (d'avril 1993 à septembre 1994). Globalement, la densité bactérienne diminue avec l'enfouissement, et la vase présente une certaine homogénéité sur les cinq premiers centimètres échantillonnés. Les biomasses bactériennes, peut être sous-estimées en raison d'un choix du facteur de conversion *a minima*, atteignent 51% de la biomasse microphytobenthique. Les activités respiratoires augmentent entre l'interface et le niveau du premier centimètre puis les résultats divergent selon les méthodes de mesure. En ce qui concerne la production bactérienne hétérotrophe, elle a été mesurée dans les sédiments de surface au moyen de la mesure d'incorporation de thymidine tritiée, ce qui aurait pu induire une sous-estimation, mais donne tout de même des valeurs élevées : 0.19 à 3 $\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$, soit 30 à 200% de la production microphytobenthique nette

(Garet 1996) ! Les valeurs les plus élevées pour la production sont observées en été, mais la biomasse reste assez stable tout au long de l'année.

Dans le cadre du Programme Environnement Vie Société « Fonctionnement écologique des vasières intertidales et sociétés humaines », les bactéries benthiques ont été comptées et leurs production et respiration ont été mesurées pour trois points du transect de Brouage et trois périodes de l'année (juin, septembre, février) (Mallet comm. pers., annexe A2-B). Ces dernières mesures ont permis de mettre en évidence l'homogénéité spatio-temporelle des bactéries benthiques, en termes de biomasses et d'activités, et de confirmer les ordres de grandeur observés mensuellement dans le cadre de la thèse de Marie-José Garet (1996). Ainsi, les mesures de production effectuées sur la zone supérieure de la vasière (Garet 1996, Mallet comm. pers., annexe A2-B), peuvent-elle être utilisées pour l'ensemble de la zone. Ces mesures sont assez élevées par rapport aux observations effectuées dans d'autres sédiments : $250 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ sur une vasière de Maine aux USA (Cammen et al. 1991) et $100 \text{ à } 800 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ dans des sédiments subtidaux de l'île de Sapelo (Atlantique ouest – Fallon et al. 1983). En revanche, les méthodes de mesure de la respiration bactérienne sont jugées peu fiables (Dupuy C., comm. pers.) car elles donnent des valeurs très variables (Fallon et al. 1983, Garet 1996), seules les mesures de production ont été utilisées, puis le coefficient de 10 à 50% d'efficacité de production est utilisé pour borner l'uptake. Cette valeur est en accord avec le taux de conversion du carbone (équivalent de l'efficacité de production : Production/Uptake) pour les bactéries proposé par Jahnke & Craven (1995 *in* Garet 1996) : 10 à 70%. Dans des milieux d'eau douce, des valeurs similaires sont observées : 14.6% à 34.5% sont rapportés par Goedkoop et al. (1996).

Le devenir de la production bactérienne benthique est encore mal défini : par exemple, la consommation par les nanoflagellés ne serait pas significative (Hamels et al. 2001b) dans le sédiment (mais, voir paragraphe suivant, ceux-ci sont vraisemblablement rares dans les sédiments de Brouage). Pourtant, les productions peuvent être très fortes. Dans la colonne d'eau, même si une grande part de la production primaire est respirée au sein du réseau trophique microbien, Sherr & Sherr (1988) considèrent que la question de savoir si ce dernier constitue un « lien ou [un] puits ? » est caduque, dans la mesure où il est de toute façon en même temps LA ressource ultime pour les métazoaires... Peut-on en dire autant dans le sédiment, où la macrofaune et la méiofaune se nourrissent directement – et largement – sur les producteurs primaires ?

b) Protozoaires du sédiment :

Les interstices des sédiments marins abritent une riche diversité de protistes qui semblent jouer un rôle important dans le passage de l'énergie dans les réseaux trophiques. Dans les sables poreux des zones intertidales, ce sont les ciliés qui tendent à dominer, alors que les foraminifères seraient majoritaires dans les eaux profondes où les interstices sont bloqués par des particules fines (Carey 1993). La composition des sédiments semble déterminante pour la structure des populations de protozoaires, et la proportion de ciliés diminue quand augmente celle de particules fines (Tso & Taghon 1996). Ainsi, dans des sédiments sablo-vaseux, Shimeta & Sisson (1999) ne détectent que peu de ciliés, et une quantité 100 fois plus importante de nanoflagellés.

Sur la vasière de Brouage, les nanoflagellés du sédiment n'ont pu être comptabilisés, pour des problèmes méthodologiques : il faut tout d'abord séparer les protozoaires du sédiment (Tso & Taghon 1996), ce qui ne se fait pas sans mal vue la composition essentiellement vaseuse du sédiment à Brouage. Ainsi, la dilution semble être une nécessité pour pouvoir compter les nanoflagellés du sédiment de Brouage : sans elle, ils sont masqués. Mais une dilution appropriée est trop importante : il ne reste plus de nanoflagellés dans l'échantillon (Dupuy, comm. pers). Ce problème a aussi été évoqué sur les ciliés par Tso & Taghon (1996), qui ont constaté une perte de 35% à 65% de protozoaires ciliés avant et après incorporation dans un milieu vaseux (94% de particules fines). Concernant les nanoflagellés, comptés aussi dans les deux milieux (sable et vase), les variations étaient telles que la baisse observée n'était pas significative. Ainsi, les comptages de Shimeta & Sisson (1999) et Tso & Taghon (1996), effectués dans des milieux sablo-vaseux à vaseux (plus de 50% de particules fines dans les milieux décrits par Shimeta & Sisson (1999), 94% dans les milieux étudiés par Tso & Taghon) seront utilisés comme référence, en considérant la quantité de ciliés comme nulle dans les sédiments de Brouage. En effet, ces deux articles présentent des concentrations bactériennes et des abondances de foraminifères (comptabilisés à Brouage, cf. paragraphe suivant) équivalentes à celles observées sur Brouage, et des quantités de ciliés environ 200 (Shimeta & Sisson 1999) à 2000 (Tso & Taghon 1996) fois plus faibles que celles des nanoflagellés.

En revanche, les foraminifères ont pu être identifiés et comptés, leurs biomasses peuvent atteindre 7.95 gC.m^{-2} (valeur obtenue en bas d'estran, en octobre, Armynot du Châtelet, comm. pers., annexe A3-B). Quant à une homogénéisation spatiale possible, des études menées en environnement tidal en Afrique n'ont pas mis en évidence d'indication de transport, même dans de petits lagons affectés par de forts courants tidaux (Debenay 1990).

Les biomasses de foraminifères obtenues pour la zone de Brouage (0.11 à 7.9 gC.m⁻²) sont supérieures à celles de divers protozoaires mesurées dans d'autres sédiments. Les calculs menés d'après Shimeta & Sisson (1999) et Tso & Taghon (1996), avec un taux de conversion de 185 fgC.cellule⁻¹ pour les nanoflagellés hétérotrophes (Caron et al. 1995) aboutissent à des valeurs de 0.5.10⁻³ à 1.10⁻³ gC.m⁻² et 0.02 à 0.03 gC.m⁻² respectivement. Buzas & Carle (1979) mesurent une moyenne de 2.3 g frais.m⁻². Cependant, malgré une biomasse faible, les individus de petite taille peuvent avoir un turnover rapide et une forte production. Les biomasses obtenues sur ces autres sites sont donc ajoutées à celle des foraminifères pour constituer le compartiment des protozoaires benthiques, en considérant constantes dans le temps et l'espace les deux valeurs extrêmes obtenues pour les concentrations en gC.m⁻².

Les foraminifères représentent 2.5% de l'ensemble des espèces animales connues (34 000 espèces décrites, dont 4 000 vivent encore aujourd'hui, Loeblich & Tappan 1969, *in* Lee 1979). Près de 90% de tous les foraminifères sont fossiles, ce groupe a donc tout d'abord été étudié en tant qu'indicateur de changements climatiques ou écologiques à long terme (Debenay & Guillou 2002.), car ce sont d'excellents marqueurs pour la datation comparative de roches sédimentaires de différentes parties du monde (Campbell 1995). En effet, ils sont présents dans presque toutes les mers du globe, ils sont très sensibles aux conditions environnementales, et leur rapide évolution et leur abondance en font de très bons marqueurs biostratigraphiques et témoins des évolutions de la température du globe (Hemleben & Bijma 1994, Zeebe et al. 1999, Bemis et al. 2000). Depuis quelques décades (Bradshaw 1955 *in* Suhr et al. 2003, Lee 1974, 1979), ils ont été aussi étudiés sous l'angle de la biologie et de l'écologie. Certes souvent dans le but d'évaluer les flux paléolithiques (Altenbach 1992) et parce qu'une meilleure connaissance de leurs biologie et écologie doit permettre de mieux interpréter les études paléolithiques (Heinz et al. 2002), mais aussi parce qu'ils peuvent être utilisés comme bioindicateurs en révélant les sources de pollution telles que déchets d'aquaculture, métaux lourds, déchets municipaux, hydrocarbures... (Debenay et al. 2001a, Alve 1991, 1995, Yanko et al. 1999 *in* Debenay et al. 2001b), qu'ils peuvent être révélateurs de transitions écologiques (Debenay & Guillou 2002) et qu'il sont considérés comme un lien trophique vital dans les structures marines (Lipps & Valentine 1970, Lipps & Ronan 1974, Daniels & Lipps 1978, Buzas & Carle 1979, Langer et al. 1995). Dans les environnements où ils sont abondants (en particulier dans les sédiments profonds), les foraminifères contribuent sans doute fortement au cycle du carbone (Moodley et al. 2000), et les forts taux de respirations observés pour des espèces communes des vasières intertidales confirment leur

potentielle importance dans ce type de milieu (Hannah et al. 1994, Suhr *et al.* 2003). De plus, des phénomènes de compétition avec la méiofaune, pour la ressource en producteurs primaires, ont été rapportés dans des environnements vaseux (Chandler 1989).

(1) *Biologie des foraminifères, régime alimentaire*

Pour se nourrir, les foraminifères utilisent leurs pseudopodes, en créant des réseaux qui leur servent à piéger et regrouper la nourriture (Bowser et al. 1992, Gooday et al. 1996, Moodley et al. 2000). Dans une synthèse sur la nutrition et la physiologie des foraminifères, Lee (1979) met en évidence la variété de régimes alimentaires possibles pour les foraminifères, qui peuvent être des dépositivores non sélectifs et ingérer indistinctement toutes les particules suffisamment petites, ou au contraire mettre en place des stratégies de prédation très variées et ingérer des proies beaucoup plus grosses qu'eux. Carey (1993) énumère les nombreuses habitudes alimentaires possibles des foraminifères benthiques dans leur habitat naturel et les qualifie de sélectifs dans leurs habitudes alimentaires. Les études menées par plusieurs auteurs (Bradshaw 1955, Murray 1963, Lee 1966, *in* Suhr et al. 2003, Muller 1975, Lee 1979, Lee et al. 1988, Suhr et al. 2003) montrent aussi cette sélectivité, en expériences de laboratoire, observations de terrain, traçage isotopique, ou analyse des acides gras. Cependant, Carey (1993) ajoute aussi que la plupart des espèces benthiques sont faciles à maintenir en laboratoire, et que les petites diatomées pennées et les chlorophytes de petites tailles semblent de bonne qualité nutritionnelle. La règle la plus généralement admise est que les foraminifères se nourrissent en premier lieu sur les diatomées pennées et les bactéries (Lee 1979), ils peuvent ainsi entrer en compétition avec la méiofaune pour la microflore de certaines vasières (Chandler 1989). L'association bactéries – diatomées semble nécessaire à certaines espèces, qui ne peuvent se développer sur de simples cultures de diatomées (Lee 1979), ce qui a été vérifié avec les espèces récoltées à Brouage (Dupuy, comm. pers).

La seule étude quantitative disponible date de 1992 et permet d'évaluer des taux de production annuels pour des espèces subtidales (Altenbach 1992). Cette étude vérifiait aussi qu'une efficacité de production (Production / Consommation) de 20%, généralement admise pour la méiofaune (Faubel et al. 1983, *in* Altenbach 1992), était une bonne évaluation pour les foraminifères du sédiment. Les espèces étudiées (*Elphidium* sp.) avaient certes été recueillies sur des fonds à 23 mètres de profondeur, mais ce sont des espèces aussi rencontrées dans le domaine intertidal (Murray & Alve 2000). Par une méthode similaire (apport enrichi en matière organique d'une culture de foraminifères et mesures régulières des biomasses individuelles), Linke et al. (1995) aboutissent à 19% pour une espèce récoltée à des profondeurs de plus de 1200 mètres (*Cribrostomoides subglobosum*). Murray & Alve (2000)

ont étudié l'évolution des trois espèces, en densité et biomasse, par des prélèvements bimensuels et pendant deux ans, sur la zone intertidale de l'estuaire de Hamble en Angleterre, mais n'ont pu calculer de taux de production car les espèces considérées se reproduisaient en continu et aucune cohorte n'était de ce fait identifiable. De plus, les évaluations de densité sont très influencées par la fréquence des échantillonnages et par le caractère agrégatif de ces populations. Enfin, selon eux, les interprétations possibles multiples de ces variations conduisent à différentes évaluations de la production. Ils émettent ainsi l'hypothèse que les valeurs rapportées par Murray (1991) pourraient de ce fait être erronées... Cependant, ces problèmes d'interprétation se posent pour l'évaluation de toutes les productions de populations à partir de l'observation de leurs dynamiques (Cf. les difficultés évoquées pour la macrofaune en III.E.6.a qui peuvent être généralisables), et il suffit sans doute d'être conscient et critique vis-à-vis de ce risque.

Sur la vasière de Brouage, l'ingestion de bactéries benthiques par les foraminifères a pu être démontrée à l'aide d'un marquage au DAPI mais pas quantifiée (Rousseau 2004). La prédation sur la méiofaune a aussi été mise en évidence (Rossignol & Dupuy com. pers.). Ces flux sont donc intégrés au modèle conceptuel, et la production des protozoaires benthiques est encadrée par la biomasse annuelle moyenne du groupe multipliée par la moyenne pondérée (par les biomasses respectives obtenues pour ces deux composantes) des P/B issus de la littérature pour les foraminifères et les nanoflagellés.

(2) Devenir des foraminifères

Il a été avancé que les foraminifères joueraient un rôle essentiellement dans le recyclage des nutriments (Mc Intyre 1969 *in* Buzas & Carle 1979). Depuis des années, les foraminifères sont supposés jouer un rôle important dans le transfert d'énergie dans les réseaux trophiques en tant qu'intermédiaires entre les producteurs primaires et les plus gros spécimens des communautés (Lipps & Valentine 1970, Daniels & Lipps 1978). Buzas (1978) a mis en évidence, par des expériences d'exclots et de mesure des contenus de la macrofaune, la prédation des foraminifères par cette dernière dans une zone subtidale en Baie de Floride.

Cependant, leurs prédateurs ne sont pas encore bien identifiés, ou tout au moins ne font pas l'objet d'un consensus. Il semble qu'il n'y ait pas vraiment de prédateur spécifique pour les foraminifères, mais que ces derniers constituent plutôt les proies accidentelles de dépositivores non sélectifs : la prédation par les poissons a été ainsi jugée accidentelle et négligeable en Antarctique (Daniels & Lipps 1978), où elle ne concernait que des espèces de poissons non sélectives, qui se nourrissaient principalement de polychètes, amphipodes et mollusques. Buzas et Carle (1979) ont examiné l'ensemble de la faune vivant dans les

sédiments de l'Indian River, en Floride, et ont trouvé des foraminifères en quantité non négligeable dans les estomacs de diverses espèces dépositives (poissons, crevettes, crabes, gastropodes, bivalves, polychètes). Ils ont observé une énorme chute de densité de foraminifères dans des exclots placés dans l'Indian River (Floride), suggérant au contraire que ces derniers pourraient constituer aussi une proportion considérable de la nourriture de la macrofaune et des poissons benthiques. Il semblerait que le facteur taille soit celui qui joue le plus: chez les polychètes, seuls les spécimen de grosse taille ingéreraient les foraminifères, quant aux poissons, si les foraminifères ne jouent sans doute pas de rôle important dans le régime de nombreuses espèces, certaines espèces dépositives qui se nourrissent sur les proies de taille méiofaunique peuvent en ingérer de grandes quantités (Buzas et Carle 1979). Dans les zones de forts courants, les foraminifères benthiques peuvent être remis en suspension et devenir aussi des proies pour les suspensivores (Lipps & Ronan 1974). Une prédation spécifique existe peut-être: certaines observations de trous dans les tests de spécimens fossiles ou vivant actuellement ont permis de mettre en évidence la prédation par des gastéropodes (Carriker & Yolchelson 1968, Vyalov & Kantolinskaya 1968, *in* Sliter 1971), ou des nématodes (Sliter 1971). Langer et al. (1995) mettent aussi en évidence une prédation spécifique des foraminifères par les scaphopodes des eaux profondes au large de la Californie. D'après Hickman & Lipps (1983), les juvéniles de gastéropodes se nourrissant sur les foraminifères le feraient pour utiliser le calcaire de leur test pour la croissance de leurs propres coquilles.

Ainsi, dans le modèle *a priori*, les prédateurs potentiels sont-ils: l'ensemble de la macrofaune à caractère dépositif, les mulets (dépositives peu sélectifs, Almeida 2003), les juvéniles de poissons (qui peuvent se nourrir de méiofaune, Castel & Lasserre 1982, Marinelli & Coull 1987). Toutefois, les études actuelles menées au laboratoire remettent en question la consommation des foraminifères par les gastropodes locaux, c'est-à-dire les hydrobies (Rossignol et al. en révision), et, selon le résultat obtenu dans la modélisation du réseau, cette observation entraînera ou non des corrections ou analyses de sensibilité.

c) Virus du sédiment

Les virus du sédiment peuvent venir de la colonne d'eau s'ils ont sédimenté avec le matériel détritique, ou être des virus spécifiques des bactéries benthiques propres au sédiment. Une étude préliminaire de ce compartiment donne une quantification des abondances de ces virus à Brouage: trois stations du transect (1, 2 et 4) ont été échantillonnées en surface en mars, juin, septembre 2003 et février 2004, (Gaget 2003b, Montanié comm. pers, rapport PEVS). La distribution temporelle du virioplancton explique à 85 % celle du viriobenthon

(Montanié, comm. pers), ce qui suggère de forts échanges entre la colonne d'eau et le sédiment. En l'absence de connaissances plus précises sur les prédateurs éventuels de ces virus, le compartiment « viriobenthon » ne sera pas intégré au modèle conceptuel dans l'immédiat. De plus amples informations seraient en effet nécessaires pour en garantir l'utilité.

La traduction de ces données et leur inclusion dans le modèle global de réseau trophique est schématisée dans l'encart III.4.

3. Couplage benthos - pelagos

Les bactéries libres de la colonne d'eau ne sédimentent pas naturellement, *a fortiori* les virus libres, qui sont de taille encore plus réduite. Cependant, les agrégats qui concentrent les bactéries peuvent sédimenter, naturellement ou avec les pseudo fécès des animaux filtreurs, entraînant du même coup les virus qui les ont colonisées. Cependant ceux-ci sont très spécifiques et ne pourront se développer que s'ils retrouvent des hôtes potentiels dans ce nouveau milieu (Montanié comm. pers). De même, les bactéries et virus attachés à la matière particulaire benthique remise en suspension peuvent être entraînés. Ceci dit, cette matière remise en suspension re-sédimente souvent un peu plus loin, ce qui conduit seulement à un déplacement des bactéries concernées. Ceci conduit sans doute surtout à une homogénéisation des sédiments, vraisemblablement à l'origine de la faible variabilité spatiale des populations bactériennes observées dans les sédiments de Brouage. Ces mouvements de mélange conduisent aussi à une ré-oxydation du sédiment, et donc favorisent le développement des bactéries aérobies.

Les protozoaires du sédiment peuvent être remis en suspension (Shimeta & Sisson 1999, Shimeta et al. 2001, 2002), et le mélange induit dans la couche aqueuse a pour effet de stimuler les productions primaires et secondaires du réseau microbien (Garstecki & Wickham 2001). Cependant, même si de telles remises en suspension peuvent contribuer à alimenter les abondances pélagiques (Garstecki & Wickham 2001) notamment en sédiments et bactéries (Wainright 1990), ces échanges se font plutôt dans la couche limite, à la frontière entre le milieu benthique et le milieu pélagique (Shimeta & Sisson 1999, Shimeta et al. 2001, 2002), que nous avons incluse, à l'échelle du réseau trophique ici construit, dans le milieu benthique. Ils se déroulent donc à une échelle non prise en compte par le modèle. De plus, les espèces de protozoaires présentes dans la colonne d'eau de Brouage sont bien distinctes de celles que

l'on peut trouver dans le sédiment (Dupuy, comm. pers.) : les espèces sont donc sans doute peu déposées car elles doivent peu s'attacher aux particules en suspension, et les éléments remis en suspension restent dans la couche limite. Les phénomènes de remise en suspension / déposition des protozoaires, s'ils existent bel et bien, ne sont donc pas inclus dans nos modèles de réseaux trophiques sous forme de flux entre les protozoaires benthiques et les protozoaires pélagiques. Seuls les dépôts de protozoaires piégés dans le mucus des bivalves filtreurs peuvent être considéré comme durables, et seront matérialisés sous la forme d'un flux des protozoaires pélagiques vers les détritiques particulaires benthiques, car les organismes ainsi piégés sont généralement morts, ou moribonds (Davenport et al. 2000).

Dans la colonne d'eau ou dans les sédiments, l'importance du réseau trophique microbien a été longtemps discutée et l'est encore. Mais l'ensemble des observateurs s'accorde pour dire qu'il joue un rôle primordial dans le recyclage de la matière, et est un lien potentiel vers les niveaux trophiques supérieurs. Les bactéries assimilent directement la matière organique dissoute, voire contribuent à fractionner la matière organique particulaire. La production bactérienne a été mesurée dans les sédiments de la vasière de Brouage, et dans la colonne d'eau du bassin de Marennes Oléron dans l'embouchure de la Charente. Les populations bactériennes ont comme régulateurs possibles les protozoaires et les virus. A Brouage, les protozoaires observés dans la colonne d'eau et dans le sédiment n'appartiennent pas aux mêmes groupes : les ciliés et nanoflagellés se répartissent dans la colonne d'eau, tandis que seuls les foraminifères ont été jusqu'à présent détectés dans le sédiment. Les biomasses sont connues pour les foraminifères du sédiment, et pour les ciliés et nanoflagellés dans le Golfe de Gascogne. Dans le bassin, seule la biomasse des nanoflagellés a été mesurée. Les virus de la colonne d'eau (ceux du sédiment n'ont pas encore fait l'objet d'études poussées) sont incorporés au réseau trophique, notamment parce qu'ils peuvent être assimilés par les nanoflagellés. Leur production a été évaluée dans l'embouchure de la Charente. Les liens benthos – pélagos, pour le réseau trophique microbien, seront, dans le modèle *a priori*, limités à des échanges entre compartiments bactériens et détritiques.

E. LA MEIOFAUNE DANS LE SEDIMENT

1. Généralités sur la méiofaune

La méiofaune dans son ensemble est constituée des individus de taille comprise entre 40µm et 1 mm (Mare 1942 *in* Rzeznik-Orignac 2004) vivant dans le sédiment. En toute rigueur, de nombreux foraminifères appartiennent à cette catégorie, définie uniquement sur des critères de taille. Cependant les protozoaires sont ici considérés dans des compartiments à part (traités dans le paragraphe précédent : III.C). Dans les peuplements de vasières, ce sont généralement les nématodes qui prédominent, suivis par les copépodes harpacticoïdes. D'autres phylums peuvent être rencontrés, en plus ou moins grande quantité: rotifères, préapuliens, polychètes, oligochètes, autres crustacés (ostracodes, isopodes, amphipodes...), larves du macrobenthos (qui constituent la méiofaune temporaire et ne seront pas considérés ici) (Rzeznik-Orignac 2004). Les régimes alimentaires peuvent être très variés, et l'on trouve parmi les nématodes et les copépodes des suceurs d'épistrates, des déposivores, des bactériophages, des prédateurs et des omnivores : par exemple, Meyer-Reil & Faubel (1980), Epstein & Shiaris (1992) étudient la prédation sur les bactéries, Epstein & Gallagher (1992), Moens & Vincx (1997) et Hamels et al. (2001b) constatent et évaluent la prédation sur d'autres nématodes et sur des ciliés ; Adminraal et al. (1983), Blanchard (1991), mesurent le broutage sur le microphytobenthos. L'importance de ce dernier dans le régime alimentaire des nématodes a d'ailleurs été démontrée par analyse des isotopes stables ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{14}\text{N}$) dans le bassin de Marennes Oléron (au nord de la vasière de Brouage, Riera et al. 1996). Avec la même méthode, Riera & Hubas (2003) constatent l'importance de la matière organique issue de macroalgues dans des environnements où les diatomées benthiques sont absentes. D'après des observations individuelles du comportement des nématodes, Moens & Vincx (1997) répertorient 6 principaux groupes trophiques, précisant la liste de ceux identifiés par Wieser (1953 *in* Rzeznik-Orignac 2004) sur la base de la forme des pièces buccales des individus, mais soulignent le caractère opportuniste de ces animaux, qui sélectionnent d'abord et surtout leur alimentation par sa taille.

L'importance de ce compartiment dans l'écosystème benthique se situe à plusieurs niveaux (Giere 1993) :

- L'inclusion dans le réseau trophique microbien se fait *via* :
 - la prédation directe sur les bactéries dont elles peuvent stabiliser la croissance (Meyer-Reil & Faubel 1980, Montagna 1984),

- la prédation sur les protozoaires (Epstein & Gallagher 1992, Walters & Moriarty 1993), bien que l'unanimité ne soit pas faite sur ce lien trophique (Giere 1993),
 - l'excrétion de mucus qui peut être colonisé par des microorganismes consommés en retour (effet de 'gardening', Gerlach 1978 in Giere 1993),
 - la bioturbation provoquée qui peut entre autre augmenter la profondeur de la couche oxique (Aller & Aller 1992 in Giere 1993),
 - les produits d'excrétion qui servent de nourriture aux microorganismes, voire les relations de symbiose entre méiofaune et microfaune.
- La méiofaune a longtemps été considérée comme une impasse trophique (Giere 1993), mais Coull (1990) observe qu'elle est plus riche et plus concentrée dans les sédiments vaseux, où elle peut constituer une source importante de nourriture pour le macrobenthos. Ainsi, la méiofaune est une source de nourriture potentielle pour la macrofaune, en particulier diverses espèces de juvéniles de poisson et les crevettes (Bodiou & Villiers 1979, Bell & Coull 1980, Castel & Lasserre 1982, Roblin & Bruslé 1984, Gee 1989, Ellis & Coull 1989, Coull 1990, Henry & Jenkins 1995, Amara & Bodin 1995, Marinelli & Coull 1997, Riera et al. 1996). Il faut aussi souligner la prédation potentielle de la méiofaune permanente sur la méiofaune temporaire (Bell & Coull 1980).

Ainsi la méiofaune doit-elle être prise en compte dans l'élaboration du réseau trophique dont elle constitue vraisemblablement un maillon de transfert très important (Riera et al. 1996). Son intégration dans le schéma *a priori* est présentée en encart III.5.

2. La méiofaune de la vasière de Brouage

La méiofaune de la vasière de Brouage a été étudiée par Jadwiga Rzeznik-Orignac (2004) et ses résultats sont ici intégrés au modèle de réseau trophique. Il s'agit en effet de la première étude de diversité de la nématofaune entreprise sur cette vasière. Les études précédentes (Blanchard 1989, 1991, Montagna et al 1995, Riera et al. 1996) sur la nématofaune et les copépodes viendront compléter les observations de Rzeznik-Orignac et al. (2003).

a) Peuplements méiofauniques à Brouage:

A Brouage, la méiofaune est constituée à 96% (en densité) par des nématodes. Les copépodes harpacticoïdes constituent 2% de la densité méiofaunique, les polychètes 1%, le reste étant constitué de larves de crustacés (non considérés dans le modèle) et d'ostracodes (Rzeznik-Orignac et al. 2003). Cette répartition fait écho à celle que l'on peut trouver dans la plupart des vasières intertidales, avec toutefois une proportion très élevée en nématodes.

Les nématodes échantillonnés sur trois points (les points 1, 2 et 4) de la vasière de Brouage ont été identifiés par espèce sur l'observation de leurs caractéristiques morphologiques externes et de leurs caractères internes, et par groupe trophique sur l'observation de leurs pièces buccales (Wieser 1953 in Rzeznik-Orignac 2004). Les espèces principales de la communauté de la vasière de Brouage sont : *Metachromadoroides remanei*, *Ptycholaimellus jacobi*, *Chromadora macrolaima*, *Daptonema oxycerca*, *Terschellingia longicaudata*, *Sabatieria puclhra* et *Sabatieria punctata* (Rzeznik-Orignac et al. 2003).

b) Abondance de la nématofaune à Brouage et son évolution:

Les minima de densité sont observés en juillet en haut et bas d'estran, maxima en avril en haut d'estran, et avril et janvier en bas. En milieu d'estran, en revanche, aucune variation significative dans le temps n'a été détectée, malgré une légère chute de la biomasse, toujours très élevée sur ce point, en juillet (Rzeznik-Orignac 2004). D'après Rzeznik-Orignac (2004), les densités de la méiofaune varient fortement d'une aire géographique à l'autre et il est donc impossible de donner une valeur moyenne de densité pour la zone intertidale. Pourtant, c'est ce que j'ai fait afin de construire, en première approximation, un modèle moyen du réseau trophique de la vasière: le modèle spatialisé intègre ensuite l'ensemble de ces variations et l'observation des résultats concernant le compartiment de la méiofaune pourra donc constituer un des critères d'évaluation de la pertinence d'une telle spatialisation.

Les variations temporelles et spatiales des abondances de nématodes peuvent être liées à la fois à l'hydrodynamisme du milieu et à la présence de macrofaune prédatrice ou compétitrice pour la ressource.

Afin d'obtenir des valeurs de biomasse à partir des abondances de nématodes, un facteur de conversion de $0.43 \mu\text{gC.nématode}^{-1}$ a été utilisé (Sikora et al. 1977, Admiraal et al. 1983, Heip et al. 1985, Escaravage et al. 1989, Moodley et al. 2000, Hamels et al. 2001b).

c) Régime alimentaire des nématodes

La répartition par groupes trophiques moyenne sur l'année est de 43% de suceurs d'épistrate, 35% de dépositores non sélectifs, 16% de dépositores non sélectifs, et 4% d'omnivores/prédateurs (Rzeznik-Orignac et al. 2003). Les variations saisonnières de ces abondances relatives sont liées à la disponibilité des ressources, ainsi, les espèces les plus abondantes au printemps et en été sont celles qui percent les diatomées et les espèces abondantes à l'automne et en hiver sont celles qui se nourrissent de matière organique (Rzeznik-Orignac, 2004). Afin d'intégrer ces données au modèle, il s'agit de déterminer sur quels compartiments de nourrit chacun de ces groupes trophiques. D'après la détermination de ces groupes, nous avons fait les suppositions suivantes (Rzeznik-Orignac, comm. pers.) :

- Les dépositores sélectifs sont ceux qui ont la plus petite cavité buccale, et ils sélectionnent donc leur nourriture par sa taille : ils se nourrissent essentiellement de bactéries et de matière organique dissoute.
- Les dépositores non sélectifs ont une cavité buccale plus large et vont se nourrir essentiellement de matière organique particulaire (ainsi que des bactéries et de la matière organique dissoute qui y seront attachées) et de diatomées lorsqu'elles sont présentes en grande quantité, et dont ils ingèrent alors la totalité de la cellule, ainsi *Sabatieria pulchra* ou *Daptonema oxyerca* consomment-elles des diatomées en été.
- Les suceurs d'épistrate, tels *Metachromadora remanei*, se nourrissent exclusivement de diatomées, en percent la membrane de ces dernières et en 'aspirant' l'intérieur de leurs cellules.
- Les omnivores/prédateurs, tels *Sphaerolaimus gracilis* se nourrissent d'autres nématodes, de diatomées, de matière organique. Certains se nourrissent parfois même de polychètes, mais ces derniers « vrais » prédateurs sont si rares que nous avons négligé le flux sans doute anecdotique du compartiment des annélides vers celui de la méiofaune.

D'après la détermination des groupes trophiques par saison et le régime alimentaire de chacun de ces groupes, il est alors possible de donner des encadrements pour la répartition des flux trophiques dans le modèle (annexe A5).

d) Évaluation du broutage des diatomées benthiques par la méiofaune de Brouage:

Des expériences de traçage radioactif ont permis d'évaluer les assimilations de microphytobenthos par la population de nématodes, trois espèces particulières de nématodes et par la population de copépodes (Rzeznik-Orignac 2004).

Une expérience préliminaire (xp0), menée pour calibrer les paramètres des mesures suivantes, a été menée sur l'ensemble du peuplement de nématodes, puis une étude plus poussée (xp1) a permis de déterminer les taux de broutage sur le microphytobenthos par le peuplement de copépodes et les trois espèces choisies pour cette étude, qui représentent les trois groupes trophiques principaux décrits ci-dessus (Rzeznik-Orignac et al. 2003) :

- *Metachromadora remanei* est un suceur d'épistrate, c'est l'espèce la plus abondante aux stations 2 et 4, et la deuxième en abondance à la station 1.
- *Daptonema oxycerca* est un déposivore non sélectif, le deuxième en abondance après *Sabatieria pulchra*. Cette espèce a été choisie en raison de sa grande taille et de sa capacité à ingérer des cellules entières de diatomées.
- *Sphaerolaimus gracilis* est un omnivore, le premier en abondance.

Des expériences supplémentaires (xp2) ont été menées avec des diatomées calibrées sur *M remanei* et *D oxycerca*. Les résultats de cette deuxième expérience conduisent au calcul de la borne supérieure pour l'ingestion de diatomées par la méiofaune, car ces espèces ingèrent plus de diatomées lorsque celles-ci sont de petite taille (« calibrées » à moins de 63 μm).

Le broutage à l'échelle du peuplement pour chaque espèce est obtenu par multiplication par la densité. Les taxons étudiés représentent 39% de la population, en abondance annuelle. Les autres suceurs d'épistrate constituent encore 23% de la méiofaune, mais sont des espèces de faible taille, et leur participation à la consommation globale est sans doute inférieure à leur importance numérique relative. Les calculs effectués à partir des mesures en laboratoire sont sans doute surestimés, notamment pour xp2, et concernent les espèces les plus consommatrices de diatomées. Ainsi, on considèrera que cette consommation mesurée pour 39%, en abondance, de la population totale, donne un bon encadrement de la consommation par la population totale : les résultats de xp1 conduisent au calcul de la valeur minimale, ceux de xp2 au calcul d'une valeur maximale. Une comparaison aux résultats de xp0, qui donne un même ordre de grandeur, confirme la validité de cette approximation.

Afin d'évaluer l'ingestion par les nématodes, une efficacité d'assimilation de 25% a été considérée (Herman & Vranken 1988). Des taux variables ont été observés dans la

littérature, allant de 12% (Duncan et al. 1974) à 60% (Marchant & Nicholas 1974), mais 25% semble une bonne moyenne pour cette évaluation de l'ingestion, et l'encadrement de l'efficacité d'assimilation (12% à 60%) sera utilisé dans les inégalités concernant ce compartiment pour le modèle de réseau trophique.

Les taux de respiration correspondants ont été calculés à l'aide de la formule de Warwick & Price (1979) sur la base de l'évaluation du volume individuel des nématodes.

La production est alors déduite de ces deux valeurs par la différence $P = A - R$.

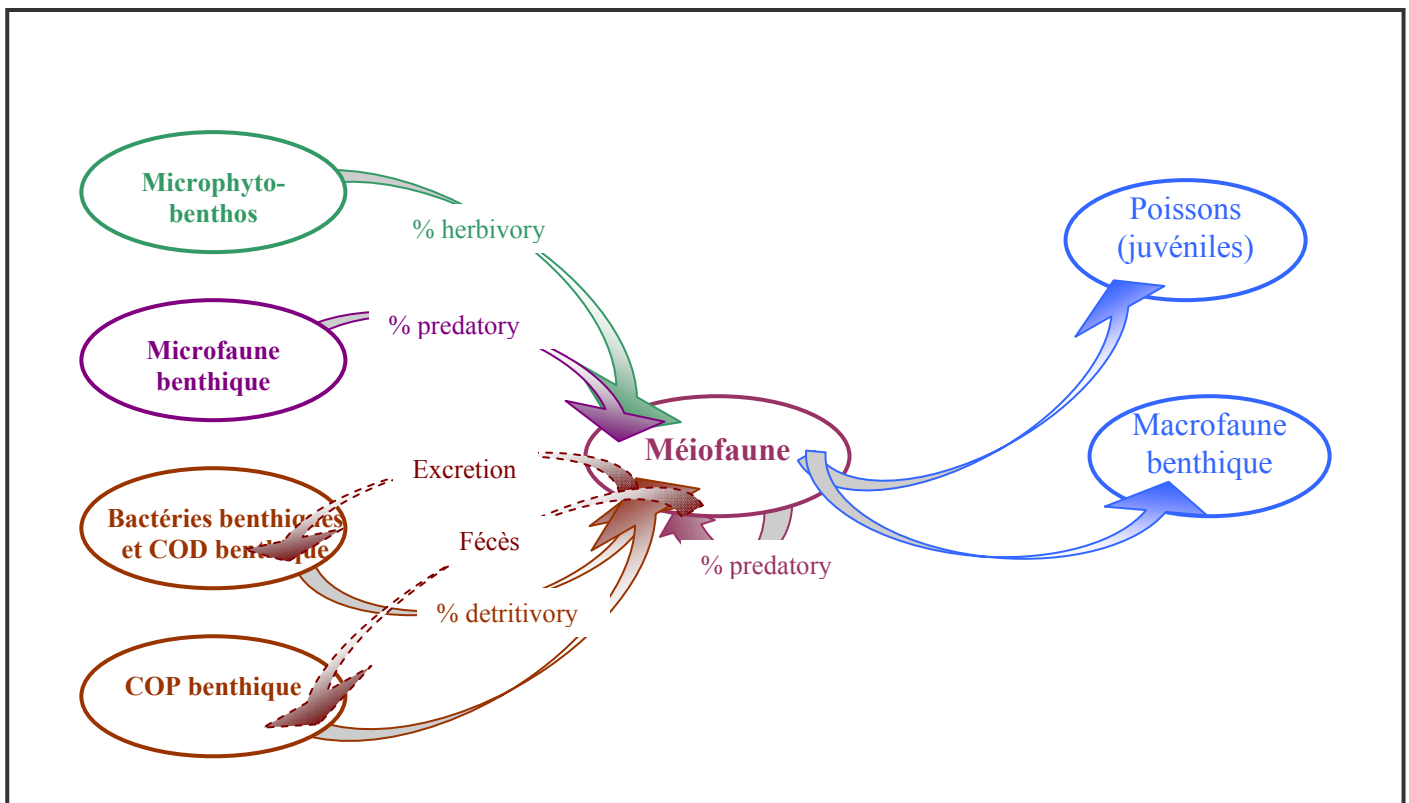
e) Influence de la macrofaune cultivée sur les peuplements de méiofaune

Les mesures effectuées par Jadwiga Rzeznik-Orignac dans le cadre de sa thèse ont eu lieu en trois points du transect, chacun correspondant à une zone caractéristique de la vasière. Cependant, le point de bas d'estran n'est pas encore situé au milieu des gabeux (voir III.G). De plus, il n'y a pas eu de mesure effectuée dans une zone de bouchots ou dans une zone de parcs ostréicoles. Dans un premier temps, je me suis basée sur l'article de Castel et al. (1989), qui constataient une augmentation de la biomasse méiofaunique sous les parcs à huîtres comparativement à une zone sans culture. Cependant, cette zone non cultivée utilisée comme référence est une zone sableuse, et, cultivées ou non, les zones envasées présentent toutes des densités de méiofaune plus importantes que les zones sableuses (Giere 1993). L'évolution des populations de méiofaune sous des cultures de bivalves filtreurs (huîtres en parcs et moules de bouchots) a montré une influence négative de ces derniers sur les populations de méiofaune à cause de leurs biodépôts qui dénaturent le sédiment, notamment en augmentant sa concentration en ammoniac, néfaste pour les nématodes (Dinet et al. 1990). Cependant, l'observation des populations installées montre une préférence de la méiofaune pour les zones riches en matière organique, telles que les zones de parcs à huîtres (Castel et al. 1989, Escaravage et al. 1989), et l'attirance de copépodes pour les zones habitées par le polychète *Lanice conchilega* a été démontrée (Pfeifer et al. 1996). En l'absence de renseignements supplémentaires, la biomasse du compartiment « méiofaune » a donc été conservée telle qu'au point 4 dans les zones de gabeux et sous les parcs et bouchots. Cependant, le microphytobenthos ne se développe pas sous les bouchots, la consommation de diatomées dans cette zone doit donc être imposée à zéro. Ceci signifie sans doute que les communautés méiobenthiques sont différentes sous les bouchots de ce qu'elles sont dans les zones voisines. Pour tenir compte de ce fait, les inégalités encadrant les régimes alimentaires dans cette zone

ont été élargies : les bouchots couvrant un tiers de la zone de bas d'estran, une moyenne pondérée remplace la valeur minimale de consommation sur le microphytobenthos et la valeur maximale de consommation sur le matériel détritique, en supposant que la zone de bouchot abrite exclusivement des détritivores.

Encart III.5

Intégration de la méiofaune dans le réseau trophique



La méiofaune a été prélevée en trois points du transect d'études de la vasière de Brouage, pour quatre dates différentes. Elle est, dans les sédiments de la vasière de Brouage, principalement constituée de nématodes, qui ont été identifiés, comptés, et classés selon leurs régimes alimentaires. Le taux d'ingestion des trois principales espèces (*Metachromadora remanei*, suceur d'épistrate, *Daptonema oxycerca*, déposivore non sélectif et *Spaerolaimus gracilis*, omnivore) a été étudié en laboratoire au moyen d'un marquage radioactif du microphytobenthos. Les résultats de cette étude ont permis d'encadrer les production et respiration globales du compartiment par multiplication de la biomasse moyenne par des taux issus de la littérature, les régimes alimentaires ainsi que le broutage sur le microphytobenthos pendant chaque saison et sur chaque zone.

F. LE ZOOPLANCTON DANS LA COLONNE D'EAU

1. Généralités sur le zooplancton

Le mésozooplancton constitue un élément clef des réseaux trophiques marins de toute la planète : que ce soit en Antarctique (Swadling et al. 1997), sous les tropiques (Xu & Wang 2003), ou dans nos régions (Sautour & Castel 1998). Le mésozooplancton est constitué des individus de plus de 200 μm (Sautour & Castel 1993a, Sommer et al. 2001, Calbet 2001) et de moins de 2 (Sommer et al. 2001) à 20 mm (Calbet 2001). Les espèces qui le composent peuvent être des copépodes, des cladocères, ou des larves d'espèces benthiques (Sautour & Castel 1993a, Turner et al. 2001). Les copépodes dominent généralement les populations (Cloern 1982, Bautista & Harris 1992, Kleppel 1993, Sautour & Castel 1993a, Swadling et al. 1997).

a) Régime alimentaire

Le régime alimentaire du mésozooplankton peut être assez varié (Vincent & Hartmann 2001). C'est pourtant d'abord pour sa consommation sur le phytoplancton et son éventuelle compétition avec les bivalves cultivés pour cette ressource qu'il a été étudié à Marennes Oléron (Sautour & Castel 1993a,b, 1998) ainsi que dans de nombreuses régions (Cloern 1982, Bautista & Harris 1992, Broekhuizen et al. 1995, Swadling et al. 1997), où l'impact calculé sur les stocks de phytoplancton est variable selon la saison (Bautista & Harris 1992), selon les milieux (revue *in* Calbet 2001). Ainsi, selon Calbet (2001), le broutage total par le mésozooplancton sur le phytoplancton océanique serait de 12% de la production primaire annuelle, avec de grandes variations selon les régions. Mais peu d'espèces de copépodes sont exclusivement herbivores (Bautista & Harris 1992) et des sources de nourriture alternatives viennent compléter ce régime alimentaire (Calbet 2001) : l'ingestion de détritus est reconnue depuis longtemps (Lenz 1977 *in* Sautour & Castel 1993b) et a été mise en évidence pour une espèce de copépode courante à Marennes Oléron (Sautour & Castel 1993b). La consommation de protozoaires, notamment de ciliés, par différentes espèces de copépodes a aussi fait l'objet de diverses études (Jonsson & Tiselius 1990, Hartmann et al. 1993, Turner et al. 2001, Granéli & Turner 2002). La diversité du régime alimentaire est en effet souvent le moyen d'obtenir une ration quotidienne complète selon les contraintes de l'environnement (Nejstgaard et al. 2001), et la relation entre productivité et ingestion pourrait être liée à diversité des apports alimentaires des copépodes (Kleppel 1993).

b) Devenir de la nourriture ingérée, production

La nourriture ingérée, comme pour les autres compartiments, est soit assimilée et participée à la production de biomasse ou est rejetée sous forme de respiration, soit rejetée sous formes de matière organique dissoute ou particulaire, notamment sous forme de pelotes fécales pour les copépodes. Une attention particulière a été portée aux derniers rejets, qui sédimentent facilement et peuvent donc jouer un rôle important dans le recyclage de la matière en exportant la matière de la colonne d'eau vers les sédiments (Butler & Dam 1994). Le devenir de cette matière est très lié à la vitesse de sédimentation, qui elle-même dépend de la taille des pelotes et de leur structure (certaines ont une membrane péritrophique, à l'intérieur de laquelle du gaz est produit ou non, Butler & Dam 1994) et de la turbulence du milieu. En l'absence de données locales sur ce sujet, les rejets des copépodes seront intégrés au compartiment de carbone organique particulaire. La part rejetée sous forme dissoute peut être très importante et dépasser la fraction particulaire (Xu & Wang 2003). Les efficacités d'assimilation peuvent, selon les espèces, se trouver entre 50 et 90% (Xu & Wang 2003).

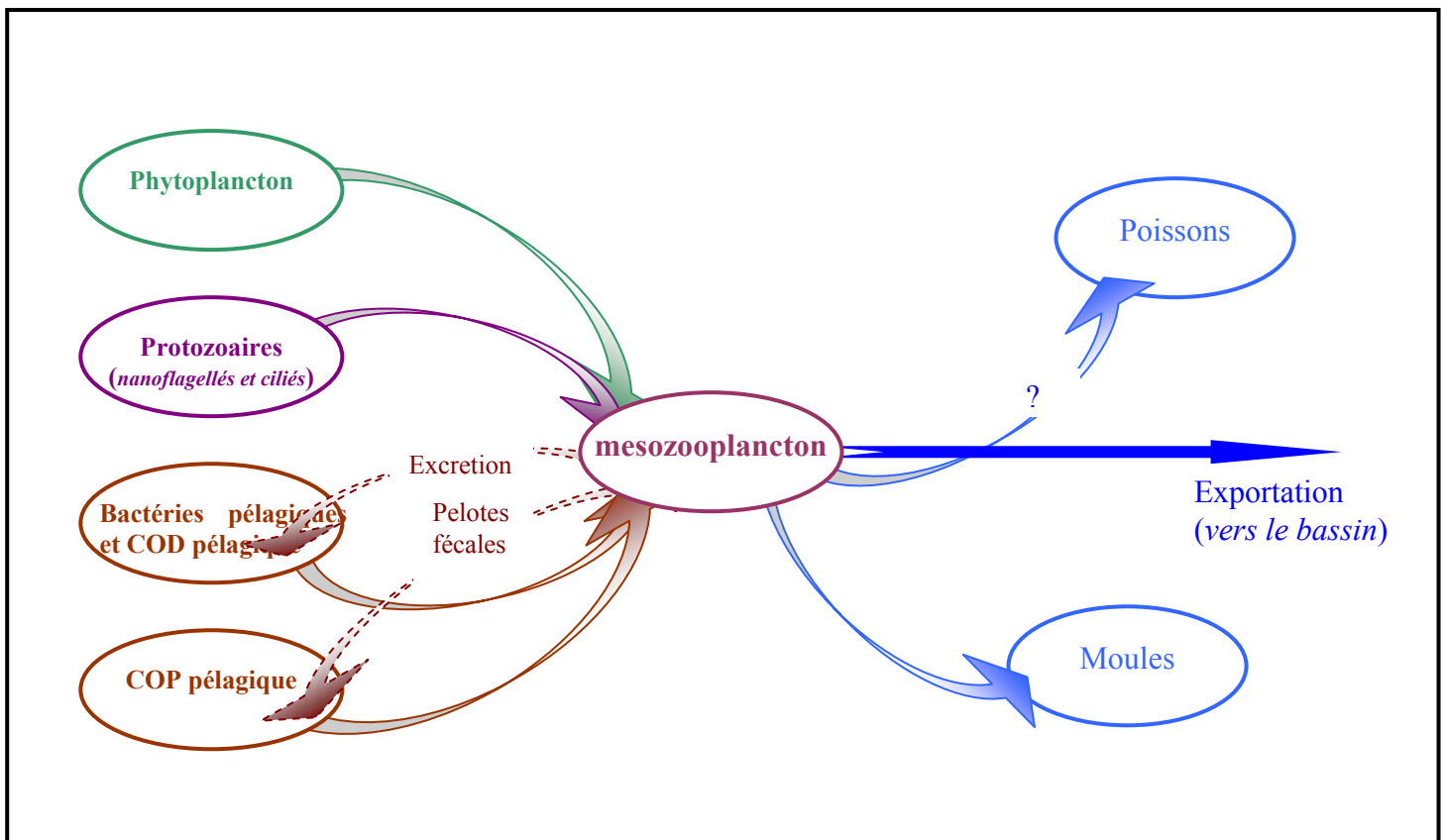
2. Le zooplancton dans le bassin de Marennes Oléron

a) Mesures locales

La connaissance des populations zooplanctoniques dans le bassin de Marennes Oléron est issue des campagnes de mesure menées par Benoît Sautour et Jacques Castel, pendant l'année 1986 (Sautour & Castel 1993a) et au printemps 1989 (Sautour & Castel 1998). Les espèces majoritaires à Marennes Oléron ont ainsi été identifiées : il s'agit principalement de copépodes dont *Acartia spp.*, *Centropages amatus*, *Temora longicornis* et *Euterpina acutifrons* constituent en moyenne toujours plus de 91% de la communauté (Sautour & Castel 1993a).

L'étude de la dynamique de population et la production des copépodes dominants du bassin ont fait l'objet d'une thèse (Sautour 1991) dans laquelle l'auteur met en avant la diversité de la communauté zooplanctonique, résultante d'importants brassages d'eau, et d'apports d'origines diverses. Deux saisons sont ainsi mises en évidence : une saison d'été au fort brassage et au peuplement néritique, et une saison hivernale avec un fort apport d'éléments estuariens (Sautour & Castel 1993a). Quelle que soit la saison, les copépodes sont les constituants majeurs du zooplancton, puisqu'ils représentent toujours plus de 40% de l'abondance et de la biomasse de la population totale, et jusqu'à plus de 99% de l'abondance et de la biomasse.

Encart III.6
Intégration du mésozooplancton dans le réseau trophique



Pour la mesure des taux de broutage sur le phytoplancton et de la production des copépodes, des études *in situ* sont complétées par des données obtenues en laboratoire pour évaluer les taux de broutage du mésozooplancton sur le phytoplancton (Sautour 1991, Sautour & Castel 1993a, b, 1998).

Le détail des ingestions et productions saisonnières n'est pas donné, et c'est un encadrement annuel qui sera obtenu d'après ces publications. Cependant, les effectifs totaux des populations de mésozooplancton sont publiés (Sautour & Castel 1993a) et montrent que les effectifs sont multipliés par un facteur dix entre l'hiver et l'été. En imposant une activité dix fois supérieure en saison estivale qu'en saison hivernale, on tient vraisemblablement compte de cette saisonnalité.

Les valeurs de production pour la saison estivale sont issues des mesures de Sautour (1991), celles de l'ingestion annuelle ont été publiées par Sautour & Castel (1993a) (annexe A6).

b) Remarque

Le compartiment du mésozooplancton est composé des individus hétérotrophes de taille comprise entre 200µm et 2 mm (Sommer et al. 2001). Une telle construction semble mettre de côté les stades juvéniles de ces individus, nauplii et copépodites de moins de 200µm. La consommation de ces derniers a été étudiée à Marennes Oléron pendant le printemps 1986, et la pression de broutage qu'ils exercent sur le phytoplancton est du même ordre de grandeur que celle de leurs adultes (Sautour et Castel 1998). Pour le modèle de réseau trophique, le compartiment du « zooplancton » intégrera donc les stades juvéniles des espèces de mésozooplancton, et les évaluations de broutage du mésozooplancton sur le site (Sautour & Castel 1993a) seront doublées pour la saison estivale, conformément aux suggestions de Sautour & Castel (1998). Cependant, l'évaluation des biomasses dans le bassin est donnée pour la population de mésozooplancton (Sautour & Castel 1993a).

c) Bilan des données utilisées pour les modèles de Brouage

L'intégration du compartiment au modèle de réseau trophique est présentée dans le schéma de l'encart III.6. La question du devenir de ce compartiment reste ouverte, car ils sont souvent considérés de taille trop importante pour être retenus par les filtreurs de la macrofaune benthique (même s'il a été récemment montré que le mésozooplancton pouvait

constituer une source de nourriture pour *Mytilus edulis* et *Perna viridis*, Wong et al. 2003), et les espèces de poissons considérées sont en majorité benthophages (cf. III.I.1). La production de ce groupe est donc, dans le modèle conceptuel actuel, exportée vers le bassin où elle nourrira des espèces pélagiques ou assimilée par les moules (cultivées).

Des encadrements généraux issus de la littérature viennent compléter les contraintes imposées à ce compartiment : 10 à 56 % de la consommation est perdue par respiration (Calbet 2001), les rejets sous forme dissoute sont cinq fois moins importants que sous forme particulaire (Anderson & Ducklow 2001), l'efficacité d'assimilation sur le phytoplancton varie de 50% à 95% selon la densité de nourriture offerte aux copépodes (Xu & Wang 2003).

Le zooplancton du bassin de Marennes Oléron a été étudié à la fin des années 1980 et au début des années 1990. Il est principalement composé de copépodes, dont le broutage et l'impact sur le phytoplancton ont été évalués. Le régime alimentaire de ce compartiment est sans doute assez opportuniste, et il n'a en tous cas pas été évalué sur le terrain. Les données utilisées permettent donc un encadrement local du broutage de ce compartiment sur le phytoplancton, et des encadrements indirects, issus de la littérature, de ses taux de respiration et d'assimilation.

G. LA MACROFAUNE BENTHIQUE NON CULTIVEE

1. Subdivision en compartiments pour le modèle de réseau trophique

On considère généralement que la macrofaune est composée des individus de taille supérieure à 1 mm. Dans cette étude, je considère que des individus d'une même espèce appartiendront à un même compartiment. Ainsi les jeunes individus, souvent intégrés dans l'appellation « méiofaune » de part leur taille, seront-ils intégrés au compartiment de leurs adultes. En effet, les transferts entre compartiments ne doivent être que des transferts trophiques (ou physiques dans le cas présent du fait des mouvements de dépôts, remise en suspension, et transport *via* la colonne d'eau), et non des transferts dus à la dynamique des populations (ce qui fausserait l'interprétation des résultats). Les compartiments de la macrofaune regroupent donc les individus de toutes les classes d'âge appartenant à une même espèce. Le regroupement des espèces peut se faire de deux façons différentes :

- par groupe fonctionnel vis-à-vis de la problématique, ici celle des relations trophiques : on regroupe alors les espèces de même régime alimentaire : suspensivores, dépositivores, suspensivores-dépositivores, herbivores, carnivores. Ce regroupement est utilisé par de nombreux auteurs décrivant les écosystèmes par leur réseaux trophiques (Dame & Patten 1981, Baird & Milne 1981, Chardy & Dauvin 1992, Chardy et al. 1993, Baird & Ulanowicz 1993, Baird & Heymans 1996, Monaco & Ulanowicz 1997, Baird *et al.* 1998, Carrer & Opitz 1999). C'est le regroupement appliqué pour le premier modèle (Leguerrier et al. 2003).
- Par espèce : le nombre de compartiments peut alors devenir très important et la macrofaune constitue alors la majeure partie, en nombre, des compartiments considérés. Toutes les espèces ne sont pas toujours détaillées, et le « panachage » des méthodes est aussi trouvé (Baird & Milne 1981, Baird & Ulanowicz 1989, Baird et al. 1995, Ulanowicz & Baird 1999, Ortiz & Wolff 2002a).
- Par classe : la macrofaune benthique se répartit en quatre classes principales : les bivalves, les gastéropodes, les annélides, et les arthropodes. A Brouage, pour ne pas multiplier les compartiments, deux classes secondaires ont été intégrées à d'autres groupes : il s'agit des némertes, regroupés avec les annélides, et des anthozoaires, regroupés avec les arthropodes. Cette subdivision présentait plus de commodités que la première, car les compartiments constitués sont plus homogènes vis-à-vis des taux

de production, ou de leur prédation par les oiseaux et poissons. Comme cela sera précisé plus loin (III.G.4), c'est donc celle qui a été adoptée ensuite (Leguerrier et al. 2004, soumis, ainsi que dans la description suivante).

2. Etudes dans le bassin de Marennes Oléron et sur la vasière de Brouage

Outre les mollusques cultivés, les sédiments du bassin de Marennes Oléron abritent un grand nombre d'espèces non cultivées, avec une dominance en densité des espèces dépositives *Hydrobia ulvae* et *Abra tenuis*, ainsi que des suspensivores-dépositives *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* (Sauriau et al. 1989). Certaines espèces (*Cerastoderma edule*, *Mytilus edulis*, *Crepidula fornicata*, *Solen marginatus*, *Macoma balthica*) peuvent entrer en compétition pour la ressource trophique avec les espèces cultivées, ce qui a justifié les premières études (Sauriau 1987) et a montré que cette compétition était négligeable à l'échelle du bassin ostréicole. En effet, les mollusques non cultivés ne représentent en biomasse que 15% du stock de mollusques cultivés d'après Sauriau 1987). En revanche, elle pouvait être localement établie, en fonction de la localisation des parcs vis-à-vis du trajet des flux nutritifs (Sauriau *et al.* 1989). En effet, les populations non cultivées sont de fait adaptées à la présence des parcs ostréicoles et des bouchots, qui date de plusieurs dizaines d'années (Gouletquer & Héral 1997), et les espèces dépositives ou suspensivores-dépositives sont favorisées (Sauriau et al. 1989). Les populations des espèces *Crepidula fornicata* et *Cyclope neritea* ont été suivies plus particulièrement en raison de leur caractère invasif (Sauriau et al. 1998, Gomez 2002, Sauriau 1991). Cependant, elles ne sont pas présentes sur la zone de la vasière de Brouage. Les populations de macrofaune ont été étudiées à différents niveaux, du comportement individuel aux stocks spatialisés. Les études écophysiologiques les plus poussées concernent bien sûr les huîtres d'élevage *Crassostrea gigas* (Raillard et al. 1993, Barillé et al. 1997b), les moules *Mytilus edulis* (Boromthanarat W. 1986, Barillé A.-L. 1996) qui sont exploitées dans le bassin de Marennes Oléron, mais surtout dans le pertuis Breton, et la palourde japonaise *Ruditapes philippinarum* cultivée à plus petite échelle dans le bassin de Marennes Oléron (Gouletquer et al. 1989). Mais de nombreuses autres espèces ont été étudiées avec plus de détails que la simple évaluation des stocks. Les espèces suivantes ont ainsi fait l'objet d'études particulières : la coque *Cerastoderma edule* pour ses taux de consommation et d'absorption (Urrutia et al. 1996), l'hydrobie *Hydrobia ulvae* pour la dynamique spatio-temporelle de sa population (Haubois et al. 2002, 2004), la bioturbation que ses mouvements engendrent (Orvain et al. 2003a), et ses taux d'ingestion sur les algues

épipéliques (Blanchard et al 2000, Hautbois et al. 2003, Hautbois et al. sous presse), les bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana* pour leurs dynamiques de populations (Degré 2001). Les trois dernières espèces (*Hydrobia ulvae*, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*) ont été étudiées sur le site même de la vasière de Brouage : *Hydrobia ulvae* sur le transect atelier, et les deux espèces de bivalves sur le haut d'estran, où elles constituent les espèces dominantes en abondance et biomasse.

3. Evaluation des stocks : description de la macrofaune non cultivée sur la vasière de Brouage

Pour la quantification des stocks de macrofaune non cultivée sur la vasière de Brouage, les études suivantes ont été utilisées, dont le détail est donné en annexe A7 :

a) Cartographie d'avril 1995

Les biomasses utilisées sont celles d'une cartographie établie en avril 1995 dans le cadre de la thèse de Chan Keun Kang (1999) et transmises par Pierre-Guy Sauriau. Les points échantillonnés ont été placés sur le fonds de carte ci-dessous à l'aide d'un logiciel SIG (Arc View ©).

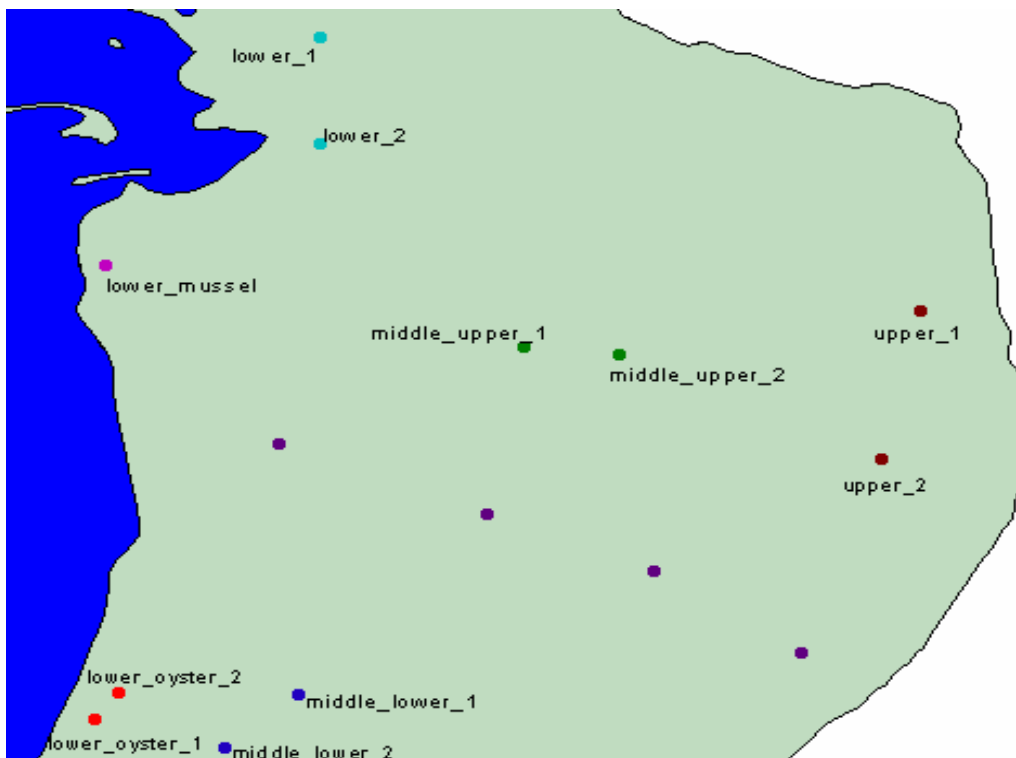


Figure III.4 : cartographie des points échantillonnés en avril 1995 sur la vasière de Brouage pour une identification et un pesage des espèces de macrofaune. Chaque point est légendé par son

niveau bathymétrique ('upper' pour le haut d'estran, 'middle' pour le milieu et 'lower' pour le bas d'estran), s'il y a lieu, par la nature des cultures ('mussels', 'oysters'), et par le numéro de réplicat.

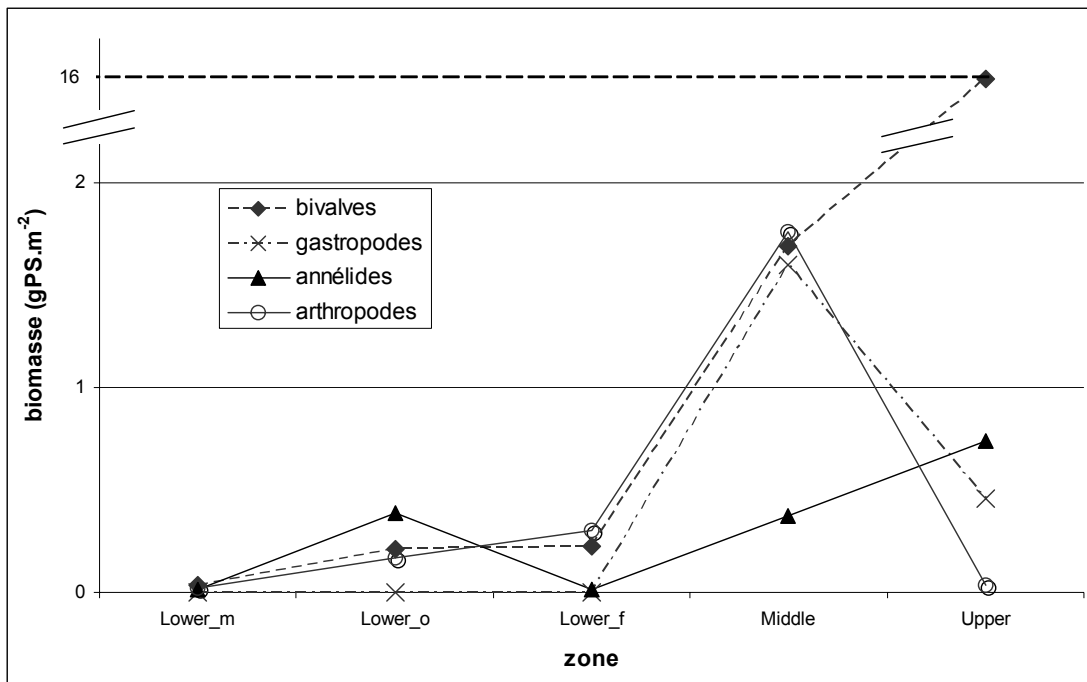


Figure III.5 : répartition (en poids sec, PS) des classes de macrofaune non cultivée selon la hauteur d'estran sur la vasière de Brouage. La répartition montre une prédominance des bivalves en haut d'estran, de fortes concentrations en milieu d'estran pour tous les compartiments, et un impact très négatif des bouchots sur les autres espèces de macrofaune, alors que les huîtres auraient tendance à favoriser les annélides au détriment des bivalves et des arthropodes. Les zones sont désignées par les termes anglais : « Lower » (bas d'estran), « Middle » (milieu d'estran) et « Upper » (haut d'estran). Les annotations « _m », « _o » et « _f » désignent respectivement les zones situées sous les bouchots (« mussels »), sous les parcs (« oysters »), et libres de cultures (« free »).

	Biomasses en gDW.m ⁻²					Vasière (moyenne pondérée)
	Upper	Middle	Lower_m	Lower_f	Lower_o	
Totale :	17.16	4.54	0.42	0.59	0.77	6.01
Bivalves :	15.92	1.69	0.04	0.23	0.21	4.34
Gastropodes :	0.46	1.60	0	0	0	0.81
"Annélides" :	0.74	0.37	0.02	0.01	0.39	0.33
"Arthropodes" :	0.04	0.88	0.37	0.35	0.17	0.52
En pourcentage :						
Bivalves :	93%	37%	8%	39%	28%	72%
Gastropodes :	3%	35%	0%	0%	0%	14%
"Annélides" :	4%	8%	4%	2%	50%	6%
"Arthropodes" :	0%	19%	88%	60%	22%	9%

Tableau III.1 : biomasses par unité de surface issues de la cartographie d'avril 1995. Ces données seront utilisées pour trois des quatre compartiments, les gastéropodes étant connus avec plus de précision saisonnière. Les biomasses en AFDW sont obtenues à partir des données brutes (en DW) à l'aide des coefficients du tableau présenté en annexe A.

b) Dynamique de population de bivalves en haut d'estran (2000 - 2001

L'étude de la dynamique de population de *Scrobicularia plana* a été menée en haut d'estran sur une période d'un an (Degré 2001). Les biomasses observées pendant la période concernée s'échelonnent selon les stations de 4.6 à 38.3 g AFDW.m⁻² (poids sec sans cendre ou « Ash-Free Dry Weight ») pour une moyenne annuelle de 28.09 g AFDW.m⁻². En considérant une conversion de 0.831 entre le poids sec et le poids sec sans cendre pour les bivalves, on avait, en avril 1995, 13.23 g AFDW.m⁻² en moyenne sur la zone du haut d'estran, c'est-à-dire deux fois moindre. Doit-on considérer que la population de bivalves s'est développée depuis 1995 ? Que cet écart peut être dû aux différentes stratégies d'échantillonnages ? Que la biomasse moyenne calculée pour le printemps 2001 s'étend sur une plus longue période et englobe peut être des valeurs plus fortes ? La valeur d'avril 95 sera prise comme biomasse de début de saison estivale, la valeur moyenne de 2001, comme biomasse moyenne pour les saisons entières.

c) Population d'*Hydrobia ulvae* sur la vasière de Brouage.

L'évolution de la population d'hydrobies au cours du temps et en fonction de la situation sur le transect de Brouage (Haubois et al. 2002, 2004). En raison des mouvements d'individus, l'évolution de la structure de population et les variations de densité sont fortement influencées par la localisation des stations d'échantillonnage ; un facteur de variation spatio-temporelle se superpose donc aux processus démographiques, empêchant ainsi une estimation fiable de l'intensité du recrutement, de la mortalité et de la production secondaire (Haubois 2003). Cependant, ce sont les seules données connues à ce jour, et elles sont utilisées pour l'évaluation des biomasses pour chaque période considérée, et pour chaque mois-charnière (mars, octobre).

d) Echantillonnage de mars 2003

Une étude plus récente (Legrand 2003) a permis d'identifier 16 espèces, toutes stations confondues, sur le transect de Brouage en mars 2003. Les mesures ont été faites à marée descendante en trois points du transect : les points 1, 2 et 4. Les résultats obtenus montrent des biomasses et une répartition des espèces avoisinant celles d'avril 1995, justifiant ainsi l'hypothèse de stabilité du système d'une année à l'autre, et appuyant le choix d'utiliser les biomasses d'avril 1995 comme biomasses de début de saison estivale. Cependant, cette étude

étant moins exhaustive, sur un plan systématique, que la précédente, les valeurs utilisées seront celles d'avril 1995.

e) Echantillonnage de février 2004

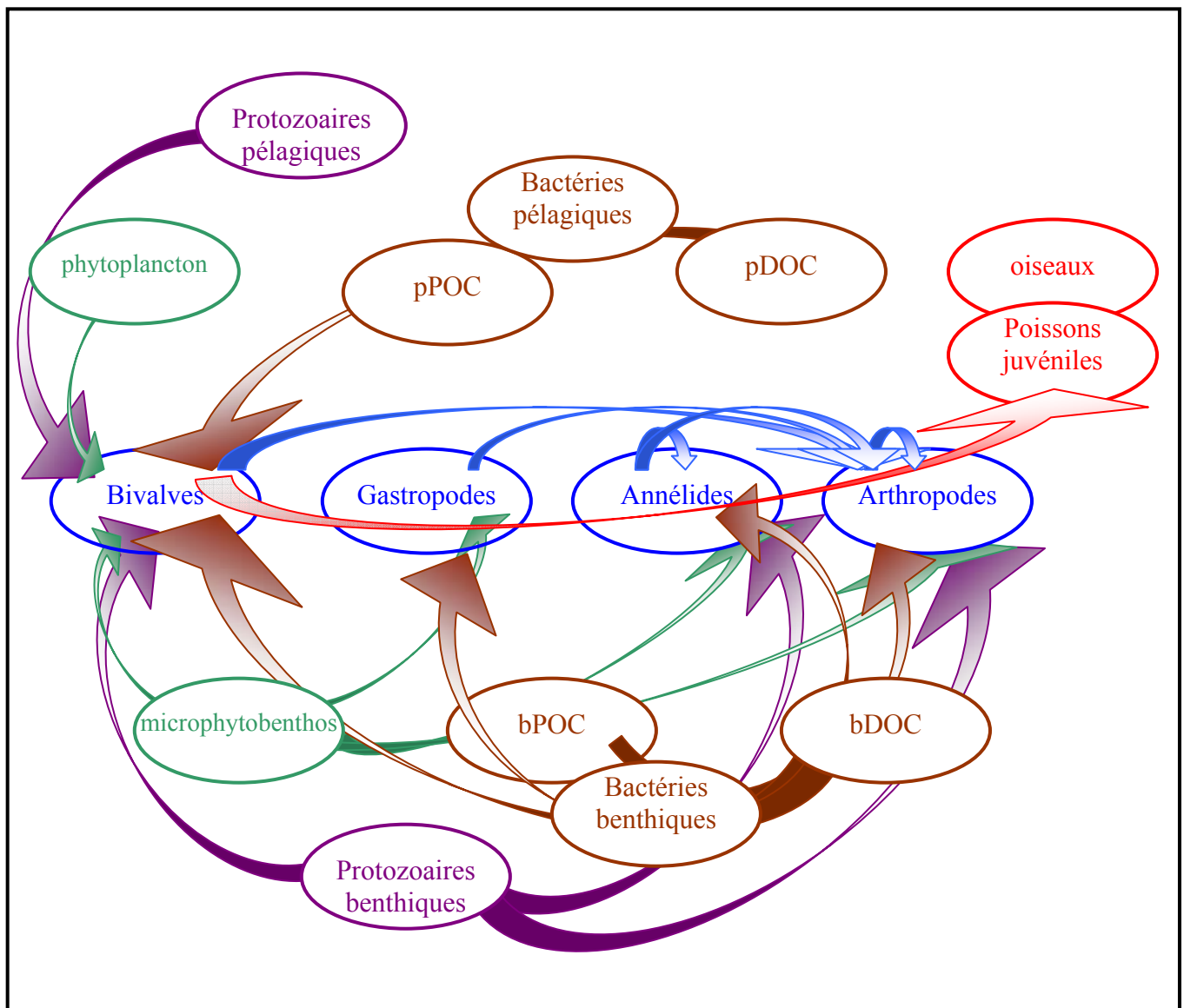
Dans le cadre de l'étude des relations trophiques entre le Bécasseau maubèche et la macrofaune benthique (étude menée en partenariat avec le laboratoire Néerlandais NIOZ, voir dans la partie « oiseaux »), la macrofaune benthique a été échantillonnée sur la vasière de Brouage en février 2004. Les stations d'échantillonnage étaient distantes de 250m, repérées au GPS, et les prélèvements ont été effectués par carottage. Les résultats confirment la prédominance des bivalves *Scrobicularia plana* et *Macoma balthica*, du gastéropode *Hydrobia ulvae*, et l'absence de la crépidule *Crepidula fornicata*, qui a envahi certains autres sites du bassin de Marennes Oléron, et n'a donc pas atteint la zone de Brouage depuis avril 1995. De premiers résultats ont été présentés pour l'ensemble de la vasière, avec une mise en avant de l'hétérogénéité de la répartition spécifique sur la vasière (Kerleguer 2004).

Les résultats complets de cette étude ne sont pas encore disponibles, et le seront trop tard pour être intégrés au présent calcul. Cependant, il sera très intéressant de compléter la représentation que l'on a de la macrofaune à l'échelle de la vasière avec cette cartographie très détaillée (un point tous les 250m). De plus, la plupart des données, sauf celles des gastéropodes *Hydrobia ulvae* et des bivalves *Scrobicularia plana* (en haut d'estran seulement pour ces derniers), ne concernent que la période de début de saison estivale (mars ou avril). Un exemple d'actualisation possible qui fera suite au présent travail...

f) Cas particulier de la zone de bas d'estran

En bas d'estran, plusieurs faciès peuvent être observés. Certaines zones sont encore exploitées à l'aide de tables ostréicoles, notamment au nord de la vasière et pour la moitié sud. Mais, au niveau du transect, cette zone anciennement exploitée a été abandonnée, et il ne reste plus que des « crassats » ou « gabeux », zones d'accumulation d'huîtres sauvages. La composition ni la biomasse des autres espèces vivant au milieu de ces formations n'ont été évaluées (Sauriau, comm. pers.) nous prendrons donc, en première approximation, celles qui ont été mesurées sous les parcs ostréicoles. Enfin, la bande inférieure, d'une largeur de 500m environ, est encore occupée par des bouchots exploités, sous lesquels la macrofaune est essentiellement composée de némerthes et d'anthozoaires.

Les biomasses de macrofaune dans cette zone seront obtenues à l'aide d'une moyenne pondérée par les surfaces occupées entre ces deux peuplements.

Encart n°III.7**Intégration de la macrofaune dans le réseau trophique**

A ces flux de consommation répartis à l'aide des régimes alimentaires s'ajoutent des flux d'excrétion et de fécès venant de chaque compartiment et à destination des compartiments 'bpc' (carbone organique particulaire benthique) et 'bdc' (carbone organique dissout benthique).

4. Choix de la subdivision pour le modèle

La subdivision choisie est donc une subdivision en classes, mais quelque peu élargie pour ne pas ajouter de compartiments peu significatifs : pour les genres les plus rares, des groupements permettent de limiter le nombre de compartiments tout en assurant une biomasse significative à chacun :

- **Les bivalves** : principalement *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. C'est la classe qui prédomine à Brouage, en particulier sur le haut d'estran. Les huîtres non cultivées des « gabeux » en bas d'estran sont intégrées à ce compartiment : il s'agit de bancs d'huîtres sauvages qui se sont accumulées sur d'anciennes concessions ostréicoles abandonnées.
- **Les gastéropodes** sont constitués principalement d'*Hydrobia ulvae* (96% en biomasse des gastéropodes présents sur l'estran). Les espèces de ce groupe ne sont présentes que dans les zones de haut et milieu d'estran.
- Le groupe des **annélides** et németes est constitué en majeure partie d'annélides polychètes, avec une prédominance de *Nephtys hombergii* (40% de la biomasse du compartiment), espèce répartie sur tout l'estran. Les németes constituent en moyenne 29% en biomasse du compartiment, et sont les seules espèces de ce groupe présentes sous les bouchots. Viennent ensuite d'autres espèces de polychètes, comme *Pseudopolydora antennata* (9% de la biomasse), et *Hediste diversicolor* (6% de la biomasse).
- Avec les **arthropodes** sont regroupées les quelques espèces rares, présentes uniquement en bas d'estran (anthozoaires et holoturies) ou l'espèce de phoronidae présente dans un des prélèvements du haut d'estran. Sous les bouchots, les anthozoaires constituent la presque totalité de la biomasse de ce groupe (94%), mais c'est le crabe *Carcinus maenas* qui prédomine en milieu et bas d'estran (c'est même dans la moitié des prélèvements la seule espèce rencontrée). L'espèce *Corophium volutator* est présente à tous les niveaux de l'estran.

L'intégration de ces compartiments dans le réseau trophique conceptuel est schématisée en encart III.7.

5. Comportements alimentaires

Les comportements alimentaires de la macrofaune peuvent être très variés : des carnivores prédateurs aux dépositivores, en passant par les nécrophages et les filtreurs, les

espèces de macrofaune peuvent exploiter toutes les sources de nourriture disponibles. Le régime alimentaire de chaque espèce étant connu, il est possible de donner un régime alimentaire moyen pour chaque groupe. Globalement, les bivalves filtreurs utilisent la fraction de taille supérieure à 1 ou 2 μm , avec une meilleure efficacité de rétention pour les particules de plus de 3 μm (Dame 1996), les dépositivores se nourrissent de la matière organique déposée dans le sédiment, les carnivores sont des prédateurs et nous supposons qu'ils se nourrissent de proies vivantes de taille au plus égale à la leur, les herbivores stricts se nourrissent d'algues et de diatomées benthiques. Mais parmi tous ces caractères tranchés, de nombreux intermédiaires sont possibles, notamment le cas particulier des 'suspensivores-dépositivores', qui peuvent se nourrir à la fois en filtrant la colonne d'eau et en fouissant le sédiment (Bradfield & Newell 1961, Buhr 1976, Fauchald & Jumars 1979, Cadée 1984, Riisgard 1991, Gerdol & Hughes 1994). Enfin, il est difficile de donner des régimes alimentaires précis pour les dépositivores qui assimilent le carbone organique détritique (Langdon & Newell 1990), celui des producteurs primaires (Amouroux 1986b), et celui des bactéries (Harvey & Luoma 1984, Amouroux 1986a, Langdon & Newell 1990, Gerdol & Hughes 1994). D'autres cas intermédiaires sont à noter, par exemple celui des omnivores qui peuvent se comporter en prédateurs ou en dépositivores, ou encore celui des nécrophages qui se nourrissent d'organismes non encore décomposés (c'est-à-dire : de matériel détritique ou d'individus ? En termes de flux, cela ne se traduit pas de la même façon : il y a ou non passage par le compartiment détritique de la matière produite par les proies, et donc mortalité naturelle... qu'on ne sait pas bien prendre en compte (voir III.G.6). Enfin, les substances organiques dissoutes peuvent être directement exploitées, et constituer, dans le cas de l'huître par exemple, jusqu'à 25% de l'apport énergétique (Raillard et al. 1993).

Voici toutefois les principales approximations qui ont été faites sur la base des espèces présentes à Brouage :

Les bivalves : les principales espèces de bivalves rencontrées sur la vasière, *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, ont un comportement alimentaire mixte, particulièrement adapté aux eaux turbides locales : lorsque la colonne d'eau est trop chargée en particules sédimentaires qui colmatent les branchies de ces individus, ils changent de mode alimentaire et deviennent dépositivores (Beukema & Cadée 1991). Les particules retenues par *Macoma balthica* peuvent être de taille comprise entre 1 à 2 μm (Harvey & Luoma 1984) et 300 μm (Gilbert 1977), avec un optimum pour la taille de 5 μm (Beukema et Cadée 1991) ou comprise entre 4 et 40 μm (Essink et al. 1991). Ceci laisse supposer une grande palette de ressources trophiques possibles : des bactéries qui peuvent être efficacement utilisées avec une efficacité de 40 à 50% (Amouroux 1986a) voire de 57% (Crosby 1987 in Dame 1996), et

ne font pas un simple passage par le tube digestif (Wright et al. 1982, Crosby et al. 1990, Prieur et al. 1990) au mesozooplankton (Davenport et al. 2000, Wong et al. 2003) en passant par les protozoaires ciliés et nanoflagellés (Le Gall et al. 1997, Loret et al. 2000, Dupuy et al. 1999, 2000a 2000b), le phytoplancton (Amouroux 1986a, Urrutia et al. 1996 et la matière organique dissoute (mais surtout en terme d'azote pour cette dernière, Dame 1996). Dans le modèle conceptuel, les flux *a priori* identifiés pour la consommation de ce compartiment sont donc les flux de consommation sur le phytoplancton et le microphytobenthos, les protozoaires pélagiques et benthiques (même si sans doute en moindre proportion –Beukema & Cadée 1991), le carbone organique particulaire pélagique et benthique, les bactéries pélagiques et benthiques, le carbone organique dissout. La méiofaune n'est pas consommée (Kennedy 1993), et le mésozooplankton ne sera consommé que par les moules cultivées du modèle, puisque les observations concernant ce flux n'ont à notre connaissance été faites que sur ces espèces.

Parmi **les annélides**, *Nephtys hombergii* et *Hediste diversicolor* sont carnivores, ainsi que les **némertes** (avec lesquels ces deux espèces constituent 79%, en biomasse, du compartiment « annélides et némertes »)). L'étude du régime alimentaire des prédateurs se heurte à l'observation de contenus stomacaux souvent vides, mais les annélides et foraminifères sont malgré tout fréquents (Gaston 1987). Le reste de la biomasse de ce compartiment est constitué principalement de dépositores (*Pseudopolydora antennata*, *Ampharete acutifrons*, *Euclymene oerstedii*, *Aphelochaeta marioni*). Ce compartiment se nourrit donc potentiellement, (i.e. les flux sont identifiés comme possibles dans le modèle conceptuel) sur le microphytobenthos, les protozoaires du sédiment, la méiofaune, les autres annélides, les bactéries benthiques, et le carbone organique benthique dissout et particulaire.

Les gastéropodes : principalement composé d'hydrobies *Hydrobia ulvae*, ce compartiment trouve sa principale ressource alimentaire dans le microphytobenthos. Les quelques éléments carnivores (*Ocenebra* sp.) seront considérés comme exceptionnels, et la consommation carnivore de ce compartiment ne sera pas prise en compte. Le broutage des hydrobies sur le microphytobenthos a été évalué en laboratoire (Haubois 2003, Haubois et al. sous presse), et nous considérerons que le carbone détritique (dissout ou particulaire, et les bactéries qui lui sont attachées) peut constituer un complément alimentaire. *Hydrobia ventrosa*, une autre espèce d'hydrobie assimile en effet bactéries et diatomées avec une efficacité équivalente (6 à 75%) (Kofoed 1975a), mais une efficacité moindre pour la matière inerte seule (Kofoed 1975b). Il a de plus été remarqué que *Hydrobia ventrosa* ne sélectionnait pas les bactéries du sédiment dans le matériel qu'elle ingérait (Lopez & Cheng 1983). L'ingestion, sur la vasière intertidale de Brouage, est indépendante de la taille des diatomées

(Haubois 2004) mais dépend de la densité des individus (Blanchard et al. 2000). Ce compartiment se nourrit potentiellement pour le modèle, sur les compartiments du microphytobenthos, des bactéries benthiques, et du carbone organique benthique dissout et articulaire.

Les arthropodes sont à Brouage des espèces principalement carnivores, ainsi que les **anthozoaires** et **phoronidae** regroupés avec eux. Les **échinodermes** regroupés dans ce compartiment sont dépositivores, mais n'ont été observés que dans les zones de bas d'estran libre de cultures. On observe aussi la présence de dépositivores en haut d'estran. *Corophium volutator*, notamment, est considéré comme un dépositivore non sélectif. Des études sur cette espèce ont pu montrer un caractère suspensivore (Gerdol & Hughes 1994), mais nous négligerons cet aspect pour deux raisons : tout d'abord, cette espèce est présente principalement en haut d'estran, donc dans une zone moins souvent immergée que les autres, et ensuite la forte turbidité du milieu ne doit pas favoriser le régime alimentaire suspensivore. Les crabes *Carcinus maenas* ont été intégrés à ce compartiment, contrairement aux crustacés épibenthiques plus mobiles *Crangon crangon*, qui n'ont pas été intégrés au modèle pour des raisons de structure (voir en partie « vecteurs biotiques »). A l'aide de la mise en place d'exclots, Raffaelli et al. (1989) ont observé que les premiers peuvent avoir un impact important sur les populations de bivalves et de gastéropodes, mais que les seconds ont sans doute un effet plus négligeable.

La combinaison d'espèces et de leurs comportements alimentaires respectifs a permis d'évaluer un comportement alimentaire moyen pour chaque compartiment. Le réseau trophique conceptuel est construit et des contraintes seront associées en conséquence : les items alimentaires des dépositivores seront le microphytobenthos, le carbone organique benthique particulaire et dissout, les protozoaires et bactéries benthiques, ceux des suspensivores seront les compartiments correspondants dans le milieu pélagique, ceux des carnivores seront les protozoaires benthiques, la méiofaune, et la macrofaune benthique. Le compartiment des bivalves se voit attribuer des contraintes liées à sa consommation dans les milieux benthique et pélagique, les annélides et arthropodes des contraintes de répartition entre les régimes alimentaires dépositivores et carnivores.

6. Les contraintes liées aux compartiments de la macrofaune benthique

a) Production des compartiments

D'une manière générale, il est possible que les productions évaluées par multiplication des taux issus de la littérature par les biomasses locales soient sous-évaluées (voir partie suivante). Cependant, ce sont les seules évaluations possibles, et elles permettent de donner des ordres de grandeur afin d'encadrer les valeurs du modèle.

L'évaluation de la production d'une population peut être faite en cumulant au cours du temps et sur les classes d'âges les termes des deux calculs possibles suivants (Banse & Mosher 1980, Bachelet 1982), qui doivent être combinés (Crisp 1971) :

- La méthode de la somme des accroissements pondéraux repose sur le calcul des gains de biomasse de la population d'un échantillonnage à l'autre. Le gain de biomasse de la population est égal au gain de biomasse individuelle multiplié par l'effectif moyen de la population (Winberg 1971) :

$$\Delta B_t = (w_{t+1} - w_t) \cdot \frac{N_{t+1} + N_t}{2} = \Delta w_t \cdot \bar{N}_t; P = \sum_t \Delta B_t$$

Chaque « gain » peut prendre des valeurs négatives, il prend en compte l'accroissement de la biomasse par augmentation des biomasses individuelles et par recrutement. La production de la population est obtenue en sommant chacun de ces gains sur toutes les périodes d'échantillonnage.

- La seconde méthode est celle de la somme des pertes. La perte d'individus peut se faire par prédation ou mortalité naturelle, cette perte sera négative (on aura un gain) dans le cas de recrutement. Ce terme est appelé « élimination » : il s'agit de la variation dans la biomasse de la population due à des fluctuations des effectifs:

$$E_t = (N_{t+1} - N_t) \cdot \frac{w_{t+1} + w_t}{2} = \Delta N_t \cdot \bar{w}_t$$

Il convient d'ajouter à ce terme la variation de biomasse totale entre chaque période d'échantillonnage :

$$\Delta B_t = B_{t+1} - B_t$$

d'où le calcul de la production de la population :

$$P = \sum_t E_t + \Delta B_t$$

Or, vis-à-vis du réseau trophique, la matière perdue par prédation ou mortalité naturelle (le terme d'élimination négatif) est en fait un terme de production : c'est bien de la matière qui a été produite par le compartiment trophique, puis qui a été « réinjectée » dans le réseau trophique : il s'agit bien de matière ingérée par cette population et transformée en tissu ou coquille.

Il est très difficile d'évaluer sur le terrain la production exacte d'une population, et ce pour diverses causes :

- Les cohortes sont parfois malaisément distinguées, et l'âge des individus est parfois difficile à établir : les tailles se répartissent de façon continue, et les barrières entre classes d'âges ne sont pas tranchées (Warwick & Price 1975, Bayne & Worrall 1980).
- Les espèces les moins représentées, mais suffisamment grosses pour représenter une part non négligeable de la biomasse, fournissent un trop faible effectif pour être traitées comme des populations plus abondantes. Pourtant, on suppose, faute de mieux, que leur répartition en classes d'âges est identique à celle observée plus généralement (Buchanan & Warwick 1974).
- Certaines espèces ont des stades juvéniles planctoniques (Frenkiel & Mouëza 1979) et les larves peuvent migrer pendant des périodes de 10 à 15 jours (Armonies 1992). Cette redistribution (passive ou active selon les espèces Beukema & de Vlas 1989) rend difficile l'identification des premières cohortes.
- Même pour des espèces sédentaires, des mouvements de population peuvent avoir lieu sous l'action de forts courants de marées, c'est le cas par exemple pour les hydrobies (Haubois et al. 2002, 2004) : le suivi des cohortes est alors impossible.
- Les populations ne sont pas homogènes au plan spatial, et de grandes disparités entre les réplicats rendent difficiles les évaluations des pertes par prédation ou mortalité naturelle (Degré, comm. pers.). D'une manière générale, les estimations sont très liées aux stratégies d'échantillonnage, et à leur intensité (Chambers & Milne 1975).

Selon la méthode utilisée, les P/B obtenus pour différentes populations peuvent présenter d'importantes différences (Banse & Mosher 1980). De plus, nous avons dressé une revue des P/B obtenus dans la littérature pour des environnements certes comparables, mais tout de même en des lieux différents. Or, la variabilité des P/B selon les conditions environnementales est avérée (Banse & Mosher 1980, Tumbiolo & Downing 1994), et les structures des populations, qui peuvent énormément varier d'un site à l'autre, influencent aussi beaucoup le P/B (Banse & Mosher 1980, Bachelet 1982).

La revue dressée conduit ainsi à un encadrement très large de la production annuelle des classes de macrofaune, et les valeurs obtenues seront donc en grande partie des résultats de modèle, donc à remettre en question dans des expérimentations ultérieures.

Les taux de P/B issus de la littérature ont donc été utilisés afin d'encadrer la production des compartiments, à partir de leur biomasse, à l'exception des bivalves pour lesquels une étude de la dynamique de population a été menée (Degré 2001). Pour ce dernier compartiment, la production a été évaluée en additionnant les termes d'élimination négatifs dans le modèle. La production ainsi obtenue est très supérieure à celle qui avait été déduite de la multiplication de la biomasse (pourtant sans doute déjà supérieure à la moyenne annuelle puisqu'il s'agissait de la biomasse mesurée au mois d'avril) par les taux de P/B issus de la littérature (Leguerrier et al. 2003, 2004). Il est possible que la plupart des productions ainsi estimées soient sous-évaluées, les méthodes ayant permis de les obtenir n'ayant pas nécessairement tenu compte des pertes possibles par prédation ni/ou du recrutement. Pourtant, Tumbiolo & Downing (1994) considèrent que les P/B illustrent les productivités maximales des populations. Selon les études, ce terme inclut ou non la production de gamètes en plus de la production somatique, en théorie toutes deux incluses dans la définition de la Production (Dame 1996), ce qui, additionné à l'enfouissement de certains stades, conduit à surestimer la production secondaire disponible pour les niveaux trophiques supérieurs (Chambers & Milne 1975).

b) Broutage des hydrobies.

Le broutage des hydrobies sur le microphytobenthos a été évalué par Anne-Gaëlle Haubois dans le cadre de sa thèse, par la mise en présence des diatomées marquées (au $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) et des hydrobies dans différentes conditions. Aucun rythme endogène n'a été détecté, et la présence de lumière n'affecte pas le taux d'ingestion des hydrobies. Le taux de broutage est influencé par la biomasse de microphytobenthos contenue dans le sédiment, la température, et la taille des individus. La concentration en Chlorophylle a dans le sédiment est corrélée positivement avec le taux d'ingestion des hydrobies, qui, semble-t-il, augmentent leur activité de broutage lorsque la concentration en chlorophylle augmente. Les mesures ont été faites à l'échelle horaire. L'ingestion des hydrobies en fonction du temps suit une courbe en deux parties, dont la première correspond à la compensation de la diète de 48 heures imposée au préalable. La deuxième phase de nutrition est utilisée pour déterminer un taux d'ingestion horaire qui sert de base au calcul pour des périodes plus longues (les saisons).

c) Efficacité d'assimilation, efficacité de production

L'efficacité d'assimilation (EA) dépend de la qualité de la nourriture ingérée, c'est-à-dire entre autres de la fraction organique ingérée (par rapport à la fraction minérale). Plus celle-ci est forte, meilleure sera l'efficacité d'assimilation. La matière disponible dans le bassin de Marennes Oléron semble particulièrement digestible, tout au moins pour la coque *Cerastoderma edule* (Urrutia et al. 1996) : une grande partie de la matière en suspension dans le bassin est en effet supposée dériver de la remise en suspension des fécès et pseudo-fécès des populations de bivalves, et donc doit être composée de matière organique partiellement dégradée ou pré-ingérée (Urrutia et al. 1996). Une EA moyenne de 84% a même été observée pour *Placopecten magellanicus* pourtant nourri sur des détritits (Cranford & Grant 1990). Des mesures menées sur *Hydrobia ventrosa* (Kofoed 1975a) ont montré une efficacité d'assimilation de 60% à 71% sur sept espèces de diatomées, et de 75% sur les bactéries. Concernant les bivalves, Amouroux et al. (1989) ont observé des assimilations de 54.5% à 74.5% sur des diatomées. Pour les arthropodes, Hargrave (1970) a mesuré une EA de 60% sur des diatomées et de 83% sur des bactéries pour l'amphipode *Hyatella azteca*, et Hawkins (1985) a mesuré une EA de 69% chez *Corophium volutator*. Pour la coque *Cerastoderma edule*, Urrutia et al. (1996) mesurent, dans le bassin de Marennes Oléron, une efficacité d'assimilation de 40 à 90% selon le contenu organique du seston. Ainsi, l'encadrement général de 50% à 90% pour l'efficacité d'assimilation est utilisé quelle que soit la source de nourriture.

Remarque :

*Les fortes valeurs de production mesurées pour les bivalves en haut d'estran ont pour origine une importante mortalité naturelle des jeunes recrues. On ne peut donc pas négliger la mortalité naturelle de ce compartiment, et l'on s'affranchit du problème de la distinction fécès/mortalité naturelle décrit en partie IV.A.1.a) en adaptant l'écriture de la contrainte de production à l'aide de l'encadrement des fécès (biomasse \times taux tiré de la littérature), et en remplaçant l'écriture de l'efficacité d'assimilation et de l'efficacité de production par un encadrement de la valeur R/C (Respiration / Consommation), différence entre ces deux termes ($R/C = AE - GE$, où AE est l'efficacité d'assimilation - « Assimilation Efficiency » - et GE l'efficacité de production - « Growth Efficiency »). Les encadrements pour les fécès sont tirés d'articles mesurant mensuellement ces derniers pour des populations de bivalves (*Scrobicularia plana* & *Macoma balthica*), ce qui permet de calculer un encadrement pour les productions saisonnières de fécès (Hughes 1970, Hummel 1985).*

La macrofaune benthique a fait l'objet, sur la vasière de Brouage, de plusieurs études d'évaluation de sa biomasse, dont un échantillonnage avec détermination exhaustive en avril 1995. Les échantillonnages menés les années suivantes au niveau de points du transect à la même époque de l'année ont donné des résultats comparables. Un échantillonnage hivernal a eu lieu récemment, dont les résultats ne peuvent encore être intégrés au présent travail, ce qui est à envisager dès que les données seront disponibles. Ceci permettra, pour le modèle saisonnier, d'encadrer de façon satisfaisante les variations de biomasse entre les saisons (qui pour le moment sont limitées à +/- 10% de la biomasse moyenne). Pour deux espèces, les dynamiques de population ont été étudiées : le gastéropode *Hydrobia ulvae* a été étudié sur l'ensemble du transect, et les bivalves *Scrobicularia plana* sur le haut d'estran. Le taux de broutage des hydrobies a de plus été évalué en laboratoire. Outre les encadrements issus de ces études, des encadrements issus de la littérature serviront à contraindre les flux associés aux compartiments de macrofaune, subdivisés en quatre compartiments : « bivalves », « gastéropodes », « annélides » et « arthropodes ».

H. LA CONCHYLICULTURE ET SES CONSEQUENCES

Le bassin de Marennes Oléron est connu pour sa production ostréicole, tant en termes de quantité qu'en termes de qualité. Premier producteur français en tonnage, le bassin abrite aussi des claires, dans lesquelles les huîtres sont affinées, voire élevées entièrement. Les appellations « fines de claires » ou « pousses en claires » sont des labels de qualité, et les huîtres ainsi obtenues ont une couleur verte, particularisme régional caractéristique de leur consommation de l'algue *Skeletonema costatum* (Méléder et al. 2001). La mytiliculture, certes apparemment secondaire dans le Pertuis d'Antioche par comparaison au Pertuis Breton et aux tonnages d'huîtres produits (Figure III.6), n'en est pas négligeable pour autant, notamment au niveau de la vasière de Brouage, où ne nombreux bouchots sont encore utilisés en bas d'estran.

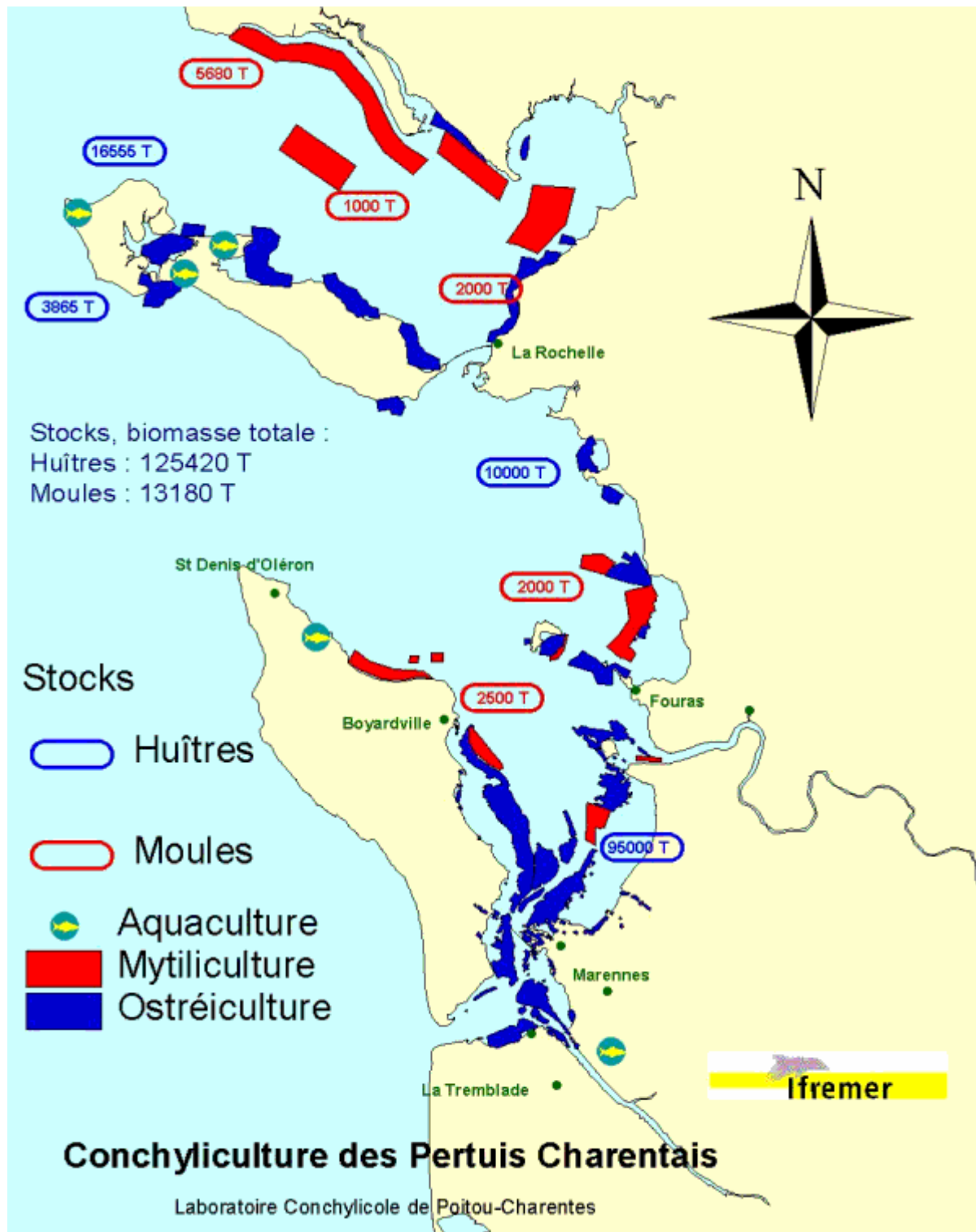


Figure III.6 : exploitations conchylocoles dans les Pertuis Charentais (carte : IFREMER).

1. L'ostréiculture

L'ostréiculture dans le bassin de Marennes Oléron est une pratique ancestrale (Gouletquer & Héral 1997). Sur la vasière de Brouage, la plupart des concessions ostréicoles sont aujourd'hui abandonnées (Richard comm. pers.), et ont laissé la place à des « gabeux » ou amas d'huîtres sauvages, qui recouvrent environ 1000 mètres en bas d'estran (Guarini comm. pers., Germaneau & Robert 1995). Cependant, il existe encore des zones exploitées, notamment au nord de la vasière, et les premiers modèles présentés, qui visent à comprendre le fonctionnement d'un système anthropisé, prennent en compte une ostréiculture recouvrant le bas d'estran, à un taux représentatif de l'emprise des parcs sur le bassin, c'est-à-dire environ 16% (2731 ha, Lemoine comm. pers.). Si les cultures d'huîtres en eaux profondes sont au stade expérimental, et elles ne sont pour le moment développées que dans le Pertuis d'Antioche (Robert et al. 2001). Les cultures sur table ou en élevage à plat dans une moindre mesure restent les méthodes prévalant dans le bassin de Marennes Oléron.

Depuis les années 1970, l'huître japonaise *Crassostrea gigas* est cultivée dans le bassin en remplacement de l'huître portugaise *Crassostrea angulata*, décimée par deux épizooties successives (Gruet et al. 1976, Deslous-Paoli 1982, Héral et al. 1986). La croissance des huîtres s'effectue principalement en juin et juillet (Deslous-Paoli 1982), et 75% du prélèvement se fait en hiver (Bodoy, comm. pers.). L'étude du comportement des huîtres dans leur milieu a été menée à travers de nombreuses observations de terrain visant à estimer et prévoir l'évolution de leur stock (Deslous-Paoli et al. 1985, Bacher et al. 1986), leur production et leur croissance (Deslous-Paoli 1982, Berthomé et al. 1984, Soletchnik et al. 2002), l'influence du milieu sur ces dernières (Héral & Alzieu 1984, Héral et al. 1986), leur qualité (Deslous-Paoli et al. 1988), à évaluer leur consommation (Héral & Razet 1977, Zanette & Garnier 1981, Barillé et al. 1993, Zurburg et al. 1994, Pastoureaud et al. 1995, Bardouil et al. 1996, Riera & Richard 1996, 1997, Dupuy 1999, Dupuy et al. 1999, 2000a, Cognie et al. 2001), leur respiration (Bougrier et al. 1995, Gouletquer et al. 1999). Ces observations permettent de dresser un bilan énergétique des huîtres (Soletchnik et al. 1993, 1996) et d'étalonner des modèles permettant d'étudier les relations des huîtres avec leur milieu (Bacher et al. 1991, Raillard et al. 1993, Barillé et al. 1997a, b, Méléder et al. 2001). Les diverses observations et modèles peuvent être utilisés afin d'évaluer la capacité trophique d'un écosystème (Héral 1991, Dame & Prins 1998, Ferreira et al. 1998), et les résultats obtenus s'accordent tous dans la description d'un système qui a atteint cette capacité (Héral & Deslous-Paoli 1985, Héral et al. 1989, Bacher et al. 1998).

Ces études ont été utilisées afin d'obtenir un encadrement de l'activité des huîtres cultivées pour un mètre carré moyen (annexe A8-A).

Remarque : certaines études ont été menées dans les conditions particulières des claires (Zanette & Garnier 1981, Dupuy 1999, Dupuy et al. 1999, 2000a, b, Méléder et al. 2001), et leurs résultats quantitatifs sont difficilement extrapolables aux situations de bas d'estran. Cependant, la mise en évidence de la consommation de protistes par ces organismes filtreurs suggère l'incorporation de ce flux dans le modèle *a priori*.

2. Les parcs abandonnés

La culture d'huîtres a été abandonnée sur de larges zones du bas d'estran de la vasière de Brouage. Les ostréiculteurs ayant quitté leurs concessions sans retirer les infrastructures derrière eux, de larges talus se sont développés, recouverts d'huîtres sauvages. Ces talus, appelés « crassats » ou « gabeux » peuvent représenter une biomasse considérable mais, faute de récolte qui entretiendrait l'ensemble, peu productive. La zone de bas d'estran de la vasière de Mérignac-Brouage accueillait en 1994 les plus fortes densités d'huîtres non cultivées du bassin (25 à 30 kg frais.m⁻² Prou et al. 1994). Considérant que cette zone a été nettoyée depuis, par les professionnels et sous l'impulsion du Conseil Général de la Charente maritime (Lemoine, comm. pers.), nous avons considéré, sur 1000 mètres de large (Guarini, comm. pers.) une densité égale à la moyenne observée pour toutes les zones abandonnées du bassin en 1994 (Prou et al. 1994), c'est-à-dire d'environ 3 kg frais.m⁻². Ces huîtres n'étant pas entretenues comme les poches cultivées, leur métabolisme a été considéré comme équivalent à celui des autres bivalves sauvages : les « gabeux » ont été intégrés au compartiment des bivalves non cultivés du bas d'estran pour le modèle.

3. La mytiliculture

L'élevage mytilicole peut être fait selon plusieurs techniques (filières, élevage sur le fond, Gouletquer & Héral 1997), mais c'est la technique d'élevage sur bouchots, inchangée ou presque depuis le XIII^{ème} siècle, qui est utilisée à Brouage. Ces derniers sont des pieux de 4 à 7 mètres de long pour 25 à 25 cm de diamètre, et dépassent de 2 à 3 mètres au-dessus du fond. Une centaine de pieux sont alignés sur 50 à 60 mètres de long, en simples ou doubles rangées espacées de 25 m environ (Gouletquer & Héral 1997).

A Brouage, les lignes de bouchots recouvrent une bande d'environ 500 mètres au plus bas de l'estran. Si les cultures sur filières ont fait l'objet de nombreuses études scientifiques dans des sites variés (Rosenberg & Loo 1983, Loo & Rosenberg 1983, Sukhotin 1992 en mer

du Nord, Grant et al. 1995 en Nouvelle Ecosse, Barillé 1996 dans le Pertuis Breton), ainsi que les bancs naturels de moules (Fréchette & Bourget 1985a & b, Asmus 1987 en mer de Wadden, Prins et al. 1996 dans l'estuaire de l'Oosterschelde, Buschbaum & Saier 2001 en Mer du Nord), les cultures de bouchots, en revanche, sont une spécificité des Pertuis Charentais, et n'ont été étudiés que dans le cadre de deux thèses : celles de S Boromthanasat (1986) qui a étudié les aspects énergétiques des bouchots dans l'écosystème de Marennes Oléron, en deux sites, Boyardville et Saint Froult, et celle de W Boromthanasat (1986), qui s'est plus attaché aux aspects écophysiologicals des moules. Le bilan énergétique proposé par S Boromthanasat (1986) (Annexe A8-B) concerne les bouchots de Boyardville et considère la consommation totale et les biodépôts totaux, sans distinction de fécès et pseudo fécès. Boyardville étant un site plus océanique de Saint Froult, qui correspondrait plus à la vasière de Brouage, on peut penser que les valeurs obtenues pour la consommation et la biodéposition sont sous-estimées, la zone de Brouage étant sans doute plus turbide. Ces études locales ont aussi permis de montrer l'intérêt d'adapter la densité des moules sur les bouchots afin d'optimiser leur croissance (Boromthanasat & Deslous-Paoli 1988, Deslous-Paoli et al. 1990).

4. Intégration dans le réseau trophique

a) Régime alimentaire

Crassostrea gigas comme *Mytilus edulis* sont des bivalves filtreurs. De plus, ils sont, dans les cultures considérées (tables ostréicoles et bouchots) surélevés par rapport au sédiment. Ainsi, nous considérerons que leur consommation se fait exclusivement dans la colonne d'eau. Comme pour les autres bivalves filtreurs, les flux de consommation *a priori* proviennent :

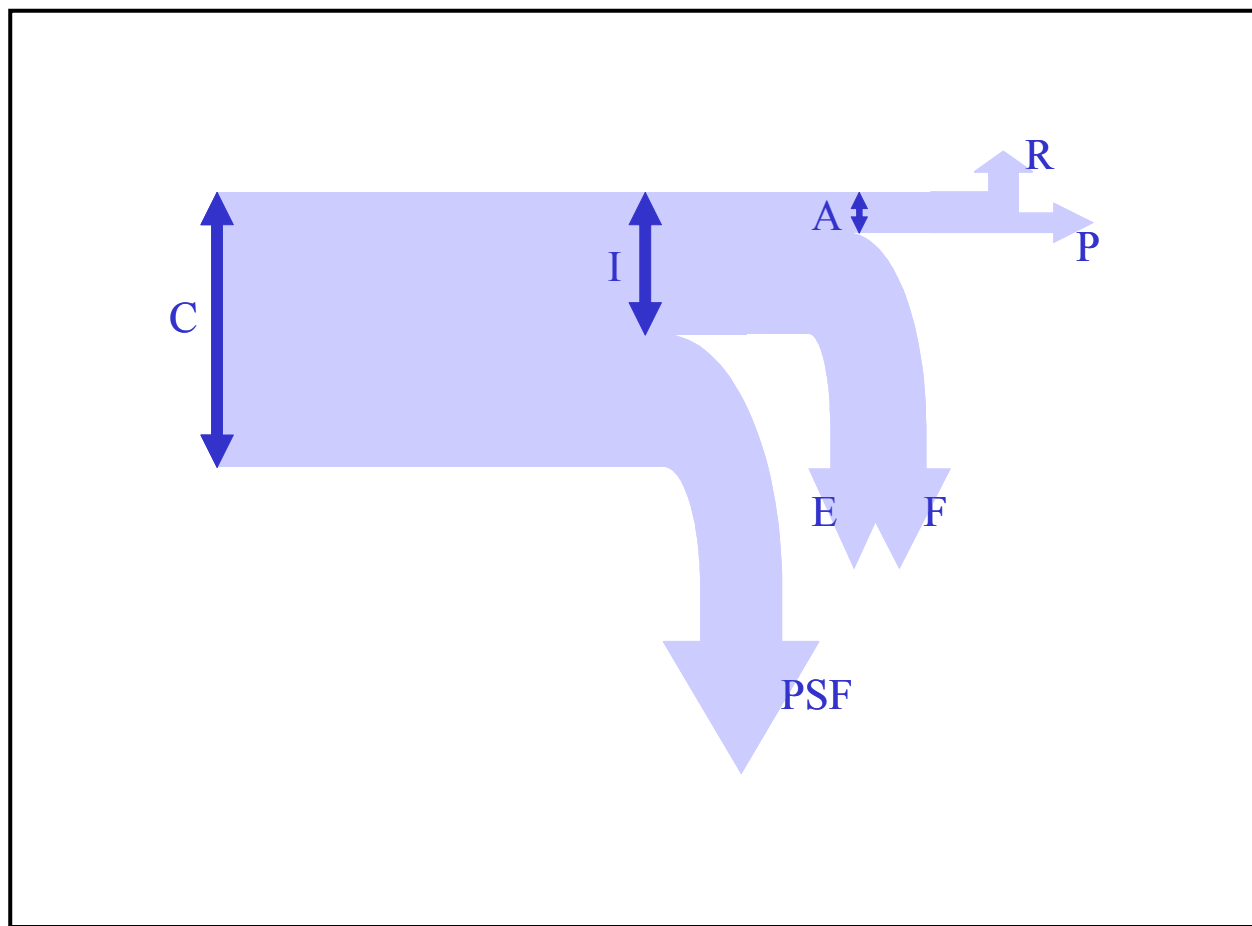
- des compartiments détritiques (DOC et POC) (Langdon & Newell 1990), dont une partie au moins provient des apports terrigènes (Riera & Richard 1997)
- des bactéries (Amouroux 1986a, Wright et al. 1982, Crosby 1987, Crosby et al. 1990, Prieur et al. 1990, Langdon & Newell 1990)
- des protozoaires (Le Gall et al. 1997, Loret et al. 2000, Dupuy et al. 1999, 2000a, 2000b)
- du mesozooplancton pour les moules (Davenport et al. 2000, Wong et al. 2003)
- du « phytoplancton », en grande partie du microphytobenthos remis en suspension (Amouroux et al. 1986b, Riera & Richard 1996, Smaal & Zurburg 1997, Cognie et al. 2001)

Le traçage isotopique permet d'identifier qualitativement les sources de nourriture : ainsi il a été montré que les huîtres, dans le bassin de Marennes Oléron, consommaient du microphytobenthos remis en suspension (Riera & Richard 1996) et des détritiques d'origine terrigène ou océanique selon la localisation des cultures (Riera & Richard 1997). Dans le Pertuis Breton, la même méthode a permis de mettre en évidence les ressources nutritives des moules de bouchots et de filières, avec par exemple une contribution privilégiée du microphytobenthos au régime alimentaire des moules de pieds de bouchots et de la matière organique d'origine terrestre au niveau des têtes (Malet 2001). Treuil (2004) soulève cependant la question de la discrimination entre diatomées et spartines qui, même avec l'utilisation du soufre, n'est pas satisfaisante. Ainsi, les proportions de chaque élément de ce régime alimentaire ne sont pas connues. Tout au plus peut-on supposer une meilleure assimilation du matériel vivant, en théorie énergétiquement plus intéressant. Cependant, ces capacités de tri qualitatif sur le matériel organique ne s'effectueraient plus pour des charges sestoniques trop fortes, Pastoureaud et al. (1995) ont ainsi montré que les huîtres sélectionnent négativement les détritiques en condition de faibles charges sestoniques ($<100 \text{ mg.L}^{-1}$). Barillé et al. (1993) ont par ailleurs montré que les dimensions des éléments retenus variaient avec la charge sestonique : au-delà d'un certain seuil (64 mg.L^{-1}), les huîtres ne retiennent plus efficacement que les particules de plus grosse taille ($12 \mu\text{m}$ au moins). Ce tri a un coût, et des charges trop fortes en seston minéral conduisent à un moindre stockage de réserves (Deslous-Paoli et al. 1982). Dans le modèle, il est difficile de traduire ces observations quantitativement et sur une longue période. En effet, la charge sestonique varie beaucoup tout au long de l'année, ainsi que sa composition. Cependant les calculs proposés par Barillé et al. (1993, 1995, 1996, 1997b) ont été appliqués en utilisant les moyennes mensuelles de concentrations en carbone organique dissout (données RAZLEC) dans les modèles 1 et 2 (en moyenne spatiale). Ces calculs sont exposés en annexe A et dans l'article de Leguerrier et al. (2004).

b) Quelle prise en compte des pseudo-fécès ?

La production de pseudo-fécès (PSF) est une particularité des organismes filtreurs : ils sont le résultat du « conditionnement mécanique de la nourriture par les branchies et les palpes labiaux au cours duquel se produit un enrichissement dû à des sécrétions mucilagineuses » (Deslous-Paoli & Gouletquer 1984). Leur rôle premier est surtout d'éliminer la fraction minérale de la matière filtrée par les bivalves (Razet et al. 1990, Deslous-Paoli et al. 1992, Barillé & Prou 1993, Bayne et al. 1993), mais ils peuvent aussi servir à sélectionner le matériel organique à l'ingestion (Shumway et al. 1985, Urrutia et al.

Encart n°III.8
Fécès et pseudo fécès, ingestion et consommation



Les symboles utilisés sont les suivants :

- **C** : consommation (ou « captage »)
- **I** : ingestion
- **A** : assimilation
- **PSF** : pseudo-fécès
- **E** : excrétion
- **F** : féces
- **P** : production
- **R** : respiration

(D'après Lucas 1982, 1983, Deslous-Paoli & Gouletquer 1984 – C/R de groupe de travail IFREMER)

1996). Outre leur consommation qui peut être très importante sur le matériel en suspension, conduisant éventuellement à une déplétion (Smaal & Prins 1993, Smaal & Zurburg 1997) ou tout au moins à un contrôle du milieu (Cloern 1982) (lorsque la production secondaire devient limitée par la production primaire, on parle de l'atteinte de la capacité trophique, Dame & Prins 1998), l'action des bivalves sur leur milieu peut s'exercer *via* ces PSF, notamment en milieu turbide puisque la production en augmente avec la charge sestonique (Razet et al. 1990). Cette forte turbidité associée aux importantes densités des bivalves cultivés conduit à de très fortes valeurs de sédimentation sous les parcs ostréicoles (Feuillet-Girard et al. 1994) et bouchots mytilicoles.

La question de leur intégration ou non dans le modèle de réseau trophique peut donc sembler étrange, mais elle ne tombe pas sous le sens. En effet, le modèle a pour but d'étudier un réseau trophique, et on peut difficilement considérer ces éléments, non ingérés, comme constituant un apport énergétique : ils transitent simplement par les compartiments de bivalves sans passer par le tube digestif (Dame 1996). Ainsi, dans les modèles servant à étudier l'effet de cultures d'huîtres sur le comportement du réseau trophique (Leguerrier et al. 2004), les PSF n'ont pas été intégrés au calcul global, car ils masquaient une grande partie des phénomènes : les flux d'entrée dans le compartiment des huîtres cultivées étaient exclusivement des flux d'ingestion.

Cependant, d'une part les biodépôts apportent une grande quantité de matière organique directement disponible pour les espèces benthiques (Bernard 1974, Sornin et al. 1983, Feuillet-Girard et al. 1994) et d'autre part ce modèle a aussi pour but d'intégrer les flux physiques, que ce soit de transport, ou de remise en suspension/déposition, et les bivalves jouent un rôle non négligeable dans le couple benthos-pélagos que l'on se propose ici de représenter (Hayakawa et al. 2001, Norkko et al. 2001). Dans le modèle intégrant les flux physiques (modèle spatialisé, ou troisième modèle), les pseudo féces des moules de bouchots ont ainsi été intégrés au calcul même s'ils risquent d'être légèrement sous-évalués en raison de la très forte turbidité à Brouage en comparaison du site de leur mesure. Ces PSF ont été intégrés sous la forme de deux flux émanant du compartiment des bivalves cultivés : en effet, il a été démontré d'une part que des cellules algales étaient déposées sous l'action des bivalves (Monaghan et al. 2001) et d'autre part que les cellules algales déposées dans les PSF étaient viables (Barillé & Cognie 2000). Ainsi, un flux des bivalves cultivés vers le compartiment du microphytobenthos a été intégré au modèle. En ce qui concerne les protozoaires rejetés de cette façon, il arrivent au sol déjà morts, ou au moins moribonds, et donc sont inclus dans le flux des bivalves vers le compartiment détritique. Les flux d'entrée

dans le compartiment des bivalves cultivés sont cette fois des flux de consommation, dont une partie est rejetée sous forme de PSF puis le reste est ingéré pour être trié en assimilé et non assimilé (voir encart n°III.8). L'intégration des cultures au schéma de réseau trophique est présentée en encart III.9.

c) Relations aquaculture & environnement

L'aquaculture peut certes être étudiée sous l'angle de la capacité d'accueil de son environnement (Bacher 1989, Héral et al. 1989, Dame & Prins 1998), mais l'impact des tables et des bouchots sur l'écosystème est loin d'être réduit à une consommation de matière (Rodhouse & Roden 1987, Prins et al. 1998). Un des risques classiquement évoqués à l'introduction d'une nouvelle espèce dans un milieu, comme l'huître *Crassostrea Gigas* dans le bassin de Marennes Oléron dans les années 1970, est celui des espèces associées, voire de l'espèce introduite elle-même, qui peuvent entrer en compétition avec les espèces locales (Gruet et al. 1976). Contrairement aux premières observations, l'huître japonaise s'est bel et bien implantée dans le bassin, et le captage a ainsi été possible. Les crassats témoignent aussi de l'appropriation du terrain par cette espèce importée... Les autres interrogations concernent les relations entre les espèces en culture et leur milieu. La question de la sédimentation et de l'enrichissement du sédiment a été abordée au paragraphe précédent (Monaghan et al. 2001, Norkko et al. 2001) ainsi que celle de la déplétion du milieu en nourriture potentielle (Smaal & Prins 1993, Dame & Prins 1998).

La déplétion de la colonne d'eau est mise en évidence notamment par la comparaison des temps de filtration, courts par rapport aux temps de renouvellement des masses d'eau (Smaal & Prins 1993, Smaal & Zurburg 1997) ou par les modèles d'évaluation de la capacité trophique des milieux (Bacher 1989). Cette déplétion se traduit aussi par une compétition avec d'autres mollusques filtreurs (Sauriau et al. 1989) ou avec le zooplancton (Prins et al. 1995).

La sédimentation sous les tables ou sous les bouchots peut être due à la fois aux fèces et pseudo fèces (Hayakawa et al. 2001), et au ralentissement des courants au niveau de ces infrastructures (Nugues et al. 1996). La sédimentation de la matière organique n'est donc pas seulement due à la filtration des bivalves (Monaghan et al. 2001) Cette augmentation des dépôts organiques (Sornin 1981, Sornin et al. 1983, Escaravage et al. 1989, Feuillet-Girard et al. 1994) réduit dans un premier temps l'épaisseur de la couche oxygénée des sédiments, et

donc conduit à un changement des communautés benthiques sous les structures (Castel et al. 1989, Dinet et al. 1990, Weston 1990, Nugues et al. 1996). L'ampleur des changements est proportionnelle à celle de l'exploitation (Nugues et al. 1996) et la récupération après le retrait des cultures peut être plus ou moins longue selon l'impact de départ (Spencer et al. 1998). Dans le cas de la vasière de Brouage, les cultures sont installées depuis des décennies, voire des siècles (Gouletquer & Héral 1997) : la communauté de la vasière de Brouage est sans doute adaptée à cette situation. Ainsi, outre les phénomènes de compétition avec les autres filtreurs qui sont dès lors désavantagés (Sauriau et al. 1989), la présence d'élevages influence la composition des communautés benthiques *via* la (bio)-déposition et éventuellement la modification de la flore (Spencer et al. 1996, 1997, 1998).

Il reste à souligner l'effet-retour que peuvent avoir les cultures de bivalves sur la production primaire. En effet, il a été observé des effets stimulants de l'excrétion des mollusques sur la production primaire, contrairement aux rejets des poissons qui auraient un effet inhibiteur (Arzul et al. 2001). Smaal & Prins (1993) et Smaal & Zurburg (1997) résument le fonctionnement des écosystèmes exploités par les filtreurs en leur prêtant un rôle primordial dans le couplage benthos-pélagos et dans la reminéralisation de la colonne d'eau et des sédiments. Ce phénomène de libération de sels nutritifs a ainsi pour conséquence une stimulation de la production primaire dans ces milieux (Dame & Libes 1993, Ball et al. 1997). Les cultures ostréicoles ont un effet accumulateur puis libérateur d'azote (Feuillet-Girard et al. 1988), notamment en été (Feuillet-Girard et al. 1988, 1997), ce qui en fait des sources de sels nutritifs (Bacher et al. 1997) qui soutiennent la « production primaire régénérée » de l'étang de Thau, par exemple (Chapelle et al. 2000). Elles auraient en revanche un effet négatif sur le phosphore assimilable (Sornin et al. 1986) qui est assimilé par le biofilm en hiver et pourtant libéré en été sous l'effet de la bioturbation et des phénomènes de désorption dus à l'anoxie des sédiments (Feuillet-Girard et al. 1997).

Dans le cadre de la modélisation de réseaux trophiques sous la forme de modèles statiques, la prise en compte de ces « effets-retour » est difficile, puisque l'on prend une photographie à un instant donné : les mesures de production primaire ont été réalisées dans le milieu en présence des cultures et les modèles calibrés en fonction de ces résultats, les populations benthiques sont adaptées à la situation environnante... on décrit un système à l'équilibre où l'ensemble des effets se sont mis en place dans une phase de transition antérieure. Cependant, connaître la nature des interactions possibles doit permettre de cibler les simulations et de mesurer leurs interprétations.

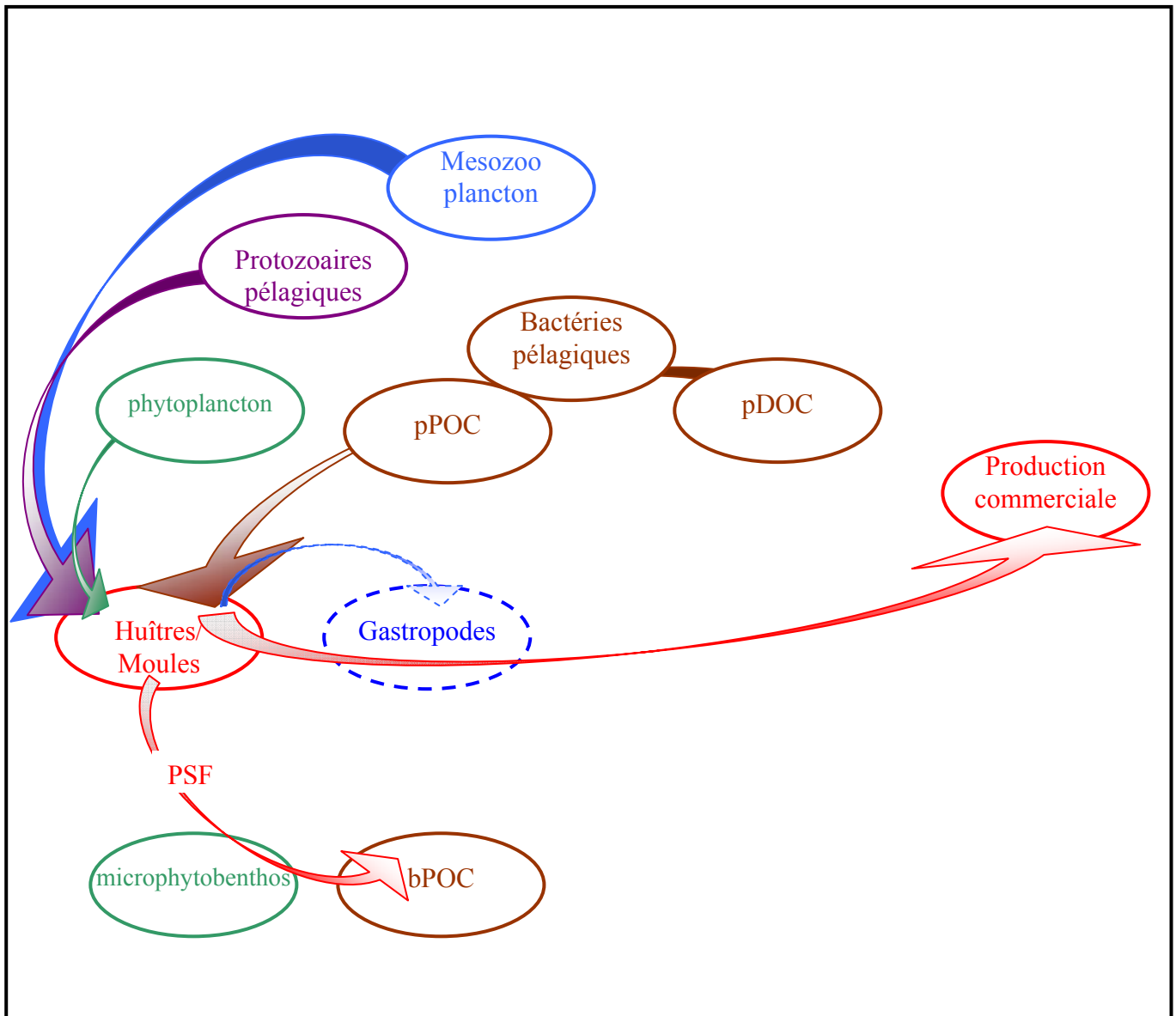
5. Simulations

Les premiers modèles (Leguerrier et al. 2003, 2004) représentaient la situation hypothétique où 16% de la surface de la vasière étaient recouverts de parcs ostréicoles. Hypothétique pour la vasière de Brouage, où la plupart de ces parcs ont été abandonnés, mais réaliste pour une zone moyenne anthropisée dans le bassin de Marennes Oléron, où cette surface est effectivement exploitée. Le bilan énergétique utilisé pour le compartiment est détaillé par Leguerrier et al. (2004), où des simulations ont été réalisées en faisant varier ce recouvrement.

Le retour à une situation « non perturbée » après impact d'un élevage peut prendre plusieurs années (Karakassis et al. 1999), et même dans l'ancienne zone ostréicole, la densité d'huîtres sauvages est encore très forte. Les densités de macrofaune non cultivées en bas d'estran ne sont sans doute pas celles que l'on observerait si la zone n'avait jamais été cultivée. Pour les simulations, cependant, c'est cette valeur qui a été prise, faute de mieux, et la situation « sans culture » représente sans doute plutôt une zone de « cultures abandonnées », c'est-à-dire où les communautés gardent des traces des impacts passés.

Puis, pour le modèle prenant en compte la variabilité spatiale, la situation « réelle » a été considérée : il s'agit de représenter la vasière de Brouage telle qu'elle est aujourd'hui, et donc c'est une population de moules cultivées sur bouchots qui a été considérée en bas d'estran, bordée par une large zone de cultures abandonnées.

Des simulations peuvent être conduites en remplaçant les caractéristiques de cette zone de bas d'estran, en remplaçant par exemple ses caractéristiques par celles de concessions ostréicoles encore utilisées, avec une intensité représentative de la pression exercée sur le bassin de Marennes Oléron. C'est ce que nous avons fait dans les premiers modèles, afin d'étudier une vasière moyenne représentative du bassin (Leguerrier et al. 2003) et de mener des simulations visant à décrire la pression exercée par des parcs ostréicoles sur un réseau trophique de vasière intertidale (Leguerrier et al. 2004). Cependant, le modèle spatialisé a pour but de décrire la vasière telle qu'elle est à ce jour. Certes son passé l'a modelée, et l'influence des anciens parcs à huîtres est certainement encore perceptible dans la structure des peuplements présents, mais il nous paraît nécessaire de construire un modèle de référence conforme à la réalité actuelle, à partir duquel des modèles de simulation seront construits : avec ou sans « gabeux », avec ou sans parcs ostréicoles, avec ou sans bouchots.

Encart n°III.9**Intégration des bivalves cultivés dans le réseau trophique**

Comme dans le schéma d'intégration de la macrofaune non cultivée, il faut ajouter à cette représentation les flux d'excrétion et de fécès à destination des compartiments 'bpoc' (carbone organique particulaire benthique) et 'bdoc' (carbone organique dissout benthique). Les pseudo-fécès sont symbolisés par le sigle « PSF ».

Le flux de consommation de mesozooplancton concerne les moules. Le flux de prédation par certains gastéropodes (*Ocenebra*) n'a pas été pris en compte dans le modèle spatialisé et saisonnalisé, mais avait été limité à 1% de la production ostréicole dans les modèles en mètre carré moyen et saison moyenne. Ce flux a peu d'impact sur le système, et les espèces qui en sont responsables sont très rares à Brouage, il a donc été supprimé des modèles conceptuels suivants.

L'exploitation conchylicole de la vasière de Brouage a évolué au cours des années. Elle est aujourd'hui essentiellement tournée vers la mytiliculture, de larges zones anciennement occupées par des tables à huîtres ayant été abandonnées. Ces zones sont aujourd'hui recouvertes d'huîtres sauvages, dont les jeunes ont été captés par les infrastructures restées en place. Les gros blocs ainsi amassés forment des monticules appelés « crassats » ou « gabeux ». Cependant, certaines zones sont encore utilisées pour l'ostréiculture, en dehors du transect d'étude. Les élevages d'huîtres et de moules ont un double impact sur l'environnement : biologique et mécanique. Les phénomènes biologiques incluent l'absorption et le « relargage » de matériel dissout dans la colonne d'eau, la compétition avec les espèces non cultivées pour la ressource alimentaire, que les mollusques peuvent épuiser, mais aussi dont ils peuvent favoriser la production. Les phénomènes mécaniques sont liés au dépôt de grandes quantités de matière organique sur le fond, à la fois des biodépôts (fécès et pseudo fécès), et une sédimentation augmentée par le ralentissement des courants par les infrastructures. Ceci conduit à une modification des populations benthiques, prise en compte dans les modèles construits.

Plusieurs modèles pourront être élaborés, selon les questions posées : représentation d'un réseau trophique anthropisé par une culture ostréicole, par une culture mytilicole, ou représentation d'une zone représentative de la situation de long du transect. Pour cette dernière, on considérera une bande de 500 m plantée de bouchots, puis une bande de 1000 m recouverte de gabeux, en bas d'estran. Les bilans énergétiques des moules de bouchots et des huîtres en élevage seront utilisés pour contraindre les compartiments de bivalves cultivés, les gabeux seront intégrés au compartiment des bivalves non cultivés.

I. LES VECTEURS BIOTIQUES : NECTON ET OISEAUX

Le terme de « vecteur biotique » (Forman 1981 *in* Lefeuvre et al. 1999) a été proposé pour décrire le comportement de ces individus qui prélèvent localement leur nourriture puis, en tant que biomasse migrante, la rejettent au large et/ou entrent dans les chaînes trophiques sub-pélagiques. Il a été appliqué aux communautés de poissons qui atteignent les prés salés du Mont Saint Michel pour 5 à 43 % des marées (selon les criques concernées, Laffaille et al. 1998, 2000a), et peuvent exporter de grandes quantités de matière organique (Lefeuvre et al. 1999, Laffaille et al. 1998, 2002). Cette appellation désigne donc à la fois les poissons et les oiseaux, qui jouent un rôle important dans les échanges de matière (Bredin & Doumeret 1987, Laffaille et al. 1998, Lefeuvre et al. 1999), la bioturbation (Castel & Lasserre 1982, Cadée 1990, Daborn et al. 1993), la production générale (Lefeuvre et al. 1999) des écosystèmes côtiers. On désigne sous ce terme à la fois des prédateurs supérieurs (poissons carnivores, oiseaux), mais aussi les vertébrés supérieurs consommateurs primaires, tels les mulets.

Nous utiliserons ce terme pour désigner les prédateurs supérieurs, tels le necton carnivore et les oiseaux, mais aussi des vertébrés supérieurs comme les mulets, qui certes ont un niveau trophique bas, mais peuvent exporter de grandes quantités de matière organique hors du milieu côtier, comme cela a été démontré dans le cas des marais littoraux (Lafaille et al. 1998).

Concernant les poissons, les Pertuis Charentais abritent de nombreuses espèces d'intérêt commercial, comme en témoigne le bilan que l'on peut dresser d'une année de pêche dans les eaux côtières autour des Pertuis (annexe A9). Cependant, toutes ces espèces ne s'aventurent pas pour autant jusqu'aux vasières intertidales, qui abritent surtout des poissons de petite taille. Seul le mulet semble venir en abondance au-dessus des vasières, car il y puise sa principale ressource de nourriture. On peut donc ainsi diviser le compartiment du necton au sens large, en première approximation, en deux compartiments : celui des juvéniles et celui des mulets.

1. Le necton

a) Les espèces présentes

En toute rigueur, on inclut en fait dans le compartiment « necton » tous les poissons, céphalopodes et crustacés pélagiques. Cependant, il est très difficile d'avoir une idée précise de la population de necton venant se nourrir sur la vasière. En effet, contrairement au benthos (plus ou moins) sédentaire, ou au plancton non mobile, les individus nectoniques ont une capacité de mouvement autonome, et se regroupent en bancs ou se déplacent seuls, choisissent leurs aires de chasse ou de broutage... Plusieurs techniques permettent de les pêcher (chalut de fond, trémail, filet droit, ligne, palangre...), en eaux plus ou moins profondes, mais les évaluations de leurs populations que l'on peut en tirer sont toujours très approximatives, du fait des différents maillages possibles, des phénomènes d'évitement, des répartitions non homogènes... L'évaluation d'une densité de population en fonction de la surface drainée par le filet est donc très risquée, et sans doute entachée d'une forte erreur. Même pour une comparaison de données acquises avec la même méthode, il faut rester précautionneux, dans la mesure où les courants différents d'un trait de chalut à l'autre entraîneront des phénomènes d'évitement différents. Enfin, il est difficile d'échantillonner les populations sur une zone aussi peu profonde qu'une vasière intertidale, et la plupart des données disponibles concernent :

- la zone entière des Pertuis, subdivisée en plusieurs strates, dont la zone immédiatement adjacente à la vasière, de fonds vaseux d'une profondeur de 0 à 5 mètres (Guérault et al. 1996). Les prélèvements ont été faits à l'aide d'un chalut à perche échantillonneur de 3 mètres, muni d'un filet dont le maillage terminal est de 20 mm (maille étirée). Une telle méthode impose de « limiter le concept aux espèces benthiques et démersales » (Guérault et al. 1997). De plus, les campagnes menées ayant pour but de dresser une cartographie des nourriceries littorales des espèces d'intérêt halieutique : ce recensement omet donc les adultes pour se concentrer, selon les espèces, sur les juvéniles des groupes I et II, et vise les espèces exploitées sur place ou dans d'autres sites. Les densités observées correspondent à des prélèvements effectués de jour, face au courant, en fin d'été et début d'automne.
- En ce qui concerne les poissons adultes, la zone de « prélèvement » est encore plus large, puisque les données disponibles sont d'une part celles des débarquements de la

Cotinière provenant des bateaux ayant pour zone de pêche un périmètre autour des Pertuis Charentais (voir cartes et tonnages en annexe A9, données Nadeau, comm. pers.), et d'autre part celles de la campagne RESSGASC dont certains traits de chalut ont été effectués dans le bassin de Marennes Oléron (Battaglia comm. pers.) Ces chiffres peuvent donner un aperçu des peuplements de poissons (commerciaux, mais ils le sont tous plus ou moins, en fin de compte...) du Pertuis d'Antioche.

Outre les difficultés d'évaluation des densités de populations, la recherche de données sur ce compartiment se heurte souvent à la nature même de la connaissance de chaque espèce qui est souvent très qualitative. Souvent très détaillées sur les traits de vie individuels, le comportement, la biologie et la physiologie, les connaissances le sont moins au plan quantitatif et les études visant à déterminer la ration alimentaire des poissons sont souvent orientées vers l'élevage, c'est-à-dire qu'elles concernent des populations élevées en milieu confiné, nourries de granulés et autres matières transformées, et le métabolisme est très différent selon que l'animal se nourrit d'une façon ou d'une autre. En ce qui concerne la sole, par exemple, des efficacités de production de 23% ont été mesurées à partir de nourriture lyophilisée, contre 34% (en hiver) et 49% (en été) sur de la nourriture naturelle, ce qui traduit bien la différence de métabolisation de l'une et l'autre nourriture (Fonds et al. 1989). De plus, les dépenses énergétiques ne sont pas les mêmes en bassin et en pleine eau, et les différences gustative entre un poisson d'élevage et un poisson de ligne nous confirment que ces individus n'ont rien à voir...

b) Les juvéniles de poissons : rôle de nourricerie de la vasière

L'observation de Morrison et al (2002) en Nouvelle Zélande peut être généralisée : les vasières intertidales des régions tempérées sont surtout peuplées de poissons de tailles inférieures à 100 mm. Parmi ces poissons, des adultes de petites espèces peuvent être rencontrés (anchois, gobies), ainsi que de nombreux juvéniles. Ainsi, Lafaille et al. (1998) ont-ils principalement trouvé des juvéniles dans les prés salés de leur étude, outre des mullets, bars et gobies. Les zones côtières de faibles profondeurs sont en effet très souvent utilisées comme nourriceries, c'est-à-dire que les juvéniles s'y retrouvent pour trouver des aires de nourrissage, de repos, et d'abri des prédateurs (Van der Veer et al. 2000), et ce dans de nombreuses régions du monde (Boesch & Turner 1984). Ainsi l'estuaire du North Inlet en Caroline du Sud est-il une zone de nourricerie pour les carrelets (Reichert 2003). Des études en Manche Est ont mis en évidence divers secteurs privilégiés par les juvéniles de soles et de plies (Riou et al. 2001). La vasière intertidale de Manukau Harbour en Nouvelle Zélande

abrite de jeunes soles, et cette même espèce se nourrit sur les vasières intertidales de l'estuaire de la Tamise (Coggan & Dando 1988). Les juvéniles de bar, de merlan, de divers poissons plats, et de clupéidés s'aventurent dans les prés salés du Mont saint Michel lorsqu'ils sont recouverts (Lafaille et al. 2000b, 2001). Dans le cas des vasières intertidales Européennes telles Brouage (vasières nues), le rôle de refuge ne peut être évoqué, puisque, contrairement aux marais salés de type américain, elles ne sont pas recouvertes de macrophytes qui jouent ce rôle (Boesch & Turner 1984) : l'alimentation est donc le rôle principal de ces écosystèmes. Les Pertuis Charentais sont particulièrement essentiels au recrutement des jeunes soles dans le Golfe de Gascogne, par comparaison avec l'estuaire de la Vilaine (Dorel & Désaunay 1991). C'est en effet l'espèce principale observée parmi les juvéniles utilisant les nourriceries du Pertuis d'Antioche (Guérault et al. 1996). La composition spécifique (en densité, voir annexe B8, tableau 3) des juvéniles qui fréquentent la zone immédiatement adjacente à la vasière de Brouage (strate 1 du découpage de Guérault et al. 1996, la vasière n'a pas elle-même été explorée) est la suivante : 75% de soles, 9.4% de merlans, 5.7% de bars, 5.7% de rougets et 3.8% de tacauds. Pour l'ensemble des captures effectuées dans le Pertuis d'Antioche, les soles sont principalement des immatures de l'année (g0) ou des deux années précédentes (gI et gII), plus quelques rares individus s'étant déjà reproduits. Pour les autres individus nectoniques (poissons et mollusques céphalopodes), il s'agit aussi de juvéniles, dont la taille est donnée en annexe B8-Tableau 3 (Guérault et al. 1996, Guérault & Désaunay 2001).

La **sole** étant une espèce de première importance pour les pêcheries du Golfe de Gascogne (Dupont 2002), on comprend l'intérêt porté à sa biologie et aux facteurs pouvant influencer recrutement et croissance.

La biologie de cette espèce a donc fait l'objet de nombreuses études, et l'on connaît maintenant relativement bien son cycle de vie. Si la sole adulte est un poisson benthique vivant de préférence sur les fonds meubles de sable fin, de sable vasard ou de vase (Quéro & Vayne 1997). Les sites de frai et de ponte sont situés en pleine mer à une profondeur de 60 à 80m, et la reproduction a lieu, dans le Golfe de Gascogne, de janvier à mars (Quéro & Vayne 1997). Les larves qui naissent sont d'abord symétriques et pélagiques, elles se dirigent vers les nourriceries côtières (Amara et al. 1998) et subissent une métamorphose tout au long de ce trajet. Les signes visibles en sont la rotation du corps et la migration de l'œil, mais elle s'accompagne aussi de nombreux changements physiologiques (Lagardère et al. 1999). Elle se termine dans les eaux côtières par le passage de la vie pélagique à la vie benthique et le changement de régime alimentaire qui l'accompagne (Marchand 1992). Les juvéniles sont alors arrivés, en 6 à 12 jours selon la température (Lagardère et al. 1999) sur les zones de

nourricerie, où ils vont passer leurs deux premières années. Cependant, ils seront plus ou moins proches de la côte en fonction des conditions climatiques, et l'époque privilégiée pour leur présence semble être celle de l'été et du début de l'automne (Lagardère 1987), avec une émigration vers les eaux plus profondes en octobre (Castel & Lasserre 1982). Ainsi, nous considérerons que la présence des jeunes soles est 5 à 7 fois plus importante en saison « estivale » (qui dans le modèle débute en mars et court dans le modèle jusqu'en octobre) qu'en saison « hivernale » (Laffargue, Parlier, comm. pers.)

Les zones envasées et peu profondes semblent privilégiées par les juvéniles. Ainsi, en Manche, Eastwood et al. (2003) ont rapporté des captures maximales dans des profondeurs de 0 à 2m, comparativement à la mer du Nord où les captures étaient plus importantes dans les eaux un peu plus profondes : 3 à 8m. Selon l'âge, les juvéniles sont plus ou moins aventuriers, ainsi, Coggan & Dando (1988) ont observé, dans l'estuaire de la Tamise, que les juvéniles du « groupe 0 » (les juvéniles de l'année) restaient dans le chenal principal, toujours immergé, alors que les juvéniles du groupe I s'aventuraient sur les vasières avec le flot. Ceci est peut être dû à l'amélioration de leurs capacité motiles, les plus jeunes, trop peu vigoureux, risquant de se faire piéger sur la zone intertidale au jusant (Lagardère F., comm. pers.). Mac Lusky (1989) fait observer que les soles, à la différence des plies et des carrelets qui remontent avec la marée, ne s'aventurent pas en zone intertidale. Cependant, Riou et al. (2001) observent, en Manche, que les juvéniles du groupe 0 sont très difficiles à capturer car ils vont de préférence dans les zones où il y a le moins de fonds, alors que les juvéniles du groupe I se trouvent aussi dans les zones accessibles par bateau. Lagardère (1987) remarque même le caractère particulier, comparativement à d'autres espèces, de la sole dont les juvéniles adaptent leur comportement pour venir se nourrir sur les zones intertidales.

Les populations observées sur la vasière de Brouage et à ses abords immédiats sont largement dominées par les soles. Guérault et al. (1996) font état d'une concentration probable de 15 ind.ha⁻¹, mais cette valeur pourrait être revue à la hausse, les concentrations pouvant atteindre 240 ind.ha⁻¹, tout en restant généralement plus proche de 20 (Laffargue, comm. pers.). Dans le Pertuis d'Antioche, les individus capturés seraient pour 83.2% des juvéniles du groupe 0, qui mesurent 7 à 15 cm en septembre, pour 14.5% des juvéniles du groupe 1 (15 à 24 cm), et des individus du groupe II pour 1.9% (20 à 27 cm) (Guérault & Désaunay 2001). Ceci nous permet d'encadrer (très largement) la biomasse des juvéniles de soles : Irvin (1973) a établi une équation de régression entre la longueur et le poids des individus. Selon la température, les coefficients de cette régression varient, l'équation considérée donne le poids d'un individu en fonction de la longueur à une température de 19°C

(annexe B8), les résultats sont légèrement supérieurs à ceux mesurés par Lagardère (1987), mais du même ordre de grandeur.

Le régime alimentaire des jeunes soles évolue en fonction de leur âge. Les larves sont d'abord pélagiques et semblent privilégier les copépodes planctoniques (Amara, 1995 *in* Amara & Bodin 1995). A la fin du stade larvaire, elles abandonnent la vie pélagique pour, au niveau des nourriceries côtières, consommer d'abord de la méiofaune épibenthique, et ensuite des proies endobenthiques (Marchand 1992). La prédation des jeunes soles de 10 à 30 mm sur la méiofaune est ciblée sur les copépodes méiofauniques dans des marais intertidaux du bassin d'Arcachon, puis, à partir d'une taille de 30mm, les juvéniles commencent à y substituer les larves de chironomides, et, une fois atteinte une taille de 80mm, se nourrissent d'annélides polychètes (Castel & Lasserre 1982). Ainsi, les juvéniles présents à Brouage se nourrissent sans doute de façon anecdotique sur la méiofaune (Lagardère F. comm. pers.), sauf peut être à leur arrivée sur le site, ou en cas de pénurie. Le régime alimentaire est adapté à la nourriture disponible. Les contenus stomacaux de soles acclimatées en microcosme reflétant les caractéristiques des Pertuis montraient que les juvéniles d'une taille d'environ 24 cm (gI ou gII) se nourrissent d'annélides, de bivalves, de crustacés, d'holothuries et d'ophiures (Dupont 2002), avec une préférence pour les crustacés amphipodes, suivis par les annélides polychètes et enfin par les bivalves (Laffargue et al., en prép.).

Au plan quantitatif, l'évaluation de la ration quotidienne des juvéniles de soles dépend de la température environnante et de la taille et du poids du poisson (Fonds & Saksena 1977). Ces derniers grossissent tout au long de l'été, et les valeurs de consommation évaluées sur le terrain sont donc en augmentation au cours de l'été. Des prélèvements effectués à Boyardville en octobre ont permis d'évaluer, par différentes méthodes, la prédation des juvéniles de l'année (g0) entre 33.16 et 132 mg DW.jour⁻¹.poisson⁻¹ et pour ceux de l'année précédente (gI), entre 49.72 et 1257.2 mg DW.jour⁻¹.poisson⁻¹ (Lagardère 1987). Ceci est supérieur aux mesures effectuées en juillet sur des juvéniles g0 (Laffargue et al. en prép.), qui menaient à une évaluation de 4.39 (en mortes eaux) à 7.99 (en vives eaux) mg DW.g poisson frais⁻¹.jour⁻¹, soit, pour des poissons de 1.68 à 3.14 g, 7.4 à 25 mg DW.g poisson frais⁻¹.jour⁻¹. Ces valeurs rejoignent l'encadrement obtenu à l'aide du site « Fishbase » (Froese & Pauly, www.fishbase.org, version 08/2004) : la biomasse des soles en fonction de leur taille est évaluée à l'aide de régressions publiées (Irvin 1973, Dorel 1986, Vianet et al. 1989 et Campillo 1992), et les valeurs de Consommation / Production annuelles sont évaluées en fonction du poids et de la taille des individus. De plus, dans les Pertuis Charentais, les soles

présentent un comportement alimentaire particulier : alors que la température ne semble pas encore limitante, la croissance des juvéniles s'arrête dès le mois de septembre.

L'observation que les estomacs contiennent seulement 28 à 40% de la nourriture ingérée par les poissons pendant les trois dernières heures (Lagardère 1987) nous conduit à prendre en compte l'efficacité d'assimilation et le taux de défécation, qui a lieu localement. Les poissons sont mobiles entre les zones, selon un schéma que l'on ne connaît pas assez précisément pour répartir les flux, même si les soles d'environ 24 cm semblent apprécier les sites ostréicoles (i.e. des tables recouvertes d'huîtres vivantes) à des tables recouvertes de coquille, et plus encore à des zones totalement libres (Dupont 2002). Les valeurs de consommation et les taux doivent donc, dans le cas du modèle spatial, être exprimés globalement sur la vasière, et non par zone comme cela est le cas pour les compartiments sédentaires. Le taux de production de fécès par rapport à la consommation (F/C) est encadré entre 2 et 17%, et le taux de croissance (Production / consommation : P/C) est encadré entre 30 et 50% (Fonds et al. 1989)

Les juvéniles de **bar** fréquentent aussi les nourriceries du Pertuis, et notamment la strate 1, certes avec moins d'assiduité, mais leur occurrence n'est pour autant pas négligeable (60%). Les adultes chassent dans les eaux côtières, en particulier le long des côtes rocheuses battues par la mer et des plages de sable à vagues déferlantes (Quéro & Vayne 1997), où ils se nourrissent principalement de poissons. Les juvéniles se nourrissent principalement de petits crustacés, de vers, et parfois même de jeunes poissons plats (Kennedy & Fitzmaurice 1972). La période de ponte s'étend de février à mai, dans des frayères situées à la côte, généralement dans des anfractuosités rocheuses, mais peuvent s'étendre jusqu'à des zones de 50m de profondeur, sur des fonds sableux (Quéro & Vayne 1997). La croissance du bar, dans le Golfe de Gascogne, est très forte de mai à octobre (surtout en août) et faible d'octobre à mai. En effet, les juvéniles seraient présents sur les côtes tout au long de l'année, mais ils s'alimentent moins lorsque la température baisse (Lafaille et al. 2001). La croissance est liée à la température : elle est plus forte dans le Golfe de Gascogne qu'en Manche et en Mer du Nord, et moins qu'en Méditerranée. Au bout d'un an, dans le Golfe de Gascogne, le jeune bar mesure 9 à 11 cm. Ainsi, un bar de 22 à 30 cm tel que ceux prélevés dans le Pertuis d'Antioche (Guérault & Désaunay 2001) aurait déjà entre 2 et 4 ans et pèserait 360 à 650 g (*Les nouvelles de l'Ifremer*, sept 99): le mâle atteignant sa maturité au cours de la quatrième année et la femelle au cours de sa sixième année, dans le Golfe de Gascogne (Quéro & Vayne, 1997), il s'agit bien d'individus immatures. A cette taille, le bar mange en théorie beaucoup

de crevettes et de crabes, et malgré le caractère opportuniste des juvéniles et jeunes bars mis en évidence, ces proies restent privilégiées dans le Golfe du Lion (Roblin & Bruslé 1984).

Les **merlans** et les **rougets** ont des densités proches de celle des bars (légèrement supérieure pour le merlan, égale pour le rouget), pour des tailles plus faibles. Les seuls individus présents sont ceux de l'année (groupe g0), c'est-à-dire que leur régime alimentaire se base, pour le merlan (de taille comprise entre 6 et 22 cm) comme pour le rouget (de taille comprise entre 5 et 15 cm) sur les crustacés (euphausiacés crevettes, crabes nageurs, mysidacés...). Les rougets consomment aussi quelques annélides (Quéro & Vayne 1997).

Les **tacauds** présents sur la vasière sont tous du groupe 0. A ce stade, les juvéniles se nourrissent principalement de crevettes et de crabes verts. Leur taux de consommation n'est pas connu, mais leurs densité et occurrence sont aussi les plus faibles sur la strate 1 (Guérault et al. 1996).

Ainsi, ces quatre espèces (bar, merlan, rouget et tacaud) constituent environ 25% des effectifs et, en l'absence de données plus précises, nous considérerons une consommation exclusivement orientée vers les crustacés (soit le compartiment des arthropodes dans le modèle). Pour évaluer leur biomasse et leur consommation, les relations taille-poids et taux de consommation (Q/B) ont été utilisées. Celles-ci sont disponibles sur le site « FishBase » (Froese & Pauly, www.fishbase.org, version (08/2004), sur lequel sont synthétisées de nombreuses données mondiales sur les poissons.

Les données quantitatives sur les densités de poissons juvéniles sont, nous l'avons dit, difficiles à obtenir et d'une fiabilité relative. Les densités obtenues sur la strate 1 du Pertuis d'Antioche permettent, en faisant l'hypothèse que tous ces poissons viennent sur la vasière, d'encadrer la biomasse du compartiment, ainsi que sa consommation. Cet encadrement ne peut être que très large, à cause notamment de la sous-évaluation possible de la densité du groupe 0 (Coggan & Dando 1988), de la large gamme de tailles possibles pour chaque espèce, du fait que tous ces juvéniles ne vont pas remonter sur les sédiments intertidaux, et de la disparité des données disponibles pour chaque espèce. Cependant, il permet de limiter la prédation par ce compartiment dans une fourchette « raisonnable », qui pourrait être largement dépassée par un résultat purement mathématique.

c) Le necton carnivore : crustacés et mollusques céphalopodes

Les espèces carnivores du necton, sur la vasière de Brouage, ne se limitent pas aux poissons dont les juvéniles viennent se nourrir près des côtes. De nombreux crustacés et

mollusques céphalopodes ont en effet été détectés dans la strate 1 du Pertuis d'Antioche (Guérault et al. 1996, Guérault & Désaunay 2001). Pourtant, ces individus ne seront pas intégrés au modèle.

Les **crustacés** sont essentiellement représentés par la crevette grise *Crangon crangon*, dont toutes les classes d'âge sont représentées. Cette espèce pénètre dans la zone intertidale où elle se nourrit essentiellement de petits invertébrés (crustacés, polychètes,...). Elle est en fait très opportuniste, et les individus les plus gros se nourrissent des poissons d'âge zéro : plies et limandes ont été trouvées dans des estomacs de femelles dans la baie de Port Erin (Gibson et al. 1995, Oh et al. 2001). A marée basse, elle vit enterrée près de la limite inférieure des eaux; à marée haute, elle nage dans la zone inférieure de l'estran. Elle est beaucoup plus active de nuit.

Les **mollusques céphalopodes** (casseron, seiche, encornet) sont présents aussi en quantité non négligeable dans la strate 1. Tous les âges sont représentés pour le casseron, mais seules les jeunes seiches et encornets sont présents. Ce groupe représente en tout une densité de 22 individus par hectare. Les seiches se nourrissent principalement de crustacés, alors que les calmars (casseron et encornet), s'attaquent à d'autres proies nageuses. Cependant, en l'absence de données sur leur éventuelle venue en zone intertidale, en raison de leur caractère essentiellement pélagique, et en l'absence de données quantitatives sur leur consommation, ce groupe ne sera pas inclus dans les calculs à ce stade.

Puisqu'il existe une prédation potentielle de certains poissons sur d'autres, et notamment puisque sont présents des prédateurs pour les juvéniles, on pourrait être tenté de rajouter un compartiment de necton carnivore, de façon à mettre en exergue ces prédateurs supérieurs, qui se nourrissent des autres poissons. Cependant, il n'est pas raisonnable de compliquer outre mesure un modèle avec des données trop aléatoires, et un tel compartiment ne serait qu'une « boîte noire » supplémentaire. D'une part, il semble vraisemblable, pour les bars notamment, que ce sont les plus jeunes qui viennent chercher leur nourriture sur la zone intertidale, alors que les adultes chassent en eaux plus profondes. D'autre part, le compartiment des juvéniles de poissons est un exportateur pour le système : ce que les juvéniles consomment, moins les fécès et la respiration, est exporté du système. Cette valeur est déjà très mal connue et encadrée très largement. Ajouter un compartiment de prédateurs sur celui-ci reviendrait simplement, à ce stade de connaissances, à additionner un intermédiaire dans l'exportation de matériel. Le compartiment du necton carnivore se limitera donc aux juvéniles carnivores, leur régime alimentaire étant axé sur la macrofaune et la méiofaune (nématodes et copépodes).

d) Les poissons adultes : les mulets

Même si certains poissons carnivores adultes pourraient éventuellement, vu leur comportement (voir annexe A9) venir se nourrir sur la vasière (gobies, sole, barbue, anguille, merlan, bar, dorade, roussette, certaines raies), les adultes les plus présents sur la zone d'estran sont sans doute les mulets. La plupart des études publiées sur les mulets concernaient les juvéniles, ou des poissons en élevage, mais certaines études concernent plus particulièrement les juvéniles et adultes de plus de 100 mm dans leur milieu (Laffaille et al. 2002, Almeida 2003). En effet, les embryons se développent au large, les alevins se dirigent ensuite vers les zones côtières qui jouent alors un rôle de nourricerie pour les jeunes stades.

Plusieurs espèces de mulets viennent sur la vasière : la principale espèce est le mulot porc, *Liza ramada*, mais on peut aussi rencontrer, selon les saisons, le mulot cabot *Mugil cephalus*, le mulot lippu *Chelon labrosus*, le mulot doré, *Liza aurata*, le mulot sauteur *Liza saliens*, ou le mulot lubéon *Oedalechilus labeo*. Leur présence au cours de l'année est liée à leur rythme biologique, le frai et la ponte ayant lieu en pleine mer, à des périodes différentes. De ce fait, les espèces arrivent la côte à des périodes différentes :

- *L. ramada* entre le mois de février et le printemps
- *L. aurata* entre juin et octobre
- *C. labrosus* en juin-juillet

Puis, à la fin de l'été / début de l'automne, ils repartent vers les zones de frai (synthèse in Fizzala 2001). Ainsi, les mugilidés sont-ils potentiellement présents toute la saison estivale, en plus ou moins grande quantité, au niveau de la vasière. En hiver, ils sont au large, dans les zones de frai : les flux associés à ce compartiment seront nuls sur la seconde saison.

Ils possèdent un gésier très musculeux et un intestin très long adapté à un régime alimentaire particulier : ils prélèvent leur nourriture en raclant la surface du sédiment, laissant derrière eux des traces caractéristiques (Lam Hoai 1969), et leurs contenus stomacaux renferment, outre de la vase et de la matière organique détritique, de nombreuses diatomées, des copépodes et des nématodes (Laffaille et al. 2002). De nombreux autres groupes, dont des bivalves, gastropodes ou polychètes, ont été rencontrés en fréquence plus ou moins forte, notamment dans les estomacs de juvéniles (Albertini-Berhaut 1973).

Aucune donnée quantitative sur la population de mulets venant effectivement se nourrir sur la vasière n'est à ce jour disponible, mais une étude de 2001 a permis d'évaluer la consommation mulets adultes sur le microphytobenthos (Fizzala 2001). Cette étude se base sur les traces laissées par les mulets à la surface de la vase et permet donc d'évaluer la surface broutée. Cependant, cette valeur doit être considérée comme un minimum, dans la mesure où

seules les traces détectables ont été prises en compte, c'est-à-dire celles de taille suffisante : les traces des jeunes, vraisemblablement très nombreux, ne sont donc pas prises en compte (Parlier, comm. pers.). Les résultats obtenus pourront être comparés avec les évaluations faites sur d'autres sites (Almeida 2003), qui n'ont pas été intégrés au modèle faute d'évaluation des populations de mulets sur la vasière de Brouage.

Quant à la part de chaque élément dans leur régime alimentaire, elle n'est pas connue quantitativement, les résultats publiés de contenus stomacaux faisant état de fréquences d'occurrence, problème auquel il faut ajouter les états de dégradation différents selon les éléments ingérés. Il semble globalement que le mullet soit opportuniste, avec tout de même une préférence pour les diatomées. Ainsi, pour le modèle, un encadrement très large fixe la part de la consommation totale de ce compartiment à 30 à 70% sur le matériel détritique, et impose que la part de consommation sur les compartiments de méiofaune, foraminifères et gastropodes par rapport au microphytobenthos n'excède pas le rapport d'occurrence de ces compartiments dans le milieu.

2. Les oiseaux

a) Espèces présentes sur la vasière de Brouage

Les oiseaux qui viennent se nourrir sur la vasière sont par définition les oiseaux limicoles qui trouvent, au sein de la réserve naturelle de Moëze-Oléron, une aire de repos ou d'hivernage (Doumeret et al. 1993, Deceunink & Mahéo 2000, 2001, Boileau & Corre 2003) et le Tadorne de Belon (Boileau & Delaporte 2003), anatidé dont le comportement se rapproche de celui des limicoles. Les laridés et autres oiseaux de mer ne viennent pas se nourrir sur la vasière : ils pêchent au niveau du coureau d'Oléron ou plus au large (Boileau, comm. pers.), et, malgré le dérangement qu'ils peuvent causer en faisant parfois fuir les limicoles, nous ne les prendrons pas en compte.

Remarque : dans les (rares) cas où les laridés chassent les limicoles, ils consommeront ce que n'auront pu pêcher ces derniers. Au total, pour le réseau trophique, l'impact sur les populations de macrofaune sera sans doute du même ordre de grandeur...

La vasière de Brouage, incluse dans la Réserve Naturelle de Moëze-Oléron, fait l'objet d'une surveillance régulière, et les espèces d'oiseaux sur le site ont été identifiées et régulièrement comptées depuis les années 1990 (détails en annexe). Les principales espèces rencontrées sur la vasière de Brouage sont (par ordre d'abondance décroissante) : le Bécasseau variable *Calidris alpina*, le Bécasseau maubèche *Calidris canutus*, le Pluvier argenté *Pluvialis squatarola*, la Barge à queue noire *Limosa limosa*, l'Huîtrier pie *Haematopus ostralegus*, le Chevalier gambette *Tringa totanus*, le Tadorne de Belon (anatidé) *Tadorna tadorna*, le grand Gravelot *Charadrius hiaticula*, le Courlis cendré *Numenius arquata*, la Barge rousse *Limosa lapponica*, l'Avocette élégante *Recuvirostra avosetta*, le Chevalier arlequin *Tringa eurythropus* et le Courlis corlieu *Numenius phaeopus*. Toutes ces espèces sont essentiellement présentes de la mi octobre à la mi mars, soit en hivernage (notamment certains bécasseaux, le Courlis cendré (Boileau et al. 2002), le Pluvier argenté (Boileau & Corre 2003) et le Tadorne de belon, dont une partie des effectifs est aussi nicheuse, Boileau & Delaporte 2003), soit en transit ou « halte migratoire » (tels les Bécasseaux variables, Nehls & Tiedemann 1993, Mouristen 1994).

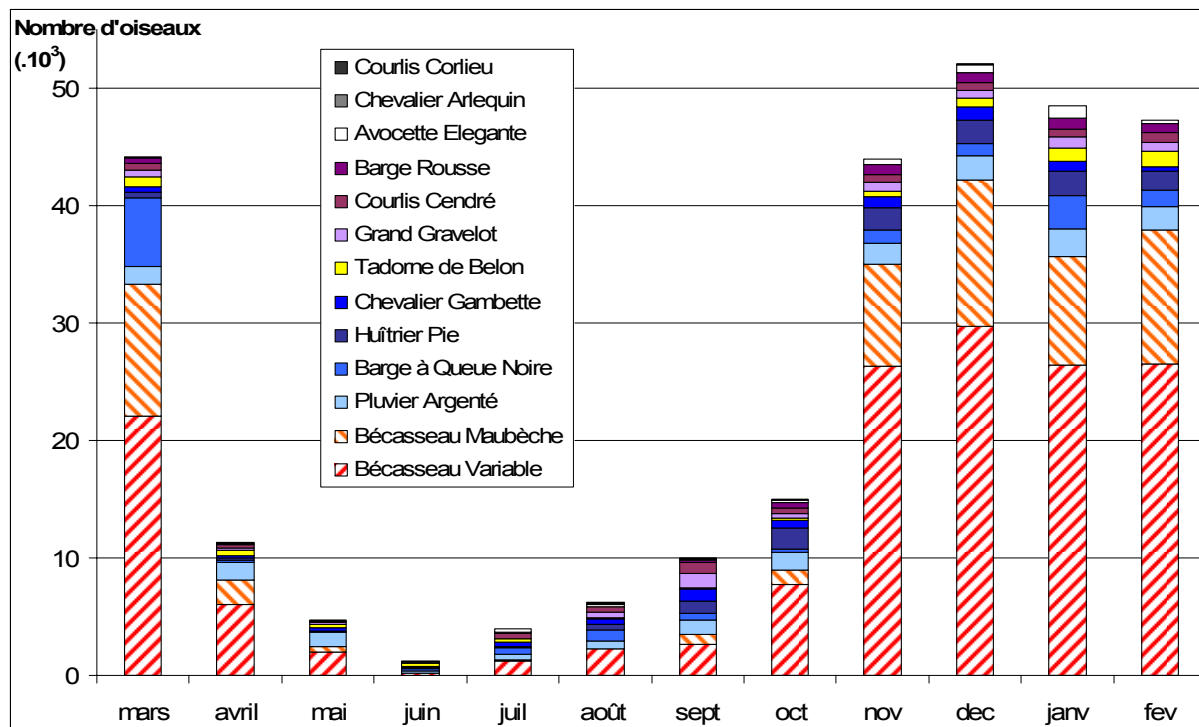


Figure III.7 : effectifs des oiseaux venant se nourrir sur la vasière de Brouage. Comptages LPO-RN Moëze-Oléron, moyenne des quatre années 1997-2000 (données présentées en annexe B8).

b) Migrations et sites d'accueil

Les oiseaux limicoles se reproduisent entre les mois de mai et août au Groënland ou au nord de l'Europe ou de l'Asie, région où ils ne peuvent vivre tout au long de l'année. Après la reproduction commence donc la migration vers les régions plus tempérées du sud. Par étapes de milliers de kilomètres, les oiseaux atteignent leurs aires d'hivernage qui se répartissent des régions tempérées aux zones intertropicales (Burger et al. 1996). Ainsi, les zones de l'ouest européen peuvent constituer à la fois des aires d'hivernage et des haltes migratoires.

Ces régions s'étendent en Europe des côtes écossaises (Outer Hebrides, Jackson et al. 2004), irlandaises (Lewis et al. 2003), anglaises (Cayford & Waters 1996, estuaire de Forth, Bryant & McLusky 1975-77, estuaire de Tees, Townshend et al. 1984, estuaire du Wash, Atkinson et al. 2003, Smart & Gill 2003, estuaire de l'Exe, Le V. dit Durell et al. 2004, autres estuaires, Ravenscroft & Beandall 2003) et hollandaises (Oosterschelde au sud-ouest, Meire & Kuyken 1984, Meire et al. 1994, Grevelingen, Wolff et al. 1975, mer de Wadden, Cadée 1990, Beukema et al. 1993, Scheiffarth 2001) jusqu'au littoral Espagnol (baie de Cadix, Perez-Hurtado et al 1997, Masero et al. 1999, 2000) ou portugais (estuaire du Tage, Moreira 1994, 1997, Granadeiro et al. 2004, estuaire de Mondego, Cabral et al. 1999). La façade

littorale française offre, au milieu de cette zone, des sites fort attractifs : plus de 400 000 oiseaux hivernent sur le littoral français, soit 12% des effectifs de l'ouest de l'Europe (Triplet et al. 2001). La baie du Mont Saint Michel abrite environ 53 000 individus, appartenant à 6 espèces de limicoles, à la mi-janvier de chaque année et reste un des sites les plus importants en France pour l'hivernage des limicoles avec plus de 12% de la population française totale (Eybert et al. 2003). La baie de Saint Brieuç abrite tous les ans une moyenne de 10 000 oiseaux limicoles. Les traicts du Croisic abritent plus de 52 espèces d'oiseaux, dont 6 espèces principales de limicoles, qui dépassent un total de 10 000 individus en hiver (Le Dréan Quéneç'h Du & Mahéo 1997). La façade atlantique abrite de façon régulière plus d'une dizaine d'espèces de limicoles (Doumeret et al. 1993). Les réserves de l'Aiguillon et de Moëze-Oléron sont particulièrement attractives, notamment grâce à leurs vasières étendues qui en font des sites privilégiés d'alimentation (Yésou 1992). Les bécasseaux variables, notamment, fréquentent préférentiellement les sites du Mont Saint Michel et de Moëze-Oléron en France (Triplet et al. 2001).

Les sites sont dits d'importance nationale ou internationale dès qu'ils accueillent au minimum 1% d'une population donnée (Ravenscroft & Beandall 2003), et la réserve naturelle de Moëze, qui accueille 11% de la population nationale de Pluviers argentés, par exemple (Boileau & Corre 2003), est donc bien un site d'importance sur le littoral français.

c) La consommation des limicoles sur les vasières intertidales

Selon l'époque de leur séjour, les oiseaux font face à divers besoins énergétiques : assurer leur survie dans les conditions hivernales (Goss-Custard 1969, Pienkowski et al. 1984) ou emmagasiner des réserves en vue de la migration et de la reproduction (Pienkowski & Evans 1984, Alerstam et al. 1992). Ainsi, selon les espèces ou sous-espèces (par exemple le Bécasseau maubèche *Calidris canutus islandica* hiverne, et l'autre sous-espèce *C.c. canutus* fait des haltes printanières, Yésou 1992), les oiseaux ne vont pas individuellement exploiter les ressources de la même manière : ils peuvent en effet concentrer leur activité sur des zones différentes (Ogerau 2003) et avoir des besoins énergétiques différents. Cependant, globalement, l'impact sera à peu près le même, les oiseaux en halte migratoire ayant de gros besoins énergétiques.

Encart III.10
Régimes alimentaires de quelques espèces de limicoles

espèce	méthode	proies	lieu	auteur
C. alpina		<i>N. diversicolor</i> , poissons juv, crevettes, larves de diptères, amphipodes	Mer Baltique	Dierschke et al. 1999 a & b
		<i>Corophium volutator</i>	Mer de Wadden	Mouritsen 1994
		printemps: polychètes, été : crevettes (<i>C crangon</i>)	Mer de Wadden	Nehls & Tiedemann 1993
	corrélation	hydrobies, corophium <i>Nereis diversicolor</i>	Réserve de Moëze-Oléron Estuaire de Forth	Boileau & Corre, comm. pers. Bryant 1978
C. canutus	corrélation	hydrobies, corophium <i>Cerastoderma edule</i>	Réserve de Moëze-Oléron Estuaire de Forth	Boileau & Corre, comm. pers. Bryant 1978
	fécès	<i>Macoma balthica</i> , <i>Cerastodema edule</i> , <i>Hydrobia ulvae</i>	Mer de Wadden	Dekinga & Piersma 1993
C. hiaticula	fécès	coléoptères, mollusques (<i>Hydrobia</i>), polychètes (<i>Hediste</i>)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
	directe	hydrobies, <i>Nereis diversicolor</i> , <i>Scolecopsis squamata</i> , corophium	Réserve de Moëze-Oléron	Boileau & Corre, comm. pers.
H. Ostralegus	directe	polychètes (<i>Arenicola marine</i> , <i>Notomastus latericeus</i>)	Lindisfarne (RN, ngleterre)	Pienkowski 1983
	corrélation	<i>S. plana</i> , <i>M. balthica</i> , <i>T. decussatus</i> , <i>V. saxatilis</i> , <i>C. edule</i>	Réserve de Moëze-Oléron	Boileau & Corre, comm. pers.
	corrélation	<i>M. edulis</i>	Estuaire de Forth	Bryant 1978
L. lapponica	corrélation	<i>C. edule</i>		Triplet et al. 2001
	fécès	polychètes (<i>Hediste</i> , <i>Diopatra</i>)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
	directe	<i>N. diversicolor</i> , <i>N. hombergii</i> , <i>A. marina</i> , <i>M. balthica</i>	Réserve de Moëze-Oléron	Boileau & Corre, comm. pers.
L. limosa	fécès	polychètes (<i>A. marina</i> , <i>N. diversicolor</i> , <i>N. hombergii</i> , <i>S. armiger</i>), crustacés (<i>C. maenas</i>), bivalves (<i>M. balthica</i>)	Mer de Wadden	Scheiffarth 2001
	fécès	diptères (larves de chironomes); mollusques (Hydobies)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
N. arquata	pelotes	mollusques (<i>Hydrobies</i> , <i>Cerastoderma</i> , <i>Scrobicularia</i>), Polychètes (<i>Diopatra</i>), crustacés (<i>Carcinus</i>)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
	corrélation	<i>Nereis diversicolor</i> , <i>Nephtys hombergii</i> , <i>Arenicola marina</i> , <i>Scrobicularia plana</i> , <i>Macoma balthica</i> , <i>Carcinus menas</i> <i>Nereis diversicolor</i>	Réserve de Moëze-Oléron Estuaire de Forth	Boileau & Corre, comm. pers. Bryant 1978
P. squatarola	pelotes	coléoptères, mollusques (<i>C. edule</i>), polychètes (<i>Hediste</i> , <i>Diopatra</i>), Crustacés (amphipodes, ostracodes)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
P. squatarola	directe	<i>N. diversicolor</i> , <i>S. squamata</i> , <i>corophium</i>	Réserve de Moëze-Oléron	Boileau & Corre, comm. pers.
	directe	polychètes (<i>Arenicola marine</i> , <i>Notomastus latericeus</i>)	Lindisfarne (RN, Angleterre)	Pienkowski 1983
T. totanus	fécès	diptères (larves et nymphes de chironomes, larves et pupes d'ephydra), coléoptères, mollusques (hydrobies), crustacés (amphipodes et ostracodes)	Baie de Cadix	Perez-Hurtado et al. 1997
	corrélation	<i>N. diversicolor</i> , <i>corophium</i> <i>N. diversicolor</i>	Réserve de Moëze-Oléron Estuaire de Forth	Boileau & Corre, comm. pers. Bryant 1978

Quelques régimes alimentaires observés pour les espèces présentes sur la vasière de Brouage, selon les sites d'observation : Synthèse complémentaire in Ogereau (2003).

Méthodes d'observation :

- corrélation: corrélation densité des proies / présence des limicoles
- directe : observation directe du comportement
- pelotes : contenu des pelotes de réjection
- fécès : contenus des fécès

(1) Régime alimentaire

Les limicoles sont répartis en deux grandes familles principales : les charadriidés au bec court, et les scolopacidés au bec long et mince. Leur morphologie va en grande partie déterminer leur régime alimentaire, qui sera lié, notamment, à la disponibilité de leurs proies.

D'une manière générale, les proies principales des différentes espèces ont été identifiées sur divers sites, mais il est difficile de traduire ces observations en termes quantitatifs, pour les raisons évoquées au sujet du mullet précédemment. Les évaluations de régimes alimentaires étaient originellement faites sur la base de contenus stomacaux, puis sur celles de leurs pelotes de réjection et de leurs fécès (e.g. Le V. dit Durell & Kelly 1990, Perez-Hurtado et al. 1997), et sur celle d'observations directes (Worrall 1984). En fait, chaque méthode présente des avantages et des inconvénients (l'observation directe n'est pas toujours facile dans le cas de petites proies, et plusieurs proies peuvent être ingérées en même temps, les pelotes de réjection ou les fécès ne contiennent que la partie non digestible du bol alimentaire, les contenus stomacaux sont soumis à un début de digestion qui a pu faire disparaître une partie des proies...), et l'idéal est de recouper les résultats de différentes méthodes (Worrall 1984).

Les régimes alimentaires sont riches, et varient d'une espèce à l'autre et même d'un site à l'autre pour une seule espèce : globalement, on observe certaines spécialisations, dues entre autres à la forme et à la taille du bec (Hui & Beyer 1998) et à l'accessibilité des proies (Zwarts & Blomert 1992, Backwell et al. 1998), mais il est difficile de déduire des encadrements quantitatifs du régime alimentaire de chaque espèce. D'une part parce que les observations ne font état que de fréquences d'occurrence, d'autre part parce que le régime alimentaire des oiseaux dépend de la disponibilité des proies (Goss-Custard 1977 in O'Connor 1981, Beukema et al. 1993) et peut donc varier au cours du temps pour un même site (Dekinga & Piersma 1993), et enfin parce que la variabilité inter-sites (Encart III.10) empêche toute extrapolation abusive.

Les études générales sur l'impact d'une population entière de limicoles sont souvent axées sur l'évolution temporelle des densités de proies principales : *Nereis*, corophium, hydrobies, bivalves (Evans et al. 1998, Daborn et al. 1993, Beukema et al. 1993, Moreira 1997, Masero et al. 1999).

(2) Besoins énergétiques

Que les oiseaux soient en hivernage ou en halte migratoire, leurs besoins énergétiques sont importants (Kersten & Piersma 1987). En hivernage, ils doivent faire face à des

conditions hostiles et, en début et fin de période, se remettre de leur migration ou préparer celle à venir (Velasquez & Hockey 1992). En halte migratoire, leurs besoins sont à la fois tournés vers l'effort fourni, à fournir, et les transformations physiologiques associées aux périodes de reproduction (Leu & Thompson 2002).

(3) *Exploitation de la ressource*

L'importance de ces populations voraces pendant une période peu propice à la production secondaire peut faire craindre un épuisement des ressources : un hiver sévère limitant le recrutement de mollusques diminuer la capacité d'accueil d'un site d'hivernage (Beukema et al. 1993), les ressources peuvent être considérées comme non renouvelables pendant cette période (Evans & Dungan 1984). De tels épuisements ou diminutions drastiques ont été observées dans divers sites : atteinte de la capacité trophique dans l'estuaire de l'Oosterschelde, (Meire et al. 1994), risques pour la macrofaune de l'estuaire d'Ythan (Baird & Milne 1981), baisse drastique des concentrations de *Nereis diversicolor* dans la baie de Cadix (Masero et al. 1999)

Les espèces benthiques ont cependant des mécanismes de protection, qui leur assurent de perdurer d'une année sur l'autre : en effet, seule une partie de la population est accessible. Une fois les proies accessibles consommées, les zones dépeuplées sont moins attractives : il y reste une fraction enfouie, à l'abri jusqu'à l'année suivante (Zwarts et al. 1992, Zwarts & Wanink 1993).

d) Effet des activités humaines sur les populations de limicoles

Les activités humaines peuvent avoir un impact sur les populations de limicoles.

- La chasse est la plus intuitivement évoquée, en témoignent l'augmentation des effectifs dans la réserve par rapport à la zone adjacente (Boileau comm. pers.), ou la diminution des effectifs en période de chasse (Triplet et al. 2001). Ceci qui peut créer un déséquilibre dans l'exploitation des ressources (Eybert et al. 2003), conduire les oiseaux à se nourrir plus activement la nuit (Mouritsen 1994) et augmenter les distances d'évitement (Madsen & Fox 1995).
- La compétition trophique existe entre les limicoles et les pêcheurs à pied (de Boer & Longamane 1996, de Boer & Prins 2002, Atkinson et al. 2003).
- Le simple passage de promeneurs ... et en particulier de leurs chiens est source de perturbations (Thomas et al. 2003).
- La conchyliculture, outre le dérangement provoqué par le passage des exploitants, crée des zones particulières. Ainsi, les tables ostréicoles ne semblent pas provoquer de

perturbation (par exemple en Irlande, Hilgerloh et al. 2001), la vase sous les bouchots serait trop fluide pour la plupart des espèces (Boileau comm. pers.), mais la culture mytilicole pourrait être indirectement profitable, notamment dans les zones de forte compétition pour la ressource entre les pêcheurs et les oiseaux (Atkinson et al. 2003, Caldow et al. 2003)

- Les infrastructures peuvent déranger directement les populations, ou indirectement en détruisant la faune benthique (Lewis et al. 2003) ou les habitats (Duncan et al. 1999, Triplet et al. 2001)
- La pollution des eaux se déchargeant dans les estuaires peut altérer les populations macrobenthiques locales et donc la ressource alimentaire des limicoles (Eybert et al. 2003)

e) Données quantitatives sur la vasière de Brouage

La Ligue pour la Protection des Oiseaux mène depuis octobre 2001 une campagne d'observations, prévue sur 5 ans, afin de déterminer les mouvements de population et leur consommation dans la réserve naturelle de Moëze-Oléron. Cette étude, menée au moyen de bagages d'oiseaux, d'observations comportementales et de comptages diurnes, ainsi que d'échantillonnages de la macrofaune benthique disponible, permettra de quantifier *in situ* la prédation par les oiseaux sur les sites de Brouage et de la côte est de l'île d'Oléron. Une autre étude porte plus particulièrement sur le comportement du Bécasseau maubèche, deuxième espèce en abondance sur la vasière de Brouage. Cette étude comparative entre divers sites européens (la mer de Wadden (NL), la Baie du Wash (GB), la Baie de l'Aiguillon et le bassin de Marennes Oléron), menée en collaboration entre le LBEM et des laboratoires ou organismes locaux, vise à évaluer l'impact de ce prédateur sur les populations de bivalves (Bocher, comm. pers.).

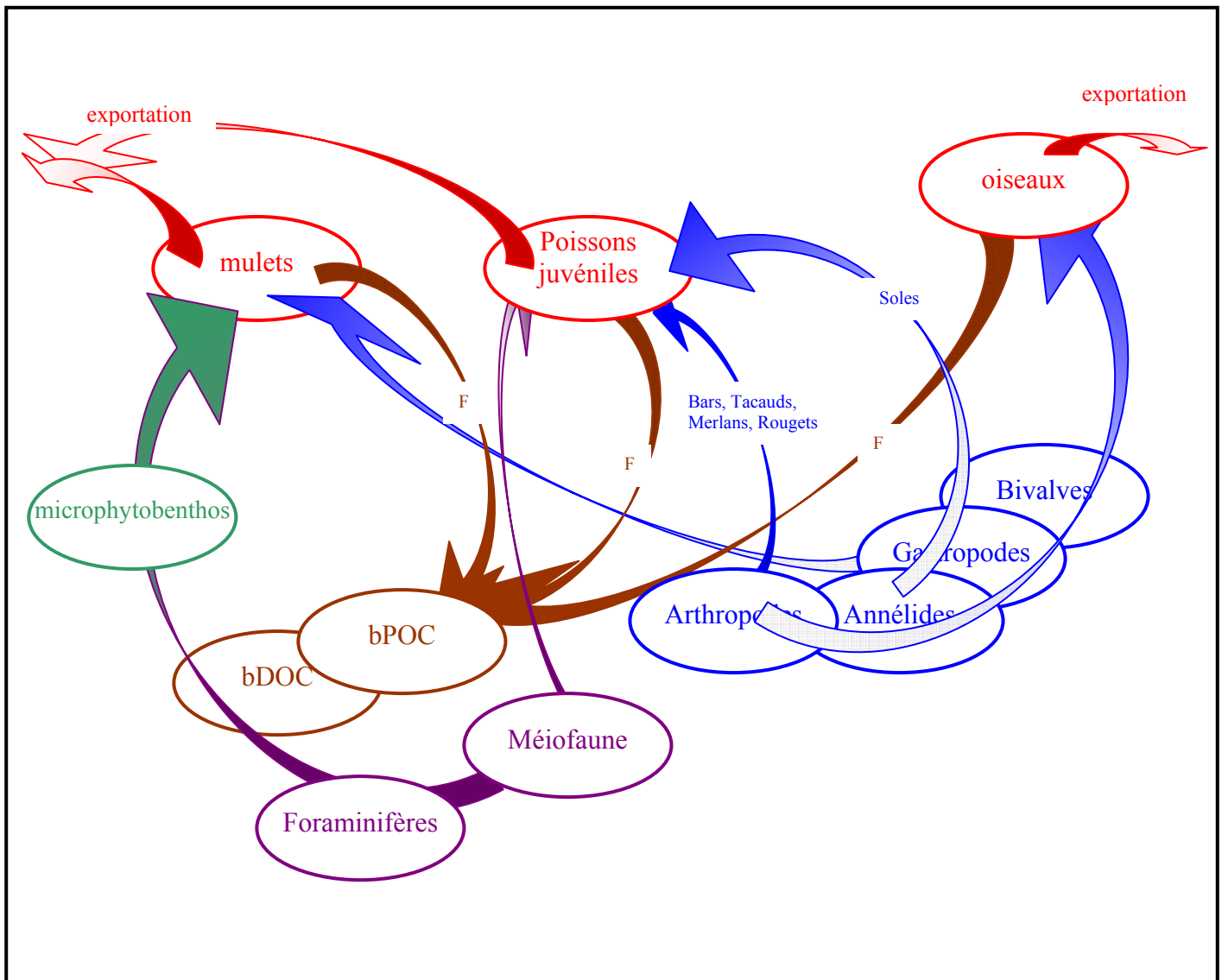
Ces études ont pour but de répondre entre autres aux questions concernant l'augmentation des populations de limicoles hivernant sur le site: ce site est-il privilégié car il est plus propice que d'autres? Quel est l'effet de la chasse et des perturbations anthropiques sur les populations et leurs migrations? Y a-t-il un risque d'épuisement de la ressource trophique pour les oiseaux? Les premières observations permettent pour le moment de décrire qualitativement les mouvements d'oiseaux et leurs régimes alimentaires respectifs (présentés en annexe). Les résultats à venir permettront de quantifier plus précisément les biomasses des oiseaux et leur consommation sur le site étudié. En attendant, des données bibliographiques

ont été utilisées afin de calculer les biomasses des oiseaux et leur consommation : les biomasses sont évaluées à partir des biomasses individuelles moyennes observées pour chaque espèce sur d'autres sites d'hivernage (Triplet et al. 2001, Zwarts et al. 1990). Les consommations sont évaluées sur la base de l'équation suivante : $C = DI \times BMR / AE$. Où C désigne la consommation, BMR le métabolisme de base (Basal Metabolic Rate) et AE est l'efficacité d'assimilation (Assimilation Efficiency, 80% (Moreira 1997) à 85% (Meire et al. 1994). Les calculs de métabolisme de base (BMR : basal metabolic rate) issus des travaux de Kersten & Piersma (1987) et de Wolff et al. (1975) ont été utilisés ultérieurement par différents auteurs (Annezo & Hamon 1989, Zwarts et al. 1990, Meire et al. 1994, Moreira 1997, Triplet et al. 2001). DI (pour « Daily Intake ») est le coefficient multiplicatif communément utilisé pour calculer la dépense quotidienne d'énergie ou DEE (« Daily Energetic Expenditure ») : $DEE = DI \times BMR$. Le choix d'encadrement de ce taux est variable selon les auteurs : 2 à 4 (Moreira 1997), 3 (Meire et al 1994), 2.5 à 6 selon les espèces (Pienkowski et al. 1984), 5 (Wolff et al. 1975). Excepté pour les DI par espèce donnés par Pienkowski et al. (1984), un encadrement de 2 à 6 englobe donc l'ensemble des données de la littérature (annexe A10).

La répartition spatiale n'est pas connue avec exactitude sur le site de la vasière, mais les observations de terrain permettent d'avancer des taux de fréquentation pour chacune des zones géographiques. En effet, ces zones se différencient par leurs peuplements de macrofaune notamment. Le sédiment du haut d'estran, essentiellement peuplé de bivalves, attirera plutôt les Pluviers argentés, courlis et barges qui s'en nourrissent. Le Tadorne de belon, spécialiste de l'hydrobie, concentrera ses efforts de capture sur la zone centrale, ainsi que le Bécasseau maubèche. L'avocette, elle, suit le niveau de l'eau, pour piocher sa nourriture dans la vase liquide. La zone de bas d'estran est divisée en deux : sous les bouchots, tout en bas, ne s'aventurent guère que les Bécasseaux variables, suffisamment petits pour ne pas s'envaser dans la vase fluide. Il en va de même en ce qui concerne les parcs ostréicoles, quand il y en a. Les zones de gabeux abritent une faune non négligeable, et les oiseaux qui suivent les mouvements de l'eau s'y aventureront sans doute. Un tableau approximatif de fréquentation par espèce est dressé sur la base de ces observations, à partir duquel sera encadrée la consommation de macrofaune par les limicoles, sur chaque zone. Les régimes alimentaires n'étant pas connus localement pour toutes les espèces, cette répartition sur l'estran permet d'encadrer la prédation totale sur chaque zone, et la répartition en item alimentaires se fera selon la disponibilité des proies.

Enfin, le temps de transit est très rapide chez la plupart des limicoles, de sorte que l'on doit prendre en compte localement la production de fécès : les équations d'efficacité d'assimilation et de production sont donc, elles aussi, inféodées à chaque zone. Enfin, comme pour les poissons, toute la production de ce compartiment sera intégrée dans le terme d'exportation, celle-ci se faisant par la zone « U » : la zone de haut d'estran.

Ces évaluations permettent d'encadrer (assez largement, vu les écarts entre les méthodes) la consommation globale des oiseaux présents sur le site, et les observations qualitatives (Boileau, comm. pers.) permettent de « localiser » les oiseaux dans les zones, contrairement aux juvéniles de poissons : on pourra donc donner un encadrement de consommation par zone et non pas seulement global comme pour les poissons (Annexe A.10).

Encart III.11**Intégration des vecteurs biotiques dans le modèle conceptuel de réseau trophique**

La consommation des trois groupes (juvéniles, mulets, limicoles) sur le site de Brouage et leur exportation de matière sont prises en compte par des termes d'exportation. Dans le cas du modèle spatialisé, l'exportation par les poissons se fait à partir de la zone de bas d'estran ('L') et celle des oiseaux, par la zone du haut d'estran ('U'). Les variations de biomasses de chacun des compartiments seront donc considérées comme nulles, afin de ne pas fausser l'évaluation de ces exportations dans le cadre du modèle saisonnier, notamment, où les variations de biomasses doivent se compenser d'une saison sur l'autre. Dans le cas de ces espèces à temps de transit court, l'augmentation éventuelle de biomasse est donc égale à ce terme d'exportation, puisque l'efficacité d'assimilation et /ou de production est prise en compte sur le terrain.

La vasière de Brouage est située dans une zone fortement exploitée par les vecteurs biotiques : les juvéniles de poissons trouvent dans les Pertuis charentais des nurseries accueillantes, les mulets se nourrissent du microphytobenthos en raclant la surface du sédiment, et les oiseaux limicoles hivernent ou s'arrêtent en cours de migration.

Tous ces animaux sont pour l'écosystème de la vasière des vecteurs biotiques : ils exportent la matière produite localement. Leur consommation est plus ou moins aisément évaluée. Concernant les juvéniles de poissons, les densités ne sont pas exactement connues sur la vasière, et l'encadrement des consommations possibles, au moyen de taux de P/B obtenus dans la littérature, sera très large. Le broutage des mulets (principaux poissons adultes rencontrés) sur le microphytobenthos a fait l'objet d'une étude qui permet d'encadrer ce flux. Quant aux oiseaux, ils sont dénombrés sur la zone de la réserve naturelle depuis de nombreuses années, et la moyenne des quatre dernières années permet de donner une évaluation de leur densité actuelle. Cette densité est ensuite multipliée par des taux de consommation spécifiques évalués au moyen du calcul de leur métabolisme de base. Le fécès qu'ils laissent sur la vase sont pris en compte *via* l'encadrement de leurs taux d'assimilation.

J. MODELES CONCEPTUELS

Plusieurs modèles ont été construits sur la base de ces données. La première étape dans la modélisation du réseau trophique est celle de la construction du modèle conceptuel, ou *a priori*, sur la base de ce qui est connu. Les modèles présentés ci-dessous prennent donc en compte de plus en plus de données, au fur et à mesure de l'avancée des travaux expérimentaux et des ajustements suggérés par les résultats.

1. Modèle Moyen

Les premiers modèles (Leguerrier et al. 2003, 2004) représentaient une hypothétique vasière de Brouage « moyenne » dans le temps et dans l'espace, qui aurait encore abrité des élevages d'huîtres sur table, au taux d'occupation de 16%, représentatif de l'occupation du Bassin de Marennes Oléron. Deux modèles conceptuels ont été mis en place. Le second venait préciser le premier par l'ajout de données nouvelles, la séparation du carbone détritique en dissout et particulaire, le changement de subdivision de la macrofaune et l'ajout du compartiment des protozoaires benthiques, encore « boîte noire » à cette date. La séparation du carbone détritique permettait de détailler les processus de la boucle microbienne. Le choix de subdiviser la macrofaune selon les classes d'individus et non plus les groupes fonctionnels avait pour but de mieux calculer les taux de croissance de chaque groupe et surtout de mieux prendre en compte leur prédation par les oiseaux et poissons. Enfin, le compartiment des protozoaires benthiques visait à ajouter un flux de sédimentation de la microfaune dû aux pseudo féces (PSF) des huîtres. Ce dernier flux a depuis été transformé en flux vers les détritiques benthiques, car le zooplancton piégé dans le mucus des PSF des bivalves est vraisemblablement mort ou moribond (Davenport et al. 2000). Ainsi, de 16 compartiments, le modèle passait à 20, et était utilisé pour évaluer l'impact du stock d'huîtres en élevage sur le comportement d'une vasière intertidale.

2. Saisonnalité

La visualisation du réseau trophique du bassin à l'échelle annuelle apporte des renseignements sur son fonctionnement global, mais masque totalement les variations saisonnières qui peuvent être observées dans nos régions, visibles par exemple à travers l'observation du cycle de l'azote à la surface de la vasière de Brouage (Feuillet-Girard et al. 1997). S'il n'est pas gênant de représenter en moyenne annuelle le réseau trophique d'écosystèmes relativement stables à cette échelle, comme celui de lagons d'atolls (Niquil et

al. 2001), il est revanche troublant de gommer les disparités qui peuvent exister à l'échelle saisonnière dans un bassin tempéré. Ainsi, les populations de zooplancton, par exemple, sont-elle très différentes entre l'été et l'hiver (Sautour 1991, Sautour & Castel 1993a); la croissance de espèces de macrofaune a lieu principalement en été et au printemps (Kang 1999). Les oiseaux de la vasière sont en majorité des hivernants, présents d'octobre à mars, ou des migrateurs qui font escale sur la vasière en descendant vers le sud ou en remontant vers le nord (en octobre-novembre et en février-mars): les densités sont donc très différentes entre l'hiver et l'été, et, par voie de conséquence, leur impact sur leurs proies benthiques. En effet, leur présence coïncide justement avec la saison de 'ralentissement' de l'activité générale de la faune et de la flore locale. On peut donc légitimement se demander si la disponibilité de la nourriture décrite sur les modèles moyens n'est pas surestimée.

Le choix de la division de l'année en deux saisons semble un bon compromis entre l'échelle de temps des processus (beaucoup plus fine, certes, mais que l'on peut considérer comme stationnaire sur chaque saison) et la complexité imposée par le grand nombre de compartiments mis en relation. Les dates du 15 mars et du 15 octobre ont été choisies en fonction de diverses observations :

- A partir du 15 mars, les derniers oiseaux hivernant ou en migration ont quitté le site, et c'est à partir 15 octobre qu'arrivent les premiers hivernants.
- L'évolution de la biomasse du microphytobenthos semble calée sur ces dates, avec une augmentation globale de mars à octobre, et une diminution d'octobre à janvier (Haubois 2003).
- Le mois de mars correspond au « réveil » général des espèces plus ralenties en hiver. C'est le cas du microphytobenthos, mais aussi de nombreuses espèces de macrofaune.
- Les populations de juvéniles de soles présentent un déficit de croissance à partir du début de l'automne, qui pourrait traduire une altération saisonnière de l'environnement ou des ressources alimentaires (Lagardère et al. 2005)

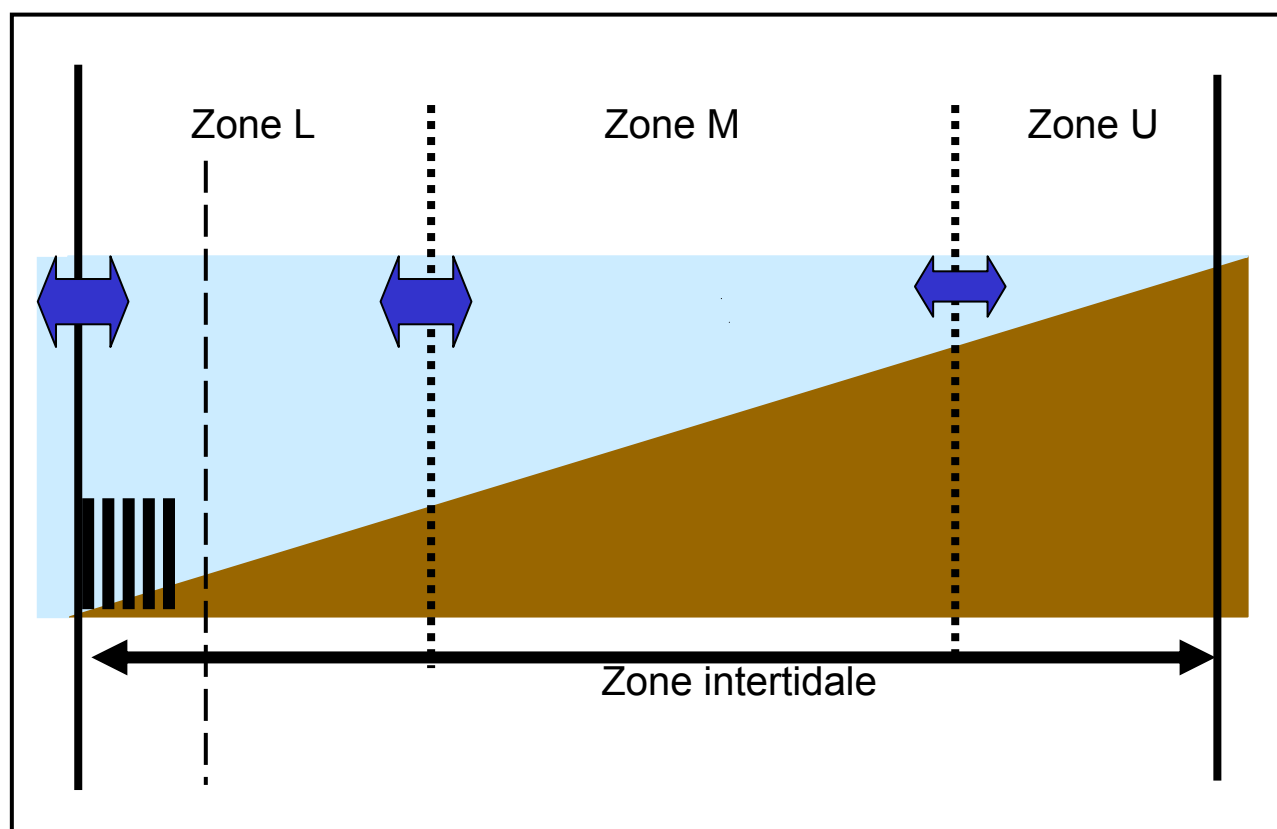
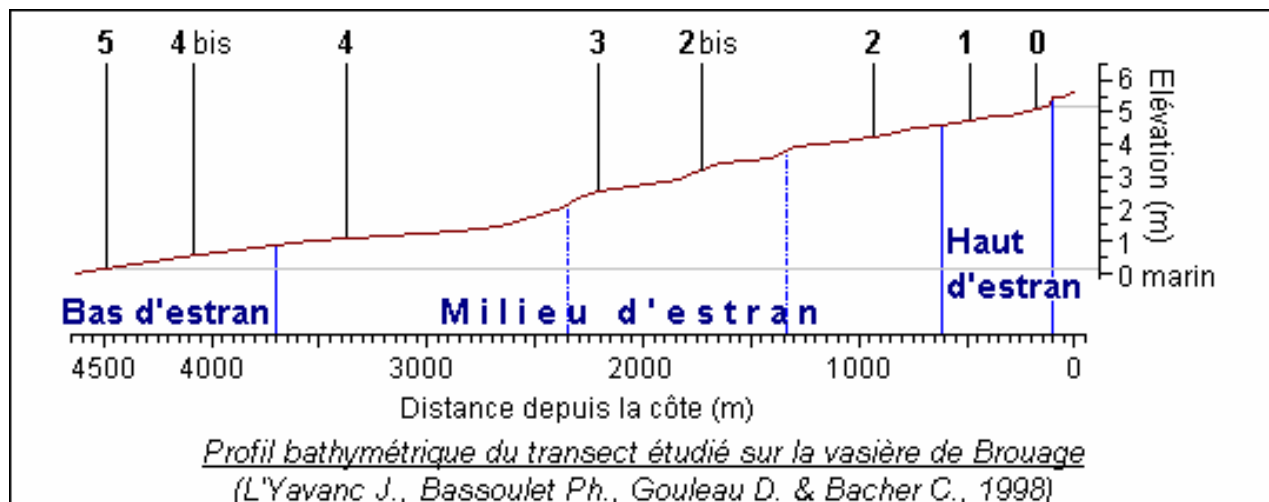
Le détail de la méthode permettant le couplage de ces deux saisons est décrit dans la partie II : modélisation et étude des réseaux trophiques.

3. Spatialisation

De même que la moyenne annuelle risquait d'estomper des variations saisonnières et des phénomènes importants, les variations spatiales sont gommées par la modélisation d'un mètre carré moyen. Or, l'influence des marées façonne les rivages, et notamment celui d'une

Encart III.12

Spatialisation du système



Schématisation d'une coupe du transect étudié sur la vasière de Brouage et des trois zones de découpage du domaine intertidal.

zone intertidale telle que la vasière de Brouage. Que ce soit d'un point de vue topographique ou écologique, l'estran de la vasière de Brouage présente différents faciès entre le niveau de basse mer et la plage. L'atlas des faciès de Brouage (Germaneau & Robert 1995) donne un aperçu de l'organisation sédimentaire de la vasière, que l'on peut diviser en trois zones en fonction de la présence ou non de banquettes et seillons, c'est-à-dire de phénomènes de drainage, et les effets de l'action anthropique présente (bouchots ou parcs ostréicoles en exploitation) ou passée (anciens parcs à plat désignés sous les noms de « crassats » ou « gabeux »). Ce découpage est lié aux influences hydrodynamiques qui ont façonné la vasière selon un axe perpendiculaire au rivage (Le Hir et al. 2000). Les communautés microbiennes semblent peu variables en fonction du niveau bathymétrique (Dupuy, comm. pers.), de même que la méiofaune (Legrand 2003, Rzeznik-Orignac 2004). Les communautés de macrofaune sont, elles, assez spatialisées. Ainsi, on peut dégager trois principales zones selon un axe perpendiculaire à la ligne de bas d'estran.

- Le haut d'estran est principalement occupé par des *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*, bivalves suspensivores-dépositivores, et le drainage y est faible : on voit seulement apparaître les premiers seillons et banquettes.
- Le milieu d'estran est principalement occupé par *Hydrobia ulvae*, gastéropodes brouteurs qui se déplacent à la surface du sédiment. Le drainage y est assuré par les banquettes et seillons.
- Le bas d'estran peut être divisé en deux parties :
 - o une zone d'environ 1000 m de large, recouverte de « gabeux » ou « crassats » constitués d'anciennes tables ostréicoles abandonnées et colonisées par des huîtres sauvages
 - o une zone mytilicole plantée de bouchots, d'environ 500 m de large. Le drainage dans cette zone est assuré par de gros coureaux, réunion des seillons qui couraient en zone médiane.

La synthèse des différentes connaissances que l'on a des peuplements de la vasière de Brouage a permis de construire un modèle conceptuel du réseau trophique. Ce modèle peut être décliné et prendre en compte la saisonnalité du milieu ou/et sa dimension spatiale. Les connaissances acquises sur chaque compartiment permettent d'encadrer les flux qui lui sont liés.

IV. MODELES DE RESEAUX TROPHIQUES ET ANALYSE

DE LEUR FONCTIONNEMENT

A.	CONTRAINTES DE LA METHODE ET INTERPRETATION DES RESULTATS	177
	1. <i>Quelques problèmes liés à la structure du modèle, hypothèses et précautions :</i>	177
	a) Devenir de la mortalité naturelle	177
	b) Production des compartiments pélagiques	178
	2. <i>Interprétation des résultats</i>	179
B.	LE RESEAU TROPHIQUE DE LA VASIERE DE BROUAGE EN « ZERO DIMENSION ».	182
	1. <i>Premier modèle : fonctionnement moyen de la vasière de Brouage</i>	182
	2. <i>Simulations : influence de l'ostréiculture sur le réseau trophique d'une zone intertidale modélisée en zéro dimension</i>	186
C.	INTEGRATION DE LA SAISONNALITE ET COMPARAISON DE DEUX ECOSYSTEMES DE VASIERES : BROUAGE ET L'AIGUILLON	191
	1. <i>Modélisation des deux réseaux trophiques</i>	191
	a) Sites et données	191
	b) Résultats et interprétation	196
	2. <i>Comparaison des systèmes à l'aide des indices intégrateurs (chaînes de Markov)</i>	204
	3. <i>Bilan</i>	209
D.	INTEGRATION DE LA VARIATION SAISONNIERE AU MODELE	211
	1. <i>Schéma a priori</i>	211
	2. <i>Difficultés rencontrées</i>	213
	3. <i>Résultats préliminaires</i>	215

Une fois dressé le bilan des méthodes à employer et des connaissances acquises sur le site, les premières ont été appliquées aux secondes. Cette partie présente l'ensemble des résultats obtenus et les premières interprétations qui en ont été tirées.

Seuls les résultats intégralement exploités sont exposés dans ce chapitre. Certaines études méthodologiques ou écologiques ont été entamées et peuvent avoir été abandonnées ou être encore en cours : elles seront présentées dans le chapitre suivant. Les modèles ici présentés ont été construits successivement, leur chronologie révèle l'évolution du modèle a priori en fonction de l'acquisition des données et des questions émergeant à chaque étape. Certains modèles étant publiés, ils ne seront pas détaillés, mais les articles en question sont intégralement présentés dans l'Annexe B.

A. CONTRAINTES DE LA METHODE ET INTERPRETATION DES RESULTATS

Les compartiments sont déterminés sur la base de la connaissance actuelle du site de Brouage. Lorsque cela est possible, les données acquises sur le site sont traduites en équations reliant les flux identifiés *a priori* comme constitutifs du réseau trophique. Cependant, il arrive que ces connaissances soient sporadiques et/ou seulement qualitatives. Dans certains cas, il est possible de se référer aux valeurs publiées dans la littérature, qui fournissent des renseignements sur des sites comparables abritant des compartiments similaires (d'autres vasières tempérées, des peuplements de macrofaune comparables à ceux de certaines zones de l'estran...). Dans d'autres cas, on se bornera à appliquer des contraintes beaucoup plus générales, qui permettront simplement de restreindre les solutions dans des limites « biologiquement acceptables », en encadrant par exemple des efficacités d'assimilation entre des valeurs extrêmes référencées pour toute une classe d'individus sans distinction de lieu de vie. Enfin, il est des flux que l'on ne sait pas borner dans l'état actuel des connaissances, généralement car le compartiment auquel ils sont liés est mal connu sur le site même, ou que la connaissance que nous avons de ce compartiment ne se prête pas à une extrapolation appropriée. C'est le cas par exemple des poissons brouteurs / fouisseurs, bien connus au plan comportemental et individuel, mais dont les stocks et la répartition sont difficilement évaluables.

1. Quelques problèmes liés à la structure du modèle, hypothèses et précautions :

La traduction de certaines contraintes en équations peut faire appel à des hypothèses supplémentaires. Par exemple, les encadrements de production ou d'efficacité d'assimilation dépendront des hypothèses faites sur la mortalité naturelle d'une part, et d'autre part impliqueront certaines précautions pour les compartiments pélagiques, du fait de l'intégration des flux physiques dans le modèle.

a) Devenir de la mortalité naturelle

La mortalité naturelle serait en toute rigueur à inclure dans la production, mais en terme de flux dans le modèle conceptuel, c'est une quantité qui est dirigée vers les détritus, donc regroupée avec les fécès... En écrivant une contrainte sur la production d'un compartiment (du type $P = \dots$) ou faisant intervenir cette production (par exemple $AE =$

(P+R)/C), on se heurte à un problème de traduction. En effet, le terme de production se répartit entre les flux vers les prédateurs du compartiment considéré et ceux vers les détritiques particulières (fraction du flux correspondant à la mortalité naturelle) (Figure IV.1).

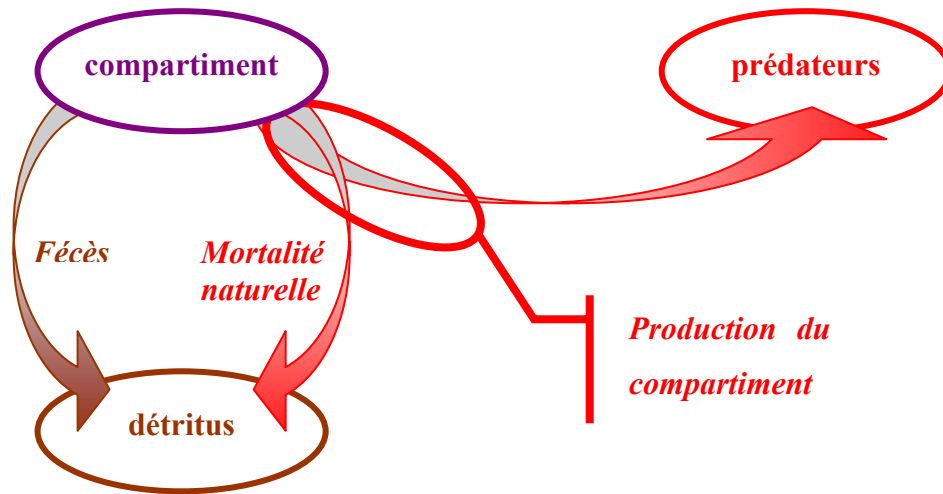


Figure IV.1 : schématisation du problème de l'intégration de la mortalité naturelle dans le modèle

Pour s'affranchir de ce problème, on néglige en général la mortalité naturelle face aux fécès et à la mortalité par prédation : le flux du compartiment vers les détritiques est constitué uniquement des fécès. Une alternative consisterait à négliger les fécès par rapport à la mortalité naturelle : cette fois, la production serait égale à la somme des flux vers d'autres compartiments vivants et vers les détritiques (solution peu réaliste, sauf en cas de fort recrutement et de fortes pertes de juvéniles, par exemple).

b) Production des compartiments pélagiques

Certaines précautions doivent être prises concernant les compartiments pélagiques, du fait de la prise en compte des flux physiques dans le modèle. Outre le problème de la mortalité naturelle, on se heurte à celui du déplacement de la matière : en effet, le terme de migration d'un compartiment inclut à la fois la production excédentaire de celui-ci (en terme de biomasse produite et non consommée sur place) et un simple terme de déplacement de biomasse, venant par exemple d'une remise en suspension (Figure IV.2). Ainsi, pour l'écriture de la production d'un compartiment pélagique fera-t-on implicitement l'hypothèse qu'il n'y a pas de mortalité naturelle et on écrira donc : $P = I - R - F - U$. avec I : flux d'ingestion, R : flux de respiration, F : flux vers les détritiques particulières (fécès), U : flux vers les détritiques dissous (excrétion).

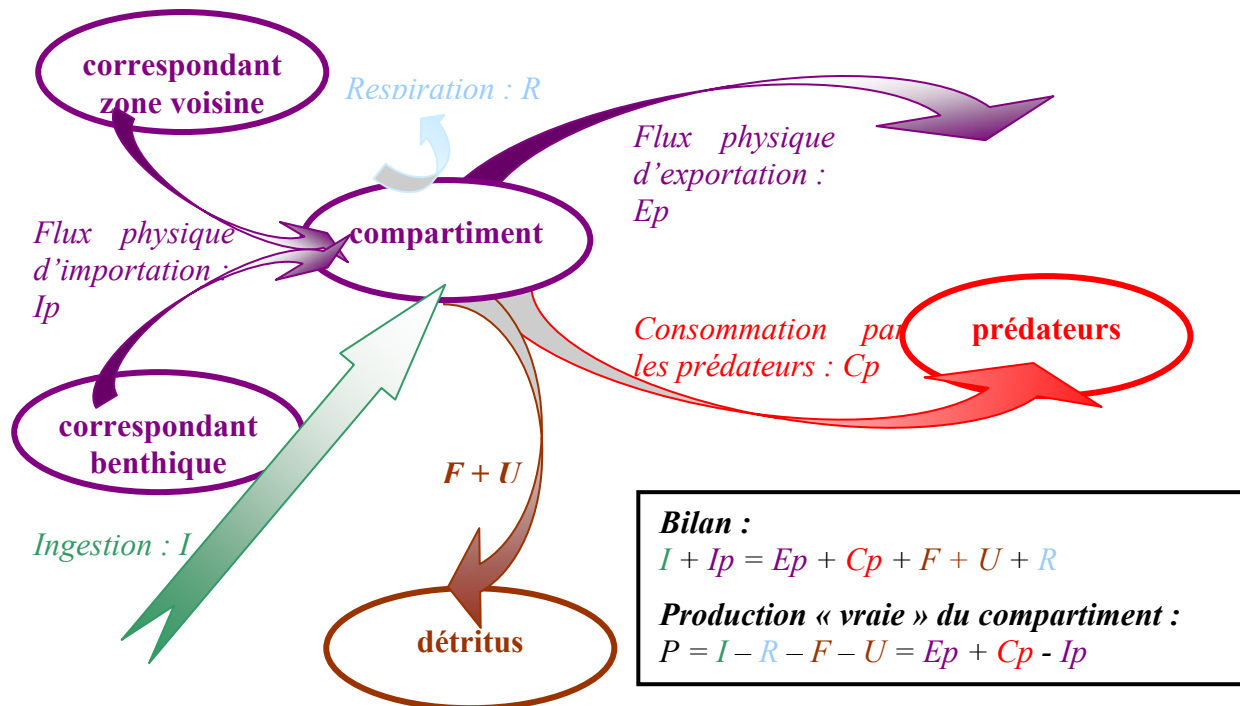


Figure IV.2 : schématisation du problème de l'intégration des flux physiques dans le modèle : les sorties du compartiment sont composées à la fois de sa production et des apports antérieurs venant des compartiments qui lui 'correspondent' (par exemple son homologue d'une autre zone pélagique, ou de la zone benthique).

2. Interprétation des résultats

On distingue différents degrés de confiance dans les résultats obtenus à l'aide de l'application de l'analyse inverse au modèle de réseau trophique, selon que les flux sont directement ou indirectement déterminés ou encadrés :

- Les flux entièrement déterminés sur le site sont entachés de l'erreur d'expérimentation admise pour les manipulations effectuées.
- Une combinaison de flux calculée à l'aide d'une équation locale sera entachée de la même erreur, mais la répartition du carbone entre ces flux sera un résultat calculatoire dépendant de l'ensemble des équations et inégalités impliquées dans la résolution. C'est le cas par exemple de la production primaire, connue avec une certaine marge d'erreur, mais sa répartition vers les différents consommateurs sera liée aux contraintes imposées à ces derniers.
- Un flux directement encadré sera entaché de l'erreur admise par l'encadrement, restreinte éventuellement par la combinaison d'équations et inégalités le faisant indirectement intervenir.

- Une combinaison de flux encadrée par une inégalité porte la marge d'erreur de cet encadrement, restreinte éventuellement par l'impact d'autres équations et inégalités qui font intervenir certains flux de la combinaison, et la répartition du carbone entre les divers flux de la combinaison sera un résultat calculatoire.
- Les flux du modèle *a priori* sont tous peu ou prou impliqués dans les équations et inégalités, ne serait-ce que dans les équations d'équilibre annuel ou les inégalités de variation de biomasses dans le cas d'un modèle saisonnier. Ceci dit, les flux qui ne sont impliqués que dans des équations ou inégalités de ce type sont des résultats purement calculatoires, sur lesquels on n'avait aucune connaissance *a priori*, si ce n'est leur potentielle importance dans le réseau trophique : ce sont les « boîtes noires » du système.

Dans l'interprétation des résultats, il conviendra d'avoir toujours en tête ce descriptif, afin de bien distinguer valeurs imposées, résultats encadrés, et résultats purement calculatoires. Ils ont tous leur intérêt, mais à des degrés divers :

- Les flux entièrement déterminés sont des contraintes imposées au système, c'est la base de la connaissance que l'on a du terrain
- Les flux encadrés sont des résultats de modèle qu'il convient de discuter en comparaison avec les sites dont ils ont été tirés (dans la mesure du possible), et en tous cas que l'on peut situer par rapport aux valeurs d'encadrement : est-on dans les valeurs supérieures ? inférieures ? atteint-on les bornes ?
- Les flux « boîtes noires » sont des résultats purement calculatoires, qu'il convient de discuter selon la réponse à la question de leur plausibilité :
 - Si les valeurs obtenues sont plausibles, elles peuvent être considérées comme des résultats de modèle donnant la valeur de flux jusque là inconnus sous les hypothèses formulées lors de la construction (équilibre, données imposées...).
 - Si leur valeur est absurde, on remet en cause leur validité, et donc celle d'une partie au moins du modèle. Rechercher l'origine de valeurs aberrantes (dans des équations ou inégalités impliquant les flux liés) peut permettre de pointer certains manques de données, ou erreurs d'encadrements. Une valeur nulle peut être considérée comme « absurde » dans la mesure où un flux *a priori* identifié est sensé être non négligeable. Les flux nuls sont à reconsidérer en terme de besoins en données complémentaires : soit on a besoin d'évaluer leur valeur sur le terrain, soit on remet en cause leur existence effective.

Certaines précautions doivent être prises dans l'élaboration des contraintes d'une part, et dans l'interprétation des résultats d'autre part. En ce qui concerne l'élaboration des contraintes se pose souvent le problème de la traduction en terme de flux de quantités évaluées sur le terrain. Des hypothèses supplémentaires sont alors nécessaires pour pouvoir écrire les équations linéaires reliant les flux identifiés *a priori*. Ces hypothèses ne doivent pas être oubliées au moment de l'interprétation des résultats. Cette dernière doit tenir compte de la structure des données qui a permis d'y aboutir et donc considérer différemment des résultats purement mathématiques de flux fortement encadrés ou même déterminés au départ.

Avec toujours ces précautions en tête, nous pouvons maintenant aborder les résultats obtenus et leurs premières interprétations.

B. LE RESEAU TROPHIQUE DE LA VASIERE DE BROUAGE EN « ZERO DIMENSION ».

Dans un premier temps, des réseaux moyennés dans le temps et l'espace ont été construits : ils représentent les flux calculés entre les compartiments d'un mètre carré moyen de la zone intertidale de Brouage, pendant une année moyenne.

1. Premier modèle : fonctionnement moyen de la vasière de Brouage *

Le premier modèle *a priori* comptait 16 compartiments : microphytobenthos, phytoplancton et microphytobenthos en suspension, protozoaires pélagiques, zooplancton, méiofaune, suspensivores invertébrés benthiques, dépositivores invertébrés benthiques, suspensivores-dépositivores invertébrés benthiques, prédateurs et omnivores invertébrés benthiques, huîtres cultivées, necton (poissons démersaux et pélagiques, autres éléments de la mégafaune pélagique), oiseaux, bactéries pélagiques, bactéries benthiques, détritus pélagiques et détritus benthiques. L'agencement de ces compartiments dans le modèle de réseau trophique obtenu est présenté en encart IV.1.

Les analyses de sensibilité ont permis de mettre en évidence certains manques de données: les plus cruciaux concernent les bactéries pélagiques et les poissons, sur lesquels aucune donnée n'était entrée dans le modèle, et qui étaient donc des 'boîtes noires'. Le devenir de la production bactérienne benthique était aussi à éclaircir. Cependant, l'étude par l'analyse des réseaux a permis de dégager un certain nombre de propriétés. Les résultats ont mis en valeur l'importance de la production microphytobenthique pour le site, à l'origine d'un faible taux de recyclage en comparaison avec d'autres écosystèmes estuariens. La vasière de Brouage est ainsi une illustration de l'hypothèse d'outwelling d'Odum (1980) selon laquelle ces systèmes côtiers sont exportateurs de matière vers les zones plus au large. Paradoxalement, dans un bassin où la capacité trophique semble atteinte par une exploitation ostréicole poussée à son maximum (Héral et al. 1988), les résultats n'ont pas mis en valeur de compétition pour la ressource trophique: la production secondaire n'était pas limitée par son approvisionnement en nourriture puisque la borne supérieure n'était pas même atteinte pour celle-ci. Ce paradoxe peut être expliqué par les observations suivantes:

- une partie des mécanismes a été occultée par le groupement du carbone organique dissout et particulaire dans le même compartiment.

* Leguerrier et al. 2003

Encart IV.1

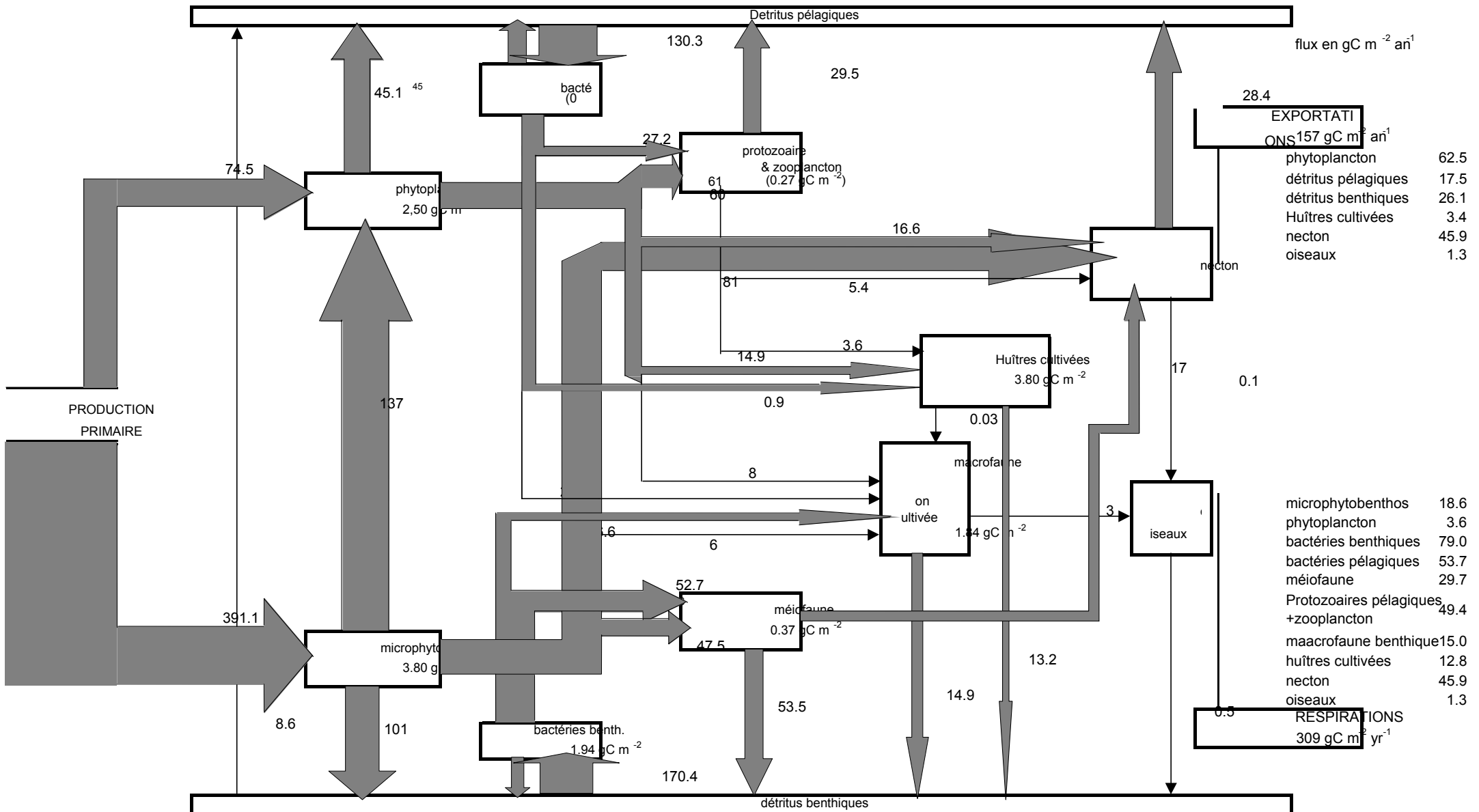


Schéma des flux d'échanges entre les compartiments du modèle en zéro dimension comprenant 16 compartiments (Leguerrier et al. 2003).

Note : abréviations utilisées : « pélag. » pour pélagique et « benth. » pour benthique.

- les fluctuations mensuelles des processus n'ont pas été considérées: certaines périodes peuvent être plus ou moins productives que d'autres et des déséquilibres momentanés peuvent se produire, remettant en cause le résultat exposé ci-dessus, qui correspond à une année moyenne.

- ni les fluctuations à court terme ni les mouvements d'advection n'ont été pris en compte, et toute la production primaire a été considérée comme disponible sur le site même. Or, la remise en suspension du microphytobenthos ou son enfouissement avant la remontée des eaux peuvent être plus rapides que le broutage des dépositivores, et les courants peuvent emporter une partie de la production primaire avant que les filtreurs n'aient eu le temps d'exploiter cette ressource.

Encart IV.2

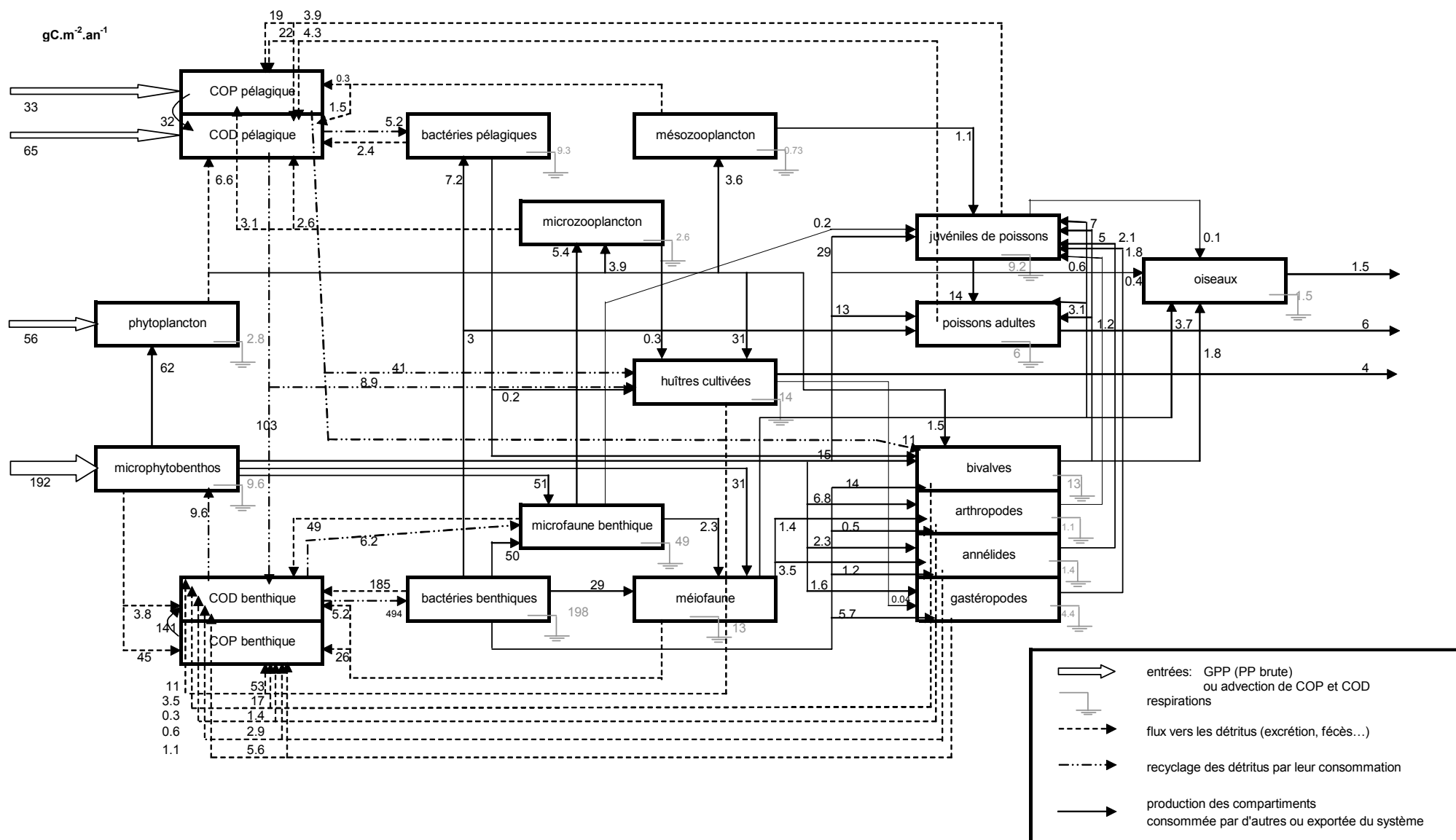


schéma des flux d'échanges entre les compartiments du modèle en zéro dimension (Leguerrier et al. 2004). Les chiffres présentés ici sont ceux de la situation « réaliste », où les parcs ostréicoles occupent 16% de l'espace. Les valeurs sont en $gC.m^{-2}.an^{-1}$

2. Simulations : influence de l'ostréiculture sur le réseau trophique d'une zone intertidale modélisée en zéro dimension*

Le premier modèle comprenant 16 compartiments a été détaillé afin d'intégrer un plus grand nombre de processus. Les compartiments détritiques ont été divisés en deux : carbone organique dissout et particulaire, afin de mieux insérer le réseau trophique microbien dans le modèle (Jackson 1988, 1993). Pour, à terme, mieux prendre en compte la prédation sur les producteurs secondaires, plus liée à la classe qu'au régime alimentaire de leurs proies, la macrofaune a été divisée en classes et non plus en fonction des comportements alimentaires. Puisque leurs régimes alimentaires sont différents, les juvéniles (principalement carnivores) et adultes (principalement les mulots, brouteurs) de poissons ont été séparés. Enfin, deux nouveaux compartiments ont été intégrés : ceux de la microfaune benthique et pélagique, « boîtes noires » car aucune donnée n'était à ce jour disponible, mais qui dans ce modèle visaient à illustrer le piégeage des protozoaires pélagiques dans les pseudo-fécès. Le nouveau modèle conceptuel était ainsi composé de 20 compartiments (Tableau IV.1, encart IV.2).

Compartiments pour le calcul	Détails, commentaires	Abréviation
Microphytobenthos	Microalgues à la surface du sédiment	bphy
Phytoplancton	Phytoplancton 'vrai' et microphytobenthos remis en suspension	pphy
Bactéries benthiques		bbac
Bactéries pélagiques		pbac
Microfaune benthique	Boîte noire : on a très peu de données sur les protozoaires benthiques	bmic
Microfaune pélagique (protozoaires)	Taille : 5 à 200 µm	pmic
Méiofaune benthique	Taille : 200 à 1 000 µm	bmei
Mésozooplancton	Taille > 200µm	pmes
Bivalves		bbiv
Annélides et néemertes		bann
Gastropodes		bgas
Arthropodes		bart
Huîtres cultivées	Dans deux des trois modèles	bcoy
Poissons juvéniles	Principalement juvéniles de soles	pjuv
Necton adulte	Principalement mulots	pnek
Oiseaux	Limicoles hivernant sur la vasière et canards tadorne	bird
COD, benthique	Carbone organique dissout	bdoc
COP, benthique	Carbone organique particulaire	bpoc
COD, pélagique	Carbone organique dissout	pdoc
COP, benthique	Carbone organique particulaire	pdoc

Tableau IV.1 : compartiments utilisés pour les modèles de simulation en zéro dimension.

* Leguerrier et al. 2004, communications orales

Enfin, de nouvelles données ont été intégrées par rapport au modèle précédent : les huîtres cultivées, entre autres, ont fait l'objet d'une attention plus particulière. Pour encadrer les flux liés à ce compartiment, le modèle de Barillé (Barillé et al. 1993, 1995, 1997a & b, Barillé & Prou 1993) a été utilisé, et les résultats sommés sur l'année. Les mortalités estivales (Soletchnik et al. 1999) ont elles aussi été prises en compte, et ajoutées au flux vers les détritiques pour la part de chair et à un flux d'exportation (perte pour le système, du moins à court terme) pour les coquilles. D'autres données ont aussi été exploitées pour les compartiments non cultivés. Les comptages de bactéries (Héral & Prou 1980) multipliés par un taux de conversion (Trousselier et al. 1997) ont permis d'encadrer la biomasse bactérienne pélagique localement (par des valeurs très en deçà des mesures effectuées depuis et intégrées dans les modèles suivants). Certaines contraintes ont pu être ajoutées du fait des changements apportés au modèle *a priori* : ainsi les taux d'excrétion de COD par les producteurs primaires ont-ils été ajoutés.

En plus du modèle de référence (modèle B pour les figures suivantes) comprenant 16% du mètre carré moyen recouvert de parcs ostréicoles, deux « simulations » ont été effectuées : deux modèles fictifs ont été construits, dans lesquels cette densité en parcs a été changée : pas de parcs pour le modèle A, et 32% de la surface recouverte pour le modèle C. En plus des valeurs associées au compartiment des huîtres cultivées, les biomasses de méiofaune et de macrofaune ont été changées conformément aux observations de terrain : Castel et al. (1989) observent une augmentation de la densité méiofaunique sous les parcs ostréicoles du bassin d'Arcachon, Sauriau (1987) et Sauriau et al. (1989) donnent une moyenne de densité sous parcs et hors parcs pour les mollusques non cultivés à Marennes Oléron. Ainsi, les simulations prenaient en compte les changements de populations liés à l'influence des parcs ostréicoles.

L'observation comparée des modèles obtenus permet de mettre en évidence l'impact des huîtres *via* le déplacement de matière du milieu pélagique vers le milieu benthique (Figure IV.3). En effet, les flux dans le milieu pélagique sont diminués, au profit des flux dans le milieu benthique. A cause de la production de fécès et pseudo fécès, les flux du milieu pélagique vers le milieu benthique sont augmentés, ainsi que ceux de remise en suspension, mais en moindre proportion pour ces derniers.

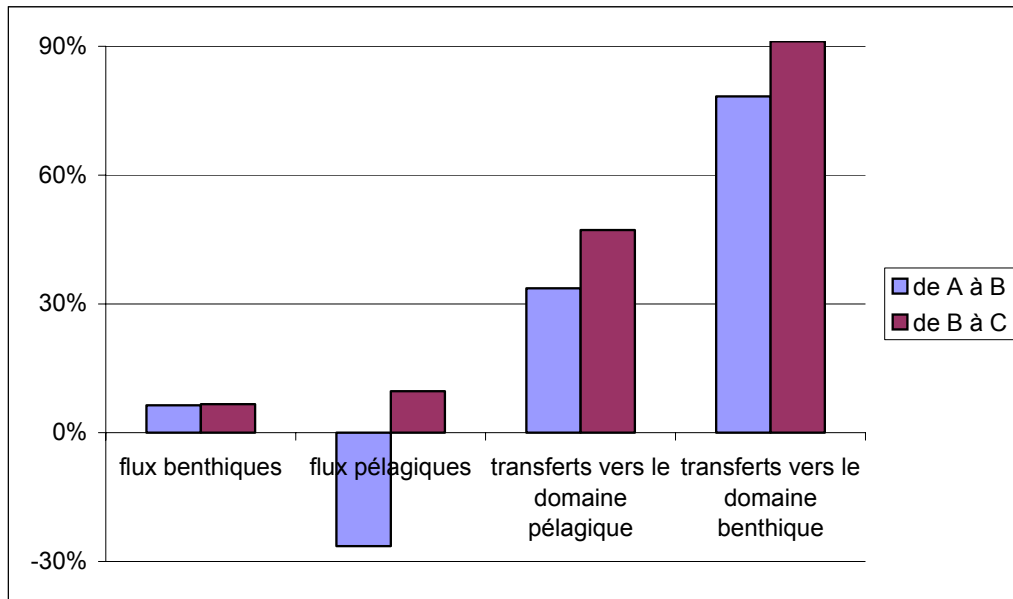


Figure IV.3 : comparaison du modèle de référence (modèle B, comprenant une emprise des parcs ostréicoles de 16% de la surface totale) avec les modèles hypothétiques (modèle A, sans huîtres et modèle C pour lequel la densité en parcs est doublée). Les variations entre le modèle de référence et les modèles hypothétiques sont calculées comme suit :

$$\text{De A à B : } \frac{\text{ValeurB} - \text{ValeurA}}{\text{ValeurB}}; \text{ de B à C : } \frac{\text{ValeurC} - \text{ValeurB}}{\text{ValeurB}}$$

Le détail des flux internes au réseau peut être synthétisé sous la forme des régimes alimentaires de la macrofaune et des vecteurs biotiques (Figure IV.4) :

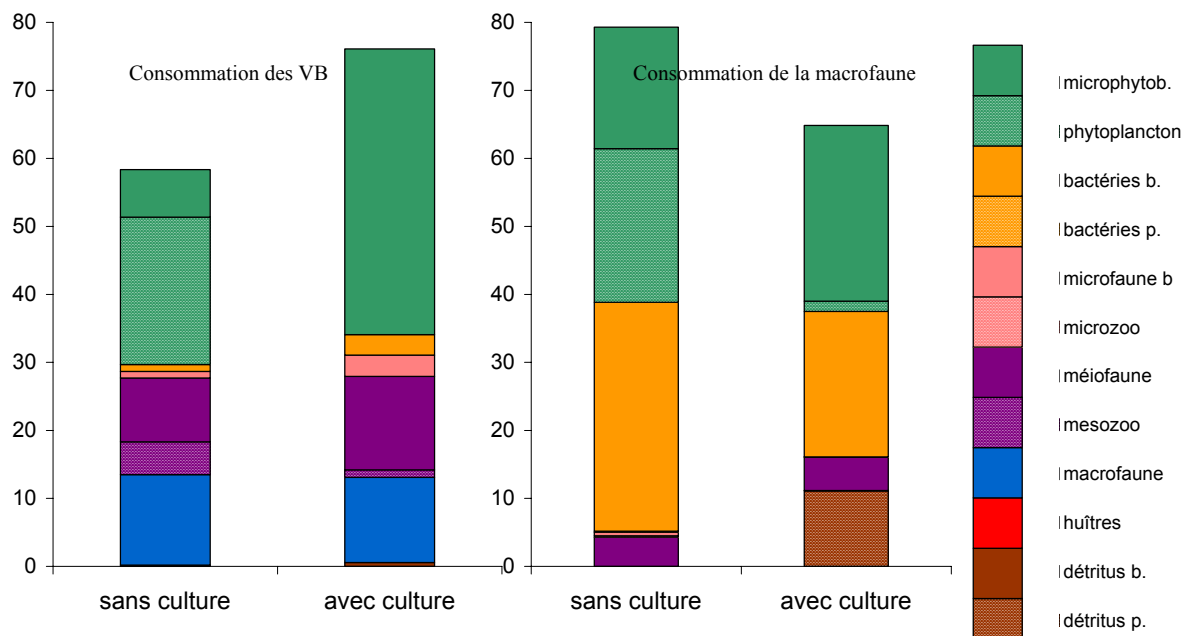


Figure IV.4 : régimes alimentaires des vecteurs biotiques (VB) et de la macrofaune dans les deux modèles : A, sans culture (hypothétique) et B, avec culture (16% de la surface en parcs ostréicoles). Les compartiments ont été agrégés pour plus de clarté : les vecteurs biotiques (necton et juvéniles), la macrofaune non cultivée (bivalves, annélides gastropodes et arthropodes), et les détritus (carbone organique particulaire et dissout). Les lettres p et b désignent respectivement les milieux pélagique et benthique.

Etant donnée la méthode utilisée, ces deux graphiques (Figure IV.4) représentent la disponibilité de la matière pour les compartiments de consommateurs. On constate ainsi qu'en passant de A à B une plus grande quantité de matière est disponible pour les vecteurs biotiques. La disponibilité des producteurs primaires est notamment transférée du phytoplancton au microphytobenthos, et que la méiofaune devient une source potentielle de nourriture non négligeable. Ces résultats sont en accord avec les observations montrant que les tables à huîtres ne gênent en rien (voire favorisent) l'occupation de l'espace par les soles, qui réalisent dans les pertuis charentais leur potentiel maximal de croissance pour une température donnée (synthèse du colloque 'défi Golfe de Gascogne', déc. 2002, poster de Bégout *et al.*). En ce qui concerne les oiseaux, l'influence des tables à huîtres n'a pas été clairement établie, mais il semblerait qu'elles constituent un obstacle à leur venue, sauf pour les bécasseaux variables qui y trouveraient un refuge contre les prédateurs (Boileau, pers. comm.). La macrofaune, dont la quantité est diminuée sous les parcs et la répartition changée en faveur de dépositores ou suspensivores-dépositores, consomme moins de phytoplancton, plus de microphytobenthos, et plus de détritiques pélagiques : la qualité globale de la nourriture disponible pour ces consommateurs semble diminuée.

Le modèle « zéro dimension » de la vasière de Brouage considère le fonctionnement global du réseau trophique, pour une année moyenne et sur un mètre carré moyen, représentatif de l'ensemble de la vasière. Ce modèle a dans un premier temps confirmé l'importance du microphytobenthos à la base du réseau trophique. Certaines modifications ont permis d'améliorer la prise en compte des compartiments détritiques et le modèle a été actualisé afin de servir de base à des simulations portant sur la surface dévolue à l'ostréiculture. Les résultats de ces simulations, basés sur la comparaison de modèles contenant diverses densités de parcs, ont mis en évidence l'impact des huîtres cultivées à travers leur action sur les échanges benthos-pélagos : l'épuisement de la colonne d'eau en nourriture de qualité pour d'autres filtreurs d'un côté, et de l'autre l'enrichissement des sédiments. La matière disponible pour les vecteurs biotiques est alors augmentée, si tant est qu'ils puissent adapter leur régime alimentaire pour consommer plus de méiofaune.

C. INTEGRATION DE LA SAISONNALITE ET COMPARAISON DE DEUX ECOSYSTEMES DE VASIERES : BROUAGE ET L'AIGUILLON

La construction de réseaux trophiques couplant deux saisons permet de prendre en compte d'une manière simple le caractère saisonnier marqué des zones intertidales tempérées (Bachelet et al. 1982, Evans et al. 1984, Sautour & Castel 1993a, Feuillet-Girard et al. 1997). Le choix des deux saisons pour la modélisation est exposé en partie III.J.2, qui dresse le bilan des connaissances acquises sur le site et en déduit les modèles conceptuels servant de base aux résultats ici présentés.

1. Modélisation des deux réseaux trophiques*

a) Sites et données

Afin de comparer le fonctionnement de deux sites de vasières sur le littoral Atlantique, la même méthode a été appliquée pour décrire le site de la vasière de Brouage (Br) et celui de l'anse de l'Aiguillon (Aig). Situées toutes deux dans la mer des Pertuis (Br se trouve dans le pertuis d'Antioche, Aig dans le Pertuis Breton), ces deux vasières sont représentatives des systèmes macrotidaux de type européen, et constituent des zones de sédimentation relativement protégées des influences océaniques. Pour autant, elles présentent des caractéristiques différentes : Br est ouverte sur le bassin, tandis que Aig n'est reliée au pertuis que par une ouverture de 1 Km de large. L'hydrodynamique de Br est ainsi plus simple, puisque les courants de marée sont dominants et perpendiculaires au rivage. En ce qui concerne Aig, en revanche, le schéma de circulation des eaux se complique de par la forme particulière de la vasière et sa traversée par la rivière de Marans, continuation de la Sèvre Niortaise qui la divise en deux parties : la partie Nord, Vendéenne, et la partie Sud, Charentaise. La composition faunistique de la vasière s'en ressent. Ainsi, le plus simple était de commencer par la construction de modèles en mètre carré moyen, dans lesquels deux saisons seraient distinguées : les saisons estivale et hivernale décrites en fin de partie III.

Le modèle de réseau trophique de l'Anse de l'Aiguillon a été construit en collaboration avec Delphine Degré qui travaille à l'élaboration d'une cartographie de la macrofaune benthique du site et à l'étude des interactions entre ces peuplements et les

* Leguerrier et al, en correction

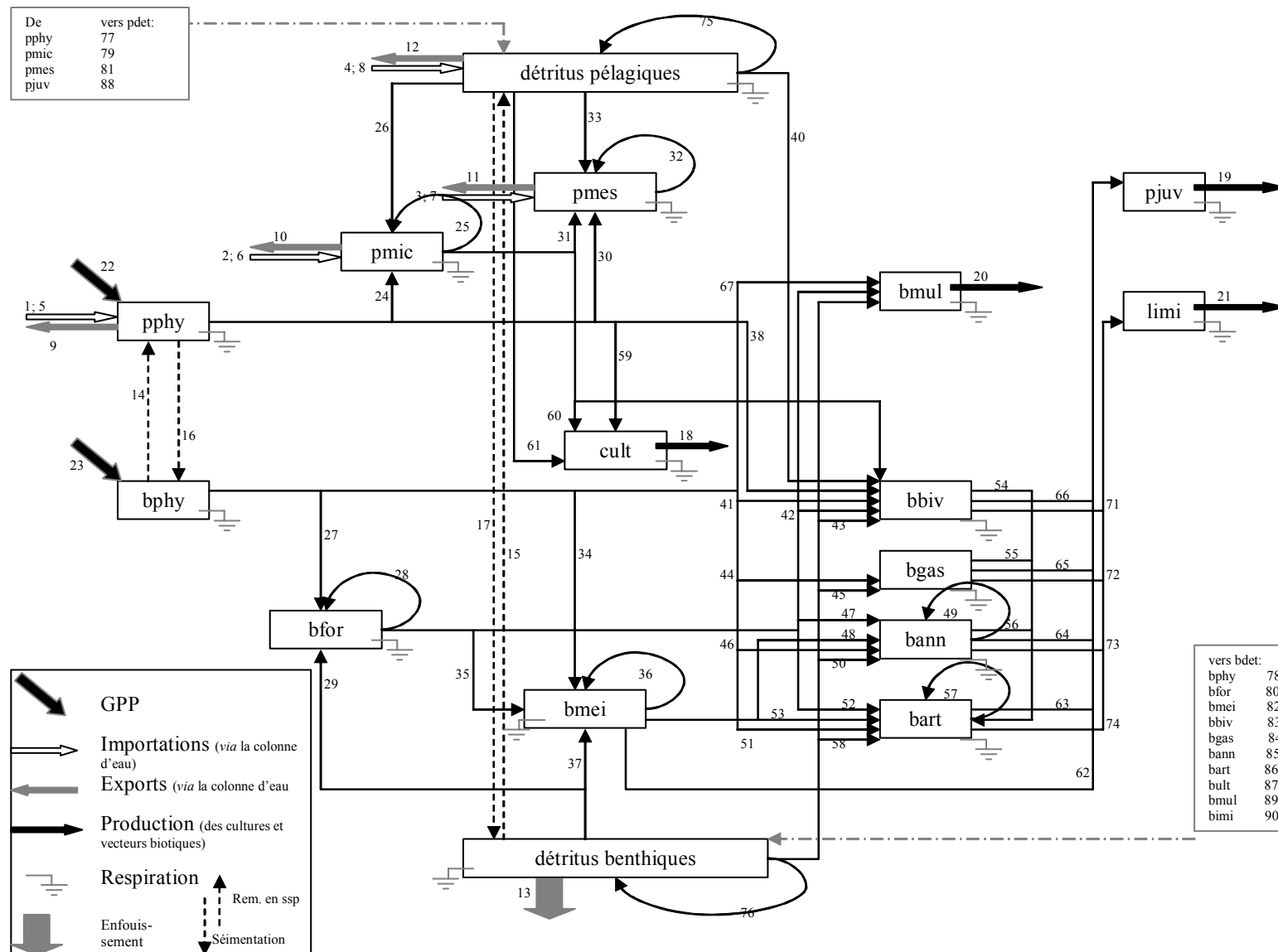
populations d'oiseaux limicoles. Le modèle de réseau trophique de la vasière de Brouage a été divisé en deux saisons et actualisé en intégrant de nouvelles données ou le caractère saisonnier de données anciennement moyennées, notamment :

- les abondances de foraminifères en trois stations du transect et à quatre dates (mars, juin et octobre 2003, février 2004),
- les abondances et régimes alimentaires de la méiofaune en trois stations et à quatre dates (avril, juillet et octobre 2000 et janvier 2001),
- les dynamiques de population de *Scrobicularia plana* et *Hydrobia ulvae* (Degré 2001, Haubois et al. 2002),
- les importations de matière sur la base des concentrations dans le bassin (base RAZLEC, Soletchnik et al. 1998 pour le phytoplancton et le COP ; Auguet comm. pers. Pour le COD et les bactéries) ou dans le Golfe de Gascogne pour les protozoaires pélagiques (Marquis comm. pers.) et des calculs de flux effectués d'après le modèle de transport en une dimension (Van Houtte–Brunier 2001).
- L'exportation de bactéries vers le bassin à l'aide de comptages effectués juste avant la marée basse, dans la colonne d'eau en bas d'estran (Dupuy comm. pers.)

Sur l'Anse de l'Aiguillon, les études sont plus récentes, et les données disponibles sont donc moins détaillées. Il était par exemple impossible de bâtir le modèle sur le même schéma *a priori* que celui de Brouage : les compartiments de carbone détritique et des bactéries ont été regroupés en un seul par milieu (colonne d'eau et sédiment) : celui des détritits. Ainsi, pour la comparaison des deux modèles, les résultats concernant la vasière de Brouage ont été agrégés de la même façon, à partir du modèle d'origine. L'ensemble des compartiments des modèles est décrit dans le tableau IV.2.

Encart IV.3

Organisation du réseau conceptuel utilisé pour la modélisation du réseau trophique de l'Aiguillon



Les abréviations sont expliquées dans le Tableau IV.2, les numéros des flux serviront à les désigner dans l'encart IV.4.

Note : dans le réseau conceptuel utilisé pour la modélisation du réseau trophique de la vasière de Brouage, les compartiments « détrit. benthiques » et « détrit. pélagique »s sont remplacés par trois compartiments : bactéries, carbone organique dissout et particulaire dans chaque milieu. Le détail des flux associés peut être visualisé en encart IV.5 qui décrit les flux du modèle à 20 compartiments. Pour la comparaison « Aiguillon Brouage », ce sont les modèles à 16 compartiments qui ont été utilisés.

Anse de l'Aiguillon											Vasière de Brouage				
abr	compartiment	B _M	B _{s1}	B _O	B _{s2}	loc.	référence	B _M	B _{s1}	B _O	B _{s2}	loc.	référence		
<i>pphy</i>	phytoplancton (& microphytobenthos remis en suspension)	0.466	0.709	0.438	0.222	PB	REPHY	0.257	0.319	0.251	0.190	BMO	RAZLEC		
<i>bphy</i>	microphytobenthos	5.600		7.556		Aig		3.800		2.450		Br	Guarini et al. 1998		
<i>pmic</i>	microfaune pélagique (ciliés, flagellés)	0.010	0.027	0.039	0.011	GdG	Marquis (comm. pers.)	0.013		0.013		GdG	Marquis (comm. pers.)		
<i>bfor</i>	foraminifères benthiques		0.350		0.350	Aig	Armynot du Châtelet (comm. pers.)	0.140	3.782	4.282	1.562	Br	Armynot du Châtelet (comm. pers.)		
<i>pmes</i>	mésozooplancton (surtout des copépodes)	0.077	0.102	0.077	0.051	BMO	Sautour 1991	0.047		0.038		BMO	Sautour 1991, Sautour & Castel 1993		
<i>bnem</i>	méiofaune (surtout des nématodes, quelques copépodes)		0.992		0.992	Aig	Fichet (comm. pers.)	0.970	0.886	0.850	1.393	Br	Rzeznik (comm. pers.)		
<i>bbiv</i>	bivalves	2.513	2.999	3.292	1.723	Aig		2.502				Br	Sauriau (comm. pers.)		
<i>bgas</i>	gastéropodes (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0.542	1.098	1.655	1.098	Aig	Degré (comm. pers.)	0.463	0.917	0.946	1.302	Br	Haubois (comm. pers...)		
<i>bann</i>	annélides & némerthes	1.023	0.871	0.718	0.871	Aig		0.530				Br	for the gastropods		
<i>bart</i>	arthropodes	0.314	0.285	0.255	0.285	Aig		0.384				Br			
<i>cult</i>	huîtres & moules (tables & bouchots)		1.36			Aig		6.95				BMO	Lemoine comm. pers..)		
<i>pjuv</i>	poissons juvéniles (surtout <i>Solea solea</i>)		0.007		0.007	PB	Guérault et al. 1996	0.195		0.195		BMO	Lagardère 1987, Guérault et al. 1996		
<i>bmul</i>	poissons brouteurs (surtout <i>Liza ramada</i>)											Br			
<i>limi</i>	limicoles	0.013	0.055	0.009	0.019	Aig	Joyeux (comm. pers.)	0.011	0.004	0.004	0.009	Br	Boileau (pers. comm.)		
	bactéries pélagiques							0.064	0.194	0.241	0.130	Br, BMO	Dupuy (comm. pers.), Auguet (comm. pers.)		
<i>pdet</i>	COD pélagique (Carbone Organique Dissout)							1.424	1.790	2.104	2.083	MOB	Auguet (comm. pers.)		
	COP pélagique (Carbone organique particulaire)							0.099	0.623	2.408	1.047	MOB	RAZLEC		
	bactéries benthiques							0.846		0.846		Br	Garet 1996		
<i>bdet</i>	COD benthique														
	COP benthique														

Tableau IV.2: compartiments utilisés pour la conceptualisation des modèles Aig (Anse de l'Aiguillon) et Br (Vasière de Brouage). La colonne « abr » désigne les abréviations qui seront utilisées dans les figures et tableaux suivants. Le compartiment des cultures de bivalves (« cult ») est constitué, pour le modèle Aig, d'huîtres *Crassostrea gigas* et de moules *Mytilus edulis*, et d'huîtres pour le modèle Br. B_M et B_O donnent, respectivement, les biomasses (en gC.m⁻²) des compartiments en mars et en octobre, B_{s1} et B_{s2} les biomasses moyennes pour chacune des deux saisons. Les colonnes « loc. » désignent les localisation des données : « PB » est le Pertuis Breton, GdG le Golfe de Gascogne, BMO le Bassin de Marennes Oléron, Aig l'Anse de l'Aiguillon et Br la Vasière de Brouage. Enfin, les colonnes de références donnent l'origine des données, REPHY et RAZLEC étant des réseaux d'observation d'IFREMER (Gailhard *et al.* 2002, Soltechnik *et al.* 1998). Les cases non renseignées représentent des compartiments dont la biomasse est inconnue.

L'organisation de ces compartiments en réseau peut être visualisée dans l'encart IV.3.

Encart n°IV.4 : Flux des modèles saisonniers Aiguillon et Brouage Résultats obtenus par analyse inverse

gC.m ⁻² .mois ⁻¹		n	Anse de l'Aiguillon		Vasière de Brouage																
D	A		s1	s2	s1	s2															
rivière	pphy	1	2.85	1.03			pjuv	102	0.02	0.01	0.38	0.18	bann	56	0	0	0	0			
	pmic	2	0	4.65			bmul	103	9.43	7.81	0.79	3.37	bart	57	0.44	0.44	0.31	0.01			
	pmes	3	0	0			limi	104	0.01	0.02	0.05	0.15	bdet	58	2.50	1.60	0.45	0.14			
	pdet	4	5.23	7.09			pdet	105	38.07	33.40	29.93	17.63	pphy	59	0	0	0	0			
océan	pphy	5	20.10	7.41	28.68	15.67	bdet	106	14.30	12.98	14.13	16.18	pmic	cult	60	0	0	0	0		
	pmic	6	0	4.65	1.21	0.27	pphy	24	0	0	0	0	pdet	61	1.32	1.57	12.66	40.30			
	pmes	7	0	0	4.52	0	pmic	pmic	25	0	0	0	0	bnem	62	0	0	0	0		
	pdet	8	194.08	144.76	283.24	381.14	pdet	26	9.24	0	3.35	0	bbiv	63	0.05	0.02	0.38	0.27			
	pphy	9	24.87	15.36	28.31	16.98	bphy	27	7.51	6.25	5.60	2.87	bgas	pjuv	64	0	0	0.19	0.08		
	pmic	10	8.13	0	1.97	0	bfor	bfor	28	0	0	0.43	1.93	bann	65	0	0	0	0		
	pmes	11	0.71	0.07	4.93	0.08	bdet	29	3.22	2.68	5.44	1.25	bart	66	0	0	0.20	0			
	pdet	12	85.08	74.63	243.58	303.85	pphy	30	0.56	0.16	0.87	0.17	bphy	67	11.99	9.14	1.58	1.58			
	bdet	enf.	13	31.96	29.01	11.83	44.01	pmic	31	0	0	0	0	bfor	bmul	68	0	0	0	0	
	bphy	pphy	14	1.74	6.52	1.09	7.04	pmes	pmes	32	0	0	0	0	bnem	69	0	0	0	3.56	
	bdet	pdet	15	0	0	42.55	4.99	pdet	33	1.22	0	0.25	0	bdet	70	11.45	10.81	0	4.02		
	pphy	bphy	16	0	0	2.36	6.08	bphy	34	0	0	13.70	13.53	bbiv	71	0.0085	0.0237	0.10	0.24		
	pdet	bdet	17	53.11	45.62	31.17	23.24	bfor	bnem	35	0	0	0.13	0	bgas	limi	72	0.0031	0.0074	0	0.05
	cult		18	0.02	0.05	0	4.03	bnem	bnem	36	0	0	0.94	1.34	bann	73	0.0031	0.0074	0	0	
	pjuv	exp	19	0.01	0.01	0.23	0.11	bdet	37	13.34	11.89	4.94	9.82	bart	74	0.0008	0.0018	0	0		
	bmul		20	7.03	5.98	0.47	2.75	pphy	38	0	0	0	0	pdet	pdet	75	42.30	37.11	33.25	19.59	
	limi		21	0.01	0.01	0.03	0.09	pmic	39	0	0	0	0	pphy	pdet	77	0	0	0.04	0.01	
	GPP	pphy	22	0.80	0.56	1.93	0.52	pdet	bbiv	40	12.07	6.07	7.94	0.92	bdet	bdet	76	15.89	14.43	58.42	62.74
		bphy	23	38.06	30.55	42.99	33.77	bphy	41	1.50	0	0	0	bphy	bdet	78	0	0	10.78	4.70	
	pphy	resp	91	0.04	0.03	0.10	0.03	bfor	42	0	0	0	0	pmic	pdet	79	0	9.31	1.88	0.28	
	bphy		92	10.44	8.77	11.30	9.57	bdet	43	3.67	2.60	4.56	0.53	bfor	bdet	80	1.07	0.89	4.68	0.61	
	pmic		93	1.11	0	0.72	0	bphy	bgas	44	1.30	0.76	1.09	0.86	pmes	pdet	81	0.83	0.08	0.56	0.09
	bfor		94	8.19	7.14	5.65	4.34	bdet	45	0	0	4.40	3.06	bnem	82	5.34	4.76	17.34	13.07		
	pmes		95	0.25	0.02	0.14	0.02	bphy	46	1.77	1.64	0	0	bbiv	83	13.68	7.37	8.07	0.94		
	bnem		96	6.17	5.95	0.13	6.11	bfor	47	0.84	0.69	0	0	bgas	bdet	84	0.26	0.15	4.50	2.00	
	bbiv		97	1.84	0.43	3.02	0.08	bnem	bann	48	1.64	1.47	1.39	0.48	bann	85	1.47	1.37	1.80	0.20	
	bgas		98	0.91	0.53	0.44	1.52	bann	49	0.56	0.66	0.60	0	bart	86	1.54	1.00	0.96	0.57		
	bann		99	3.98	3.72	0.53	0.42	bdet	50	1.27	1.18	0.89	0.22	cult	87	0.35	2.55	8.78	36.87		
	bart		100	3.13	2.05	0.15	0.35	bphy	bart	51	0	0	0	0	pjuv	pdet	88	0.01	0.0045	0.15	0.07
	cult		101	0.15	0.09	2.60	1.17	bfor	52	0.52	0.34	0	0	bmul	bdet	89	6.98	6.15	0.32	3.04	
								bnem	53	0	0	0	0	limi	bdet	90	0.003	0.01	0.02	0.06	
								bbiv	54	1.54	1.00	0.49	0.53								
							bgas	55	0.18	0	0.30	0.34									
														Number of null fluxes :		32	37	25	29		

Les valeurs de flux sont données en gC.m⁻².mois⁻¹. La colonne « D » désigne les compartiments de départ des flux, la colonne « A » ceux d'arrivée. Les abréviations des noms de compartiments sont données dans le Tableau IV.C.i, et « GPP » désigne la production primaire brute (« gross primary production »), « exp. » les exportations, « imp. » les importations. Les numéros de flux correspondent à ceux de la figure de l'encart IV.3

b) Résultats et interprétation

Les comparaisons des résultats ont été menées directement et sur l'appui d'indices de l'analyse des réseaux. Les comparaisons directes sont faites sur la base notamment des activités (somme des entrées) des compartiments et les bilans d'échanges avec l'extérieur (les pertuis adjacents). Le détail des flux obtenus pour les deux saisons est présenté en encart IV.4. Globalement, les compartiments présentant les plus fortes activités étaient les compartiments détritiques, le microphytobenthos, et la méiofaune. Les moins actifs étaient les limicoles (Figure IV.5).

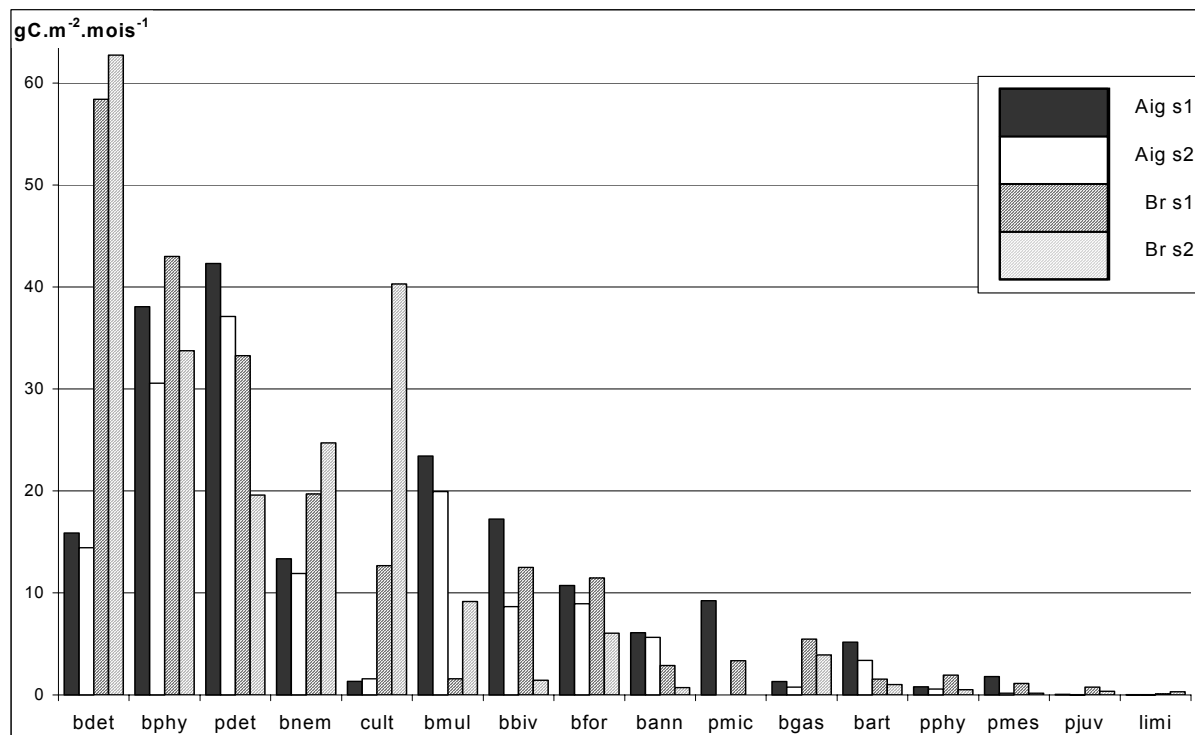


Figure IV.5 : Activités, en $\text{gC.m}^{-2}.\text{mois}^{-1}$, des compartiments dans les deux modèles et pour chaque saison. Les abréviations désignant les compartiments sont exposées dans le tableau IV.2. Les systèmes sont désignés par « Aig » pour l'Aiguillon et « Br » pour Brouage. « s1s et « s2 » désignent respectivement les saison 1 (estivale) et 2 (hivernale).

Cependant, les activités ne sont peut-être pas les meilleurs indices de classement des compartiments entre eux, notamment à cause des pertes métaboliques qui existent à chaque échelon trophique, et l'impact des oiseaux sur l'écosystème doit être évalué à l'aide d'une comparaison de leur consommation à la production de leurs proies et non à la consommation (l'activité) de celles-ci. Cette comparaison qui est celle qui devrait, en toute rigueur, être menée (Moreira 1997) est difficilement réalisable dans le cas présent, vu les difficultés d'évaluation de la production de la macrofaune. Cependant, une autre évaluation souvent

utilisée (Meire et al. 1994) consiste à mettre en perspective consommation des oiseaux et biomasse totale de macrofaune. Là encore, le stock de macrofaune est mal connu, surtout en hiver, mais un encadrement a pu être évalué, et les oiseaux consomment environ 4% du stock de macrofaune à l'Aiguillon en été, contre environ 7% en hiver, et les valeurs à Brouage sont respectivement de 6.5% et 13%. Ces valeurs semblent faibles comparées à celles de Meire et al. (1994 - 30 à 37% de la population totale est consommée, sans compter l'action des Huîtres pies), ou de Moreira (1997 - 45% de la population de *Scrobicularia plana* engloutie en un hiver dans l'estuaire du Tage). Dierschke et al. (1999a) observent des valeurs comparables (14 à 28% de la population consommée sur l'année), qu'ils jugent faibles, mais dont ils remarquent qu'elles peuvent prendre une importance certaine si l'on considère la spatialisation du système (Dierschke et al. 1999b). En effet, même ces faibles valeurs peuvent conduire à des déplétions locales. De plus, les calculs ont été ici effectués en comparant la prédation à la biomasse totale de macrofaune présente dans le milieu. Or une grande partie peut ne pas être disponible pour les oiseaux, comme le bécasseau *Calidris canutus* qui ne pêche que dans les 3 premiers centimètres du sédiment (Zwarts & Blomert 1992). L'enfouissement des proies est d'ailleurs un argument invoqué pour expliquer la diminution du nombre de courlis *Numenius arquata* sur la vasière de Brouage au cours de l'hiver (Boileau et al. 2002).

Des analyses de sensibilité ont été menées sur les deux systèmes afin d'évaluer à la fois la sensibilité des solutions aux paramètres et l'influence de certains compartiments sur le reste du réseau. Dans un souci d'allègement, les résultats sont présentés sous forme condensée pour le seul modèle de Brouage (Figure IV.6), et les résultats concernant l'Aiguillon sont résumés. Ces analyses de sensibilité ont permis de mettre en évidence l'influence des importations océaniques pour Aig et des cultures de bivalves pour Br, ainsi que la production primaire du microphytobenthos. Parmi les flux les plus sensibles, on compte notamment celui de la remise en suspension du microphytobenthos, mal connue et d'évaluation difficile.

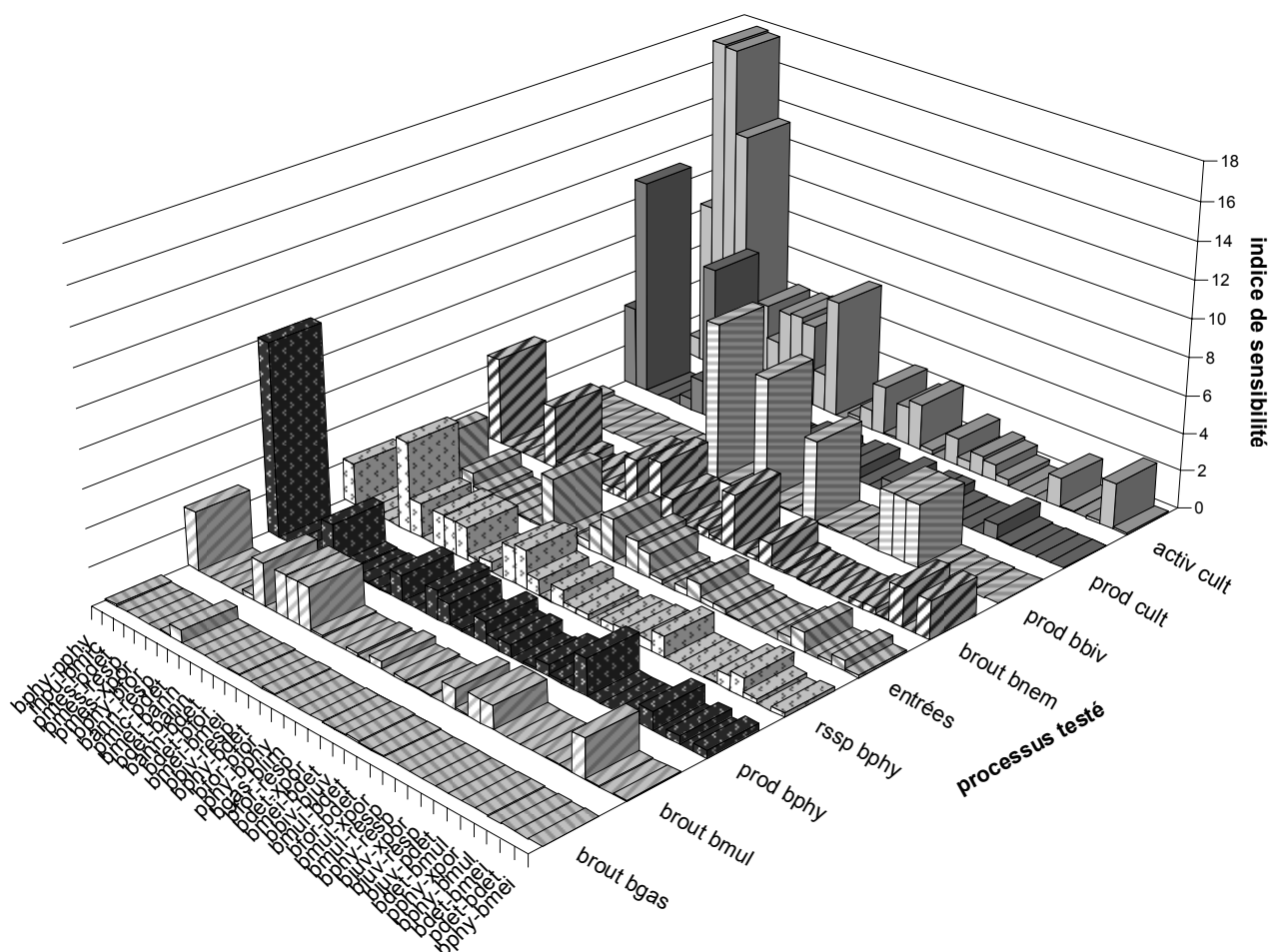


Figure IV.6 : résultat des analyses de sensibilité menées sur les paramètres du modèle de la vasière de Brouage. Les paramètres testés sont les suivants : l'activité totale des bivalves cultivés (abrégé en « activ cult »), leur production seule (« prod cult »), la production des bivalves (« prod bbiv »), le broutage des nématodes, des mullets et des gastéropodes sur le microphytobenthos (respectivement « brout bnem / bmul / bgas »), les entrées totales du système, la remise en suspension du microphytobenthos (« rssp bphy ») et la production nette de ce dernier (« prod bphy »). Les flux impactés sont référencés par le code : « compartiment de départ – compartiment d'arrivée ». L'impact sur chaque flux est mesuré par la somme des valeurs absolues des sensibilités de chaque saison. Ces dernières sont obtenues conformément à la formule exposée au chapitre II.3.(1) : il s'agit des moyennes des variations observées pour diverses valeurs du paramètre. Les flux (respectivement les paramètres) sont classés par impact global (somme des indices sur les paramètres, respectivement sur les flux) décroissante.

La comparaison des flux de consommation des vecteurs biotiques avec des données issues de la littérature a mis en évidence le manque de données que nous avons sur ces compartiments. Concernant la consommation par les poissons brouteurs (essentiellement les mullets), par exemple, la comparaison de nos résultats de calcul avec des évaluations de terrain menées au Portugal (Almeida 2003) a montré que nous avons sans doute surévalué l'activité de ce compartiment. S'il est très difficile d'évaluer les populations de poissons sur le terrain,

Encart n°IV.5
Flux annuels des modèles Br et Aig

D	A	Br20	Br16	Aig
		gC.m ⁻² .an ⁻¹		
Input	pphy	279.15	279.15	202.86
	pmic	9.85	9.85	46.51
	pmes	31.64	31.64	0.00
	pbac	177.49		
	pdoc	2 023.2	3 888	2 154
	ppoc	1 687.7		
GPP	pphy	283.06	283.06	251.46
	pmic	13.76	13.76	56.88
	pmes	34.89	34.89	5.32
	pbac	430.42		
	pdoc	1 505.6	3 224	968.6
	ppoc	1 288.3		
	bbac	48.40		
	bdoc	29.16	302.83	368.58
	bdoc	29.16	302.83	368.58
	bpoc	225.27		
GPP	bphy	42.83	42.83	45.38
	bbac	250.07	322.79	0.00
	bpoc	0.00		
	pphy	46.92	46.92	0.00
	pbac	30.21	334.38	600.02
	bpoc	301.37		
	pmic	2.80	XXX	XXX
	pdoc	0.00	XXX	XXX
	bpoc	196.10	XXX	XXX
GPP	bcult	20.15	20.15	0.41
	bjuv	2.14	2.14	0.13
	bmul	17.04	17.04	79.35
	blim	0.64	0.64	0.09
GPP	pphy	16.08	16.08	8.38
	bphy	469.75	469.75	418.63
GPP	pphy	0.00	0.00	0.00
	pmic	0.00	0.00	0.00
	pbac	0.00		
	pdoc	23.47	23.47	64.68
	ppoc	0.00		
GPP	bphy	53.57	53.57	81.95
	bfor	12.67	12.67	3.37
	bbac	6.26		
	bdoc	0.00	44.36	36.56
	bpoc	38.09		
GPP	pphy	6.95	6.95	4.74
	pmic	0.00	0.00	0.00
	pmes	0.00	0.00	0.00
	pbac	0.00		
	pdoc	1.75	1.75	8.56
	ppoc	0.00		
GPP	bphy	163.52	163.52	0.00
	bfor	0.89	0.89	0.00
	bmei	13.31	13.31	0.00
	bbac	24.13		
	bdoc	27.14	83.69	153.41
	bpoc	32.42		
GPP	pphy	0.00	0.00	0.00
	pmic	0.00	0.00	0.00
	pbac	0.00		
	pdoc	57.96	60.15	114.82
	ppoc	2.19		
	bphy	0.00	0.00	10.48
	bfor	0.00	0.00	0.00
	bbac	0.00		
	bdoc	0.00	34.53	38.73
	bpoc	34.53		

D	A	Br20	Br16	Aig
		gC.m ⁻² .an ⁻¹		
GPP	bphy	11.90	11.90	12.92
	bbac	0.00		
	bdoc	0.00	46.09	0.00
	bpoc	46.09		
GPP	bphy	0.00	0.00	19.27
	bfor	0.00	0.00	6.02
	bmei	12.12	12.12	20.15
	bann	4.22	4.22	6.97
	bbac	0.00		
	bdoc	0.00	7.32	13.86
	bpoc	7.32		
GPP	bphy	0.00	0.00	0.00
	bfor	0.00	0.00	5.32
	bmei	0.00	0.00	0.00
	bbiv	6.08	6.08	15.79
	bgas	3.81	3.81	1.23
	bann	0.00	0.00	0.00
	bart	2.24	2.24	5.30
	bbac	0.00		
	bdoc	0.69	3.86	25.53
	bpoc	3.18		
GPP	pphy	0.00	0.00	0.00
	pmic	0.00	0.00	0.00
	pbac	0.00		
	pdoc	189.45	290.09	17.12
	ppoc	100.64		
GPP	bmei	0.00	0.00	0.00
	bbiv	3.99	3.99	0.45
	bgas	1.73	1.73	0.00
	bann	0.00	0.00	0.00
	bart	1.41	1.41	0.00
GPP	bphy	18.92	18.92	130.65
	bfor	0.00	0.00	0.00
	bmei	17.80	17.80	0.00
	bbac	0.00		
	bdoc	0.00	20.08	133.84
bpoc	20.08			
GPP	bbiv	1.89	1.89	0.16
	bgas	0.26	0.26	0.06
	bann	0.00	0.00	0.06
	bart	0.00	0.00	0.01
GPP	pdoc/pdet	330.71	330.71	481.63
	bdoc/bdet	502.51	722.65	183.27
GPP	pphy	0.32	0.32	0.00
	bphy	97.81	98.95	0.00
	pmic	8.80	14.54	46.56
	bfor	29.41	35.78	12.19
	pmes	3.05	4.35	6.19
	bmei	113.61	186.75	61.36
	bbiv	50.58	61.15	132.61
	bgas	30.07	41.52	2.58
	bann	11.27	13.61	16.03
	bart	6.58	9.54	15.74
	cult	69.17	245.86	15.19
	bjuv	0.85	1.43	0.09
	bmul	3.55	17.38	79.66
	pbac	0.00	XXX	XXX
	bbac	24.04	XXX	XXX

D	A	Br20	Br16	Aig
		gC.m ⁻² .an ⁻¹		
GPP	pphy	0.00	XXX	XXX
	bphy	1.14	XXX	XXX
	pmic	2.93	XXX	XXX
	bfor	6.36	XXX	XXX
	pmes	1.31	XXX	XXX
	bmei	73.14	XXX	XXX
	bbiv	10.57	XXX	XXX
	bgas	11.45	XXX	XXX
	bann	2.34	XXX	XXX
	bart	2.96	XXX	XXX
	cult	176.69	XXX	XXX
	bjuv	0.58	XXX	XXX
	bmul	13.83	XXX	XXX
	blim	0.43	0.43	0.06
	GPP	pphy	0.80	0.80
bphy		126.98	126.98	117.97
pmic		5.02	5.02	7.75
bfor		61.25	61.25	94.99
pmes		1.10	1.10	1.79
bmei		31.44	31.44	71.90
bbiv		21.57	21.57	15.02
bgas		10.67	10.67	9.05
bann		5.83	5.83	43.22
bart		2.80	2.80	32.12
cult		24.08	24.08	1.52
bjuv		3.57	3.57	0.22
bmul		22.38	22.38	105.48
blim		1.07	1.07	0.15
pbac / pdet		297.64	297.64	433.46
bbac / bdet	179.81	179.81	164.95	

Flux annuels pour les modèles non agrégé (Br20) et agrégé (Br16) de Brouage et pour le modèle de l'Aiguillon (Aig). Les abréviations désignant les compartiments sont présentées dans le Tableau IV.2. Les modèles Br16 et Aig sont utilisés pour le calcul et la comparaison des indices de l'analyse des réseaux, les trois modèles sont utilisés pour le calcul des indices basés sur l'utilisation des chaînes de Markov (IV.C.2).

BIOMASSES (gC.m ⁻²)			
pphy	0.25	0.25	0.47
bphy	3.13	3.13	3.13
pmic	0.01	0.01	0.02
bfor	2.67	2.67	0.70
pmes	0.04	0.04	0.08
bmei	1.14	1.14	0.99
bbiv	2.78	2.78	2.36
bgas	1.11	1.11	2.20
bann	0.59	0.59	0.87
bart	0.43	0.43	0.57
bcoy	6.95	6.95	1.36
bjuv	0.19	0.19	0.01
bmul	0.01	0.19	0.01
blim	0.01	0.01	0.01
pbac/pdet	0.16	2.93	5.00
bbac/bdet	0.85	6.85	5.00
pdoc	1.94		
bdoc	3.00		
ppoc	0.84		
bpoc	3.00		

Biomasses moyennes annuelles utilisées pour le calcul des coefficients de l'analyse des réseaux et des éléments de la matrice markovienne (partie IV.C.2).

le comptage des oiseaux en revanche a été réalisé sur les deux sites. Mais là encore, l'évaluation de leur consommation est sujette à discussion. Les travaux en cours permettront de quantifier localement les prises alimentaires de certaines espèces, notamment celle du Bécasseau maubèche (Bocher comm. pers.), mais pour le moment, les calculs issus de la littérature varient d'un facteur 10 selon les formules employées.

Afin d'approfondir l'analyse des résultats, nous avons utilisé un certain nombre d'indices de l'analyse des réseaux. Ceci a permis deux types de comparaisons :

- celle des modèles Aig et Br saisonniers et annuels entre eux (tableau IV.3)
- celle des modèles Aig et Br annuels avec d'autres modèles publiés (encart IV.6)

Remarque 1 : Les modèles annuels ayant servi au calcul des indices sont présentés dans l'encart IV.5.

Remarque 21 : l'explication des indices utilisés peut être retrouvée en partie II.C et dans l'article Leguerrier et al. (En correction).

	Aig s1	Aig s2	Br s1	Br s2	Aig A	Br A
	gC.m ⁻² .month ⁻¹				gC.m ⁻² .y ⁻¹	
TST benthique	81	66	161	156	899	1 920
TST pélagique	54	47	40	23	612	384
sédimentation	73	59	54	72	811	749
Remise en suspension	25	27	46	21	309	432
<i>balance</i>	48	33	8	51	502	318
Importations totales	261	201	363	431	2 831	4 695
Exportations totales	256	208	361	433	2 831	4 695
TST ("Total System Throughput")	751	607	1 026	1 139	8 295	12 874
Production nette du système : PNS	-64	-45	-24	-19	-673	-263
PNS qualitative	2 481	2 040	384	2 150	27 562	12 734
Nombre total de niveaux trophiques	4	4	4	3	4	4
Niveau Trophique des annélides	2.45	2.43	2.61	2.69	2.44	2.63
Niveau Trophique des arthropodes)	2.47	2.46	2.63	2.86	2.47	2.72
Niveau Trophique des poissons juvéniles	3	3	3.17	3	3	3.14
Niveau Trophique des muets	2	2	2	2.39	2	2.31
Niveau Trophique des limicoles	3.11	3.11	3	3	3.11	3
Efficacité Trophique (entre les niveaux 1 et 2)	28.50%	24.30%	16.50%	15.80%	27%	16.20%
Efficacité Trophique (entre les niveaux 2 et 3)	5.69%	6.32%	4.47%	7.02%	5.89%	5.60%
Efficacité Trophique (entre les niveaux 3 et 4)	0.04%	0.11%	4.54%	0	0.06%	2.30%
Détritivore / Herbivore	4.77	5.01	5.98	7.50	4.85	6.55
"average path length"	1.89	1.96	1.82	1.62	1.92	1.73
Indice de recyclage (FCI)	13.6%	14.1%	23.0%	11.3%	14.9%	19.2%
Nombre de cycles	25	24	44	31	26	48
<longueur des cycles>	2.68	2.55	3.5	2.93	2.65	3.46
Ascendance (A)	1 015	803	1 308	1 578	10 878	16 615
Capacité de développement (C)	3 199	2 631	3 949	3 952	35 847	48 301
Ascendance Relative (A/C)	31.7%	30.5%	33.1%	39.9%	30.3%	34.4%
Redondance / C	32.6%	33.5%	37.6%	31.4%	33.5%	36.1%
Ascendance Relative interne (A interne/C interne)	20.4%	19.2%	15.3%	22.2%	18.7%	16.3%

Tableau IV.3: calcul d'indices globaux de l'analyse des réseaux pour les modèles saisonniers (saison estivale s1, saison hivernale s2) et annuels (A) de réseaux trophiques en mètres carrés moyens à l'Aiguillon (Aig) et à Brouage (Br). Les modèles annuels utilisés pour ces calculs sont présentés dans l'encart IV.5.

Encart n°IV.6**Indices de l'analyse des réseaux calculés pour différents modèles annuels**

	Pérou ²	Swartkops (estuaire) ^{2,3}	Ems (estuaire) ^{2,3}	Ythan (estuaire) ¹	Ythan (estuaire) ³	Kromme (estuaire) ³	Narragansett (baie) ⁴	Delaware (baie) ¹	Chesapeake (baie) ⁴	Chesapeake (baie) ²	Mer Baltique ⁵			Mer Baltique ²
lieu		SE Afrique, Océan Indien	Mer de Wadden	Aberdeen, Ecosse		Océan Indien		Côte Est USA						Baltic Proper (bassin)
details	upwelling	petit, peu profond, tempéré, turbide	Peu profond, grandes étendues intertidales	sable	sable	sable marais, vases				Zone soumise aux courant de marée	Baltic Proper	Baie de Bothnie	Mer de Bosnie	Estuaire non tidal
N cpt	16	15	15	12	14	15	14	14	13	15	12	12	12	15
PNS	1 990	-363	23	424	340	-203	87	78	-292	-256	83	13	42.05	-4.3
PNSQ	49 870	1 968	61	1354	841	-78	399	205	142	3697	267	34	1 244	60
FCI	3.6%	43.8%	30.0%	26.9%	25.5%	25.9%	48.2%	37.3%	24.1%	30.5%	20.9%	13.2%	26.6%	20.3%
D/H	0.36	10.18	2.05	15.18	13.26	22.53	8.10	3.40	6.90	12.10	1.32	1.27	1.84	1.46
PP Eff	0.78	0.40	0.98	0.26	0.08	0.91				0.41	0.47	0.47	0.52	0.71
versD/TST	0.40	0.70	0.47	0.29	0.53	0.62				0.52	0.26	0.30	0.24	0.31
A/C	47.6%	28.0%	38.3%	58.1%	34.4%	33.7%	33.5%	33.4%	31.3%	49.5%	42.8%	44.4%	43.0%	55.6%
R/C	26.7%	35.9%	36.3%	24.6%	33.6%	34.0%	41.5%	39.3%	36.1%	28.1%	32.6%	31.2%	33.5%	22.0%
Ai/Ci	45.2%	30.4%	37.5%	49.0%	33.8%	29.4%	31.6%	31.2%	29.7%	35.0%	40.8%	35.5%	42.2%	39.7%
NPP/B	47.21	1.67	11.06	1.04	4.81	3.95	24.23	28.23	30.30	24.85	18.92	25.89	13.43	16.73
GPP/Rsp	1.58	0.71	1.28	0.63	1.66	0.07	1.28	1.26	0.53	0.70	1.82	1.73	1.50	0.98
NPP/Rsp	2.28	0.63	1.12	0.63	2.12	0.04				0.43	1.67	1.54	1.32	0.82
APL	2.24	3.95	3.42	2.45	2.86	2.38	4.20	2.80	3.30	3.62	2.78	2.33	3.23	3.19
N(NT)	8	6	5	4	6	6				6	7	7	7	7

	Baie de Tongoy ⁶					Estuaire de la Seine ⁷		Lagon d'Orbetello ⁸		Benguela ²			Benguela ⁹			Aig	Br (16)	
lieu	Chili					France		Italie		SE Atlantic Ocean (Africa)							Cette étude	
Détails	herbiers	Sables grossiers	sable	vase	totale	secteurs poly / meso- & holigohalins		année 1995	année 1996	upwelling sud	Système Nord (SN) décade 70's		SN décade 80's	SN décade 90's				
N cpt	17	19	16	12	24	15		12	12	16	17	17	17					
PNS	202	380	-148	178	215	230		252	190	99	245	50	178	-673	-263.25			
PNSQ						99343		-556	-394	381				27562	12734			
FCI	3.0%	2.1%	4.0%	4.0%	2.6%	16.1%		7.1%	7.3%	1.6%	2.8%	22.1%	9.5%	14.9%	19.2%			
D/H						2.52				3.51				4.85	6.55			
PP Eff										0.24				0.85	0.63			
versD/TST										0.28				0.34	0.37			
A/C	31.1%	30.4%	27.4%	32.7%	28.0%	34.8%		30.2%	30.3%	50.6%	41.7%	23.9%	31.7%	30.3%	34.4%			
R/C										28.0%				33.5%	36.1%			
Ai/Ci	21.0%	21.0%	19.0%	22.0%	19.8%	23.2%		20.3%	20.2%	45.0%				18.7%	16.3%			
NPP/B						38.26				37.9	27	20	16	22.5	20.8			
GPP/Rsp						1.37				1.81	4.95	1.17	3.57	0.39	0.67			
NPP/Rsp										1.59				0.32	0.61			
APL	2.41	2.39	2.55	2.49	2.41			2.77	2.81	2.54	2.27	3.26	2.63	1.92	1.73			
N(TL)	6	6	6	6	6	5		5	5	8				4	4			

Indices de l'analyse des réseaux calculés sur des modèles annuels de réseaux trophiques. Références : 1 – Baird & Milne 1981, 2 – Baird et al. 1991, 3 – Baird & Ulanowicz 1993, 4 – Monaco & Ulanowicz 1997, 5 – Sandberg et al. 2000, 6 – Ortiz & Wolff 2002a, 7 – Rybarczyk & Elkaïm 2003, 8 – Brando et al. 2004, 9 – Heymans et al. 2004. AA désigne l'Anse de l'Aiguillon et VB désigne la vasière de Brouage. Les indices utilisés sont pour la plupart décrits en partie II.C, et tous dans Leguerrier et al. (soumis, en annexe). N cpt est le nombre de compartiments, PNS(Q) la Production Nette du Système (qualitative), FCI est l'indice de recyclage, D/H le rapport des flux détritivores sur les flux herbivores, « versD » désigne la somme des flux dirigés vers les compartiments détritivores, le TST : « Total System Throughput » est la somme de tous les flux du système, A(i) est l'ascendance (interne), C(i) la capacité de développement (interne), R la redondance. PP désigne la production primaire, PP Eff son efficacité (production nette / consommation par les herbivores), NPP la PP nette, GPP la PP brute. B désigne la biomasse totale du système et Rsp sa respiration. APL est la longueur moyenne des chemins (« Average Path Length ») et N(NT) est le nombre de niveaux trophiques.

La plupart des indices utilisés ont été décrits dans la partie II.C. Il reste cependant à expliquer le calcul que nous avons appelé « échanges de qualité » dont le bilan donne la « production nette qualitative » des tableaux IV.3 et de l'encart IV.6. En effet, sur la base des coefficients multiplicatifs utilisés pour le calcul de l'Exergie (Jorgensen et al. 1995), chacun des flux d'échanges avec l'extérieur a été multiplié par le poids correspondant à la qualité de son constituant. Ainsi, malgré une importation nette de matière, les systèmes exportent du matériel énergétiquement de meilleure qualité que celui qu'ils ont importé, et ce pour chaque saison. L'exportation qualitative est cependant plus faible à Brouage en saison estivale, alors que le TST est toujours plus fort sur ce site que sur celui de l'Aiguillon : le système de Brouage fonctionne en circuit plus fermé l'été et utilise localement les ressources qui lui sont apportées. Il faut noter aussi que la production ostréicole obtenue dans ce modèle est exclusivement récoltée en hiver, ce qui induit un déséquilibre alors qu'il existe aussi une production estivale, certes plus faible mais non négligeable (Bodoy, comm. pers.).

Le modèle de la vasière de Brouage fait d'ailleurs apparaître deux saisons très contrastées avec en saison hivernale la perte d'un niveau trophique, la baisse du taux de recyclage, du nombre de cycles et de leur longueur moyenne, en plus de la baisse de production qualitative évoquée ci-dessus. D'après Baird & Ulanowicz (1989), ces diminutions suggéreraient une diminution du stress imposé au système, ce qui paraît étonnant au vu du doublement de la population des limicoles, mais on observe aussi une diversification des régimes alimentaires, et une très forte augmentation de l'activité et de l'efficacité de production de la méiofaune pendant cette période. C'est ce dernier compartiment qui semble responsable de ce changement de structure : cela confirme d'une part son importance potentielle dans la structuration des réseaux trophiques (Schmid-Araya et al. 2002), mais appelle aussi d'autre part une vérification au niveau expérimental sur le terrain.

Ces indices ont été calculés pour les modèles annuels, afin de les comparer à une sélection de modèles annuels et équilibrés publiés, sur lesquels, lorsque cela était possible, les mêmes évaluations ont été faites. La comparaison des deux systèmes annuels avec ces autres modèles (encart IV.6) a permis de mettre en avant différentes caractéristiques :

- une importation nette de matière en termes quantitatifs, mais une forte production qualitative,
- des systèmes peu stressés en comparaison d'autres baies ou estuaires, comme en témoignent leurs faibles taux de recyclage (FCI) (Baird & Ulanowicz

- 1991), mais en contrepartie peut-être moins aptes à réagir aux perturbations (Vasconcellos et al. 1997),
- une grande diversité de ressources d'après leur taux de consommation détritivore comparée à la consommation herbivore (D/H) moyen associé à une forte efficacité de production primaire,
 - les fortes différences entre Ascendance relative et Ascendance relative interne (A/C et A_i/C_i) suggèrent une forte dépendance aux facteurs externes (Baird et al. 1991), et les faibles valeurs observées pour le facteur A/C une bonne capacité d'adaptation d'après (Heymans et al. 2002), ce qui semble contrebalancer l'hypothèse émise d'après leurs faibles taux de recyclages,
 - la maturité, difficilement évaluable (voir partie II.C), peut être considérée comme intermédiaire, en recoupant des comparaisons d'indices comme les rapports de production primaire / biomasse et de production primaire / respiration du système, ainsi que leurs faibles nombres de niveaux trophiques.

Ainsi, à l'aide de la modélisation et sur la base des indications données par l'analyse des réseaux, on peut pousser plus loin la comparaison de deux sites voisins géographiquement et morphologiquement. Les fonctionnements globaux font apparaître une saisonnalité marquée à Brouage, mais pas à l'Aiguillon, ce qui peut être dû à une différence de fonctionnement intrinsèque ou à une différence des niveaux de connaissances acquises sur ces deux sites. Les taux de recyclage relativement faibles dans les deux milieux et les fortes importations nettes de matière semblent remettre en question la notion de milieu productif que l'on énonçait au départ, et pencher plutôt en faveur d'une description de milieux « transformateurs », comme en témoigne l'indice de qualité créé.

2. Comparaison des systèmes à l'aide des indices intégrateurs (chaînes de Markov)

Pour aller plus loin dans la comparaison des deux systèmes, notamment à l'échelle de leur organisation interne et de l'importance relative de leurs compartiments, nous avons appliqué la méthode mise au point à partir de l'étude des chaînes de Markov (Leguerrier et al. soumis, chapitre II.D)

A partir des deux modèles saisonniers obtenus, les modèles annuels sont reconstruits afin de calculer les indices de temps et taux de transfert et de retour à l'aide de chaînes de Markov, méthode basée pour le moment sur des systèmes en équilibre (ce qui est le cas du modèle annuel, mais pas de ses subdivisions saisonnières). L'encart IV.5 présente les trois modèles auxquels a été appliquée la méthode décrite :

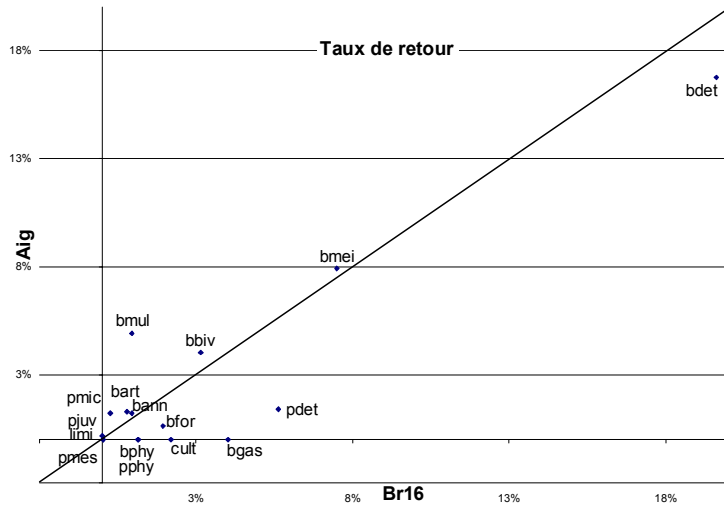
- « Br20 », modèle du réseau trophique de la vasière de Brouage dont les flux ont été calculés par analyse inverse,
- « Br16 », modèle précédent agrégé selon le schéma *a priori* commun aux deux modèles (Aiguillon et Brouage),
- « Aig », modèle du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon dont les flux ont été calculés par analyse inverse.

Afin de comparer les deux systèmes, il est important de se baser sur des modèles conceptuels identiques ou du moins les plus proches possible. Ce sont donc les modèles Br16 et Aig qui sont utilisés pour cette comparaison.

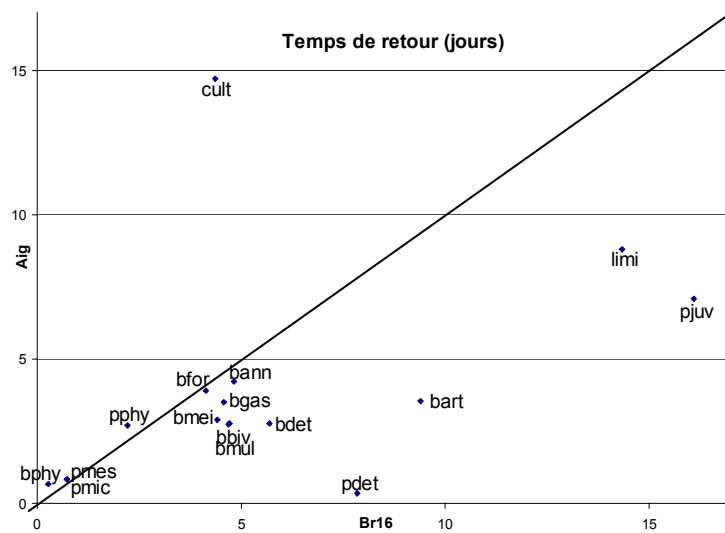
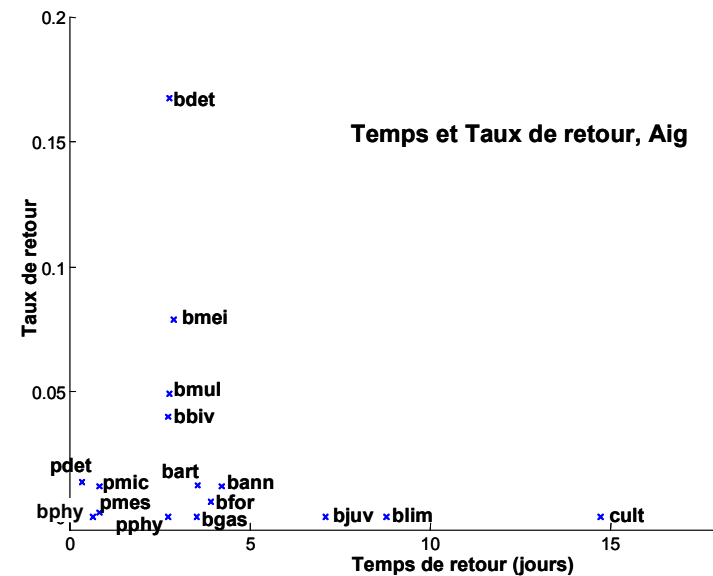
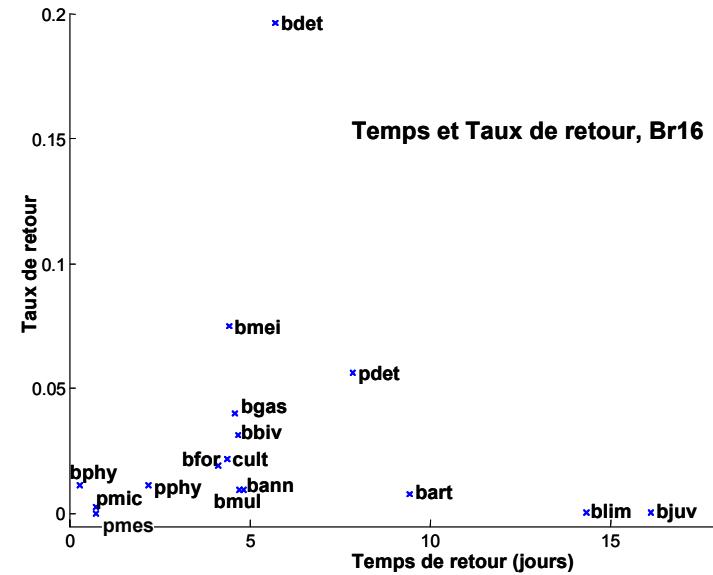
L'intégralité des indices de temps et taux de transfert entre les compartiments est présentée en annexe B. Dans un premier temps, les termes diagonaux de ces tableaux sont étudiés en priorité : il s'agit des temps et taux de retour, qui permettent de classer les compartiments en fonction de leur implication dans le recyclage de la matière. Le tracé des temps et taux de retour dans le plan (Brouage, Aiguillon) permet de comparer directement les deux systèmes dans une vision globale, et aussi de pouvoir identifier les compartiments qui participent le plus à ces indices globaux. Les indices intégrateurs présentent l'intérêt de donner, dans un même calcul, les liens entre compartiments en termes d'intensité et de délai, ainsi leur représentation dans le plan (temps, taux) permet de caractériser individuellement chaque compartiment. Ensuite, à l'aide des temps et taux de passage entre compartiments, on

Encart IV.7

Comparaison des deux systèmes Aig et Br16 par leurs Temps et Taux de Retour



Taux de retour obtenus pour les compartiments des modèles Aig et Br16. La droite représente les valeurs égales pour les deux modèles.



Temps de retour obtenus pour les compartiments des modèles Aig et Br16. La droite représente les valeurs égales pour les deux modèles.

crée des réseaux intégrateurs, c'est-à-dire faisant apparaître les liens « totaux » ou « intégrés » (directs et indirects) entre compartiments.

Les temps de retour sont globalement plus longs à Brouage qu'à l'Aiguillon (encart IV.7), pour des taux de retour plus forts. Qualitativement, ceci est en accord avec les résultats du tableau IV.3, qui montre pour le modèle annuel de Brouage :

- un taux de recyclage plus fort
- un nombre de cycles plus grand
- des cycles en moyenne plus longs

que pour le modèle annuel de l'Aiguillon. Les taux de retour plus forts ont pour conséquence un plus fort taux de recyclage global (un plus fort FCI) et les temps de retour plus longs ont pour origine des cycles de plus grande longueur.

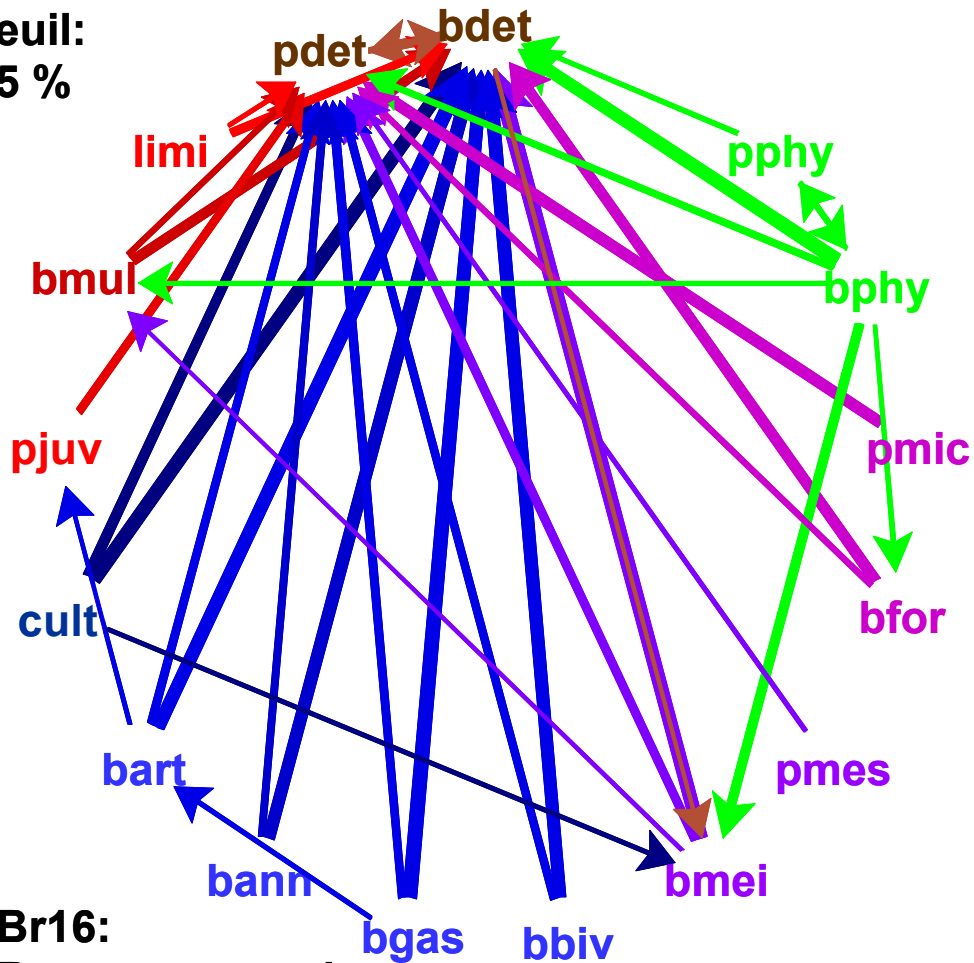
En terme de taux de retour, les compartiments de la méiofaune et des détritiques benthiques sont en tête pour les deux modèles, avec des valeurs proches. Leurs temps de retour, de plus, sont relativement rapides, et plus rapides à l'Aiguillon qu'à Brouage. Certains compartiments se détachent de la diagonale: il s'agit notamment des détritiques pélagiques, qui ont un taux de retour plus fort à Brouage, et les mulets et bivalves, qui ont un taux plus fort à l'Aiguillon. En terme de temps de retour, ils sont aussi plus lents à Brouage qu'à l'Aiguillon. Les bivalves cultivés se caractérisent par un temps de retour court à Brouage et long à l'Aiguillon : notons que les analyses de sensibilité avaient mis en avant l'influence de ce compartiment sur le modèle de Brouage, mais que cet impact s'exerçait dans une moindre mesure à l'Aiguillon.

La représentation des temps et taux de retour dans le plan (Temps vs Taux, encart IV.7) permet de mettre en valeur les compartiments les plus impliqués dans le recyclage : dans le coin supérieur gauche se trouvent les compartiments à temps de retour court et taux de retour fort. Ce sont des compartiments impliqués dans des cycles courts et auxquels la matière revient en grande quantité. Certains sont communs aux deux modèles : les détritiques benthiques, la méiofaune les bivalves. Certains apparaissent en plus à Brouage: les détritiques pélagiques et les gastéropodes, alors que les mulets apparaissent en plus à l'Aiguillon. La consommation des mulets a été limitée, pour le modèle de Brouage, par des études de terrain (Fizzala 2001), alors qu'aucune contrainte n'était imposée à ce compartiment dans le modèle de l'Aiguillon, ce qui en faisait une « boîte noire ». Les observations concernant les mulets à l'Aiguillon doivent donc être considérées comme des résultats purement mathématiques, à vérifier sur le terrain, d'autant qu'on voit que leur valeur a son importance dans la description du

Encart IV.8

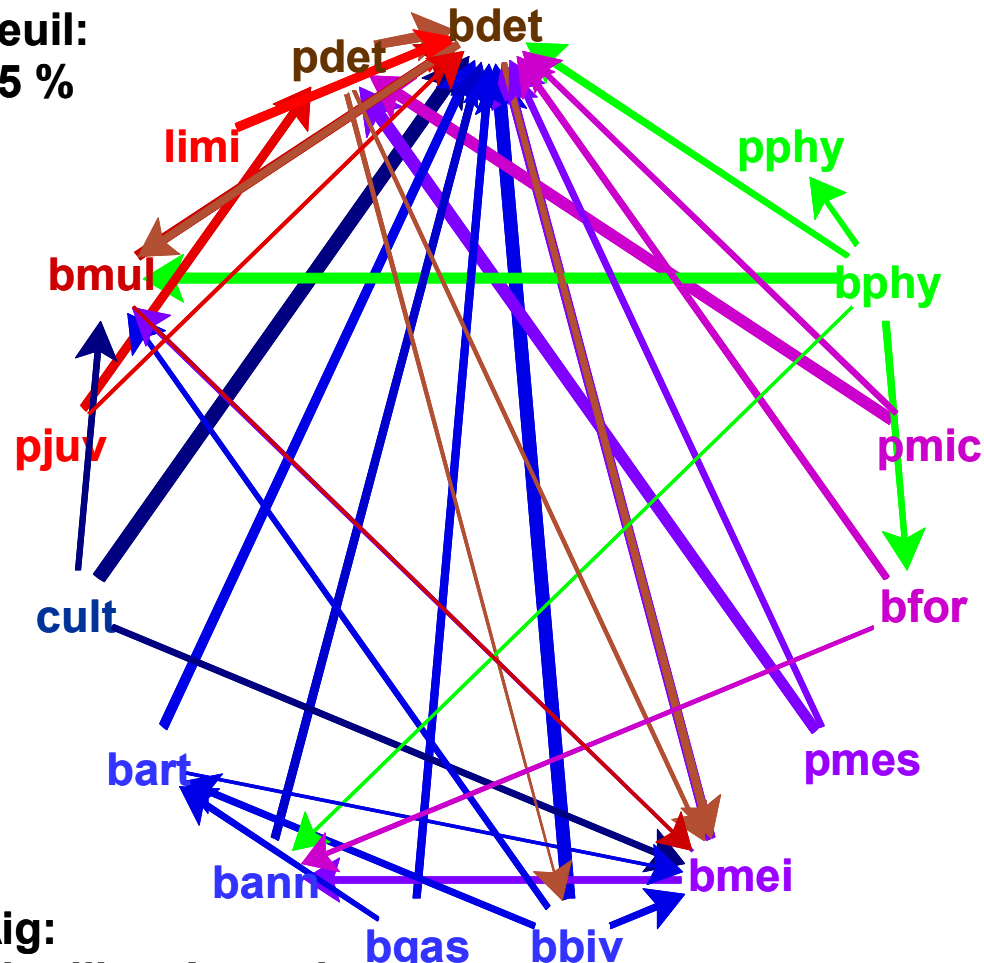
Modèles en flux de carbone et liens indirects dominants pour les modèles annuels de Brouage et l'Aiguillon

seuil:
15 %



Br16:
Brouage annuel

seuil:
15 %



Aig:
Aiguillon Annuel

Les 15% liens les plus forts entre les compartiments sont indiqués dans la couleur du donneur. Les abréviations utilisées sont celles du tableau IV.2.

fonctionnement du système : ont-il dans les faits l'impact que l'on serait tenté de leur prêter au vu de ces résultats ?

Les limicoles comme les juvéniles de poissons apparaissent dans les deux modèles peu impliqués dans le recyclage : temps longs, taux faibles. Ce sont les compartiments qui ont les plus hauts niveaux trophiques (tableau IV.3), et qui sont donc en « bout de chaîne ». La cohérence des temps et taux de retour avec la connaissance intuitive que l'on a du système et les autres indices de l'analyse des réseaux (niveaux trophiques, taux de recyclage) est donc vérifiée : de forts taux de retour sont associés à des compartiments fortement impliqués dans le recyclage, des temps de retour long désignent les niveaux trophiques supérieurs.

Les « réseaux intégrateurs » sont créés en sélectionnant les principaux liens entre compartiments. Le choix s'est porté sur les liens dits « forts », c'est-à-dire les 15% premiers. L'encart IV.8 présente ces réseaux intégrés pour chacun des deux modèles Br16 et Aig. Ces schémas confirment l'importance du compartiment des détritiques pélagiques pour le modèle Br16, comparé au modèle Aig : son implication dans le recyclage est ici illustrée par le grand nombre de liens entre ce compartiment et le reste du réseau. De même, les compartiments des mulets et de la méiofaune reçoivent plus de liens dans le modèle Aig que dans le modèle Br16. Ces schémas mettent aussi en évidence l'importance du microphytobenthos pour chacun des deux systèmes. En effet, ce compartiment se nourrit de nombreux autres, et peut donc être considéré comme un « moteur » de ces systèmes.

De tels schémas, s'ils ne remplacent pas les études d'impact plus poussées ou la mise en place de modèles dynamiques, permettent toutefois de mettre en évidence les compartiments principaux dans le fonctionnement des systèmes et de prévoir, au vu des chemins suivis par la matière, quels seraient les compartiments les plus touchés par une perturbation, par exemple. Ainsi, on s'attend à ce que le compartiment de la méiofaune soit à la fois influencé par le système et influence celui-ci à Brouage, mais surtout influencé par les autres compartiments à l'Aiguillon. Une perturbation exercée au niveau du microphytobenthos aura vraisemblablement des répercussions sur l'ensemble des deux réseaux trophiques. Les compartiments des foraminifères, des mulets et des détritiques devraient être en particulier touchés dans les deux systèmes, la méiofaune plus spécifiquement à Brouage, et les annélides à l'Aiguillon. Enfin, l'importance des mulets en tant que récepteur de matière dans le réseau trophique de la vasière de l'Aiguillon doit poser la question de la validité de ce résultat. En effet, cette « boîte noire » se comporte dans les résultats

mathématiques comme un puits de matière, une sorte de « tampon » qui permet d'écouler la matière produite.

3. Bilan

Les résultats ont montré de grandes similitudes entre les deux sites, qui tous deux fonctionnent sur les mêmes bases : une production primaire essentiellement benthique, et une nette importation de matière. Cependant, s'ils importent de la matière, ces systèmes sont globalement exportateurs de « qualité » (la matière exportée est de meilleure qualité que la matière importée).

Une description globale de ces deux systèmes peut être esquissée en référence à Odum (1980) qui mettait en évidence trois propriétés des marais salés, que l'on retrouve ici pour deux vasières intertidales :

- La 'pompe tidale' est traduite ici par l'importation et l'utilisation de matière par le système. Cette importation se fait grâce au renouvellement des masses d'eau.
- Les échanges avec l'extérieur montrent une importation nette de détritiques et une production nette qualitative.
- Les régimes détritiques dominent le système.

Au-delà des similitudes entre les deux sites, des distinctions peuvent aussi être faites : l'utilisation des ressources est plus diversifiée à l'Aiguillon, et Brouage semble présenter une plus grande disparité saisonnière que l'Aiguillon, qui, au regard des résultats de l'analyse des réseaux, semble être un système plus « juvénile » que le premier. Ces résultats tendent à montrer l'intérêt de la séparation saisonnière du modèle, puisque de telles distinctions n'apparaissent pas en moyenne annuelle. Cependant, il faut aussi noter la différence de précision dans les données acquises sur les deux sites, l'Anse de l'Aiguillon étant étudiée depuis moins longtemps que la vasière de Brouage. Enfin, la séparation de l'année en deux saisons n'a pas fait apparaître de risque de déplétion de la réserve en nourriture par les limicoles présents l'hiver (réflexion menée sur la base des analyses de sensibilité qui ne montrent pas d'impact de la prédation des limicoles, et de la comparaison de celle-ci avec les biomasses présentes). Cependant, toute la macrofaune présente sur les sites avait été considérée comme disponible, et une distinction spatiale pourra confirmer ou non cette hypothèse : en effet, outre les profondeurs d'enfouissement des mollusques qui peuvent limiter leur disponibilité pour les oiseaux, ces derniers ne se répartissent pas uniformément sur les vasières, et certaines zones sont plus exploitées que d'autres.

Cette étude a donc mis en évidence les grandes similitudes qui existent entre le fonctionnement global de la vasière de Brouage et celui de la vasière voisine de l'Aiguillon, tout en pointant des différences marquées à l'échelle saisonnière. Le regroupement des données acquises sur chaque terrain dans des modèles synthétiques permet, à l'aide des indices de l'analyse des réseaux classiques complétés par de nouveaux calculs, de faire apparaître les propriétés émergentes des objets considérés qui n'apparaissent pas dans une simple juxtaposition des connaissances. Dans les deux modèles, les détritiques et la méiofaune sont des « plaques tournantes » pour les systèmes, car ils reçoivent de la matière de tous les autres compartiments et sont fortement impliqués dans le recyclage. Pour autant, si les systèmes sont en grande partie basés sur les détritiques (benthiques surtout), le microphytobenthos est quant à lui un moteur indispensable. Le caractère saisonnier est plus marqué dans le modèle de Brouage que dans celui de l'Aiguillon, mais la connaissance de ce dernier système est moins approfondie, et des études complémentaires permettraient d'affiner ces résultats.

D. INTEGRATION DE LA VARIATION SAISONNIERE AU MODELE

Le niveau de complexité choisi allant en augmentant, les questions posées sur le fonctionnement écologique et les réponses apportées se précisent. Cependant, on se heurte alors à des écueils techniques. La méthode a été mise au point et vérifiée, mais le modèle « spatial » couplant les trois zones identifiées de la vasière de Brouage n'a pu, dans le temps imparti, être mis en place car il reste un certain nombre de problèmes à surmonter.

1. Schéma a priori

La structuration spatiale de la vasière étant principalement due aux mouvements tidaux, une zone perpendiculaire au schorre est supposée représenter la vasière. Ce transect est subdivisé en trois zones d'après leurs caractéristiques physiques et biologiques : les zones L (« lower » zone de bas d'estran), M (« middle », zone de milieu d'estran) et U (« upper », zone de haut d'estran) sont décrites dans la partie III.J.3). Un modèle conceptuel à 60 compartiments est construit sur ces zones : il s'agit en fait de trois modèles reliés par des flux d'advection. L'analyse inverse est appliquée à ce modèle *a priori*, en couplant les deux saisons.

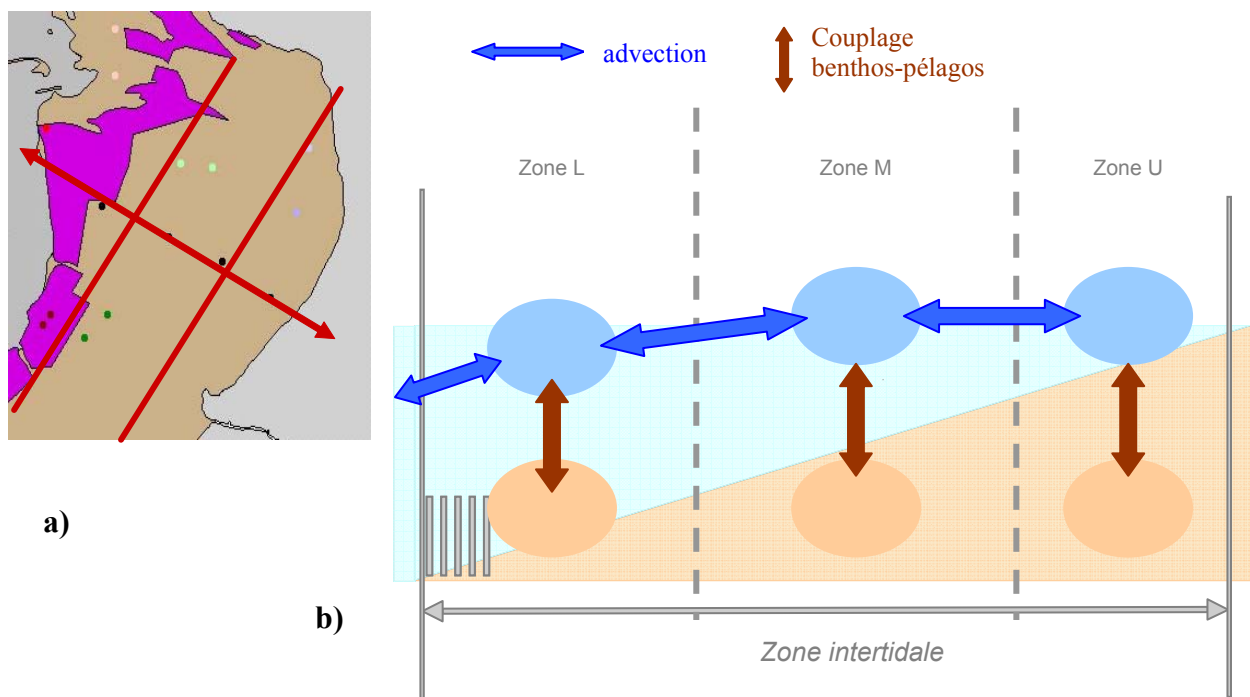


Figure IV.7 : (a) découpage de la vasière de Brouage en trois zones spatiales. (b) : représentation sommaire du modèle conceptuel : 60 compartiments, regroupés par zone et milieu (benthique ou pélagique), reliés par des flux biologiques et physiques : flux d'échanges entre compartiments de même zone et de même milieu, flux d'échanges entre milieux (filtration de la colonne d'eau, dépôt de fécès...) et flux d'échanges entre zone (advection) constituent un total de 435 flux *a priori*.

Le modèle global compte donc 435 flux entre 60 compartiments. Les 20 compartiments sont tous les mêmes pour les trois zones (tableau IV.4), excepté deux :

- la zone L abrite des moules de bouchots
- les zones M et U abritent des gastéropodes, absents de la zone L

abréviation	L	M	U	
bphy	x	x	x	microphytobenthos
pphy	x	x	x	phytoplancton et microphytobenthos en suspension
bpro	x	x	x	foraminifères du sédiment
ppro	x	x	x	ciliés et flagellés de la colonne d'eau
bmei	x	x	x	méiofaune (principalement nématodes)
pmes	x	x	x	mésozooplancton (principalement copépodes)
bbiv	x	x	x	bivalves
bgas	abs	x	x	annélides (et némerets)
bann	x	x	x	arthropodes
bart	x	x	x	gastéropodes (hydrobies)
bcul	x	abs	abs	huîtres cultivées
pjuv	x	x	x	poissons juvéniles
pmul	x	x	x	mulets
blim	x	x	x	limicoles et tadorne de belon
pvir	x	x	x	virus bactériophages de la colonne d'eau
bbac	x	x	x	bactéries du sédiment
pbac	x	x	x	bactéries de la colonne d'eau
bdoc	x	x	x	carbone organique dissout (<0.7 μ) du sédiment
pdoc	x	x	x	carbone organique dissout (<0.7 μ) de la colonne d'eau
bpoc	x	x	x	carbone organique particulaire du sédiment
ppoc	x	x	x	carbone organique particulaire de la colonne d'eau

Tableau IV.4 : compartiments du modèle de réseau trophique spatialisé. Les « x » symbolisent la présence des compartiments dans la zone (L, M ou U), « abs » leur absence. Les abréviations seront utilisées dans les tableaux et figures de résultats. Les biomasses sont données en annexe E1.

Les sous-systèmes L et M comptent chacun 162 flux entre leurs compartiments et entre leurs compartiments et les zones adjacentes, le sous-système U en compte 146 (en effet, les échanges pélagiques ne se font qu'avec la zone M). Le bilan des données a permis l'écriture d'un total de 477 « encadrements » (sous forme d'égalités ou d'inégalités simples ou doubles) auxquels s'ajoutent les 60 équilibres de masse annuels (Tableau IV.5, annexe E2).

	L			M			U			LMU		
	s1	s2	an	s1	s2	an	s1	s2	an	s1	s2	an
équations	15	3+14	1	8	3+7	1	8	3+7	1			
encadrements (min <u>et</u> max)	36	30	12	35	32	12	35	32	12	4	2	3
inégalités simples (min <u>ou</u> max)	21	22		15	14		15	14				
ΔB : encadrements	20			20			20					
équilibre annuel : équations			20			20			20			

Tableau IV.5 : structure du système d'équations et d'inégalités du modèle couplant 3 zones et 2 saisons. Les zones sont désignées par leurs abréviations (L, M, U), le sigle « LMU » désigne les contraintes appliquées à l'ensemble de la vasière, « s1 » désigne les contraintes pour la saison estivale, « s2 » pour la saison hivernale, « an » les contraintes annuelles. La notation « 3+n » pour les équations permet de distinguer les 3 équations particulières qui fixent les flux liés aux mulets à zéro pendant la saison hivernale.

2. Difficultés rencontrées

La validité de la méthode a été vérifiée sur des modèles de « démonstration » (modèles hypothétiques constitués de 9 (3x3) compartiments et 41 flux). Malgré cela, lors de son application à la résolution du système de la vasière de Brouage, certaines difficultés ont été rencontrées que nous n'avons à ce jour pas encore résolues. En effet, la résolution du calcul global n'a pas abouti à un résultat cohérent, semblant suggérer des incompatibilités entre équations. Afin de les identifier, plusieurs calculs intermédiaires ont alors été effectués :

- *le couplage des zones M et U en deux saisons donne un résultat satisfaisant.*
- *le couplage des zones L M et U sur une seule saison ne donne pas de résultat : le système se comporte comme s'il existait une incompatibilité entre les systèmes d'équations / inégalités*
- *le calcul simultané des deux saisons pour la seule zone L ne donne pas de résultat lorsqu'on impose les 6 contraintes annuelles limitant la consommation pendant la saison 2 par rapport à celle de la saison 1, les minima d'importation (calculés sur la base des concentrations dans le bassin et des débits), et d'exportation des bactéries pélagiques*
- *en revanche, le calcul couplé pour les deux saisons sur la zone L donne un résultat lorsqu'on élimine les encadrements ou minima incriminés*
- *en utilisant ce résultat pour contraindre les échanges entre les zones L et M dans le calcul couplé des zones M et U, une solution est obtenue*
- *pourtant, le couplage des trois zones, sans ces « contraintes problématiques », ne « fonctionne » toujours pas...*

C'est-à-dire que les contraintes semblent toutes compatibles, d'autant plus que les échanges avec l'extérieur ou entre zones devraient permettre de « faire tampon » (i.e. de rééquilibrer au besoin), puisque les systèmes sont compatibles au « niveau interne » (au sein de chaque zone) et que ces échanges physiques ne sont pas contraints. Le problème rencontré dans l'évaluation des flux de la zone L est sans doute d'ordre mathématique : au lieu d'un modèle équilibré, des flux négatifs sont obtenus. Ces flux sont très faibles en regard des flux liés aux bivalves cultivés par exemple (de l'ordre de 1 pour 100 000). Ces grandes disparités rendent peu fiable l'évaluation des flux les plus faibles. Des essais de pondération des flux avant leur calcul (après une évaluation préliminaire permettant de choisir cette pondération) n'ont pas permis de contourner ce problème. Il reste donc encore à régler la question des grandes disparités entre flux dans les modèles créés, afin d'obtenir une bonne évaluation des flux les plus faibles, qui ont leur importance dans le réseau.

Encart IV.9**Structure du système d'équations et d'inégalités utilisé pour le modèle de Brouage sur trois zones et deux saisons**

	Saison 1 (été)	Saison 2 (hiver)	Données annuelles
L (bas d'estran)	<i>0</i> 154 = 163-2-7	<i>3</i> 105 = 110-5	<i>20</i> 14 = 24 - 10
M (milieu d'estran)	<i>0</i> 141	<i>3</i> 92	<i>20</i> 28
U (haut d'estran)	<i>0</i> 141	<i>3</i> 92	<i>20</i> 26
3Z (pour tout l'estran)	<i>0</i> 8	<i>0</i> 4	<i>0</i> 6 (4 pour L)

Nombre d'équations (en italique) et d'inégalités du modèle spatialisé et « saisonnalisé » du réseau trophique de la vasière de Brouage. Les inégalités sont données en nombre total, i.e. un encadrement donne deux inégalités. Les différences correspondent aux contraintes non considérées pour le calcul en bas d'estran (zone L) : l'encadrement de l'exportation des bactéries en Ls1, les minima d'importation (7 en Ls1 et 5 en Ls2), les encadrements des consommations en saison 2 par rapport à la saison 1 (5 pour la zone L + celui des juvéniles)

Ce qui donne les deux systèmes :

	Saison 1 (été)	Saison 2 (hiver)	Données annuelles
L (bas d'estran)	162 = 154 + 8	109 = 105 + 4	18 = 14 + 4
M (milieu d'estran)	145 = 141 + 5	97 = 92 + 5	28
U (haut d'estran)	141	92	26
3Z (pour tout l'estran)	8	4	6

Nombre d'inégalités des systèmes utilisés pour le résultat intermédiaire présenté ici. Les inégalités globales sont adjointes aux systèmes séparés de la zone L et des zones M & U, d'où l'addition de 8, 4 et 4 inégalités pour la zone L. Les 5 inégalités ajoutées sur la zone M sont les limitations des apports de phytoplancton, protozoaires, zooplancton, bactéries et virus de la zone L (l'apport de matériel détritique n'est pas limité). 3 équations par saison hivernale sont à ajouter, ainsi que 20 équations annuelles par système (les équilibres annuels)

En conséquence, le calcul préliminaire ici présenté est le suivant (encart IV.9) :

- la zone L est d'abord modélisée en considérant toutes les équations sous forme de contraintes (sauf les 3 contraintes sur le mulot, voir tableau V.1), sans les 6 contraintes annuelles problématiques ni le minimum d'exportation des bactéries
- les zones M et U sont couplées dans un calcul spatial et saisonnier, en limitant les échanges entre les zones M et L (l'extérieur pour le système à deux zones considéré) par les résultats obtenus sur la zone L.

Ainsi, le modèle présenté peut servir de base pour une discussion écologique puisqu'il regroupe malgré tout l'ensemble des données acquises sur le site dans un modèle global, mais le couplage spatial n'est pas satisfaisant, et présente l'inconvénient que nous reprochions aux calculs découplés : l'interdépendance entre les zones n'apparaît pas comme si les échanges entre zone étaient réellement équilibrés par le modèle.

Nous exposons et discutons brièvement ici quelques résultats préliminaires, qui serviront de base à une seconde partie axée sur les perspectives écologique qui en découlent (V.B.2).

3. Résultats préliminaires

Remarque : Les résultats des calculs présentés ci-dessus sont donnés tout d'abord sous leur forme « brute » (ou presque : les calculs sont effectués en $\text{KgC.zone}^{-1}.\text{saison}^{-1}$ et les résultats sont présentés en unités facilitant les comparaisons : gC.jour^{-1} pour les flux entre zones (tableau V.5) et $\text{gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour les flux internes à chaque zone (encart IV.9).

Vision globale

La comparaison des activités dans les milieux benthique et pélagique donne les résultats escomptés et en accord avec les contraintes imposées : la saison estivale (saison 1) est globalement plus active que la saison hivernale (saison 2), et le milieu pélagique est de moins en moins représenté à mesure que l'on monte sur l'estran, puisque la colonne d'eau y est moins importante. L'activité très forte du zooplancton en bas d'estran est alimentée par une consommation sur les bactéries mais aussi par une boucle carnivore (cannibale) très forte. Une telle boucle est un artefact de calcul, qui provient de l'expression de la production dans les inégalités sous la forme « $P = C - R - F - E$ » (Cf. IV.A.1b) : le terme de consommation de ce compartiment sur lui-même est inclus dans la consommation, et donc compensé par de très forts flux de fécès et de respiration. Dans le milieu benthique, le microphytobenthos et les bactéries apparaissent comme très actifs, ce qui confirme le rôle du microphytobenthos dans le fonctionnement de la vasière, et pose la question de celui des bactéries benthiques. Ces dernières en effet sont consommées dans le système, surtout par les protozoaires benthiques

Encart IV.10
Flux internes du modèle spatialisé de Brouage

		L: 1500 m ²		M: 2000 m ²		U: 1000 m ²					
		s1	s2	s1	s2	s1	s2				
bbac		15	160.0	262.3	163	435.9	347.3	308	409.4	255	
bdoc	Enf.	16	111.9	158.6	164	105.9	150.2	309	41	58.04	
bpoc		17	412.1	584.1	165	250.1	354.5	310	206.1	292.1	
bphy	GPP	21	410.0	179.1	166	1288.3	406.9	312	658.7	253.0	
pphy		22	141.5	37.1	167	61.8	16.9	313	25.56	7.34	
bphy		23	613.7	435.8	168	247.1	37.1	314	103.4	0	
bpro		24	6.6	81.9	169	1.45	22.7	315	14.87	58.3	
bmei		25	21.8	22.4	170	1.61	41.8	316	28.68	104.6	
bann	bpro	26	0.5	0	171	0.13	0.37	317	0.24	0.9	
bbac		27			172	72.25	0.61	318	176.8	13.0	
bdoc		28			173			319		0	
bpoc		29			174		7.86	320		50.0	
pphy		30	72.4		175	17.50	0	321		0	
ppro		31			176		0	322		0	
pvir		32	2.5	0.98	177	0.35	0.08	323		0.01	
pbac	ppro	33	0.9	19.4	178	0.21	4.65	324		0.10	
pdoc		34	1181	469	179	62.93	35.55	325	3.35	3.29	
ppoc		35	0.0	0	180	0	0	326		0	
bphy		36	209.6	71.9	181	198.4	107.9	327	129.2	107.9	
bpro		37	5.0	25.1	182	5.43	0	328	0.00	0	
bmei	bmei	38	20.3		183	5.59	17.2	329	11.88	40.2	
bbac		39	89.0	100.2	184	54.96	38.2	330	55.54	110.4	
bdoc		40	40.8		185	0	0	331	0.00	0	
bpoc		41	82.8	77.1	186	7.69	16.9	332	9.91	77.1	
pphy		42	85.5	42.7	187	17.40	2.2	333	0.09	0.05	
ppro		43	49.2		188	0	0	334	0.00	0	
pmes	pmes	44	330.3	589.4	189	0	0	335	14.30	4.03	
pbac		45	370.4	67.96	190	0	0	336		0	
pdoc		46	0	0	191	0	0	337		0	
ppoc		47	0	0	192	0	0	338		0	
pphy		48	18.7		192	33.33	2.5	338	196.1	146	
ppro		49	0.0		193	0	0	339	19.01	6.57	
pbac		50			194	0	0	340	8.65	0	
pdoc		51			195	2.2	3.01	341	3.01	10.8	
ppoc	bbiv	52			196	0	0	342	15.04	53.9	
bphy		53	24.4		197	78.17	0	343	0	0	
bpro		54			198	0	0	344	0	0	
bbac		55			199	0	0	345	0	0	
bdoc		56			200	0	0	346	0	0	
bpoc		57			201	11.1	0	347	0	0	
bphy			XXX		202	50.05	27.5	348	42.87	48.4	
bbac	bgas		XXX		203	41.89	0	349	4.97	0	
bdoc			XXX		204	0	0	350	0	0	
bpoc			XXX		205	0	0	351	0	0	
bphy		58	12.6	0.0	206	1.55	0.18	352		0	
bpro		59	0.0	0.0	207	0	0	353		0.01	
bmei		60	15.5	0.0	208	3.26	0.76	354	1.70	1.73	
bann	bann	61			209	1.79	0	355		0	
bbac		62			210	0	0	356	0.01	0	
bdoc		63			211	0	0	357		0	
bpoc		64			212	0	0	358		0	
bphy		65	3.6	2.8	213	27.74	3.217	359		0	
bpro		66	0.0	0.0	214	0	0	360		1.17	
bmei		67	22.4	19.9	215	0	0	361		0	
bbiv		68	2.1	0.0	216	11.16	0.07	362		0	
bgas	bart		XXX	XXX	217	20.40	6.15	363	2.51	2.55	
bann		69	1.1	0.0	218	0.00	0	364		0	
bart		70			219	7.26	0	365		0	
bbac		71			220	0	0	366	1.15	0	
bdoc		72			221	0	0	367		0	
bpoc		73			222	0	0	368		0	
pphy		74	2550	1 411		XXX	XXX		XXX	XXX	
ppro		75	122	123.4		XXX	XXX		XXX	XXX	
pmes	bcult	76	100	101.3		XXX	XXX		XXX	XXX	
pbac		77	1529	1 029		XXX	XXX		XXX	XXX	
pdoc		78	1870	788.2		XXX	XXX		XXX	XXX	
ppoc		79	9348	3 941		XXX	XXX		XXX	XXX	

bmei	pjuv	80	11.2	0	223	0	0	369		0	
bbiv		81	0.0	0	224	0	0	370		0	
bgas			XXX	XXX	225	0	0	371	9.47	6.62	
bann		82	0.0	0	226	0	0	372		0	
bart		83	2.8	0	227	0	0	373	0.38	0.35	
bphy	bmul	84	91.6	0	228	68.95	0	374	45.97	0	
bpro		85	15.3	0	229	17.16	0	375	4.59	0	
bmei		86	30.5	0	230	17.32	0	376	18.40	0	
bgas			XXX	0	231	0.00	0	377		0	
bbac		87	0.0	0	232	44.33	0	378	29.55	0	
bdoc		88	0.0	0	233	0	0	379		0	
bpoc		89	58.9	0	234	0	0	380		0	
bbiv		90	2.1	0.18	235		1.5	381		0	
bgas	blim		XXX	XXX	236	3.31	7.6	382	1.64	5.63	
bann		91	1.2	0.12	237		0	383		0	
bart		92	0.0	2.4	238	0.00	0.73	384		0	
pbac	pvir	93	15.5	0.7	239	1.81	0.34	385	0.04	0.01	
bdoc	bbac	94	1092	631.5	240	1108	631.4	386	1108	631.4	
pdoc	pbac	95	88.5	35.8	241	25.7	10.4	387	0.54	0.23	
bphy		96	225.5	98.5	242	504.8	224	388	295	97.1	
bpro		97	396.4	414.1	243	195.7	84.6	389	192	173.8	
bmei		98	56.4	40.6	244	42.35	22	390	25.9	29.8	
bbiv	bdoc	99	4.3	0	245	11.15	1.6	391	37.5	36.6	
bgas			XXX	XXX	246	9.2	2.7	392	4.8	4.8	
bann		100	2.8	0	247	0.66	0.09	393	0.17	0.17	
bart		101	2.9	2.3	248	6.66	0.94	394	0.37	0.37	
bbac		102	48.2	103.7	249	330	197	395	369	197	
pphy		103	77.8	20.4	250	1.24	0.34	396	0.51	0.15	
ppro		104	0.0	0	251		0	397		0	
pmes		105	58.7	49.2	252	1.22	0.12	398	1.01	0.18	
bcult	pdoc	106	1120	551		XXX	XXX		XXX	XXX	
pjuv		107	0.5	0	253		0	399		0	
bmul		108	6.7	0	254		0	400		0	
pbac		109	386.9	34.3	255		0	401		0	
pvir		110	60.0	47.9	256	1.45	0.27	402		0.006	
bpro		111	96.2	0	257	51.6	0	403	26.45	0	
bmei		112	225.6	162.5	258	169.4	88	404	104	119.4	
bbiv		113	17.3	0	259	44.6	6.3	405	150	146.2	
bgas			XXX	XXX	260	36.8	11	406	19.1	19.4	
bann	bpoc	114	11.2	0	261	2.64	0.37	407	0.69	0.69	
bart		115	11.6	9.1	262	26.6	3.8	408	1.47	1.5	
bcult		116	4481	2 204		XXX	XXX		XXX	XXX	
pjuv		117	1.9	0	263	0.84	0.6	409		0	
bmul		118	26.7	0	264	25.7	0	410	0.48	0	
blim		119	0.7	0.5	265	0.66	2.0	411	0.33	1.13	
ppro	ppoc	120	1187	466	266	70.3	37	412	3.02	3.26	
pmes		121	352	295	267	7.34	0.7	413	6.07	1.82	
phyto	(PSF)	122	1275	705		XXX	XXX		XXX	XXX	
bact	dép	123		0	268	0	5.8	414	55.5	0	
POC	dép	124		0	269	203.4	255.6	415	187	212.1	
phyto		125	468.8	230	270	37.8	0	416		0	
bact	rssp	126	692.0	93.1	271	11.1	0	417		1.89	
POC		127	3851	1 526	272	0	0	418		0	
b: POC -> DOC		128	300.	426	273	144	204	419	165	234	
p: POC -> DOC		129	0	0	274	0	0	420	0	0	
bphy		130	29.1	53.7	275	64.4	20.35	421	32.9	12.6	
pphy		131	42.4	11.1	276	3.09	0.85	422	1.28	0.37	
bpro		132	85.7	72.0	277	43.0	14.7	423	60.6	30.2	
ppro		133	20.5	22.9	278	1.38	0	424		0.27	
bmei		134	44.7	27.4	279	27.2	18.0	425	20.7	33.6	
pmes		135	394.4	70.0	280	1.74	0.22	426	7.16	0.41	
bbiv		136	17.3	0	281	44.6	6.3	427	48.4	43.5	
bgas			XXX	XXX	282	18.4	5.5	428	9.57	10.4	
bann	resp	137	11.2	0	283	1.3	0.19	429	0.34	0.35	
bart		138	11.6	9.1	284	26.2	3.8	430	1.47	1.49	
bcult		139	7289	3 491		XXX	XXX		XXX	XXX	
pjuv		140	5.8	0	285	0.10	0.07	431	5.02	3.56	
bmul		141	81.4	0	286	61.02	0	432	98.0	0	
blim		142	1.0	1.5	287	1.72	5.2	433	1.58	4.9	
bbac		143	109.2	63.1	288	110.8	63.	434	111	63.1	
pbac		144									

en haut d'estran pendant la saison estivale, et par les bivalves cultivés tout au long de l'année. Les activités obtenues pour les foraminifères (bpro), les nématodes (bmei) et la macrofaune (bmac) sont du même ordre de grandeur, sauf en bas d'estran où l'activité de la macrofaune est moindre, ce qui est dû à la présence de bivalves cultivés. L'importance des vecteurs biotiques apparaît différente selon les saisons : l'activité semble forte en saison estivale et faible en saison hivernale. Ceci est dû, comme nous allons le voir, à l'activité des mulets en été, et il ne faut pas s'arrêter à cette vision qui semble minimiser l'impact des juvéniles et limicoles sur le réseau trophique, mais regarder plus avant la composition de leur nourriture.

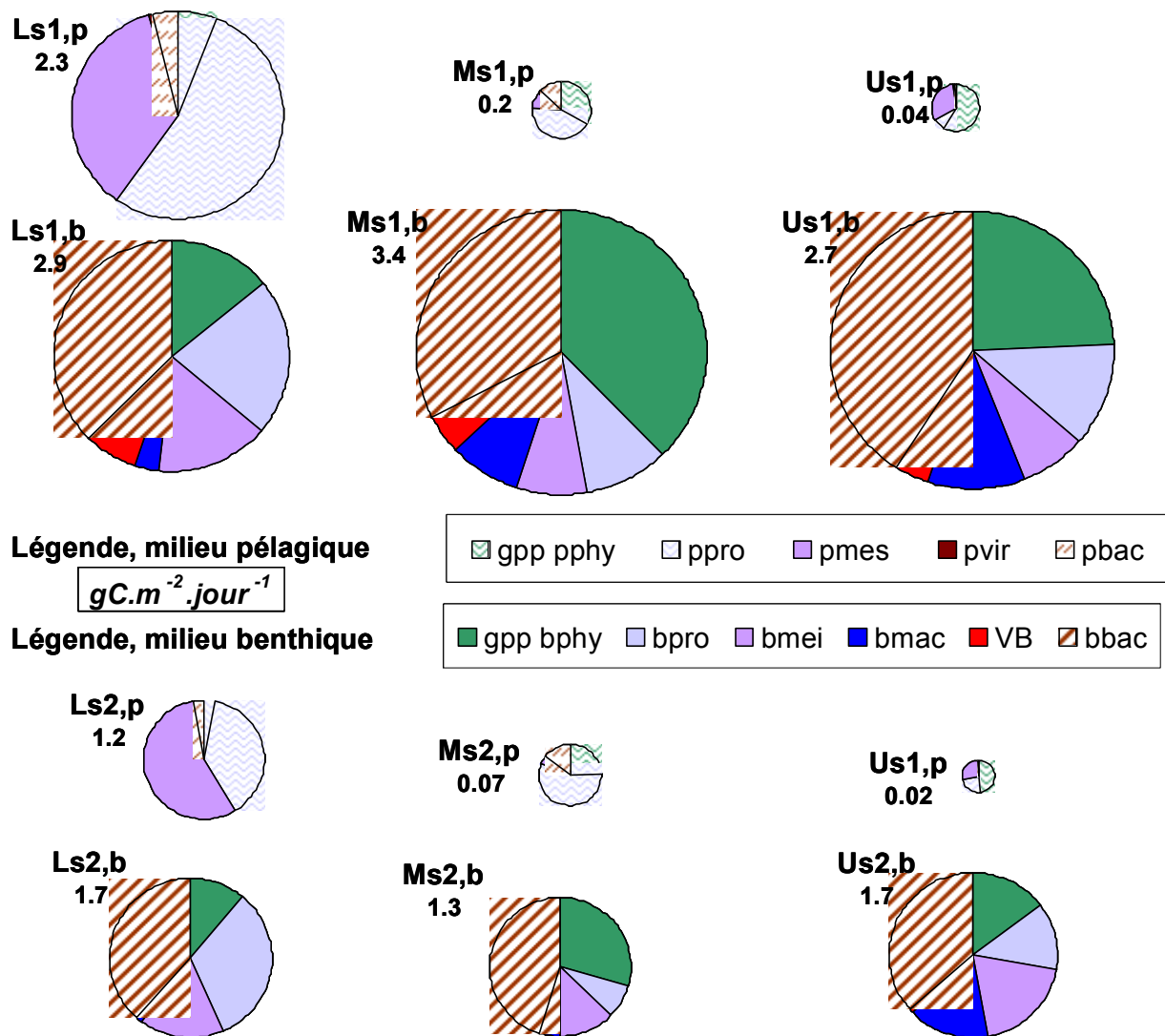


Figure IV.8 : activités dans les milieux benthique et pélagique. Les abréviations des compartiments sont données dans le tableau IV.4, le sigle « VB » représente les vecteurs biotiques. Les sigles désignant les zones sont les lettres L, M et U, les saisons sont désignées par s1 et s2, et le milieu par p (pélagique) ou b (benthique). Les chiffres sous les indicatifs de zone et saison représentent les sommes des consommations de chaque histogramme.

En effet, afin de compléter cette vision générale, le détail des échanges entre zones et entre milieux et celui des régimes alimentaires des compartiments permettront d'une part de

Encart IV.11
Bilans globaux de chaque zone (en gC.m⁻².jour⁻¹)

	Ls1	Ls2	Ms1	Ms2	Us1	Us2
Production primaire brute						
gpp pélag	212.2	55.6	123.7	33.9	25.6	7.3
gpp benth	615.0	268.7	2 576.6	813.9	658.7	253.0
vers l'amont, via la colonne d'eau						
phyto	3 473.2	1 943.4	118.2	117.4	172.4	139.6
détritus, bac, vir	11 051.3	5 800.6	620.4	804.2	257.8	262.8
proto méso	783.3	792.9	0.0	0.0	32.8	9.1
pertes du système						
respirations	12 227.8	5 738.5	814.9	278.7	397.8	204.9
enfouissement	1 026.1	1 507.4	1 584.0	1 703.8	656.5	605.2
trajet des vecteurs biotiques, exploitation du système						
vers l'aval						
pjuv	11.67	2.1	3.0	2.1	4.8	3.4
bmul	244.2	0.0	122.0	0.0	0.0	0.0
cult	2 030.0	663.3				
vers l'amont						
limi	1.56	2.21	3.41	7.59	3.14	7.15
Bilan par zone en gC.jour⁻¹	-19.94	28.26	454.89	-628.57	88.42	-141.43
Bilan par zone en KgC.saison⁻¹	-4.27	4.27	97.35	-94.91	18.92	-21.36
excédent pour la zone: (KgC/an)		0		2.43		-2.43

juger de l'intérêt de la spatialisation et d'autre part d'évaluer les points de connaissance à approfondir si nécessaire.

saïson 1	ext->L	L->M	M->U	saïson 2	ext->L	L->M	M->U
pphy	3 473	118.192	172.4	pphy	1 943	117.4	139.6
ppro	182.9	0	18.7	ppro	185.1	0	6.69
pmes	600.4	0	14.2	pmes	607.8	0	2.37
pvir	70.4	0	<i>-0.0003</i>	pvir	72.4	0	0.003
pbac	2 293	0	63.7	pbac	1 543	0	<i>-0.301</i>
pdoc	2 319	175.294	1.14	pdoc	990.8	108.1	2.12
ppoc	6 369	445.093	192.9	ppoc	3 194	696.0	261.0

Tableau IV.6 : flux, en gC.jour⁻¹, d'échanges *via* la colonne d'eau obtenus pour le modèle « 3 zones et 2 saisons » (« 3Z2S »). Les flux indiqués sont des flux nets vers l'amont : un flux négatif est un flux net vers l'aval (en italique).

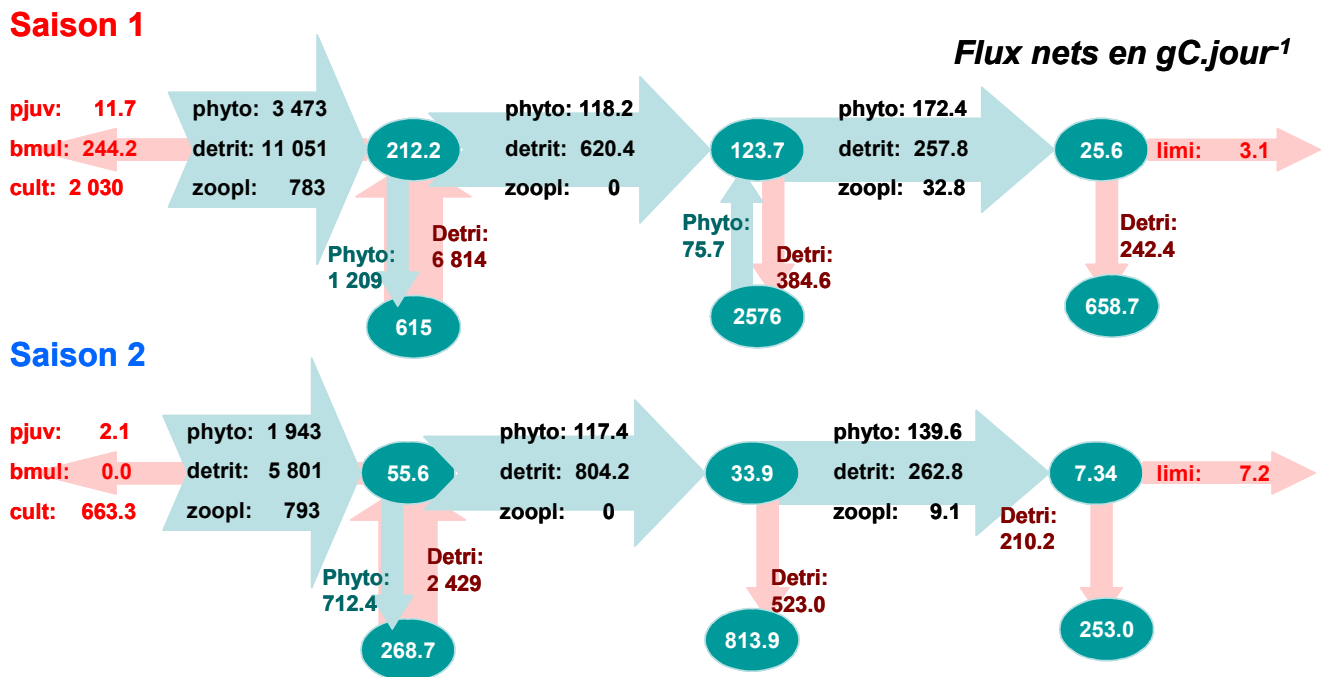


Figure IV.9 : bilan des échanges *via* la colonne d'eau et entre milieux benthique et pélagique. Les groupes « phyto », « detrit » et « zoopl » désignent respectivement le phytoplancton, l'ensemble des détrit (COP et COD) bactéries et virus, et l'ensemble protozoaires – zooplancton. Les valeurs indiquées dans les cercles sont celles de la production primaire brute totale de chaque zone.

Le bilan des échanges physiques entre zones et entre milieux (Tableau IV.6, Figure IV.7) montre une importation nette de matière par le système, et des échanges globaux tournés uniquement vers l'amont. Le tableau de l'encart IV.11 étend ce bilan en y adjoignant notamment l'évaluation des gains et pertes totaux par zone et par saison. Vue la structure utilisée pour ce modèle intermédiaire, la zone L est équilibrée sur l'année alors que les zones M et U s'équilibrent mutuellement, la zone M étant excédentaire et la zone U déficitaire sur l'année. Les quantités phytoplancton apportées de la zone M à la zone U sont plus fortes que celles de L vers M, ce qui s'accorde avec une forte filtration par les cultures qui appauvrit le

milieu en zone L et une forte remise en suspension du microphytobenthos sur la zone M, la plus productive, au moment du flot (donc vers U). Cependant, toute la matière arrivant dans une zone n'y est peut-être pas entièrement disponible à la fois sur le plan horizontal (elle peut ne pas être répartie sur toute la zone) et sur le plan vertical (elle peut ne pas être atteignable par les organismes filtreurs dont les siphons ne mesurent que quelques millimètres). Le rapport entre le flux saisonnier et le débit d'une zone à l'autre donne la concentration correspondante pour le compartiment dans la zone de départ. Cependant, en l'absence de couplage des équations et inégalités dans lequel l'apport serait imposé (flux brut d'entrée), la résolution par analyse inverse conduit à minimiser les flux d'échange et donc à calculer des flux nets. Ainsi, les concentrations calculées par cette méthode sont en fait des bilans : considérant que les débits vers l'amont sont égaux aux débits vers l'aval, le flux net d'une zone (1) à une zone (2) divisé par ce débit entre 1 et 2 donne la différence de concentration entre les deux zones (tableau IV.7).

$\mu\text{gC.L}^{-1}$	[ext]-[L]		[L]-[M]		[M]-[U]	
	s1	s2	s1	s2	s1	s2
pphy	216.4	120.7	19.4	18.7	1 052.1	773.3
ppro	11.4	11.2	-	-	113.9	37.1
pmes	37.4	36.8	-	-	86.4	13.1
pvir	4.4	4.4	-	-	-0.0	0.0
pbac	142.9	93.5	-	-	388.7	-11.0
pdoc	144.5	60.1	28.8	17.3	32.6	77.4
ppoc	396.8	193.6	73.2	111.1	1 177.0	1 445.9

Tableau IV.7 : différences de concentrations entre zones déduites des flux nets selon la formule :

$[1]-[2]=\frac{F_{2,1}-F_{1,2}}{D}$ où D est le débit, en volume.saison⁻¹ entre les zones 1 et 2, $F_{2,1}$ est le flux saisonnier de 1 vers 2 en unité.saison⁻¹ pour le compartiment considéré, et [i] la concentration du compartiment en unité.volume⁻¹. Les débits utilisés pour le calcul sont donnés en annexe A0.

La zone L : impact des cultures

La zone ayant été modélisée « à part », son étude peut aussi être faite séparément des deux autres. Les cultures n'ont un impact que sur cette zone dans l'état actuel du modèle. Le comportement annuel observé pour cette zone est inverse de celui des zones M et U : son excédent hivernal est compensé par un déficit estival. Le fonctionnement de cette zone est largement dominé par les bivalves cultivés, dont les flux associés masquent les autres échanges. De plus, la sédimentation du microphytobenthos dans les pseudo fécès (ce flux n'est pas considéré sur les autres zones dans le modèle a priori) est sans doute surestimée. La sédimentation obtenue en zone L était entièrement constituée par ce phytoplancton, ce qui semble fort improbable. En effet, même si les pseudo fécès ont sans doute été sous évalués car

estimés sur un autre site moins turbide (voir III.H.3), on s'attend à ce que ceux-ci soient principalement constitués de détritus : les pseudo fécès sont d'abord un moyen de rejeter la manière minérale pour sélectionner la matière organique (Razet et al. 1990), mais aussi, dans des conditions des faibles charges sestoniques, d'effectuer une sélection négative des détritus (Pastoureaud et al. 1996). Dans le cas de la vasière de Brouage, les charges sestoniques sont souvent fortes et cette sélection ne s'opère sans doute pas. Cependant, on peut alors émettre l'hypothèse que la sédimentation due aux PSF se fait dans les proportions de la colonne d'eau, c'est-à-dire que la proportion de matière détritique y sera forte.

Afin d'éviter d'obtenir une quantité irréaliste de phytoplancton dans les fécès, celle-ci avait déjà été limitée à la moitié de la consommation des bivalves cultivés sur ce compartiment. Pour évaluer l'impact de cette sédimentation sur le réseau, des analyses de sensibilité ont été menées en faisant varier ce taux maximal entre 0 et 100%. Même si des valeurs supérieures peuvent être imposées, au-delà de 70%, la fraction de phytoplancton consommée qui sédimente dans les PSF ne varie plus : un optimum semble être atteint pour cette valeur. Les flux de remise en suspension du microphytobenthos augmentent avec la sédimentation du phytoplancton durant les deux saisons, ce qui provoque une augmentation de l'exportation de phytoplancton en raison de la contrainte imposant une exportation au moins égale à 50% de la remise en suspension. Les activités de la méiofaune et des protozoaires du sédiment sont augmentées par l'accroissement de la sédimentation de phytoplancton, ainsi que l'enfouissement de bactéries et détritus pendant la saison 2. Les flux négativement influencés par la sédimentation du phytoplancton sont différents en saison estivale et hivernale : ce sont essentiellement les activités des compartiments de macrofaune qui diminuent dans le premier cas, alors qu'il s'agit essentiellement des flux liés aux bactéries et détritus dans le second. L'impact est aussi beaucoup plus fort pendant la saison 1 que pendant la saison 2, et en termes positifs qu'en termes négatifs. En deçà de 20%, le système d'équations et inégalités devient incompatible : il n'y a plus de solution. Ceci traduit la forte demande du milieu benthique pour le Carbone venant des producteurs primaires : sous une certaine valeur, le système ne peut plus fonctionner dans le cadre des contraintes imposées. Ce qui est montré par cette analyse est essentiellement le rôle joué par le microphytobenthos comme moteur du système et celui des bivalves cultivés en tant que vecteur de promotion du milieu benthique *via* les PSF, ce qui a été observé dans divers milieux (Monaghan et al. 2001, Hayakawa et al. 2001, Norkko et al. 2001...).

Il est cependant intéressant de comparer les modèles avec et sans cultures afin d'identifier l'impact potentiel de ces dernières sur la zone où elles se trouvent. En ce qui concerne les échanges avec l'extérieur de la zone (tableau IV.8), les importations sont très largement augmentées, et les exportations de bactéries et mesozooplancton sont annulées. Celle du phytoplancton augmente : ce résultat est lié à la sédimentation du phytoplancton imposé dans les PSF, dont une grande partie (tout ce qui n'est pas consommé) est remise en suspension. Au plan écologique, il a été observé un effet retour des cultures sur la production primaire (Dame & Libes 1993, Smaal & Prins 1993, Ball & Douglas 1997, Prins et al. 1998) avec relargage en été de la matière azotée piégée en hiver dans les sédiments (Cf. Feuillet-Girard et al. (1988) pour le cas des cultures ostréicoles à Marennes Oléron, Smaal & Zurburg (1997) pour les cultures d'huîtres et de moules au même endroit, et Bacher et al. (1997) concernant l'étang de Thau). Non quantifié, il n'avait pas été pris en compte dans l'écriture du système d'équations et d'inégalités, et le résultat de calcul présent montre surtout une plus forte importation nette de phytoplancton. Ce résultat résulte en fait d'une plus grande demande en matière, et présente aussi une augmentation de la production primaire et il est à noter que, même en l'absence de cultures, c'est une importation nette qui est calculée.

		Saison 1			Saison 2			année
		sans	avecF1	bilan	sans	avecF1	bilan	
input	pphy	115.11	3 824.80	3 709.70	141.31	2 116.26	1 974.95	1092.09
	ppro	2.40	182.89	180.49	24.20	185.14	160.95	62.93
	pmes	0	600.37	600.37	5.41	607.75	602.35	219.43
	pvir	7.26	70.44	63.18	15.51	72.41	56.90	22.11
	pbac	0	2 293.07	2 293.07	39.45	1 543.09	1 503.64	717.77
	pdoc	203.81	2 319.14	2 115.32	136.44	990.76	854.33	581.68
	ppoc	491.58	6 368.68	5 877.10	761.69	3 194.32	2 432.62	1625.03
		820.16	15 659.39	14 839.23	1 124.00	8 709.74	7 585.74	4 321.04
pphy	121.28	469.77	348.50	117.37	290.23	172.86	100.68	
ppro	0	0	0	0	0	0	0	
pmes	15.31	0	-15.31	0	0	0	-3.28	
pvir	0	0	0	0	0	0	0	
pbac	43.32	0	-43.32	0	0	0	-9.27	
pdoc	175.29	175.29	0	108.14	108.14	0	0	
ppoc	445.09	445.09	0	696.05	696.05	0	0	
	800.29	1 090.16	289.87	921.55	1 094.41	172.86	88.13	
cult	0	2 030.04	2 030.04	0	663.28	663.28	534.58	
pjuv	2.95	11.69	8.74	9.63	2.09	-7.54	0.73	
bmul	202.67	244.21	41.54	0	0	0	8.89	
blim	0.81	1.56	0.75	1.62	2.21	0.59	0.25	
	206.43	2 287.50	2 081.06	11.25	667.58	656.33	544.45	

Tableau IV.8 : échanges avec l'extérieur, en $\text{mgC}\cdot\text{jour}^{-1}$ (en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$ pour le bilan annuel) pour la zone L modélisée avec et sans huîtres (Remarque : ces échanges comprennent les flux vers la zone M, non changés par cette simulation). Les colonnes « bilan » donnent la valeur d'augmentation des flux due à la présence de cultures (en rouge : valeurs négatives : flux diminués sous l'impact des cultures).

A l'intérieur même de la zone, la présence des cultures remanie totalement l'organisation des flux trophiques et les importances relatives des compartiments (encart IV.12). L'activité de nombreux compartiments augmente avec la présence des cultures : celles des protozoaires benthiques et pélagiques, du zooplancton, de la méiofaune, et des mulets augmentent pour chaque saison (seulement la première pour les mulets, qui sont absents l'hiver). Celle des juvéniles augmente en été mais est annulée en hiver, et celle des limicoles n'augmente qu'en été. Quant à celle de la macrofaune en général, elle diminue fortement, notamment en saison estivale où elle est annulée pour les bivalves et les annélides. Globalement cependant, l'activité du système est augmentée ; en témoigne l'augmentation de la respiration totale (privée de celle des bivalves cultivés). La présence de cultures pourrait donc agir, dans une certaine mesure, comme un moteur pour le système. Cependant, on constate aussi que leur effet néfaste sur les populations de macrofaune peut être drastique, et l'on peut s'interroger sur le caractère pérenne d'une augmentation de l'intensité des cultures : quel impact de tels changements ont-ils sur les zones plus hautes sur l'estran, qui reçoivent une eau préalablement filtrée par les bivalves ?

Macrofaune et vecteurs biotiques

Un des objectifs de la spatialisation du système est de déterminer si le caractère localisé de la prédation par les vecteurs biotiques peut avoir des conséquences qui n'avaient pu être décelées dans le modèle moyen. Une première comparaison consiste à évaluer l'efficacité de transfert qui existe entre les proies (la macrofaune) et les prédateurs (les poissons juvéniles et les limicoles). Celle-ci peut être exprimée par le rapport entre la consommation de la macrofaune et la quantité de matière transférée par ce compartiment à ses prédateurs.

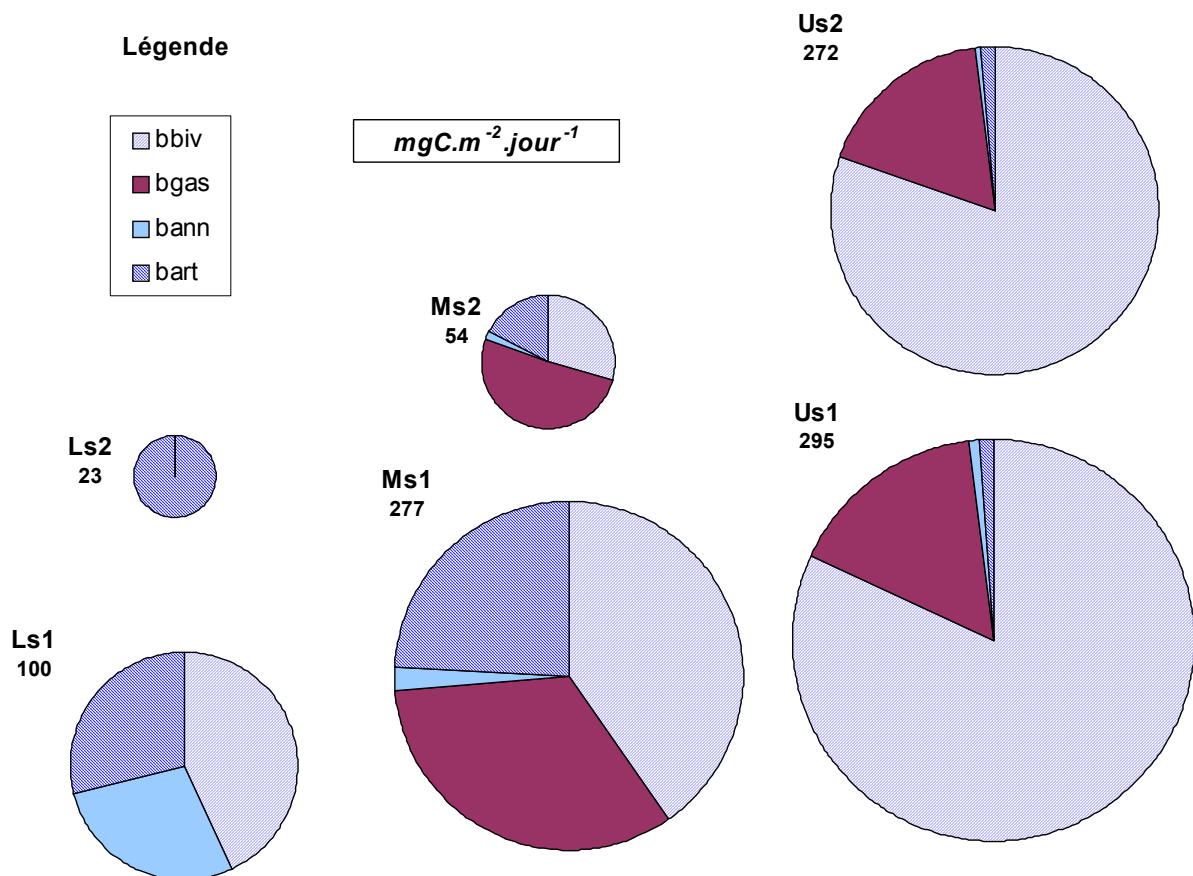


Figure IV.10 : activité (consommation) de chaque groupe de macrofaune. Les abréviations des compartiments sont données dans le tableau V.2. Les sigles désignant les zones sont les lettres L, M et U, les saisons sont désignées par s1 et s2. Les chiffres sous les indicatifs de zone et saison représentent les sommes des consommations de chaque histogramme.

L'activité de la macrofaune non cultivée (Figure IV.10) montre une prédominance, pendant les deux saisons, des zones M et U sur la zone L. L'importance prise par les bivalves en haut d'estran est due notamment aux contraintes sur ce compartiment, qui conduisent à lui imposer une très forte activité. Les annélides sont surtout présents en bas d'estran, mais l'activité de la macrofaune en hiver sur la zone L est due uniquement aux arthropodes, car le

résultat de calcul donne une activité nulle pour les bivalves ainsi que pour les annélides (il n'y a pas de gastéropodes dans cette zone). Ceci est un résultat mathématique qui ne peut pas correspondre à la réalité : en effet, l'activité des populations est peut être ralentie, mais elles sont toujours présentes, et donc doivent au moins respirer. Rappelons que les contraintes qui auraient permis de corriger cela (contraindre les flux de la saison 2 à égaliser au moins 1/10^{ème} de ceux de la saison 1) n'ont pas pu être incluses dans le calcul.

Les activités des vecteurs biotiques (Figure IV.11) montrent une prédominance des mulets en saison 1. Les valeurs très fortes obtenues sont dues à la fois aux fortes valeurs de consommation sur le microphytobenthos évaluées et entrées comme contraintes, et au fait que les consommations sur les autres compartiments (méiofaune, foraminifères, détritus) étaient inconnues et donc non contraintes (ou très largement par un encadrement des régimes alimentaires sur la base d'une non sélection, voir annexe D). Si l'on excepte la consommation des mulets, on constate que les prédatations par les juvéniles et les limicoles sont du même ordre de grandeur pendant les deux saisons.

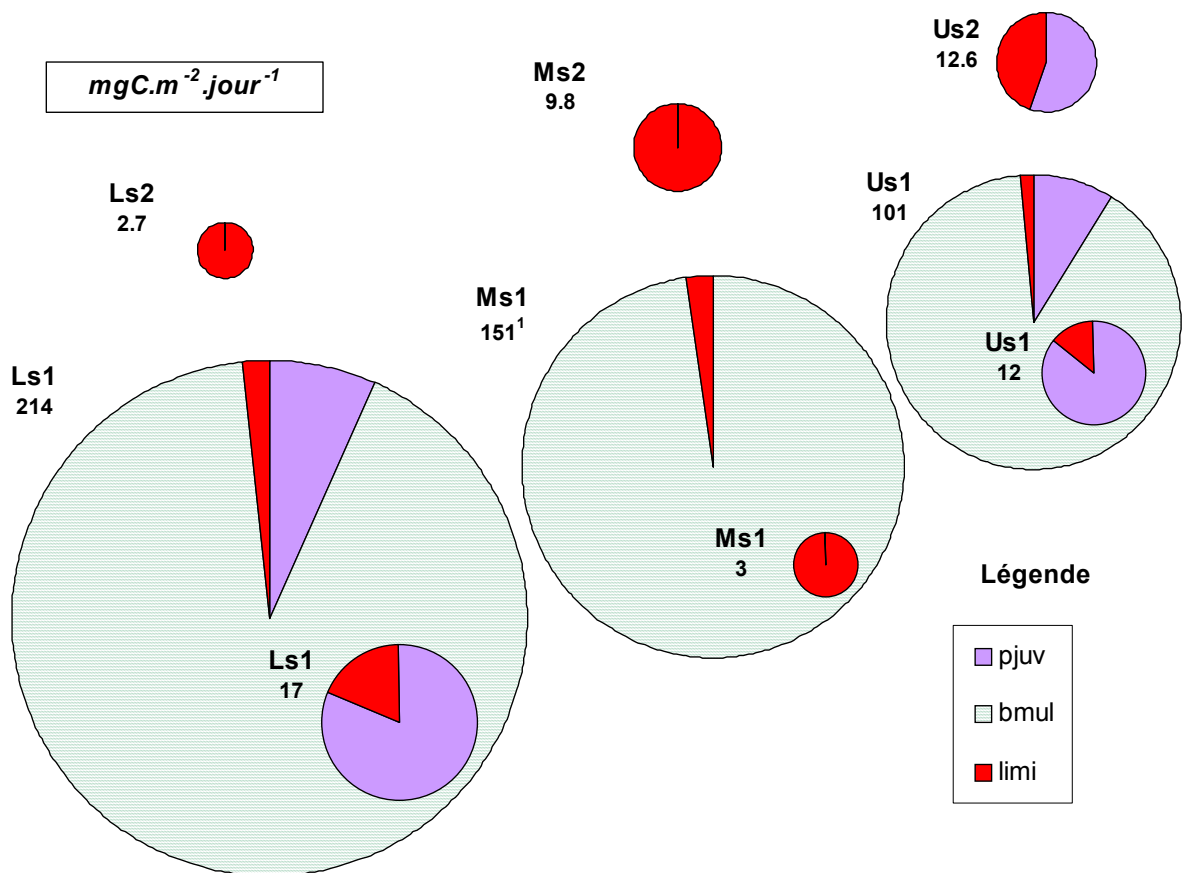


Figure IV.11 : consommation des vecteurs biotiques. Les abréviations des compartiments sont données dans le tableau IV.4. Les sigles désignant les zones sont les lettres L, M et U, les saisons sont désignées par s1 et s2. Les chiffres sous les indicatifs de zone et saison représentent les sommes des consommations de chaque histogramme. Les petits diagrammes intégrés aux plus grands en saison 1 représentent la consommation des seuls limicoles et juvéniles.

L'idéal, afin d'évaluer la pression exercée par les vecteurs biotiques sur les populations de macrofaune, serait de calculer la pression de prédation des premiers sur les secondes, soit le rapport de la consommation des prédateurs à la production nette de leurs proies (Moreira 1997). Les productions étant difficilement évaluées, nous utiliserons ici l'efficacité de transfert, rapport entre la macrofaune et les vecteurs biotiques repose donc sur la consommation des limicoles et des juvéniles de poissons. Ces derniers ont aussi pour proie potentielle la méiofaune, qui est donc écartée du calcul.

(%)	L (cult)		L (sans cult)		M		U	
	s1	s2	s1	s2	s1	s2	s1	s2
Comparaison à la consommation de la macrofaune : efficacité de transfert								
limicoles	3	12	0	1	1	18	1	2
juvéniles	3	0	0	5	0	0	3	3
somme	6	12	0	7	1	18	4	5
Si l'efficacité de production de la macrofaune est de 10% : pression de prédation								
limicoles	33	119	5	12	12	183	6	21
juvéniles	28	0	0	54	0	0	33	26
somme	61	119	5	66	12	183	39	46
Si l'efficacité de production de la macrofaune est de 60% : pression de prédation								
limicoles	5	20	1	2	2	30	1	3
juvéniles	5	0	0	9	0	0	6	4
somme	10	20	1	11	2	30	6	8

Tableau IV.9 : comparaisons, en pourcentages, de la prédation des limicoles et des juvéniles de poissons sur la macrofaune à la consommation totale et à la production potentielle de celle-ci (selon son efficacité de production). Les calculs sont effectués pour les trois zones, L, M et U, et pour la zone L sans cultures de bivalves.

En toute rigueur, l'efficacité écologique est définie par le rapport de la production nette du consommateur à la production nette du niveau trophique consommé (tableau IV.9). On considère communément que les efficacités écologiques d'un niveau trophique à l'autre sont de l'ordre de 10% (Frontier et al. 2004) Ainsi, des valeurs d'efficacité de transfert supérieures à ces 10% suggèrent une possible surexploitation du milieu. De telles valeurs sont atteintes en saison hivernale en bas d'estran en présence de cultures, et en milieu d'estran. En supposant que la macrofaune transforme sa consommation avec une efficacité de 10%, les limicoles consommeraient presque deux fois cette production en hiver dans la zone de milieu d'estran. En considérant une efficacité de production maximale de la macrofaune, ce rapport atteindrait déjà 30%. Les efficacités de production obtenues dans le modèle (excepté l'efficacité nulle des bivalves en haut d'estran expliquée plus loin) sont selon les compartiments et les saisons de 10 à 43%, ce qui montre que le système ne fonctionne pas « *a minima* » pour alimenter les compartiments des vecteurs biotiques. Il peut être intéressant de

se pencher sur la composition du régime alimentaire de ces prédateurs afin de détailler le fonctionnement de ce transfert (Figure IV.12).

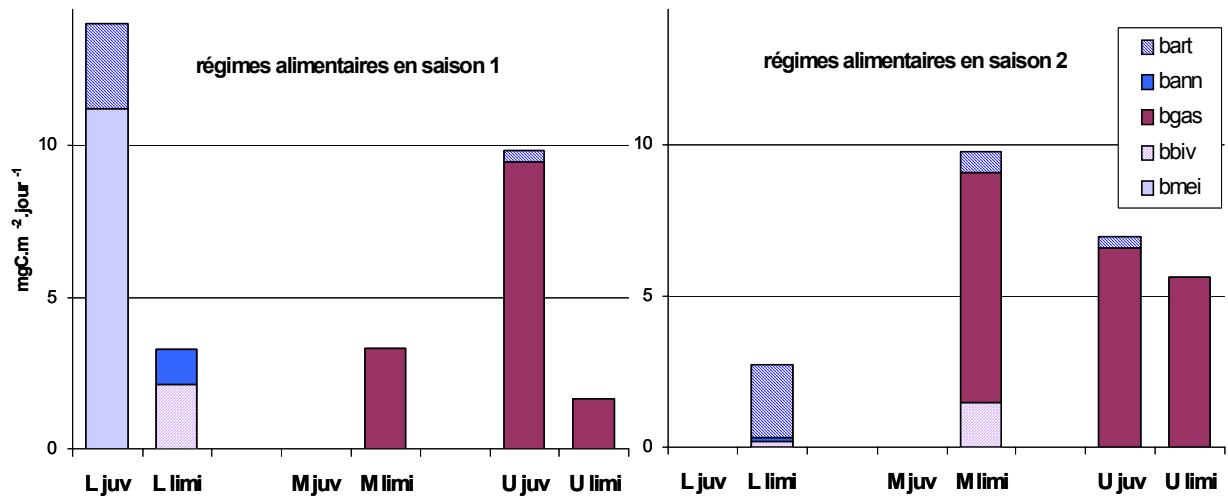


Figure IV.12 : régimes alimentaires des juvéniles de poissons et des limicoles pendant les deux saisons. Les zones sont désignées par leurs initiales (L, M, U), les compartiments par leur abréviation.

Le fait que les limicoles ne consomment que des gastéropodes en zones M et U en hiver est un résultat purement mathématique dû à la structure des équations : en effet, les compartiments des gastéropodes, des bivalves, et les autres compartiments de macrofaune ne sont pas connus avec la même précision, ni sous le même angle. La consommation des gastéropodes a été évaluée, et leur production et respiration ont été encadrées à l'aide de taux issus de la littérature (efficacité d'assimilation, efficacité de production), alors que, pour les bivalves, c'est la production qui a été évaluée, à partir d'études de dynamique de population. Cette production est très forte, et une grande partie en est sans doute dirigée vers les détritus *via* la mortalité naturelle : c'est un des cas où cette dernière ne pouvait être négligée devant les fécès, et il a fallu l'inclure dans le terme de production. En conséquence, les flux « obligatoires » ou « prioritaires » de consommation des gastéropodes ont été privilégiés au détriment de ceux de la consommation des bivalves dont la production est intégralement retournée aux détritus. Il conviendrait de déterminer :

- la mortalité naturelle réelle des bivalves,
- le régime alimentaire des limicoles

afin de contrôler et corriger au besoin ce résultat. Les études menées actuellement permettront de l'évaluer à l'aide des premières observations de terrain (voir V.B).

Le réseau trophique microbien benthique

Le comportement des protozoaires benthiques (essentiellement des foraminifères) résulte de la combinaison de contraintes très larges sur ce compartiment presque inconnu (une biomasse locale pour les foraminifères et une biomasse de flagellés, des taux de production annuelle et d'efficacité de production tirés de la littérature), et des contraintes indirectes imposées par le reste du système. Aucune contrainte apparente n'imposait une consommation prioritaire sur le microphytobenthos, les détritiques devraient donc être des substituts équivalents si les diatomées venaient à manquer. Pourtant, au cours de l'analyse de sensibilité sur la sédimentation du phytoplancton en zone L, ce « report » attendu n'a pas été observé, et un apport trop faible en diatomées d'origine planctonique vers le milieu benthique conduisait à un système incompatible. Dans les zones M et U, en revanche, la consommation des foraminifères s'équilibre globalement sur la matière disponible (Figure IV.13) : cet équilibre se réalise entre zone et sur l'année, ce qui aboutit, contrairement aux attentes, à une consommation de diatomées plus forte en saison hivernale qu'en saison estivale pour la zone de haut d'estran. La consommation sur les bactéries a lieu essentiellement en hiver, sans doute pour compenser la production primaire plus faible, et la consommation de détritiques inertes (DOC et POC) reste limitée. La consommation totale par ce compartiment demeure très forte, sauf pour la saison 1 en milieu d'estran, en comparaison des activités autres compartiments.

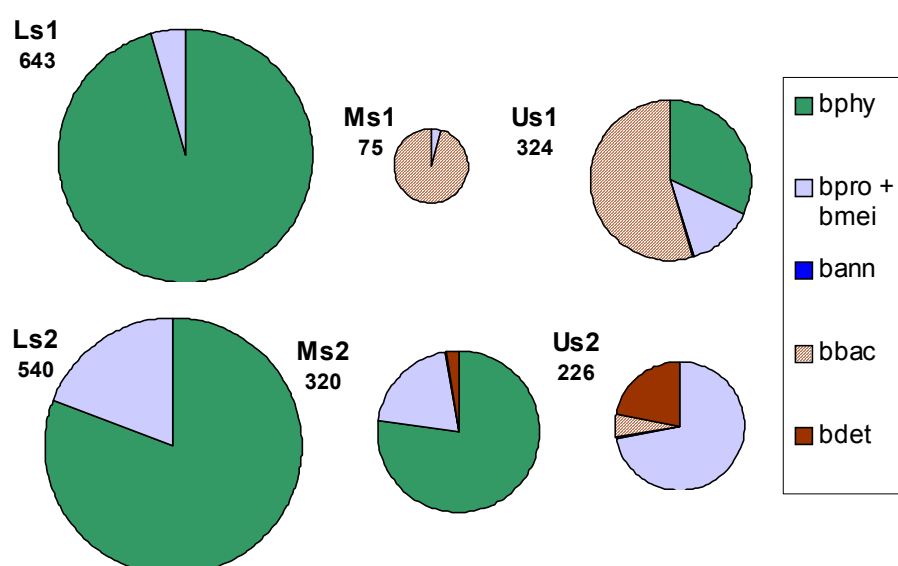


Figure IV.13 : régimes alimentaires des protozoaires benthiques pendant les deux saisons. Les zones sont désignées par leurs initiales (L, M, U), les compartiments par leur abréviation.

La production des foraminifères est à son minimum, la borne inférieure imposée pour son efficacité de production est atteinte (10%), et la respiration maximale. Cette production

est presque exclusivement consommée par les nématodes (bmei) et les mulets (bmul, « boîte noire » du système), la macrofaune n'en consommant qu'une infime partie, en hiver et en haut d'estran. Ainsi, on peut s'interroger sur le rôle des protozoaires benthiques en tant que relais trophique : quel rôle jouent-ils effectivement dans le fonctionnement de l'écosystème ? Cette faible valorisation de leur production est associée à une forte production de détritux, en particulier sous forme dissoute. Ce résultat mathématique suggérerait que foraminifères et bactéries fonctionneraient en synergie plutôt qu'en tant que proies et consommateurs.

Perspectives

Ainsi, nous le voyons, ce modèle préliminaire pose de nombreuses questions, auxquelles il s'agira de répondre non seulement au plan méthodologique en résolvant le problème du couplage des zones, mais aussi au plan appliqué en intégrant les données nouvelles issues de manipulations en cours ou à venir. L'intégration de nouvelles données peut conduire à poser de nouvelles questions, qui mènent soit à un remaniement conceptuel du modèle, soit à de nouvelles manipulations. Ces questions ont été évoquées dans la présente partie et font l'objet, avec les manipulations en cours, et les données encore à acquérir, de la partie suivante.

Le découpage de la vasière de Brouage en trois zones spatiales distinctes et reliées physiquement par la colonne d'eau nous a permis de construire un nouveau schéma a priori. Certains problèmes techniques restent encore à résoudre afin de calculer simultanément l'ensemble des flux sur les trois zones et les flux d'échanges entre zones, mais les premiers résultats obtenus suggèrent que le réseau trophique de la vasière évolue géographiquement comme temporellement. L'activité est beaucoup plus forte dans le milieu benthique, la colonne d'eau étant essentiellement facteur de transport. Globalement, les flux de transport sont dirigés vers le haut d'estran : la vasière « consomme » du matériel importé du bassin (phytoplancton, détritiques, zooplancton). A l'échelle plus fine, les réseaux de chaque zone géographique présentent des comportements différents, et si les zones de bas et haut d'estran sont globalement consommatrices de matériel, la zone de milieu d'estran est plus productive et alimente la zone de haut d'estran. La vision « classique » d'une vasière européenne productive est donc issue de la description de la zone de milieu d'estran. Dans le bas d'estran, l'impact des cultures peut être mesuré à l'aide de simulations qui montrent, en présence de cultures, une augmentation globale de consommation de phytoplancton (et une augmentation de l'importation en conséquence), l'augmentation de nombreuses activités et un effet néfaste sur les populations de macrofaune non cultivées. Les résultats montrent ces dernières comme très actives en haut d'estran, ce qui est notamment dû aux bivalves, dont la production est la seule à avoir été évaluée sur le terrain. Malgré cette forte production, la consommation des juvéniles de poissons et des limicoles est fortement dirigée vers les gastéropodes, ce qui est dû à la structure des équations et demanderait donc une vérification. Enfin, le fonctionnement du réseau trophique microbien benthique est fortement influencé par deux facteurs mal connus : le comportement des protozoaires et la remise en suspension du microphytobenthos. L'insertion des foraminifères dans le réseau trophique ne semble pas se faire sous la forme d'un simple relais trophique et bactéries et foraminifères pourraient fonctionner en synergie plutôt que comme proie et consommateur.

V. DISCUSSION, RECHERCHES COMPLEMENTAIRES ET PERSPECTIVES

A.	AVANTAGES ET LIMITES DES METHODES EMPLOYEES, DEVELOPPEMENTS POSSIBLES	234
	1. <i>L'hypothèse de l'état stationnaire</i>	234
	a) Difficile validation des modèles statiques	234
	b) Modèles statiques et modèles dynamiques : un problème d'échelle temporelle	235
	c) Du modèle statique au modèle dynamique	238
	2. <i>« Simulations » de modèles statiques : validité et interprétation</i>	243
	3. <i>Limites de la méthode de l'analyse inverse : le principe de parcimonie : substituable ou justifiable ?</i>	245
	4. <i>Méthodes de comparaisons inter systèmes et de modélisation</i>	250
	5. <i>Utilisation des indices issus des chaînes de Markov : une vision synthétique et globale du fonctionnement</i>	260
	a) Comparaison aux indices de l'analyse des réseaux classique	260
	b) Interprétation des résultats	261
B.	FONCTIONNEMENT DES VASIERES INTERTIDALES, INTERETS ET ENSEIGNEMENTS DU MODELE	267
	1. <i>Les méthodes employées, et leurs intérêts</i>	267
	a) L'Analyse des Réseaux et ses indices	267
	b) Couplage benthos-pélagos	268
	c) Intérêts de la saisonnalité ?	269
	d) Intérêts de la spatialisation ?	270
	2. <i>Fonctionnement du système, recherches préconisées</i>	273
	a) Fonctionnement global, bilans de matière, évolution des modèles	274
	b) Fonctionnement interne et compartiments-clefs du système	275
C.	BILAN : LE FONCTIONNEMENT DES VASIERES INTERTIDALES, OBJECTIFS ET AVENIR DU MODELE	289

Cette partie a pour but de discuter et commenter à la fois les méthodes employées et les résultats qu'elles ont permis d'obtenir. Dans le chapitre II ont été présentés les développements méthodologiques de cette thèse qui ont été utilisés dans la partie IV. Dans cette partie seront abordés d'autres développements possibles. Un certain nombre de travaux ont été engagés en réponse à diverses limitations méthodologiques ou à la confrontation des résultats de modèles et des données de terrain. Certaines pistes n'ont pas abouti ou se sont avérées inadaptées au cas présent, d'autres méritent sans doute d'être creusées plus avant.

Avec les précautions requises par les limites méthodologiques en tête, on peut aborder l'interprétation des résultats obtenus. Il s'agit d'une part de mieux comprendre le fonctionnement de la vasière intertidale de Brouage, et d'autre part de poser les questions qui permettront de parfaire cette connaissance. Ces questions peuvent être notamment avancées en termes de mesures nécessaires sur le terrain afin d'affiner certaines contraintes du modèle ou de valider certains résultats.

Ainsi, cette partie vise d'une part à dresser un bilan sur les connaissances acquises sur le site et sur l'apport de la modélisation dans leur synthèse constructive et d'autre part à proposer des orientations pour l'utilisation et le perfectionnement de l'outil mis au point et de son application au système.

A. AVANTAGES ET LIMITES DES METHODES EMPLOYEES, DEVELOPPEMENTS POSSIBLES

1. L'hypothèse de l'état stationnaire

Dans le cadre de l'étude présente, nous nous sommes placés dans une situation stationnaire, et même d'équilibre, pour les réseaux trophiques. Or, cette idée n'est peut être pas conforme à la réalité. Ainsi certains modèles d'écosystèmes décrivent-ils leurs objets de façon dynamique. De tels modèles ont pour but de décrire l'évolution temporelle de leurs objets, souvent dans le cadre d'études de stabilité (Svirezhev 1997) ou de recherche des états stationnaires (Fath & Cabezas 2004). La première application fait l'objet du paragraphe suivant. La seconde sous-entend que l'on cherche bien à étudier une situation équilibrée des écosystèmes. La plupart des études dynamiques, en effet, ont pour but la recherche des états d'équilibre ou tout au moins des situations stables : l'hypothèse implicite est faite que l'écosystème a atteint une telle situation. Les phases de transition ne sont pas, en effet, celles qui sont étudiées le plus généralement.

Les modèles de pronostiques sont difficiles à mettre en place du fait notamment de l'évolution des paramètres au cours du temps, selon l'environnement ou l'état intrinsèque des espèces (Vallino 2000). Dans le cas présent, les données temporelles sont trop limitées pour permettre de calibrer un modèle dynamique d'écosystème entier comme cela a pu être fait, par exemple, dans le milieu pélagique avec une prise en compte des compartiments biologiques restreinte au phytoplancton et aux huîtres (Bacher 1989, Raillard & Ménesguen 1994). Dès lors, une description directe sous l'hypothèse que l'état d'équilibre est atteint semble le point de vue le plus adapté à la situation. Malgré les problèmes de validation posés par une telle prise de position, nous verrons que les modèles obtenus se placent au confluent des autres études plus fines et donc permettent de les regrouper dans une perspective commune.

a) Difficile validation des modèles statiques

Contrairement à des modèles dont on peut vérifier *a posteriori* l'adéquation des prévisions à des jeux de données complémentaires, les modèles statiques obtenus par analyse inverse ou par d'autres méthodes, dans lesquels l'ensemble des connaissances est intégré, ne semblent pas

validables. Cependant, les valeurs obtenues pour les « boîtes noires » (voir IV.A.2) peuvent être interprétées dans un esprit de validation. Des valeurs jugées réalistes seront considérées comme des gages de validité, alors que des valeurs jugées absurdes permettront de remettre en cause la validité du modèle à différentes étapes, et de pointer les manques de données les plus cruciaux. Dans tous les cas, des indications sont apportées sur des flux jusque là inconnus.

Le rôle de ces modèles est multiple et consiste notamment à poser de nouvelles questions, à des stades divers :

- remise en cause du modèle de fonctionnement *a priori* : en ce cas, on met en doute l'existence de certains flux, on pose la question de la pertinence de certaines agrégations, de l'importance de compartiments jugés *a priori* comme nécessaires – ou non – au fonctionnement de l'écosystème,
- remise en cause de certaines extrapolations jugées abusives (certains flux avaient été évalués en d'autres lieux jugés comparables),
- apprentissage sur le fonctionnement du système : compte tenu de ce qui est connu, de nouvelles indications sur des flux incertains ou le rôle des boîtes noires sont apportées,
- identification des besoins en données complémentaires et orientation des recherches.

N'oublions pas qu'un modèle peut aussi avoir pour but intrinsèque de confronter notre vision de la réalité à cette dernière, et de remettre en cause l'ensemble de nos connaissances (Gertsev & Gersteva 2004).

b) Modèles statiques et modèles dynamiques : un problème d'échelle temporelle

L'idée de la méthode employée est d'utiliser de la façon la plus exhaustive possible les connaissances acquises sur l'ensemble de l'écosystème. On peut notamment intégrer les résultats de modèles calibrés sur la base d'observations temporelles et validés, eux, *a posteriori*. Le lien entre les différentes modélisations peut donc se faire *via* ces modèles synthétiques, descriptifs et évolutifs, qui permettent ainsi de faire un point des connaissances, de poser de nouvelles questions et d'orienter les recherches vers les éléments qui paraissent les plus importants.

Par exemple, dans les modèles présents ici, les valeurs de productions primaires ont été obtenues à l'aide de modèles dynamiques calibrés localement :

- modèle de production primaire dans la colonne d'eau (Struski & Bacher, accepté), basé sur l'observation des courbes $P = f(I)$, l'irradiance I étant un forçage calculé à l'aide de la turbidité du milieu et des données météorologiques;
- modèle de production primaire benthique donnant la productivité du microphytobenthos en fonction de la température (ajustement du modèle à des jeux de données) (Blanchard et al. 1996, 1997), elle-même calculée à l'aide de forçages météorologiques (éclairage, température extérieure, température de l'eau, pression atmosphérique...) (Guarini et al. 1997.) et d'un modèle physique (dynamique de la marée, Van Houtte-Brunier 2001).

D'autres valeurs sont issues d'observations directes sur le terrain : par exemple les valeurs de consommation, respiration et production des moules de bouchot (Boromthanarat & Deslous-Paoli 1988). La méthode à première vue la plus précise serait de décrire chaque compartiment à la même échelle fine, mais les durées d'évolution de chaque compartiment sont très différentes : les populations microbiennes ont des comportements évoluant à l'échelle de la journée, voire de l'heure, les populations de macrofaune évoluent de façon sensible à l'échelle saisonnière. L'acquisition de connaissances sur chaque compartiment ne s'est donc pas faite avec la même fréquence. Ainsi, on connaît les variations comportementales de certaines espèces en fonction de processus physiques fins : des modèles précis permettent de décrire les variations de biomasses des bivalves cultivés, par exemple. D'autres évolutions sont connues avec la même précision temporelle, notamment la production du microphytobenthos. La production bactérienne a été mesurée à l'échelle horaire. En revanche, d'autres éléments ne sont connus qu'à l'échelle saisonnière : la dynamique des populations des bivalves et gastéropodes ne permet une évaluation que des évolutions mensuelles, voire saisonnières, de ces compartiments. Il en va de même pour l'évolution de la biomasse globale de la méiofaune, même si leur consommation, ainsi que celle des gastéropodes, a été évaluées en laboratoire à une échelle horaire.

Dans un modèle statique réalisé à l'échelle annuelle ou saisonnière, il s'agit d'intégrer tous ces résultats, toutes ces évaluations obtenues par des expérimentations et à l'aide de modélisations diverses, dans une vision unifiée et intégrée : l'échelle de temps à choisir est nécessairement la plus grande de toutes les échelles observées pour chaque compartiment.

Encart n°V.1**Equations décrivant l'évolution des systèmes autour de l'équilibre**

L'évolution, au cours du temps, des compartiments d'un réseau trophique peut être décrite à l'aide d'un système d'équations différentielles. Chacune d'entre elles décrit l'évolution de la biomasse d'un compartiment (i) en fonction de celle des autres par la fonction $g_i : \forall i \in \{1, \dots, N\} \frac{dB_i}{dt} = g_i(B_1, B_2, \dots, B_N)$

$$(1) g_i(B_1, B_2, \dots, B_N) = \beta_i \cdot B_i + \sum_k \alpha_{ik} \cdot B_k + \left[\sum_j \alpha_{ji} \right] \cdot B_i : \text{ dans ce cas, les flux d'échanges}$$

sont proportionnels à la biomasse des compartiments de départ, c'est-à-dire des proies. Les indices k désignent les proies des compartiments (i), et les indices j leurs prédateurs : les coefficients α_{ik} sont donc positifs et les coefficients α_{ji} sont donc négatifs. Enfin, les termes β_i représentent les taux de croissance nette des compartiments (i).

$$(2) g_i(B_1, B_2, \dots, B_N) = \beta_i \cdot B_i + \sum_j \alpha_{ji} \cdot B_k + \left[\sum_k \alpha_{ik} \right] \cdot B_i : \text{ avec le même formalisme (k}$$

pour les proies, j pour les prédateurs), le cas (2) représente une expression des flux proportionnelle aux compartiments d'arrivée (les prédateurs).

Ces deux cas sont strictement linéaires et décrivent des situations sans doute trop simplifiées. Les interactions de type Lotka-Volterra sont sans doute plus réalistes :

$$(3) g_i(B_1, B_2, \dots, B_N) = \beta_i \cdot B_i + \sum_j \alpha_{ji} \cdot B_i \cdot B_j$$

Remarque : selon ce qu'intègre le terme $b_i \cdot B_i$ (croissance intrinsèque, ou plus largement croissance et respiration), les termes $\alpha_{ij} = -\alpha_{ji}$ peuvent différer, en valeur absolue, d'un coefficient multiplicateur exprimant l'efficacité d'assimilation du prédateur i sur sa proie j : on a alors α_{ij} coefficient exprimant la prédation de j par i et $\alpha_{ji} = AE_{ij} \cdot \alpha_{ij}$.

Le terme de croissance peut aussi être limité, et à une courbe exponentielle pour la croissance de (i), on peut préférer une courbe logistique de Verhulst-Pearl (May, 2001), d'où le type suivant d'équation :

$$(4) g_i(B_1, B_2, \dots, B_N) = k_i B_i \left(1 - \frac{B_i}{K_i}\right) + \sum_j \alpha_{ji} \cdot B_i \cdot B_j$$

où K_i représente la capacité biotique du milieu pour l'espèce (i).

De nombreuses autres équations peuvent être utilisées : Gompertz (1825 in May 2001), Watt (1959 in Arditi & Michalski 1996), Smith (1963 in May 2001), Hassel & Varley 1969 in Arditi & Michalski 1996), Schoener (1972 in May 2001) ... qui toutes ont tendance à stabiliser les populations.

c) Du modèle statique au modèle dynamique

Considérant qu'un modèle statique décrit la situation d'équilibre atteinte par un modèle dynamique, on peut chercher à reconstruire ce dernier. Ceci a notamment pour but d'étudier la stabilité de l'équilibre atteint, et de calculer des indices tels que les temps de retour à l'équilibre (Vasconcellos et al. 1997, Ortiz & Wolff 2002b). C'est par exemple ce qui est effectué par le module ECOSIM du logiciel ECOPATH largement utilisé (voir Christensen & Walters 2004 pour une revue des fonctionnalités et méthodes mises en œuvres par les modules d'ECOPATH), qui se base sur les résultats intrinsèques du réseau trophique modélisé à l'équilibre : flux et régimes alimentaires moyens sont utilisés pour évaluer l'impact de changements minimes sur le court terme.

L'idée de base est de reconstruire, connaissant un état stationnaire du système, un modèle aux équations différentielles ordinaires reliant l'ensemble des biomasses entre elles au cours du temps. La forme générale de ces équations, pour un système à N compartiments est la suivante (May 2001) :

$$\forall i \in \{1, \dots, N\} : \frac{dB_i}{dt} = g_i(B_1, B_2, \dots, B_N)$$

Dans le cadre de la description d'un réseau trophique, connaissant les flux d'échanges entre les compartiments, on écrit généralement :

$$\forall i \in \{1, \dots, N\} : \frac{dB_i}{dt} = \left[\sum Flux_{entrant} - \sum Flux_{sortant} \right]$$

Les flux sont exprimés en unités de matière (Carbone, énergie, biomasse...) par unité de surface (souvent le m²) et par unité de temps (souvent l'année ou le jour), et les biomasses sont donc exprimées en unité de matière par unité de surface.

Ces équations (g) peuvent être choisies linéaires ou non, peuvent dépendre ou non de l'ensemble des autres compartiments. Quelques exemples sont donnés dans l'encart V.1. Il existe un très grand nombre d'équations possibles, du modèle linéaire contrôlé par les biomasses des proies (1) ou par celles des prédateurs (2), aux modèles non linéaires où la prédation est proportionnelle au produit des biomasses de la proie et du prédateur (3), avec un raffinement possible, en considérant ou non une limitation par la capacité trophique du milieu pour chaque compartiment (4). Les fonctions (1), (2) et (3) peuvent être entièrement déterminées à l'aide des flux d'échanges calculés dans des modèles statiques, en revanche, les équations de type (4) requièrent l'évaluation de paramètres supplémentaires. A partir des résultats obtenus en moyenne annuelle, des équations dynamiques ont été mises en place sur le modèle (3) (encadré V.2a).

Encart V.2a

Etude de la stabilité des modèles obtenus, formalisme choisi

A partir d'une évolution de type « Lotka-Volterra » classique (équation (3) de l'encart V.1) :

$$g_i(B_1, B_2, \dots, B_N) = \beta_i \cdot B_i + \sum_j \alpha_{ji} \cdot B_i \cdot B_j,$$

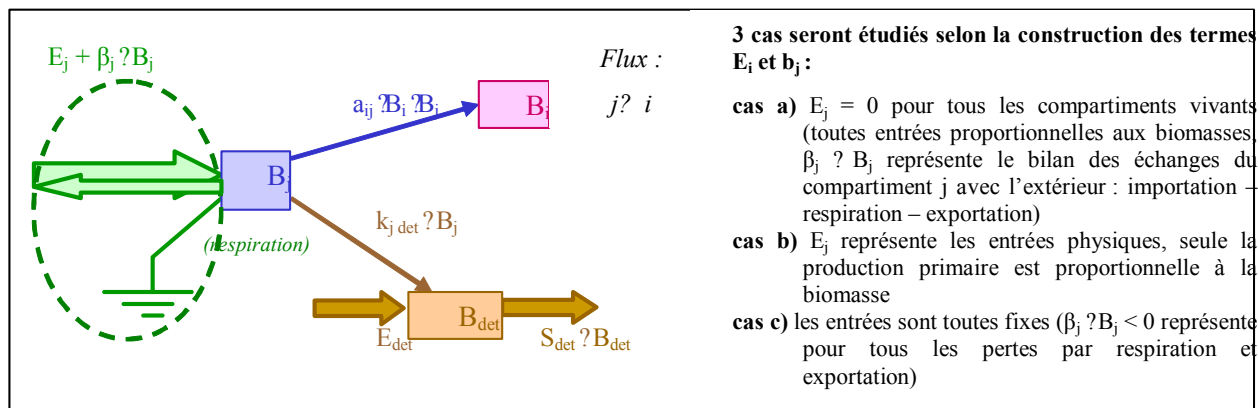
Il convient d'ajouter une prise en compte des compartiments particuliers que sont les détritus : on considère que le taux de fécès d'un compartiment ne dépend pas de la concentration déjà présente dans le compartiment détritique. En revanche, la consommation sur ce compartiment reste exprimée proportionnellement au produit des biomasses de départ et d'arrivée. Enfin, les termes de croissance intrinsèque des compartiments (i) ne peuvent être considérés comme proportionnels à leur biomasse que dans le cas des compartiments vivants. Pour les compartiments détritiques, une constante sera conservée, qui représentera les importations venant de l'extérieur seulement, ainsi qu'un terme de sortie, proportionnel à la biomasse du compartiment. Certes, il manquerait des subtilités à cette représentation, qui transforme en production individuelle les importations vers les compartiments pélagiques, mais c'est une première approximation, qui permet le calcul de l'ensemble des coefficients à partir des seuls résultats d'échanges moyens.

Les équations correspondant à cette description sont donc les suivantes :

$$\begin{cases} \frac{dB_i}{dt} = E_i + \beta_i \cdot B_i + \sum_j a_{ij} \cdot B_i \cdot B_j - \sum_{det} k_{det,i} \cdot B_i \\ \frac{dB_{det}}{dt} = E_{det} - S_{det} \cdot B_{det} + \sum_i a_{i det} \cdot B_i \cdot B_{det} + \sum_i k_{det,i} \cdot B_i \end{cases}$$

avec les indices de compartiments : (i), (j) : vivants ; (det) : inertes.

Vue la structure des équations, un terme b_i positif conduit *a priori* à une situation instable, l'intégration d'une telle équation ayant la forme d'une exponentielle positive. Un terme constant, en revanche, donnera, intégré, une équation linéaire : plusieurs cas seront testés : a), b) et c) décrits dans la figure ci-dessous.



Représentation de la construction du système d'équations différentielles reliant les compartiments du système entre eux et au cours du temps pour une étude de la stabilité.

Les coefficients de ces équations appliquées aux modèles statiques décrivant les systèmes de vasières intertidales de l'Anse de l'Aiguillon et de la Vasière de Brouage ont été calculés sur la base de l'hypothèse de l'état d'équilibre, noté (*), par identification :

$$\begin{cases} \left[\frac{dB_i}{dt} \right]_{B=B^*} = 0 = E_i + \beta_i \cdot B^*_i + \sum_j a_{ij} \cdot B^*_i \cdot B^*_j - \sum_d k_{di} \cdot B^*_i \\ \left[\frac{dB_{det}}{dt} \right]_{B=B^*} = 0 = E_{det} - S_{det} \cdot B^*_{det} + \sum_i a_{i det} \cdot B^*_i \cdot B^*_{det} + \sum_i k_{di} \cdot B^*_i \end{cases}$$

puis, pour les autres coefficients :

$$\begin{cases} k_{di} = \frac{\sum F_{det,i}}{B^*_i} \\ a_{ij} = \frac{F_{ij} - F_{ji}}{B^*_i \cdot B^*_j} \\ E_{det} = F_{det,N+1} \\ S_{det} = \frac{F_{N+1,det}}{B^*_{det}} \end{cases}$$

Selon le cas : pour un compartiment vivant (i) :

$$\left\{ \begin{array}{l} \beta_i = \frac{F_{i,N+1} + F_{i,N+2} - F_{N+1,i} - F_{N+2,i}}{B^*_i} \\ E_i = 0 \end{array} \right\} \text{ ou } \left\{ \begin{array}{l} \beta_i = \frac{F_{i,N+2} - F_{N+1,i} - F_{N+2,i}}{B^*_i} \\ E_i = F_{i,N+1} \end{array} \right\} \text{ ou } \left\{ \begin{array}{l} \beta_i = \frac{-F_{N+1,i} - F_{N+2,i}}{B^*_i} \\ E_i = F_{i,N+1} + F_{i,N+2} \end{array} \right\}$$

où $F_{j,i}$ désigne un flux de i vers j ; N+1 et N+1 désignent respectivement :
 - en tant que compartiment d'origine, la production primaire brute et l'extérieur du système
 - en tant que compartiment d'arrivée, la respiration et l'extérieur du système

Remarque : une telle expression ne laisse pas apparaître les taux d'assimilation ou de conversion en énergie de la matière ingérée de manière simple : les pertes par respiration et bilan des échanges avec l'extérieur sont confondus dans le terme $E_i + \beta_i \cdot B_i$ et l'on a donc $\alpha_{ij} = -\alpha_{ji}$.

L'évaluation du modèle dynamique obtenu est faite à l'aide du critère de stabilité de l'équilibre décrit ou stabilité « de voisinage » (May, 2001). L'équilibre sera stable si l'évolution du système après une perturbation tend à y revenir. C'est-à-dire si la variation $b = dB = B - B^*$ tend vers zéro. La résolution du système d'équations différentielles ordinaires linéarisé autour du vecteur nul conduit à l'écriture des composantes de b sous forme d'exponentielles dont les coefficients sont les valeurs propres (vp) de la matrice décrivant le système : la matrice Jacobienne J :

$$\frac{db}{dt} = \frac{d(B - B^*)}{dt} = \frac{dB}{dt} \approx J \cdot b \text{ d'où : } b = \alpha \exp[(vp) \cdot t]$$

On voit que la condition nécessaire et suffisante pour que le système soit stable autour de l'équilibre est que les valeurs propres soient toutes à parties réelles négatives. L'encart V.2b présente les résultats obtenus pour les trois systèmes Br20, Br16 et Aig en fonction de diverses hypothèses sur l'écriture des coefficients. Les valeurs propres ne sont toutes positives que dans un cas : celui où les coefficients β_i sont tous négatifs dans les équations de départ (encart V.2b). Ainsi, l'évolution des systèmes après perturbation de la biomasse d'un compartiment par rapport à l'équilibre tend à un retour à l'équilibre de départ (Figure V.1)

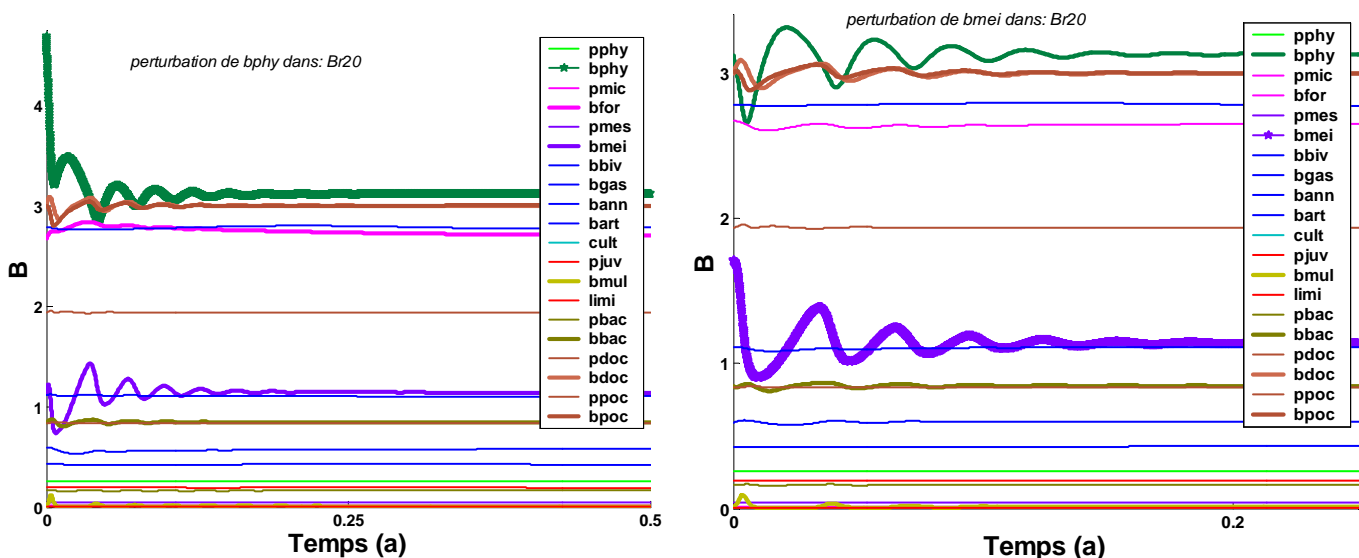


Figure V.1 : évolution du système Br20 après perturbation des compartiments du microphytobenthos ou de la méiofaune (perturbation : +50%).

Les valeurs propres de la matrice Jacobienne se décomposent en parties réelles (Re) et imaginaires (Im) qui donnent pour la première l'amplitude d'oscillation de la fonction solution et pour la seconde sa fréquence. En effet, dans l'espace des vecteurs propres (X), on peut écrire :

$$X = K \cdot \exp(vp \cdot t) = K \cdot (\exp(Re \cdot t) + \exp(Im \cdot t))$$

Si Re est négative, sa valeur absolue donnera la vitesse de décroissance de l'amplitude des oscillations obtenues. Im donne, quant à elle, la fréquence des oscillations. Dans l'espace des

Encart V.2b**Etude de la stabilité des modèles dynamiques obtenus à partir de Br20, B16 et Aig**

L'étude de la stabilité des systèmes se fait par résolution des systèmes d'équations différentielles à partir d'un état initial perturbé, c'est-à-dire légèrement différent de l'état d'équilibre B*. L'idée étant d'évaluer la stabilité des systèmes obtenus, ce sont les modèles annuels, c'est-à-dire à l'équilibre, qui sont considérés. Les trois modèles présentés en partie IV. sont utilisés : le modèle de Brouage à 20 compartiments : Br20, ce même modèle dont les compartiments détritiques ont été agrégés : Br16, le modèle de l'Aiguillon, comptant 16 compartiments : Aig.

L'étude de la **matrice Jacobienne** (matrice des dérivées partielles au point B*) permet de prédire la stabilité des équilibres : en effet, autour de l'équilibre, le problème se « linéarise » à l'aide de cette matrice et de ses valeurs propres et vecteurs propres, les solutions étant alors exprimées simplement sous forme d'exponentielles. La partie réelle des valeurs propres donne le sens de variation de l'amplitude des oscillations et la partie imaginaire leur fréquence. La présence de parties réelles positives laisse donc prévoir des équilibres instables alors que des parties réelles toutes négatives assure une stabilité du système.

Selon les cas (a, b et c décrits en l'encart V.2a), on observait :

- une à deux valeurs propres à partie réelle positive, le vecteur propre associé se décomposant principalement sur les termes dont le coefficient β était positif (les producteurs primaires et certains compartiments importateurs),
- une valeur propre à partie réelle positive, le vecteur propre associé se décomposant principalement sur le terme dont le coefficient β était positif (il ne restait plus que le microphytobenthos),
- toutes les valeurs propres étaient à partie réelle négative : on s'attend dans ce dernier cas à observer des systèmes stables.

Les **valeurs propres** obtenues pour les trois systèmes sont les suivantes :

Br20						Br16						Aig					
a)		b)		c)		a)		b)		c)		a)		b)		c)	
Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im	Re	Im
-5672	0	-5672	0	-5672	0	-1 856	0	-2 643	0	-2 643	0	-47 249	0	-47 249	0	-47 249	0
-3131	0	-4312	0	-4312	0	-1 205	0	-1 201	0	-1 201	0	-3 326	0	-5 723	0	-5 723	0
-1847	0	-2639	0	-2639	0	-346	0	-1 003	43	-1 083	0	-173	96	-519	0	-537	0
-1516	0	-1516	0	-1516	0	-277	0	-1 003	-43	-986	0	-173	-96	58	0	-173	97
-967	0	-1003	44	-1083	0	-186	0	-346	0	-346	0	50	0	-173	97	-173	-97
-199	245	-1003	-44	-987	0	-184	0	-277	0	-278	0	-171	2	-173	-97	-175	6
-199	-245	-895	0	-895	0	28	4	-184	0	-131	48	-171	-2	-175	6	-175	-6
-346	0	-189	254	-189	253	28	-4	33	0	-131	-48	-139	0	-175	-6	-6	0
-186	0	-189	-254	-189	-253	-59	0	-59	0	-75	0	-5	0	-137	0	-13	0
-148	0	-346	0	-346	0	-26	0	-26	0	-52	0	-13	0	-5	0	-102	27
35	0	-151	0	-127	71	-32	8	-32	8	-32	9	-41	0	-13	0	-102	-27
26	0	38	0	-127	-71	-32	-8	-32	-8	-32	-9	-84	0	-41	0	-41	0
-94	0	-91	0	-95	0	-47	0	-47	0	-45	0	-76	12	-76	12	-76	10
-65	0	-66	0	-65	0	-43	0	-43	0	-40	0	-76	-12	-76	-12	-76	-10
-45	0	-45	0	-34	8	-34	0	-34	0	-34	0	-71	0	-72	0	-81	0
-34	7	-34	7	-34	-8	-32	0	-32	0	-33	0	-65	0	-65	0	-65	0
-34	-7	-34	-7	-45	0												
-35	2	-35	2	-40	0												
-35	-2	-35	-2	-34	0												
-32	0	-33	0	-32	0												

« Re » désigne les parties réelles des valeurs propres, « Im » les parties imaginaires. Les parties réelles positives sont indiquées en caractère gras. Les vecteurs propres associés au formalisme c) sont donnés en annexe C2. Les systèmes construits sur la base des modèles a) et b) possèdent des valeurs propres à parties réelles positives et sont donc tous a priori instables. Les systèmes de type c), en revanche, sont tous a priori stables autour de l'équilibre.

Résultats de la résolution numérique

La résolution du système d'équations différentielles est réalisée à l'aide de l'algorithme « ode45 » de MATLAB, à partir d'un état initial B, équilibre perturbé (le vecteur d'équilibre B* pour lequel une des composantes est changée). Le pas de temps choisi est égal à la moitié du plus petit des turnover des compartiments. Quelques figures sont présentées dans l'annexe C.

vecteurs de départ, c'est-à-dire des biomasses des compartiments, les solutions sont des combinaisons linéaires de chacun des termes obtenus. L'étude des trois modèles dans le formalisme c) est présentée en annexe C : les coordonnées des vecteurs propres des matrices jacobiniennes peuvent ainsi être observées en parallèle avec le comportement des solutions calculées numériquement.

De tels modèles sont de construction purement mathématique, sur la base d'équations génériques, c'est-à-dire « à l'envers » par rapport aux méthodes qui cherchent l'équilibre à partir d'équations décrivant des processus. On peut donc s'interroger quant à la validité écologique des évolutions calculées. Différentes équations peuvent en effet décrire de manière générique un processus ou un autre, or, leur forme a une importance primordiale pour le résultat (Fulton et al. 2003a). De plus, les paramètres ont été déterminés sur la base d'une situation certes équilibrée, mais révélatrice d'un état du système à un moment donné, il est plus vraisemblable d'envisager qu'ils peuvent varier au cours du temps et en fonction des circonstances, ce qui aura des conséquences sur l'ensemble du système (Mitra et al. 2003). En effet, les espèces peuvent présenter des capacités d'adaptation, qui ne sont pas prises en compte par un tel modèle. Une telle adaptation peut avoir des conséquences importantes sur l'évolution des modèles mis en place (Abrams 1999), et la stabilité du système peut en être largement renforcée. En effet, l'évolution autour d'un équilibre unique a été envisagée, mais si les perturbations imposées au système sont extérieures (un changement climatique par exemple), la stabilisation ne se fera pas autour de l'équilibre originel, mais autour d'un nouvel équilibre déterminé par les paramètres adaptés (Perez-España & Arregun-Sanchez 2001).

Les modèles ainsi construits sur la base de situations d'équilibre ne peuvent être des modèles prédictifs ou adaptés au long terme (ces derniers requièrent un retour aux processus ou l'utilisation de séries temporelles, Harvey et al. 2003), ni même d'évaluation de la stabilité globale des systèmes, puisqu'ils sont basés sur des constructions purement mathématiques. Cependant, ils peuvent constituer des moyens d'étude de la stabilité des systèmes vis-à-vis de petites perturbations (Vasconcellos et al. 1997, Ortiz & Wolff 2002b). Il est en effet possible d'interpréter les résultats en terme de sensibilité et de distance de propagation d'une perturbation dans le système. En considérant successivement des perturbations simples, il est possible d'évaluer, pour chaque compartiment, la déviation maximale atteinte en fonction du compartiment perturbé au départ. Il en résulte une matrice des perturbations, qui permet d'évaluer les influences entre compartiments dans une conception non linéaire. Ces résultats seraient à mettre en relation avec ceux obtenus à l'aide de chaînes de Markov (Cf. V.A.5).

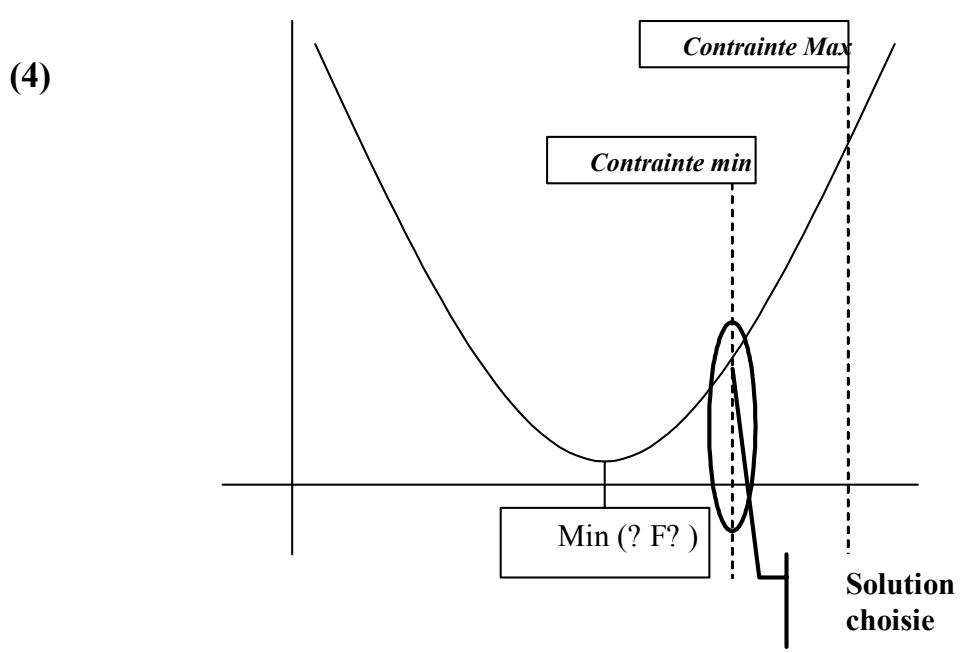
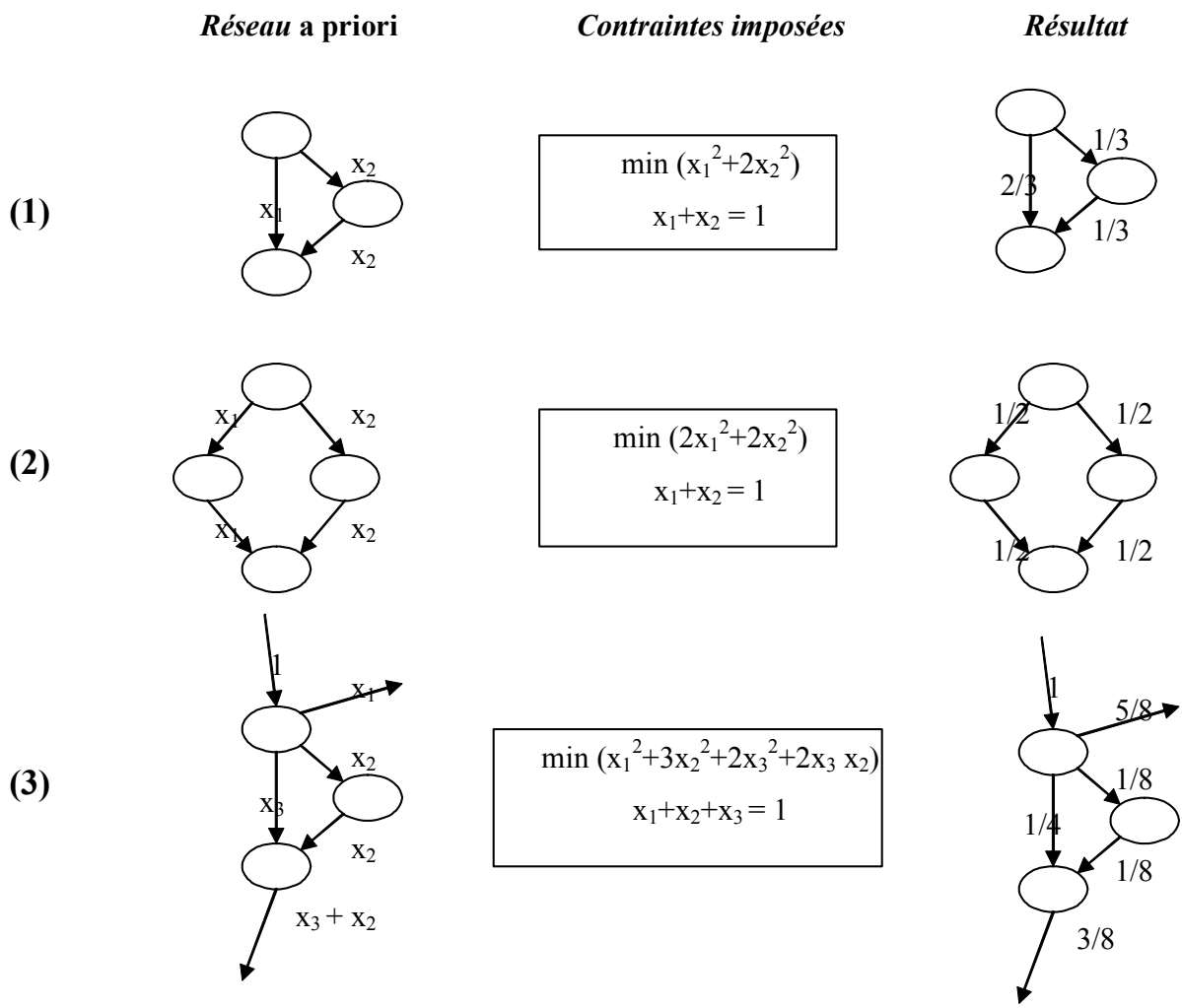
2. « Simulations » de modèles statiques : validité et interprétation

Autre question qu'il est légitime de se poser : puisqu'on ne peut baser un modèle mécaniste sur les seuls résultats de réseau trophique en moyenne spatio-temporelle, qu'en est-il des "simulations" effectuées ? En effet, sur la base du fonctionnement d'un réseau, les analyses de sensibilité permettent d'évaluer l'impact de tel ou tel compartiment sur l'ensemble du réseau, mais elles supposent que le reste des encadrements reste inchangé. Or, des phénomènes d'adaptation peuvent survenir. Par exemple, une pollution peut entraîner à la fois des changements de communautés et l'apparition de stratégies adaptatives du comportement des espèces qui les composent (Gray 1981). Un modèle statique n'est structurellement pas fait pour étudier des variations du comportement de son objet. Cependant, il est tout de même possible d'étudier les effets potentiels de certaines perturbations en identifiant les compartiments qui seraient le plus affectés par de telles variations des paramètres : il s'agit alors d'une « analyse de sensibilité élargie ».

Comme dans le cas des analyses de sensibilité, et afin d'envisager une adaptation possible des compartiments, toutes les équations du système sont remplacées par des inégalités, afin de laisser une "marge de manœuvre" aux compartiments potentiellement impactés : les paramètres n'étant plus qu'encadrés, ils peuvent prendre des valeurs différentes selon les variations imposées aux compartiments testés. Il est nécessaire de manipuler avec précaution les résultats de ces simulations, qui ne donnent que des indications sur le comportement possible du système, sans prendre en compte des changements plus drastiques qui pourraient survenir (comme la disparition de compartiments par exemple). Ces simulations sont donc limitées à des études d'impact autour de l'état décrit, et permettent de prévoir la direction que pourrait prendre le système.

Encart V.3

Illustration des problèmes posés par le principe de parcimonie appliqué dans la méthode de l'analyse inverse



3. Limites de la méthode de l'analyse inverse : le principe de parcimonie : substituable ou justifiable ?

La méthode de l'analyse inverse est un outil efficace dans la recherche d'informations sur la base de jeux de données incomplets (Vézina 1989, Chardy et al. 1993). En regroupant toutes les données acquises sur un écosystème représenté sous forme de réseau trophique (modèle conceptuel avec identification des compartiments et de leurs flux d'échanges potentiels, données quantitatives de terrain et issues de la littérature), cette méthode « reconstruit » le réseau trophique quantitatif en choisissant parmi toutes les solutions possibles celle de norme minimale (principe de parcimonie). Ce principe, même s'il est basé sur la notion philosophique souvent admise (« *Pluralites non est ponenda sine necessita* », ou « rasoir d'Okham » in Legendre & Legendre, 1998) que lorsqu'on a une solution simple à un problème, il est inutile de la compliquer si rien n'y contraint, conduit à imposer certaines formes aux solutions. Parmi celles-ci, citons :

- la répartition des flux entre différentes voies possibles, si elle n'est pas contrainte, sera homogène entre des routes de même longueur (cas (1) et (2) de l'encart V.3)
- pour une entrée imposée, les flux de « sortie directe » (respiration, exportation) sont privilégiés au détriment des flux entre compartiments du système et des flux de sortie « à terme » (après passage de la matière dans le réseau) (cas (3) de l'encart V.3)
- les flux d'entrée, au contraire, sont minimisés pour permettre une sortie imposée (cas symétrique)
- de nombreuses contraintes sont atteintes par la solution : le minimum de la norme est en dehors du domaine de définition (cas (4) de l'encart).

Cependant, il ne s'agit pas non plus d'une simplification du réseau à outrance : on voit que les flux sont certes imposés par la méthode, mais l'annulation des flux indirects n'est pas une règle car nombre de contraintes agissent de façon détournée. On peut cependant se demander si une fonction déterminée sur des critères plus « écologiques » ne pourrait pas être optimisée à la place de cette fonction « purement mathématique ». Dans le cadre de la recherche de « fonctions - objectifs » (« goal functions ») pour les écosystèmes, de nombreuses expressions ont été proposées sur la base de quantifications thermodynamiques. Ces fonctions doivent en théorie tendre vers un optimum ou « attracteur » lorsque les écosystèmes évoluent (Müller & Jorgensen 2000). Même si leur légitimité dans un calcul dynamique semble plus évidente (quand on parle d'évolution des systèmes vers un optimum, on pense naturellement à modéliser l'évolution du système de manière dynamique), il est aussi justifié d'utiliser ces fonctions objectifs dans un calcul statique. Choisir une de ces « fonctions - objectifs » comme critère d'optimisation revient en effet à faire l'hypothèse implicite que sous les

Encart V.4a
« Fonctions objectifs » et principe de parcimonie

Fonction	Auteur	Optimum	Variables
Biomasse	Margalef 1968	Maximale	Biomasses
Biodiversité	Marques et al. 1997	Maximale (mais d'expression subjective)	Biomasses
Puissance	Lotka 1922, 1924 ; Odum & Pinkerton 1955	Maximum de la Puissance de sortie	Flux de sortie
Exergie	Jorgensen & Mejer 1979, 1981	Exergie maximale du système	Biomasses, qualité
Exergie	Schneider & Kaye 1993	Dissipation maximale d'Exergie par le système	Biomasses, qualité
Exergie structurelle	Christensen 1994	Pas de corrélation significative	Biomasses, Nature
Energie (« embodied energy »)	Odum, 1988	Energie maximale dans le système	Biomasses, Niveaux trophiques
Recyclage	Morowitz 1968	Maximum	Flux impliqués dans le recyclage
Ascendance	Ulanowicz 1986	Ascendance maximale	Tous les flux
Ascendance relative (A/C)	Christensen 1994	Ascendance Relative minimale	Tous les flux
Ascendance relative, information mutuelle relative	Aoki 1997	Evolution variable des fonctions en selon le stade d'évolution du système	Tous les flux
Synergie	Fath & Patten 1998	Existence d'une synergie mais sans quantification relative	Tous les flux
Homogénéité	Fath & Patten 1999	Homogénéisation des systèmes due aux flux indirects	Tous les flux
Indice de maturité	Perez-España & Arregun-Sanchez 1999, 2001	Maximal	Tous les flux
Energie / Exergie	Bastiatoni & Marchettini 1997	Minimum du ratio Energie/Exergie : niveau d'organisation maximum	Biomasses, Nature des compartiments
Entropie	Glansdorff & Prigogine, 1971	Minimum d'Entropie totale	Tous les flux
Entropie	Nicolis & Prigogine 1977	Minimum de Production d'Entropie	Entrées, Sorties
Entropie	Ludovisi & Poletti 2003a	Maximum de Production d'entropie	Entrées, Sorties

Les fonctions - objectifs ont été définies dans le cadre de la recherche de tendances d'évolution des écosystèmes. A chaque fonction est associée un optimum ou « orienteur » vers lequel évolue celle-ci lorsque le système se développe.

contraintes imposées le système a atteint un équilibre stable qui correspond à une plus grande maturité. Ainsi, on peut substituer au principe de parcimonie un principe d'optimisation d'une telle fonction écologique.

Parmi les « fonctions - objectifs » possibles, certaines dépendent des biomasses de compartiments du réseau trophique, d'autres des flux. Dans le cadre de la méthode de l'analyse inverse, on recherche directement les flux d'échanges entre les compartiments du réseau, et les variables d'état des modèles dynamiques que sont les biomasses n'entrent pas dans le calcul d'optimisation : elles sont en effet, par définition, fixées (Jorgensen & Bendoricchio 2001). De plus, Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997) évoquent l'utilité de se baser sur les flux et non seulement sur les biomasses pour décrire l'organisation d'un système. Au plan de la réalisation mathématique, une telle fonction devra en outre satisfaire un certain nombre de critères : en effet, elle devra avoir une forme qui

- ait pour variables les flux du système et pas seulement les biomasses
- prenne en compte tous les flux du système, internes et externes (ce qui élimine d'ores et déjà les fonctions qui ne font intervenir que les échanges avec l'extérieur),
- ait un optimum unique qui ne se trouve pas de façon triviale à l'infini.

Au final, le tableau - bilan des « fonctions – objectifs » proposées (encart V.4a) ne fait apparaître aucune fonction satisfaisante... L'Exergie semble bien liée à l'évolution des systèmes (Marques et al. 1997, Bendoricchio & Jorgensen 1997), mais son expression n'est liée qu'à la composition spécifique de ces derniers : l'optimisation que nous cherchons ici à faire ne porte pas sur les biomasses, puisque l'on est à l'équilibre. L'étude de l'évolution de l'Exergie est particulièrement adaptée aux modèles dynamiques (Jorgensen & Marques 2001), mais pas à la recherche d'un équilibre déjà atteint pour des biomasses fixées. Les notions de Synergie et d'Homogénéisation semblent intéressantes, bien que de calcul très indirect à partir des flux (voir II.C), mais leur rapport à la maturité des systèmes n'a pas été évalué. Tout au plus peut-on dire que l'Homogénéisation des systèmes révèle une plus grande importance des flux indirects, considérée comme un « orientateur » par Müller & Jorgensen (2000). La Maximisation de la Production d'Entropie (MEP) est un sujet qui mobilise les chercheurs de différentes disciplines et a été appliquée par exemple à l'étude des systèmes climatiques à l'échelle planétaire, des interactions climat-biosphère, ou de la croissance des cristaux (Grassl 1981, Paltridge 1981, Watson & Lovelock 1983, Hill et al. 1990, Ozawa & Ohmura 1997, Martyushev et al. 2000, Paltridge 2001, Ozawa et al. 2001, Pujol & Fort 2002, Lorenz 2002, Shimokawa & Ozawa 2002, Kleidon 2002, Pujol 2002). Nous avons cherché à l'adapter à la recherche d'un principe d'optimisation, par analogies entre les éléments d'un réseau trophique et ceux de différents systèmes physiques (encart V.4b). Cependant, on se heurte toujours au problème

Encart V.4b

Principe du maximum de production d'entropie (MEP), application aux réseaux trophiques ?

Définitions à partir de la physique

Conservation de la masse :

$$\frac{\partial \rho(x)}{\partial t} = -\nabla \cdot F_i + Q_i \text{ avec } F_i \text{ flux d'importation pour le compartiment}$$

production d'entropie :

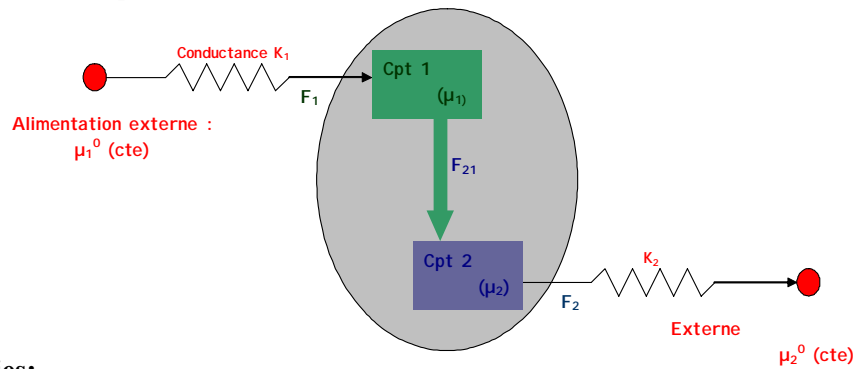
$$EP = \iiint_V F_n \cdot \nabla \left(\frac{\mu}{T} \right) + \sum_{sp} \frac{\mu_j \alpha_{jr} J_r}{T} \text{ avec sp : espèces en interaction, j et r.}$$

état stationnaire :

$$EP = XP = - \iint_S \sum_i F_i \cdot \frac{\mu_i}{T} \text{ avec XP : production d'entropie, égale à l'export d'entropie en régime stationnaire, } F_i \text{ le terme de sortie pour l'espèce } i, \mu_i \text{ son potentiel hydrique.}$$

Application à un système :

Régime stationnaire : $F_1 = F_2 = F$
 $EX = F_1 \cdot \mu_1 - F_2 \cdot \mu_2 = F (\mu_1 - \mu_2)$
 En fonction des conditions extérieures fixes :
 $\mu_1 = \mu_1^0 - F/K_1 ; \mu_2 = \mu_2^0 - F/K_2$
 F^* maximise la production d'entropie :
 $EX = EP = F (\mu_1^0 - \mu_2^0) + F^2 (1/K_2 - 1/K_1)$
 $F^* = (\mu_1^0 - \mu_2^0) / (1/K_1 - 1/K_2)$



Bilan des inconnues et des relations fournies:

on a un modèle à :

- C compartiments dont C_e échangent avec l'extérieur et C_i n'ont aucun échange avec l'extérieur
- N flux, dont N_e (>= C_e) sont des flux d'échange avec l'extérieur, et N_i (N_i <= γ = C(C-1)/2) sont des flux strictement internes

Les équations sont au nombre de n (données par A.F = b), avec n << N

Les inégalités permettent de restreindre le domaine de définition de F

Le principe MEP donne une fonction quadratique portant sur N_e flux.

=> il nous reste donc (N-n) degrés de liberté, dans le domaine de définition fixé par G.F >= h.

Questions qui surgissent:

- Que faire d'un système qui accumule ou perd de la biomasse? Certains compartiments peuvent en effet avoir un bilan non nul, notamment si l'on se place à une échelle saisonnière ?
- Comment traiter différemment les flux d'exportation de matière vivante (advection, départ des prédateurs), de dissipation (respiration), de dégradation de matière (accumulation de matière organique détritique)? On peut donc avoir plus de flux de sorties que de compartiments qui échangent avec l'extérieur.
- Que faire des compartiments qui sont à la fois importateurs et exportateurs (typiquement les producteurs primaires qui respirent) ?

Les deux dernières questions se traitent à l'aide des potentiels différents associés aux différents « réservoirs extérieurs » de matière. On peut sans doute aussi associer un potentiel à la matière accumulée/perdue par les compartiments, ce qui pourrait résoudre la première question, mais alors, on a du mal à considérer ce potentiel comme constant.

Ce qui conduit à la question de principe:

- Quels sont les équivalents des potentiels chimiques? Des résistances?
- Peut-on considérer rigoureusement que les potentiels chimiques et résistances des compartiments 'extérieurs' (pool de nutriments benthique et pélagique, CO₂, CO détritique) sont constants? Pour le CO détritique, qui s'accumule, cela semble déjà difficile!

du nombre d'inconnues pris en compte, trop faible puisque ce principe ne concerne que les échanges avec l'extérieur du système. L'Ascendance, ou mieux l'Ascendance relative (A/C, voir II.C), pourrait sembler au départ une bonne candidate, puisqu'elle fait intervenir l'ensemble des flux. Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997) identifient une augmentation de l'Ascendance pendant le développement des écosystèmes, « toutes choses égales par ailleurs (en l'absence de perturbations majeures) ». Selon eux, les systèmes auraient donc tendance à maximiser leur Ascendance. Pourtant, ayant remarqué que celle-ci est fortement liée à la taille du système (le TST, voir partie II.C), Christensen (1994) préfère associer minimum d'Ascendance relative et maturité. Ainsi, l'augmentation de l'Ascendance au cours de l'évolution traduirait en fait la croissance de la taille des systèmes et non de leur organisation d'information (AMI, voir II.C) qui, elle, n'est pas liée à la taille du système, et diminue avec sa maturité (Christensen 1994).

Une autre idée consistait à rechercher les flux qui permettaient d'aboutir au système le plus stable possible dans la description dynamique décrite en V.1, c'est-à-dire qui conduisait à obtenir des valeurs propres à parties réelles minimales (et négatives). L'idée d'utiliser la matrice Jacobienne et ses propriétés comme critère de sélection a déjà été évoquée (Svirezhev 1997), mais d'une part, nous l'avons dit, cette construction ne repose que sur une construction purement mathématique, et d'autre part le degré de stabilité et la maturité pourraient n'être pas liés. Perez-España & Arregun-Sanchez (1999) ont défini la maturité comme la diversité de l'information (Df en II.C) multipliée par la proportion de flux venant des détritiques par rapport au TST. Leur but était d'évaluer la stabilité des systèmes en fonction de leur évolution, et ils sont arrivés à la conclusion que temps de résilience et maturité étaient inversement corrélées (Perez-España & Arregun-Sanchez 2001) : les écosystèmes deviendraient plus fragiles à mesure qu'ils évoluent.

Ainsi, la substitution du principe de parcimonie ne semble pas aisée. Vu la quantité de fonctions candidates et le nombre d'interprétations possibles de leurs évolutions, malgré l'émergence d'un schéma commun, il semble impossible d'unifier les nombreuses théories en une seule (Jorgensen & Müller 2000). Il semble donc prématuré – et inutilement compliqué – de vouloir substituer une hypothétique fonction holistique au principe de parcimonie. D'autre part, l'étude du lien entre cette fonction et certaines « fonctions – objectifs » peut permettre de justifier au plan écologique l'usage d'un calcul dont on comprend l'intérêt au plan mathématique. En effet, on observe une forte corrélation entre norme du flux global, synergie et ascendance interne lorsque l'on calcule différents résultats appartenant au domaine de définition (voir partie suivante). Le rasoir d'Ockham a sans doute encore quelques beaux jours d'application...

4. Méthodes de comparaisons inter systèmes et de modélisation

Outre la nécessité de disposer de modèles agrégés à un niveau équivalent, la variation de méthode employée pour les modéliser peut introduire des biais lors de la comparaison. En effet, plusieurs méthodes permettent d'obtenir des systèmes équilibrés sur la base de jeux de données équivalents. Nous avons justifié l'emploi de celle de l'analyse inverse par son caractère plus objectif, ou impartial, que les autres (Ecopath et les méthodes directes).

Pourtant, nous avons effectué des comparaisons entre systèmes, certes de niveaux d'agrégation équivalents, mais obtenus par l'utilisation de méthodes différentes. Ceci revient à faire l'hypothèse implicite que l'on considère ces méthodes comme équivalentes. Cependant elles n'ont pas *a priori* de points communs en dehors de l'hypothèse de la situation d'équilibre. L'idée d'appliquer le logiciel ECOPATH au modèle de la vasière de Brouage en zéro dimension a été évoquée, mais comment combler les manques de données ? En effet, le logiciel requiert l'entrée d'un système gaussien (de plein rang), ce que nous n'avons pas, d'où l'utilisation du principe de parcimonie... Une solution possible consisterait à utiliser les résultats de l'analyse inverse pour imposer les coefficients manquants. Immanquablement, une telle action conduirait à un résultat identique... l'utilisation du module Ecoranger permettrait peut être une telle comparaison, en entrant seulement des encadrements pour chacun des paramètres manquant. Pour autant, nous avons préféré conserver la méthode de l'analyse inverse pour la souplesse permise : la structure de certaines données est incompatible avec les requêtes du logiciel ECOPATH (par exemple l'expression de la PER des producteurs primaires), et le découpage spatial et saisonnier n'aurait pu être réalisé. La méthode « MCIA » permet ensuite un développement du même type que celui apporté par le module ECORANGER (Kavanagh et al. 2004). Ce dernier, en effet, tire aléatoirement les paramètres manquants entre des contraintes imposées par l'utilisateur, et ne retient que les systèmes compatibles dont il calcule les solutions.

Les comparaisons inter écosystèmes ont montré des fonctionnements très similaires des vasières de l'Aiguillon et de Brouage par rapport à celui d'autres systèmes. On peut se demander si ce résultat est dû à l'application d'une méthode commune en regard d'autres méthodes ou bien à des données très proches. Il s'agit sans doute d'une combinaison des deux causes. En effet, si les indices synthétiques de l'analyse des réseaux doivent permettre de comparer entre eux différents réseaux trophiques, lorsque ceux-ci sont bâtis sur le même modèle (Baird et al. 1991), leur dépendance au

modèle *a priori* reste sans doute forte. Dans la recherche de l'influence relative des méthodes de modélisation, des degrés d'agrégation, et des caractéristiques intrinsèques des sites modélisés, nous avons calculé, pour différents sites dont les modèles ont été publiés avec suffisamment de précision pour autoriser ces évaluations (tableau V.1), un grand nombre d'indices de l'analyse des réseaux parmi les plus courants (encart V.5).

Afin d'évaluer aussi l'impact de la dimensionnalité des indices, et donc de la taille des systèmes, sur les interprétations qui en découlent, nous avons représenté deux études parallèles :

- la première est basée sur des indices normalisés par le TST, et intègre quelques indices de taille, tels le TST, le nombre de compartiments, le nombre de flux, l'ascendance et la capacité de développement (qui, divisées par le TST, donnent respectivement l'AMI et l'Entropie au sens de diversité des flux, indices intégrés à l'étude). Tous les autres indices, même les « overheads », ont été normalisés. La taille du système étant quantifiée par le TST, c'est ce terme qui a permis de normaliser la plupart des indices. Seules la production primaire nette est normalisée par la biomasse vivante totale du système, et la production primaire brute par la respiration totale du système

- la seconde est basée sur les indices quantitatifs tels qu'on les calcule généralement. Ainsi, certains indices « naturellement » non quantitatifs sont-ils conservés : la quantité d'information mutuelle, les diversités des biomasses et des flux, les ascendances relatives et l'efficacité de la production primaire.

Considérant chacun de ces sites comme un « individu », une ACP permet à la fois de les discriminer en fonction de ces indices et de regrouper les indices en fonction de leurs corrélations. A ces 21 modèles ont été ajoutés les modèles de l'Aiguillon et de Brouage, entiers et agrégés (annuels et saisonniers). Tous les flux (saisonniers, mensuels, journaliers) ont été ramenés pour le calcul à l'unité $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Le détail des résultats de l'ACP (matrice de corrélation, projection selon les axes propres) est donné en annexe C. Les projections permettent de visualiser les corrélations qui existent entre indices d'une part, et de regrouper les sites d'après leurs profils déterminés par l'analyse des réseaux, d'autre part.

Encart V.5
Détail indices utilisés pour l'ACP (sites, indices)

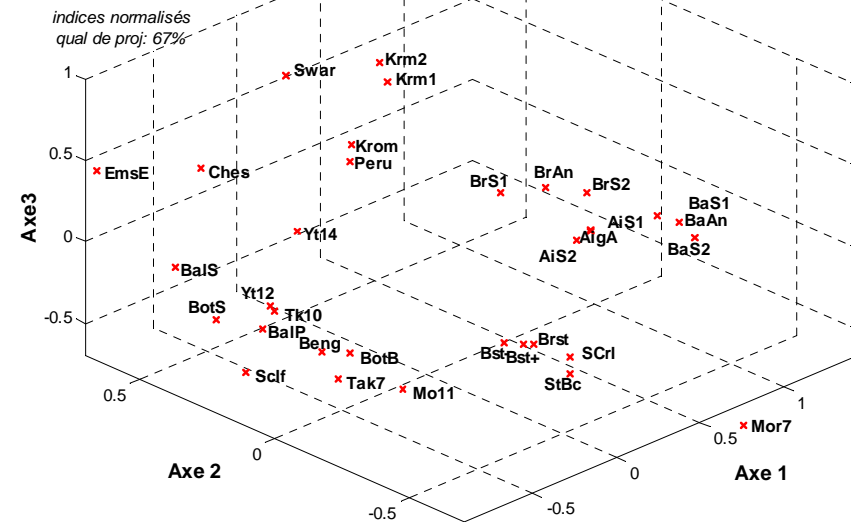
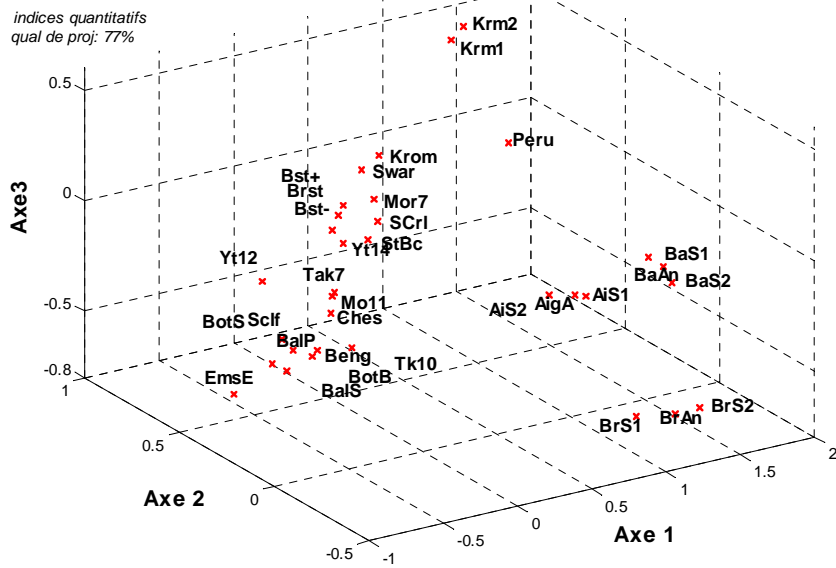
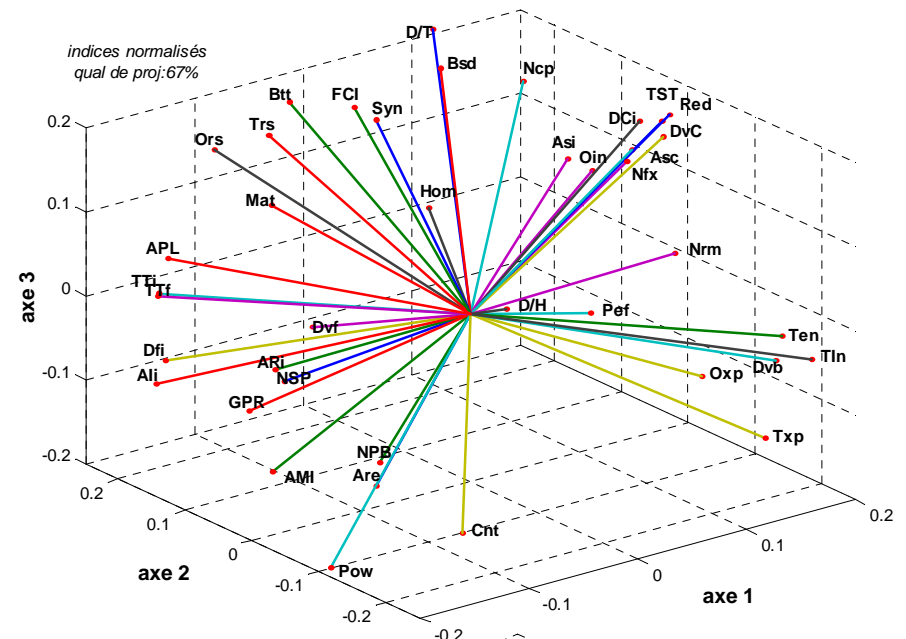
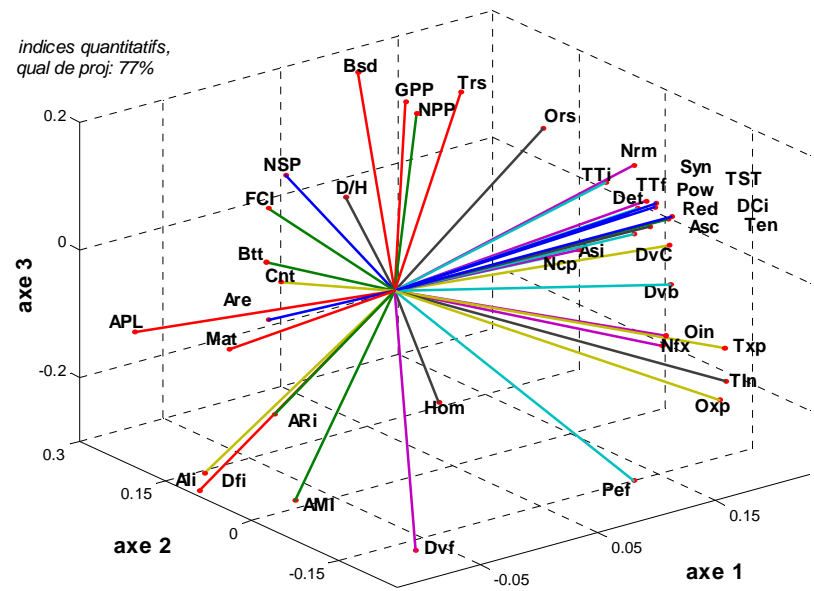
Abrév.	Signification	Nom anglais	Normalisés	Quantitatifs
TST	somme de tous les flux	Total System Throughput	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Btt	Biomasse totale	Total Biomass	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Bsd	Biomasse vivante	Living biomass	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
TTi	somme de tous les flux internes	internal Total System Throughput	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
TTf	TST au sens de Finn (somme des flux entrants)	Finn TST	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Txp	Exportation totale du système	Total Export	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
TIn	Importation totale du système, sans la production primaire brute	Total Input	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
NSP	Production nette du système (Txp - Tin)	Net System Production	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Ten	Entrées totales dans le système, avec la production primaire brute	Total System Entries	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Trs	Respiration totale du système	Total System Respiration	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Asc	Ascendance	Ascendancy	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Asi	Ascendance Interne	Internal Ascendancy	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
DvC	Capacité de Développement	Development Capacity	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
DCi	Capacité de Développement Interne	Internal Development Capacity	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Red	Redondance	Redundancy	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
AMI	Quantité d'information mutuelle (Ascendance /TST)	Average Mutual Information	normalisé par le TST	normalisé par le TST
Ali	Quantité d'information mutuelle interne	Internal Average Mutual Information	normalisé par le TST	normalisé par le TST
Pow	Puissance	Power	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Nrm	Norme du flux total	Norm of total flux	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Cnt	Connectance	Connectance		
Hom	Homogénéisation	Homogenization		
Syn	Synergie	Synergy	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
FCI	Indice de recyclage de Finn (normalisé par le TST)	Finn Cycling Index	normalisé par le TST	normalisé par le TST
APL	longueur moyenne des trajets	Average Path Length	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Dvb	Diversité de la biomasse	Biomass Diversity		
Dvf	Diversité des flux	Flow Diversity		
Dfi	Diversité des flux internes	Internal Flow Diversity		
D/H	ratio Régimes détritvres / Régimes herbivores	Detritivory / Herbivory	ratio // herbivory	
D/T / Det	flux totaux vers les détritvres	Fluxes to detritus	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
NPB / NPP	Production Primaire Nette / Biomasse (sans détritvres)	Net Primary Production	normalisé par la biomasse	<i>indice quantitatif</i>
GPR / GPP	Production Primaire Brute / Respiration du système	Gross Primary Production / System Respiration	normalisé par la respiration	<i>indice quantitatif</i>
Pef	Efficacité de la production primaire	Efficiency: Herbivory / NPP	herbivory normalisé par la NPP	herbivory normalisé par la NPP
Oin	dépense d'information à l'importation	Overhead on imports	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Oxp	dépense d'information à l'exportation	Overhead on exports	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Ors	dépense d'information dissipée (respirée)	dissipative Overhead	normalisé par le TST	<i>indice quantitatif</i>
Are	Ascendance relative	Relative Ascendancy	ratio // capacité de développement	
ARi	Ascendance relative interne	Internal Relative Ascendancy	ratio // capacité de développement	
Mat	Maturité	Maturity		
Ncp	Nombre de compartiments	Number of compartments	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>
Nfx	Nombre de flux	Number of fluxes	<i>indice quantitatif</i>	<i>indice quantitatif</i>

Indices de l'analyse des réseaux, « variables » pour l'ACP selon les critères de l'analyse des réseaux. Les abréviations « Abrev. » seront celles utilisées dans les figures et les annexes D, les noms anglais ont la plupart du temps servi à les créer.

abrév	lieu	détails	Méthode / commentaire	référence	Ncp
BrS1	Brouage	saison 1	analyse inverse		20
BrS2	Brouage	saison 2	analyse inverse	Leguerrier, non publié	20
BrAn	Brouage	annuel	analyse inverse		20
BaS1		saison 1	analyse inverse		16
BaS2	Brouage, agrégé	saison 2	analyse inverse		16
BaAn		annuel	analyse inverse	Leguerrier et al, en corr.	16
AiS1		saison 1	analyse inverse		16
AiS2	Aiguillon	saison 2	analyse inverse		16
AigA		annuel	analyse inverse		16
Peru	Pérou	upwelling	empirique	Baird et al. 1991	16
Beng	Benguela	upwelling	empirique	Baird et al. 1991	16
EmsE	Estuaire de l'Ems	Mer de Wadden	empirique	Baird et al. 1991, Baird & Ulanowicz 1993	15
Yt14	Baie d'Ythan	Aberdeen, Ecosse	empirique	Baird & Ulanowicz 1993	14
Yt12	Baie d'Ythan	Aberdeen, Ecosse	empirique	Baird & Milne 1981	12
BalS	Baltic Proper	Mer Baltique	empirique	Baird et al. 1991	15
BalP	Baltic Proper	Mer Baltique	Ecopath	Sandberg et al. 2000	12
BotB	Bothnian Bay	Mer Baltique	Ecopath	Sandberg et al. 2000	12
BotS	Bothnian Sea	Mer Baltique	Ecopath	Sandberg et al. 2000	12
Tak7	Takapoto	lagon d'attoll	analyse inverse	Niquil et al. 1998	7
Tk10	Takapoto	lagon d'attoll	analyse inverse	Niquil et al. 2001	10
Krom	Estuaire du Kromme	Océan Indien	empirique	Baird & Ulanowicz 1993	16
Krm1	Estuaire du Kromme	moyenne, années antérieures à 1984	empirique	Baird & Heymans 1996	27
Krm2	Estuaire du Kromme	moyenne, années postérieures à 1984	empirique	Baird & Heymans 1996	27
Swar	Estuaire de Swartkops	Océan Indien, SE Afrique	empirique	Baird et al. 1991, Baird & Ulanowicz 1993	15
SClf	Sud Californien	Sud Californien	analyse inverse	Jackson & Eldridge 1992	7
SCrl	Caroline du Sud	zone intertidale peuplée d'huîtres	empirique	Dame & Patten 1981	6
Ches	baie de Chesapeake	côte est USA	empirique	Baird et al. 1991	15
Mo11	Baie de Morlaix	Bretagne	modèle dynamique, atteinte de l'équilibre	Chardy & Dauvin 1992	11
Mor7	Baie de Morlaix	Bretagne	Mo11 mois les compartiments pélagiques	Chardy & Dauvin 1992	7
StBc	Saint Brieuc	Bretagne, sables fins	méthode inverse	Chardy et al. 1993	7
Brst	Rade de Brest	Bretagne	méthode inverse	Jean 1994	10
Bst+	Rade de Brest	+50% sédimentation	méthode inverse	Jean 1994	10
Bst-	Rade de Brest	-50% sédimentation	méthode inverse	Jean 1994	10

Tableau V.1 : Modèles de réseaux trophiques « individus » pour l'ACP selon les critères de l'analyse des réseaux. Les abréviations « abrév » seront celles utilisées dans les figures. La dernière colonne « Ncpt » donne le nombre de compartiments de chaque modèle.

Encart V.6
Projection des indices et sites dans les trois premiers axes principaux



Les résultats obtenus (encart V.6) montrent à la fois la dépendance des indices vis-à-vis du niveau d'agrégation des systèmes, l'importance de la corrélation entre indices quantitatifs et des corrélations particulières entre indices, qu'il est intéressant de noter.

En ce qui concerne les niveaux d'agrégation et les méthodes de modélisation, l'observation des systèmes de l'Aiguillon et de Brouage montre un fort regroupement, dans le cas quantitatif comme dans le cas normalisé, des modèles a priori équivalents. Ainsi, les modèles de l'Aiguillon, ceux de Brouage (Br20) et ceux de Brouage agrégé (Br16) forment-ils trois groupes. De plus, il est à noter que le groupe des modèles agrégés de Brouage est plus proche du groupe de l'Aiguillon que de celui des modèles de départ : l'influence du degré d'agrégation et du modèle a priori est donc manifeste. Cependant, cette influence est tempérée dans le cas de l'utilisation d'indices normalisés. Ainsi, il vaut sans doute mieux, afin de comparer la structure et le comportement de différents écosystèmes, utiliser les indices normalisés.

Les indices peuvent être regroupés selon leurs corrélations les plus fortes. On retrouve ainsi, dans les deux représentations, certains groupements caractéristiques :

- Le groupe des indices quantitatifs de structure réunit TST (taille du système), Ascendances, Capacités de développement et Redondance
- Le groupe des indices d'échanges avec l'extérieur contient les Overheads d'exportation, exportations du système, entrées totales dans le système (sans la production primaire).
- Le groupe de la quantité d'information contient les termes de diversité des flux et de quantité d'information mutuelle : il s'agit en fait des termes d'ascendance et de capacité de développement normalisés par le TST.

Certains indices « naviguent » entre les deux premiers groupes. Par exemple, sous forme quantitative, les « overheads » d'importation sont liés aux indices du second groupe, normalisés par le TST, ils sont corrélés aux indices du premier. Pour les entrées totales dans le système, c'est l'inverse. La Norme du flux global, même normalisée par le TST (norme relative), reste liée à ces deux groupes : le principe de parcimonie consiste donc bien à rechercher le système le plus « petit » possible. La division par la taille du système conduit certains indices normalisés à être négativement corrélés à cette dernière : c'est le cas pour la Puissance ou les TST interne et au sens de Finn. D'autres restent dans le quadrant des indices quantitatifs : les overheads, les flux d'échange avec l'extérieur, la norme. La synergie enfin perd, une fois normalisée, tout lien de corrélation avec les indices de taille, et est corrélée au recyclage.

L'observation des projections dans les deux premiers plans principaux va permettre d'affiner l'interprétation de ces liens en termes écologiques (Figures V.2 et V.3).

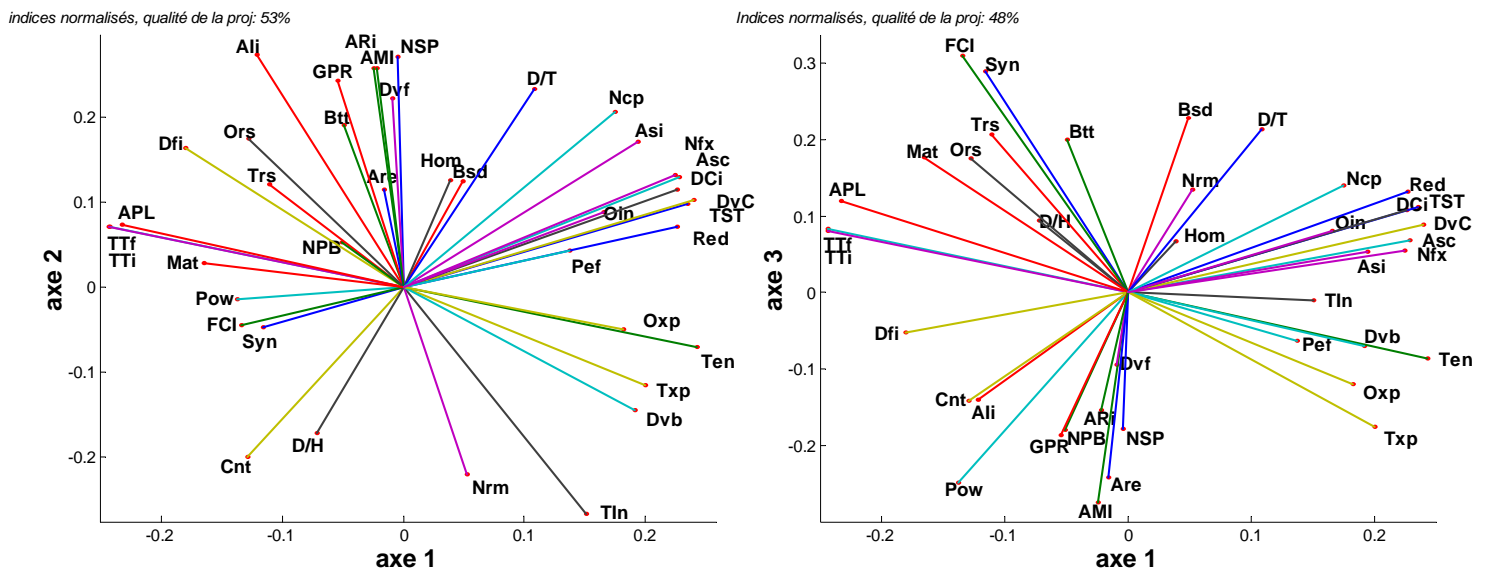


Figure V.2 : Projection des indices normalisés de l’analyse des réseaux selon les trois premiers axes principaux (plan des axes 1&2 puis plan des axes 1&3). Les abréviations sont explicitées en encart V.8, les coordonnées peuvent étre lues en annexe D3.

Ces schémas, associés à la matrice des corrélations (annexe D2), aident à comprendre les liens entre ces différents indices et donc leur signification et ce qu’ils nous enseignent sur le fonctionnement des réseaux analysés. Ainsi, on peut chercher à interpréter ces indices en terme de maturité des systèmes, ce qui a souvent guidé leur élaboration. La corrélation négative entre Ascendance relative et Maturité a été évoquée par Christensen (1995) et Aoki (1997). La vision d’Ulanowicz (1986, 1997, qui considère l’Ascendance comme un indice de maturité des écosystèmes), est ainsi critiquée par ces derniers. Selon l’axe 1, le regroupement des indices normalisés de maturité (Mat) créé par Perez-España & Arregun-Sanchez (1999), Synergie (Syn - Fath & Patten 1998), Puissance (Pow - Lotka 1922 ; Odum & Pinkerton 1955), taux de recyclage (FCI), longueur moyenne des cycles (APL) suggère en effet que l’Ascendance serait un mauvais critère d’évaluation de cette maturité. Cependant, nous n’observons pas de corrélation significative entre Ascendances et Ascendances relatives. En revanche, l’axe 2 fait apparaître les fortes corrélations entre les Ascendances relatives et les quantités d’information mutuelles (AMI et AMI interne), la production nette des systèmes, et le ratio ‘production brute / respiration du système’, qui sont opposés aux termes d’échanges avec l’extérieur et la norme divisée par le TST. Selon l’axe 3 se dégagent des corrélations qui étayent la vision d’Odum (1969) sur la maturité des systèmes : Ascendance relative et P/B du système sont associés, et opposés aux taux de recyclage (FCI), longueur moyenne des cycles (APL), Synergie et indice de maturité.

Ainsi peut-on décrire l'espace défini par les trois premiers axes de l'ACP (notamment à l'aide des coordonnées précisées en annexe D3) :

- l'axe 1 classe les réseaux selon leur taille et la diversité de leurs échanges avec l'extérieur opposée à leur synergie (FCI, Syn, Mat)
- l'axe 2 les distingue selon l'organisation de leur structure interne et la spécificité des routes de l'information : les indices associés à la quantité d'information circulant dans les réseaux et à leur structure (Ascendances relatives, Diversité des flux, quantité d'information mutuelle, l'Homogénéisation) sont négativement corrélés à la norme relative, à la Connectance, aux importations et exportations relatives. Si l'on considère qu'une plus grande maturité sera aussi associée à une plus grande spécificité des routes de l'information, alors l'axe 2 révèle cette caractéristique des systèmes.
- l'axe 3 permet de les ordonner selon leur maturité au sens évoqué par Odum (1969), avec, pour indices associés à une plus grande maturité : le taux de recyclage et la longueur moyenne des cycles, la Synergie, l'indice de Maturité, la norme relative, et pour indices négativement corrélés à la maturité : l'Ascendance relative, la production primaire normalisée par la respiration et ou la biomasse, la puissance.

Les systèmes modélisés peuvent donc être évalués les uns par rapport aux autres à l'aide de l'association des différents indices normalisés (Figure V.3).

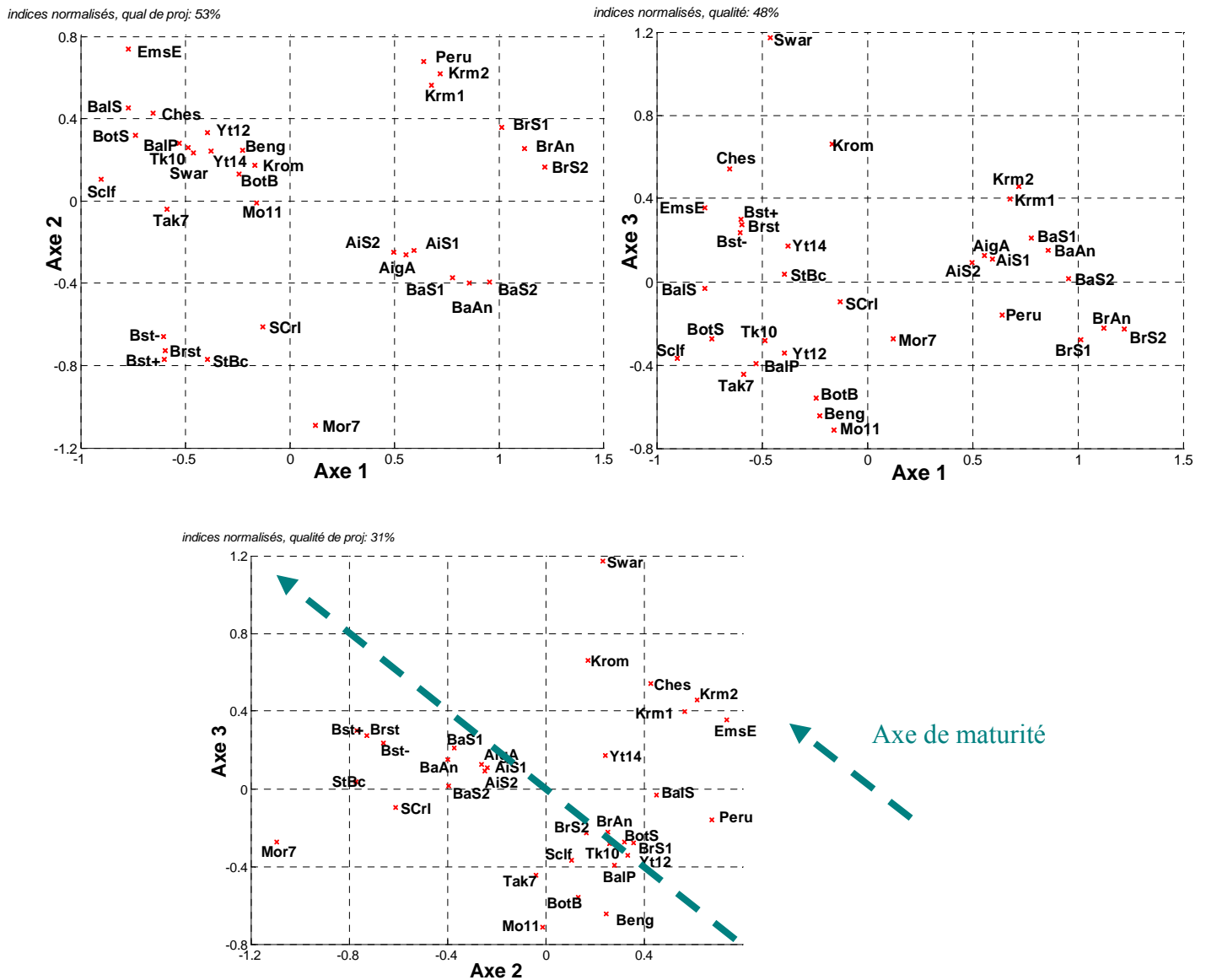


Figure V.3 : Projection des sites selon les trois premiers axes principaux du nouveau repère (plan des axes 1&2 puis plan des axes 1&3). Les abréviations sont explicitées en encart V.8, les coordonnées peuvent être lues en annexe D4.

Ainsi, les systèmes les plus « gros » sont-ils séparés selon l’axe 1 : le système de Brouage considéré intégralement est le plus gros, et les systèmes de l’Aiguillon et de Brouage sous forme agrégé sont de taille équivalente. Les systèmes qui ont une taille supérieure à la moyenne se trouvent dans la même région de l’axe 1 : il s’agit de l’estuaire du Kromme modélisé par 27 compartiments (Krom1 et Krom2), le l’upwelling péruvien, du système de Morlaix. En termes de structure interne, les estuaires de l’Ems, de Kromme (27 compartiments) et l’upwelling péruvien arrivent en tête, avec juste derrière le regroupement de systèmes disparates au niveau écologique comme ceux de la mer Baltique, de l’atoll de Takapoto (10 compartiments), de l’upwelling du Benguela... L’agrégation des compartiments de Brouage semble avoir fait perdre au système de sa diversité d’information interne

en faveur de plus grandes norme relative, connectance, homogénéisation et synergie. Les systèmes ayant des coordonnées positives selon l'axe 2 et négatives selon l'axe 3 seront-ils les plus immatures. Ceci fait apparaître deux groupements principaux, et présente comme plus matures les systèmes de la rade de Brest (système benthique), les systèmes de Brouage et l'Aiguillon au même niveau d'agrégation, et celui de Caroline du Sud. Il est à noter que, conformément à l'intuition, les systèmes d'upwelling sont identifiés parmi les plus immatures. Les modèles de l'estuaire de Kromme distinguent périodes pré- et post-1984, date d'achèvement d'un barrage, et donc de début d'une période de réduction des apports d'eau douce à l'estuaire. Les auteurs (Baird & Heymans 1996) concluaient de leurs comparaisons d'indices que le système avait surtout changé de mode de fonctionnement, passant d'une domination pélagique à une domination benthique, mais que le système s'était globalement adapté aux changements sans trop de dommages au niveau global. Il peut donc être intéressant de caractériser plus avant les systèmes à l'aide d'indices structurels plus orientés vers l'observation des compartiments et de leur insertion dans le système : ceci est notamment le but de l'élaboration des indices basés sur l'utilisation de chaînes de Markov.

De plus, même avec des indices adimensionnels, dont l'utilisation est recommandée pour la comparaison d'écosystèmes (Mann et al. 1989, Field et al. 1989), le niveau d'agrégation des systèmes a son importance, et on constate que le même modèle de Brouage, selon le niveau d'agrégation choisi, présentera des caractéristiques très différentes. Nous allons voir que l'utilisation des indices issus de l'utilisation de chaînes de Markov pour le suivi de la matière au selon des réseaux peut permettre de réaliser une évaluation de la pertinence des agrégations réalisées dans un réseau.

Une autre méthode de visualisation consisterait à réaliser une classification des sites afin de voir si les indices calculés permettent d'en réaliser une typologie, et donc de répondre aux questions : En quoi les sites sont-ils différents ? Quels sont ceux qui se ressemblent le plus ? Des réponses sont évoquées à l'aide de l'ACP, mais cette autre vision pourrait y apporter un complément.

5. Utilisation des indices issus des chaînes de Markov : une vision synthétique et globale du fonctionnement

a) Comparaison aux indices de l'analyse des réseaux classique

La méthode proposée semble à première vue redondante avec le calcul des coefficients de contributions proposé par Kay et al. (1989). Cependant, outre les taux de transfert (qui correspondent aux coefficients de contribution), nous calculons ici les temps de transfert entre les compartiments selon le même principe.

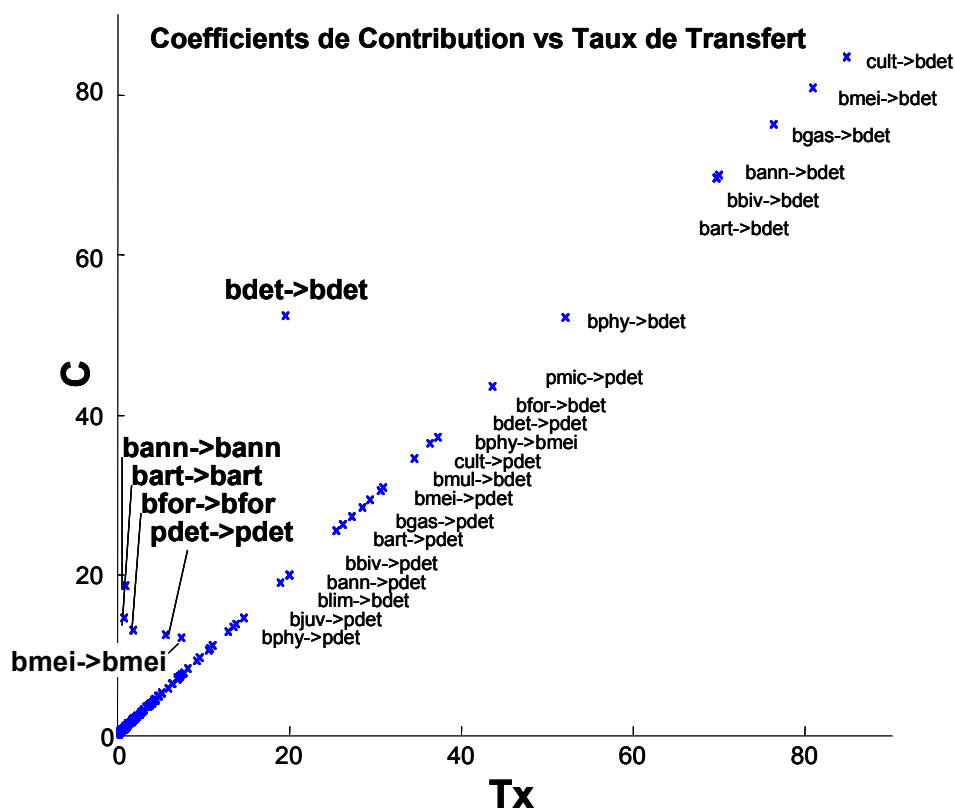


Figure V.4 : coefficients de contribution (C) vs taux de transfert (Tx). Cas du modèle Br16. Seules les taux les plus forts sont légendés sur la diagonale (par l'abréviation « compartiment source -> compartiment puits »).

De plus, les taux de transfert calculés sont exactement égaux aux coefficients de Contribution présentés dans le tableau II.3 (colonne 2 : « forward case »), excepté :

- pour le modèle Br16, les taux de retour des compartiments « bfor », « bmei », « bann », « bart », « bdet » et « pdet » qui sont moins élevés que les coefficients de contribution associés (Figure V.4)

- pour le modèle Aig, les mêmes compartiments présentent un écart entre les deux valeurs, excepté « bmei », pour lequel taux de retour et coefficient de contribution sont identiques.

	Aig						Br16					
	Tx	C	Tx - C	F	Tin	F/Tin	Tx	C	Tx - C	F	Tin	F/Tin
bfor	0.6%	3.4%	-2.7%	3.37	121.9	2.8%	1.9%	13.2%	-11.3%	0.13	110.6	0.1%
bmei			0.0%	0.00	153.4	0.0%	7.5%	12.2%	-4.7%	0.89	261.4	0.3%
bann	1.2%	11.6%	-10.4%	6.97	66.27	10.5%	0.9%	18.6%	-17.7%	4.22	23.66	17.8%
bart	1.3%	11.1%	-9.8%	5.30	53.17	10.0%	0.8%	14.7%	-13.9%	2.24	16	14.0%
pdet	1.4%	19.1%	-17.7%	481.6	2689	17.9%	5.6%	12.5%	-6.9%	330.7	4562	7.2%
bdet	16.7%	30.4%	-13.7%	183.3	1119	16.4%	19.6%	52.5%	-32.9%	722.6	1768	40.9%

Tableau V.2 : taux de retour (Tx, calculés à l'aide de chaînes de Markov), coefficients de contribution (C, indices de l'analyse des réseaux) différents, et leur différence (Tx-C). Les valeurs des flux de « cannibalisme » sont données dans les colonnes « F », les colonnes « Tin » donnent les sommes des entrées dans les compartiments (voir chapitre II.C).

Il s'agit des compartiments pouvant avoir un comportement « cannibale », c'est-à-dire être leur propre source alimentaire. En effet, on constate (encart IV.5, tableau V.2) que les compartiments pour lesquels on observe des écarts entre les taux de retour et les coefficients de contribution sont ceux pour lesquels ces flux de « retour direct » ne sont pas nuls. En calculant, à l'aide de l'utilisation des chaînes de Markov, les taux de retour pour la matière venant de quitter le compartiment, on s'affranchit de ce problème, qui augmentait artificiellement les coefficients de contribution obtenus par la méthode classique.

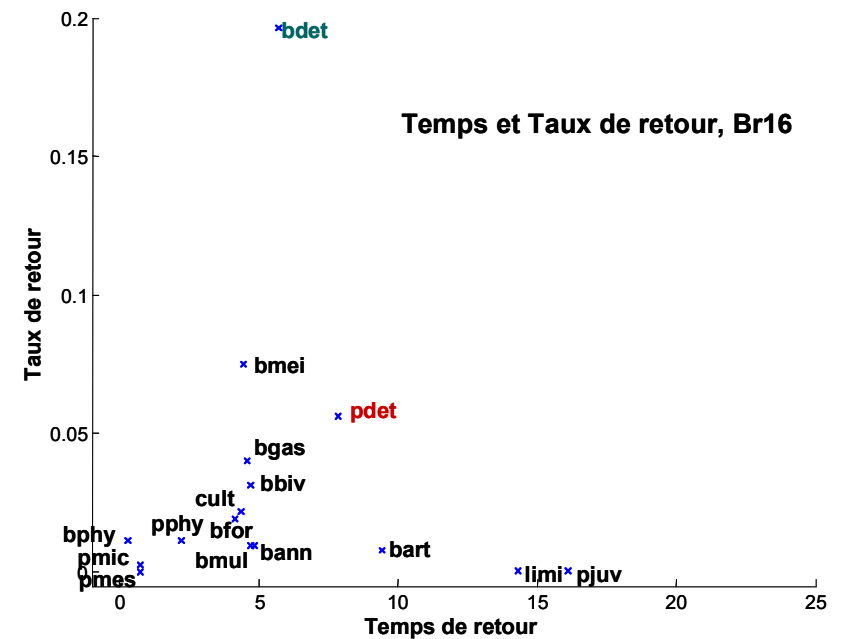
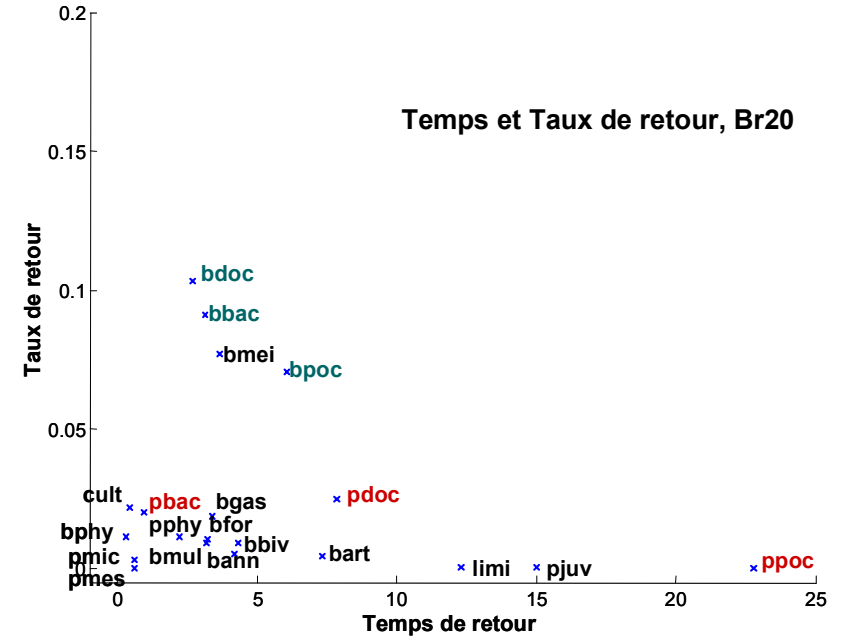
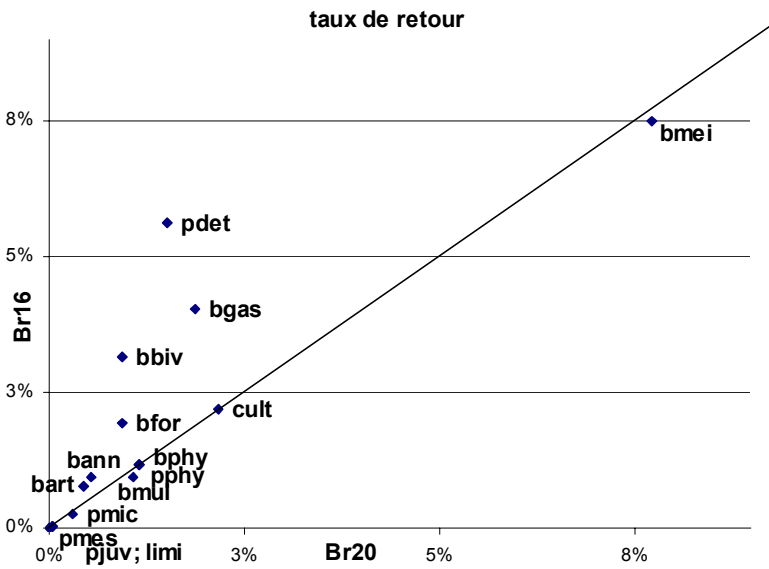
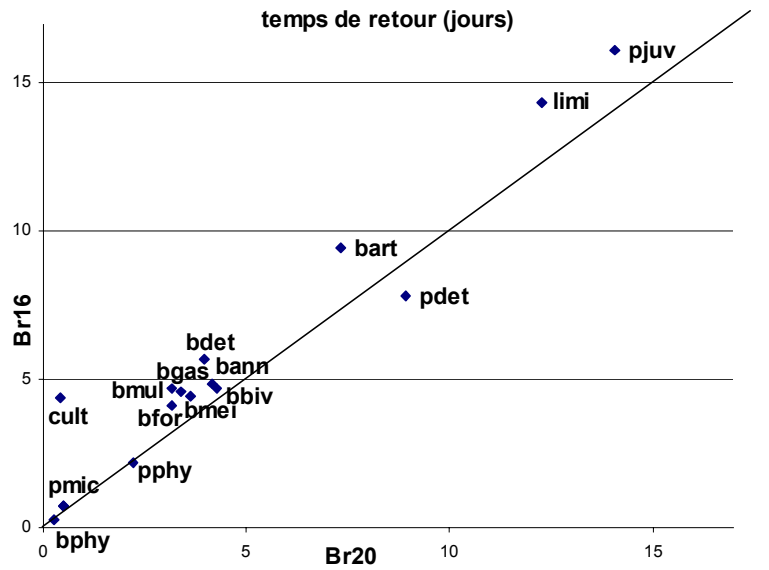
b) Interprétation des résultats

Le sujet de l'élaboration du modèle *a priori* a été abordé dans le chapitre II et nous ne reviendrons pas sur le fait que le modèle conceptuel, et donc le niveau d'agrégation choisi pour le modèle, sont très liés aux connaissances acquises sur le terrain.

Le problème que nous voulons ici aborder est celui de l'agrégation des compartiments *a posteriori* : comment, sur la base d'un réseau trophique calculé, peut-on simplifier la vision donnée par l'ensemble de tous les flux entre tous les compartiments ? Dans le cas de la comparaison entre les modèles de l'Aiguillon et de Brouage, la « loi du plus fort » s'est retrouvée à l'œuvre : le niveau d'agrégation choisi à l'Aiguillon, système moins bien connu que l'autre, était le plus fort, et a donc été imposé. L'utilisation des indices intégrateurs peut aider dans ce choix, ainsi que nous l'avons exposé (Leguerrier et al. soumis). Prenons l'exemple des modèles Br20 et Br16 du IV.C. Les indices de temps et taux de transfert obtenus peuvent être présentés sous forme de deux matrices par modèle (annexes B), et leurs termes diagonaux dans les plans (Br20 ; Br16) pour mener des comparaisons inter-systèmes ou dans le plan (Temps de retour ; taux de retour) pour caractériser le rôle des

Encart V.7

Temps et taux de retour pour les modèles Br20 et Br16



Temps et taux de retour obtenus pour les compartiments des modèles Br16 et Br20. La droite représente les valeurs égales pour les deux modèles. Les compartiments bdet et pdet sont pour le modèle Br20 représentés par les moyennes obtenues pour les compartiments agrégés. Le compartiment bdet sort du cadre des taux de retour et n'est pas représenté (taux moyen dans Br20 : 8.8%; taux dans Br16 : 19.6%).

compartiments dans le recyclage (encart V.7).

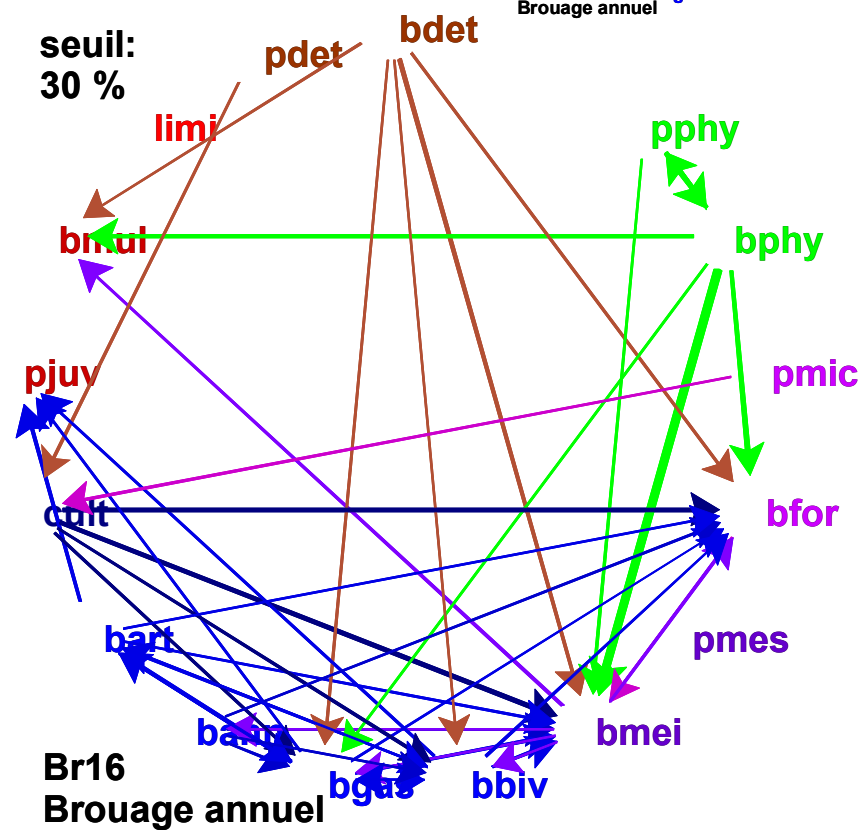
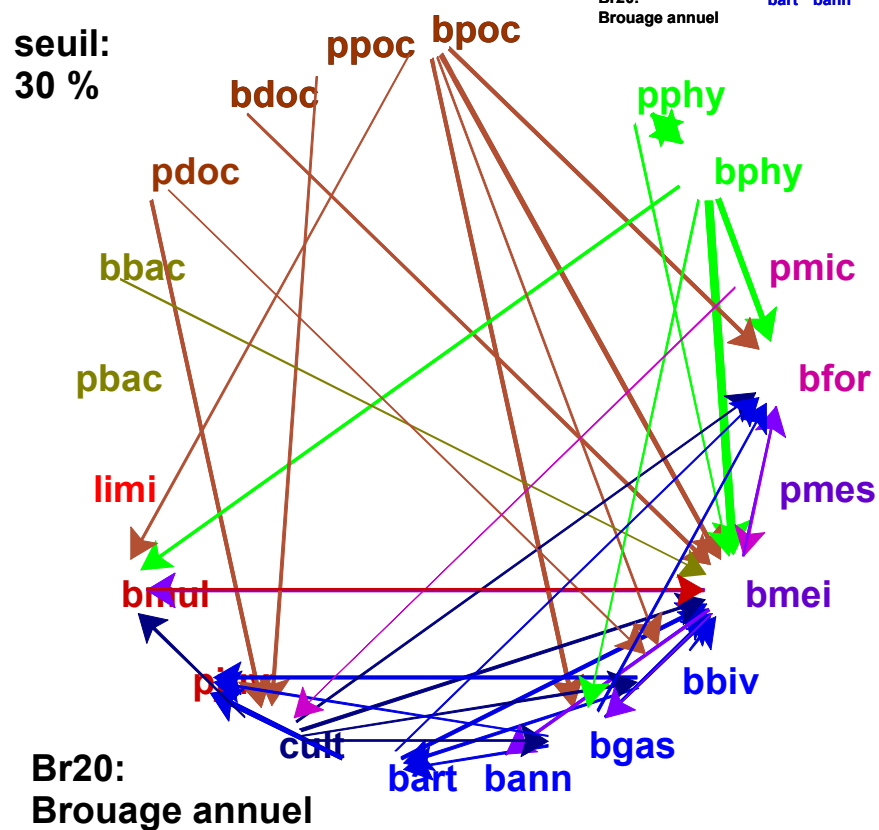
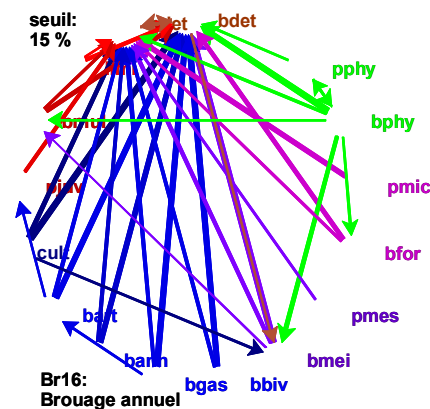
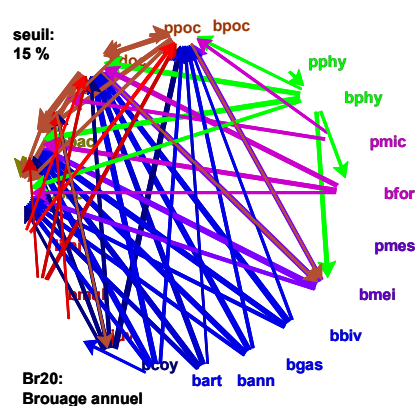
Le choix d'agréger les compartiments bactériens et détritiques a été guidé autant par le bon sens que par l'état des connaissances sur les compartiments de l'Anse de l'Aiguillon : les compartiments détritiques et bactériens y constituent en effet des « boîtes noires » totales. La comparaison des résultats entre les deux modèles de Brouage, le modèle de départ (Br20) et le modèle agrégé (Br16), permet de discuter la pertinence de cette agrégation. Les taux de retour des compartiments détritiques agrégés sont beaucoup plus forts que ceux de chacun des compartiments le constituant ou que la moyenne de ces taux. Pour la plupart des autres compartiments, excepté les gastéropodes, les bivalves et les foraminifères dont le taux de retour est plus que doublé lors de l'agrégation, les taux restent relativement constants. Les temps de retour sont pour la plupart augmentés, assez faiblement sauf pour les bivalves cultivés dont le temps de retour est multiplié par 10 (les autres temps de retour restent dans un rapport de 0.9 à 1.4).

Ainsi, globalement, lors de l'agrégation des bactéries et des détritus, les temps de retour sont augmentés, ainsi que les taux de retour, mais la structure globale du recyclage semble être conservée, excepté pour certains compartiments. L'importance des bivalves cultivés est diminuée (allongement du temps de retour) alors que celle des bivalves non cultivés, des gastéropodes et des foraminifères est augmentée (augmentation de leur taux de retour).

L'augmentation globale des temps de retour n'est pas intuitive : on aurait au contraire pu attendre une diminution, due à la suppression d'intermédiaires dans les cycles, donc de la taille de ces derniers. Cependant, les temps de retour, on le voit ici, ne sont pas simplement déterminés par la taille des cycles, ce qui confirme l'apport supplémentaire de la prise en compte du stockage dans les compartiments.

Encart V.9 Liens intégrés entre les compartiments de Br20 et Br16

Modèle agrégé :



Représentation des 30% premiers liens, sauf les liens vers les détritux et vers les bactéries, dans le modèle à 20 compartiments.

Représentation des 30% premiers liens, sauf les liens vers les détritux, dans le modèle agrégé à 16 compartiments

L'observation des flux intégrés entre les différents compartiments permet de confirmer cette conservation de la structure globale du système : les caractéristiques principales des deux systèmes sont en effet retrouvées. L'encart V.8 propose une vision des liens intégrateurs allégée des liens dirigés vers les détritiques, tous très forts et émanant de tous les compartiments ou presque. La structure du reste du réseau est alors plus visible. Il apparaît qu'en dehors de leur lien avec les détritiques, les bactéries ne sont liées qu'à la méiofaune, qui plus est avec un temps long (annexe B1). Ainsi, leur association avec les détritiques paraît légitime : ce n'est qu'à travers leur lien avec ces derniers qu'elles sont intégrées dans le fonctionnement du réseau trophique. Les tableaux des annexes B1 et B2 font apparaître des structures identiques pour les deux modèles, exposées de façon plus visuelle dans l'encart V.8 :

- les liens principaux mettent en jeu l'ensemble des compartiments de la macrofaune, très liés entre eux : une autre agrégation logique pourrait être celle de ces compartiments
- le compartiment des foraminifères benthiques est un puits du système, ainsi que les vecteurs biotiques
- le mésozooplancton est inutile au fonctionnement du système
- les limicoles ont un impact négligeable dans le fonctionnement du système
- la méiofaune en est une plaque tournante où arrivent et d'où partent de nombreux liens
- la microfaune pélagique n'est qu'une source de carbone pour les bivalves cultivés
- les détritiques benthiques alimentent plus le réseau que les détritiques pélagiques
- le microphytobenthos alimente plus le réseau que le phytoplancton
- le microphytobenthos est aussi important que les détritiques benthiques

Ainsi, l'utilisation des indices intégrateurs permet de caractériser les compartiments principaux pour le fonctionnement du système, d'en proposer une vision synthétique, et d'orienter les simplifications par agrégation des compartiments au fonctionnement proche. Les résultats exposés rapidement ici seront mis en perspective avec une discussion plus écologique en V.B.

Les méthodes employées présentent des avantages et des inconvénients. Ces derniers ont été discutés et, le cas échéant, des solutions ont été envisagées. La méthode peut être critiquée sur son caractère statique, mais nous avons vu d'une part qu'il s'agissait d'un « moindre mal » lorsque l'on veut synthétiser un grand nombre de données, et d'autre part que la calibration de modèles dynamiques et prédictifs nécessiterait des séries temporelles sur chacun des compartiments, qui n'existent pas à ce jour. La mise en place de modèles mathématiques établis à partir de la description de l'équilibre du système et à l'aide de fonctions génériques peut donner des renseignements sur la stabilité à court terme des modèles obtenus. On se heurte cependant alors au problème de l'évaluation des coefficients des équations différentielles, purement mathématique et ne tenant pas compte d'une possible adaptation des êtres vivants. Une description statique peut néanmoins donner une vision synthétique et organisatrice du fonctionnement du système qui serait inaccessible par une simple juxtaposition des données. Le changement d'un ou plusieurs paramètres permet de mettre en valeur non seulement les éléments les plus sensibles, mais aussi certaines réactions possibles du système soumis à des perturbations. Les indices de l'analyse des réseaux, et les nouveaux indices mis en place, intégrant les temps de délais dans le transport de la matière, permettent de caractériser ces propriétés invisibles dans une perspective trop cloisonnée du système. Les méthodes d'obtention des réseaux trophiques à partir des connaissances acquises sur le milieu (méthodes de résolution du système d'équations locales) peuvent conduire à des résultats différents pour un même système, ce qui peut introduire un biais dans les comparaisons inter-systèmes. Un des moyens de contournement serait de donner une vision statistique des résultats, qui s'affinerait au fur et à mesure que les connaissances se précisent. Cette présentation permettrait aussi de s'affranchir d'un problème posé par l'analyse inverse, à savoir que la solution unique choisie se trouve à la limite du domaine de définition. Enfin, une description trop moyenne peut occulter certains phénomènes, et un des intérêts de l'analyse inverse réside dans sa souplesse, qui nous a permis de mettre en place des couplages saisonniers et spatiaux, afin de prendre en compte les hétérogénéités des systèmes.

B. FONCTIONNEMENT DES VASIERES INTERTIDALES, INTERETS ET ENSEIGNEMENTS DU MODELE

1. Les méthodes employées, et leurs intérêts

a) L'Analyse des Réseaux et ses indices

Un modèle de réseau trophique est loin d'être une simple juxtaposition des données acquises sur le site. En effet, outre l'évaluation des flux manquants (parfois discutable mais toujours instructive, Cf. IV.A), la visualisation de l'écosystème comme un graphe orienté et quantifié permet de mettre en exergue les propriétés émergentes du système. Les indices synthétiques sont des outils permettant de dégager des propriétés qui ne seraient pas visibles par une observation simple et brute de ce réseau. L'intérêt est notamment de pouvoir évaluer le mode de fonctionnement de l'écosystème l'aide de comparaisons d'indices.

A la base de l'analyse des réseaux, l'idée de départ était de considérer les réseaux trophiques comme des systèmes thermodynamiques afin, sur le modèle de la physique, de rechercher les lois d'évolution qui les régissent. Ainsi les fonctions d'entropie et d'énergie notamment ont-elle trouvé leurs équivalents biologiques. L'idée était de prédire là aussi l'évolution des systèmes connaissant leur environnement. Par exemple, en vertu de la seconde loi de la thermodynamique, l'entropie de systèmes isolés tend à augmenter, mais des systèmes ouverts auront tendance à maximiser leur organisation interne en maximisant leur production d'entropie vers l'extérieur (Schrödinger, 1944). Les lois qui régissent les systèmes physiques ne sont cependant pas transposables telles quelles aux systèmes biologiques (Aoki 1989a,b, 1990, 1991), et des adaptations sont nécessaires. Considérant les écosystèmes comme des systèmes ouverts, différents auteurs ont proposé des « fonctions-objectifs » possibles pour les écosystèmes, dont la cohérence a été évoquée (Fath et al. 2001, 2004) mais qui n'ont pas pu être fondues en un seul et même principe (Jorgensen & Müller 2000). Dans le cadre de telles définitions, ces fonctions sont adaptées à l'étude de modèles de compartiments liés de façon dynamique (e.g. Mageau et al. 1998), puisque l'on cherche à déterminer leurs évolutions concomitantes. Cependant, dans le cadre de systèmes modélisés de façon statique, elles peuvent servir à les comparer entre eux. L'idée est donc à l'origine d'attribuer un degré de maturité aux écosystèmes visualisés en « instantanés », et c'est notamment sur la base des descriptions d'Odum (1969) que se sont créées de nombreuses fonctions de mesures de la maturité des écosystèmes. Inspirée de la théorie de l'information (Leontief 1936, 1951, Augustinowicz 1970), l'idée de suivre les trajectoires de la matière au sein de réseaux décrits statiquement a été appliquée (Hannon 1973, Finn 1976, Patten 1976), donnant naissance à de nouveaux indices de structure, tels l'indice de

recyclage ou la longueur moyenne des trajets, ainsi qu'à des visions simplifiées des écosystèmes obtenus en chaînes synthétiques (Lindemann 1942). Tous ces indices permettent de comparer des réseaux modélisés sous forme statique : des écosystèmes peuvent être comparés entre eux (Baird et al. 1991), et l'évolution d'un même système modélisé à différentes époques pourra être caractérisée (Baird & Heymans 1996). Au-delà de la définition de la maturité, qui ne fait pas encore l'unanimité, mais commence à présenter une certaine cohérence, les indices de l'Analyse des réseaux trouvent des interprétations en terme de structure des écosystèmes, de stratégies de fonctionnement, que l'on ne pouvait déceler par simple observation des données brutes. Dans ce cadre, l'utilisation de chaînes de Markov pour la construction d'indices de structure (Leguerrier et al. soumis) apporte une prise en compte de la temporalité qui n'existait pas dans les indices classiques. Cette prise en compte permet de préciser les liens indirects qui existent entre les compartiments du réseau, et par là même d'identifier ceux qui participent le plus au fonctionnement de base de l'écosystème.

b) Couplage benthos-pélagos

L'analyse inverse a jusqu'à présent surtout été utilisée pour modéliser des systèmes pélagiques (par exemple : Vézina & Platt 1988, Jackson & Eldridge 1992, Eldridge & Jackson 1993, Vézina & Pace 1994, Vézina et al. 1997, Niquil et al. 1998, 2001, Donali et al. 1999, Vézina & Savenkoff 1999, Vézina et al. 2000, Savenkoff et al. 2001a, b, Breed et al. 2004, Richardson et al. soumis). Des modèles benthiques ont aussi été construits en utilisant des méthodes inverses (Chardy et al. 1993, Jean 1994). Ces modèles incorporent certains compartiments pélagiques, mais essentiellement en tant que fournisseurs de matière : en Baie de Saint Briec (Chardy et al. 1993), la production primaire pélagique a été évaluée et constitue une entrée du système, incorporée au compartiment des détritiques, et pour le modèle de la rade de Brest (Jean 1994), la production des macrophytes et la sédimentation nette sont des variables externes.

Le modèle conceptuel couplant benthos et pélagos ici présenté se rapproche donc plus de ceux qui ont pu être utilisés dans le cadre de méthodes empiriques (Baird & Milne 1981, Baird & Ulanowicz 1989, Baird et al. 1991, Baird & Ulanowicz 1993, Baird & Heymans 1996) ou de l'utilisation du logiciel Ecopath (Monaco & Ulanowicz 1997, Carrer & Opitz 1999, Sandberg et al. 2000, Rybarczyk et al. 2003, Rybarczyk & Elkaïm 2003, Heymans et al. 2004, Gamito & Erzini 2005). Cette dernière méthode, cependant, est le plus souvent employée dans le but de mesurer l'impact des pêcheries sur les écosystèmes (Christensen & Pauly 2004) et les modèles construits détaillent en général beaucoup plus les compartiments pélagiques, notamment ceux des poissons commerciaux qui sont souvent séparés par espèces (Ortiz & Wolff 2002a, Bardford-Grieve et al. 2003, Neira & Arancibia 2004, Okey et al. 2004, Shannon et al. 2004, Arias-Gonzalez et al. 2004).

Ce couplage introduit une dimension spatiale dans le modèle, avec l'adjonction de flux de sédimentation et de remise en suspension. Les résultats obtenus par analyse inverse aboutissent, conformément aux attentes, à une sédimentation beaucoup plus forte en présence de cultures qu'en leur absence. Cette sédimentation accrue comporte notamment un fort dépôt de phytoplancton dont une partie est remise en suspension. La structure des équations conduit en conséquence à augmenter la valeur des exportations de phytoplancton. On voit ainsi apparaître le lien qui existe entre échanges verticaux et échanges horizontaux.

Mais les flux d'échanges entre milieux ne sont pas seulement physiques, et les filtrations par les organismes benthiques sont des flux dirigés du milieu pélagique vers le milieu benthique. Les siphons des filtreurs ne sont pas suffisamment longs pour capter la matière de la colonne d'eau entière, pourtant celle-ci est considérée comme disponible dans son intégralité. Ceci peut se justifier par la forte turbulence observée dans les zones de faibles profondeurs telles la vasière de Brouage : le brassage incessant de la matière conduit à une homogénéisation de la colonne d'eau, dont les particules oscillent rapidement entre le fond et la surface. Ceci a entre autres pour effet d'importants et rapides échanges entre milieux benthique et pélagique : la sédimentation est dix fois plus élevée à court terme que sur le long terme (Goulet et al. 2000). Elle est liée à des mécanismes d'échelle locale, influencés notamment par la fluidité de la vase et donc la structure en banquettes ou seillons de la vasière, la vitesse du courant... Or, la macro échelle utilisée occulte les phénomènes d'interface eau sédiment, siège de ces phénomènes de remise en suspension / déposition qui peuvent avoir des conséquences biologiques (notamment sur la productivité des protozoaires, renforcée en milieu tidal, Shimeta et al. 2001).

Le caractère benthique des vasières intertidales est fortement influencé par le milieu pélagique adjacent, qui l'alimente et qu'il alimente aussi. L'étude du mécanisme des échanges entre ces deux milieux nécessiterait des modèles plus fins que celui qui est présenté ici. Comme nous l'avons évoqué en V.A.1b, de tels modèles sont utilisables en amont et leurs résultats peuvent être intégrés dans une vision globale du fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, la détermination de la part de la matière en suspension réellement disponible pour les organismes filtreurs pourrait permettre de réévaluer les flux entre les milieux benthique et pélagique, ce qui aurait des répercussions sur les calculs internes à chaque milieu.

c) Intérêts de la saisonnalité ?

Le modèle saisonnier, outre le fait qu'il contenait de nouveaux renseignements, a mis en évidence la distinction des fonctionnements estival et hivernal du réseau trophique de la vasière de Brouage. En effet, les deux saisons couplées présentaient des fonctionnements très contrastés, ce qui laisse à penser que certains mécanismes sont effectivement occultés dans le modèle global. Mais

qu'apprend-t-on vraiment de plus ? L'idée de départ était de vérifier d'une part que les contrastes observés sur le terrain (différence de faciès, « repos » d'une partie de la faune en hiver) étaient liés à un fonctionnement différent pendant ces deux périodes et d'autre part que l'activité réduite en hiver pouvait créer un conflit entre l'offre et la demande en production secondaire disponible pour les oiseaux et juvéniles de poissons.

La première assertion a été vérifiée à Brouage (ce qui n'a pas été le cas pour le modèle de l'Aiguillon, qui présente pourtant des caractéristiques globales communes avec le modèle de Brouage). La seconde, en revanche, ne l'a été pour aucun des deux sites : les vecteurs biotiques ne semblent pas manquer de nourriture, ni *a fortiori* présenter de danger pour le maintien des populations de macrofaune. Plusieurs arguments conduisent à nuancer ce dernier propos :

- la disponibilité des proies n'a pas été prise en compte au niveau de leur enfouissement, or, celles-ci peuvent être enfouies trop profondément dans le sédiment pour être atteintes par certains oiseaux
- la disponibilité de ces proies n'a pas été non plus prise en compte au niveau spatio-temporel à l'échelle de la marée : certaines zones sont moins accessibles que d'autres et les oiseaux peuvent donc y passer moins de temps.
- le calcul de la production secondaire prête lui-même à discussion (voir III.G.6).

Concernant la première assertion, l'évaluation de la fraction disponible n'a pas encore été faite sur la vasière de Brouage, mais on sait par exemple que seule une partie de la macrofaune présente sur un site est disponible pour les limicoles, dont une partie seulement est profitable (Meire 1993). Zwarts et al. (1992) évaluent ainsi à 13.5% la fraction des bivalves présents disponible pour des Bécasseaux maubèches en mer de Wadden. La deuxième objection nous a amenés à la construction d'un modèle qui permettrait de prendre en compte la répartition des limicoles sur la vasière : un modèle couplant plusieurs zones géographiques.

d) Intérêts de la spatialisation ?

La vasière de Brouage présente différentes zones aux fonctionnements hydrodynamiques différents (Germaneau & Robert 1995) et peuplées de communautés variées (Kang 1999, Degré 2001, Haubois et al. 2002, Rzeznik-Orignac et al. 2003). Ces communautés et leurs dynamiques sont particulièrement marquées et influencent vraisemblablement la répartition des prédateurs supérieurs (Yates et al. 1993, Cummings et al. 1997). Un modèle spatialisé devrait entre autres permettre de répondre à la question des risques de déplétion locale en organismes de la macrofaune. De plus, la présence de cultures en bas d'estran induit sans doute une forte consommation de la matière importée du bassin au flot et produite par la vasière au jusant : le bilan de matière à l'échelle de la vasière peut

largement dépendre de cette disponibilité différentielle. En effet, en moyenne spatiale, toute la matière importée et produite est considérée comme disponible pour tous les compartiments.

La prise en compte de la spatialisation se fait en gardant la structure macro-échelle imposée pour le type de modèles construits. Ainsi, les phénomènes de « patches » qui peuvent être dus à des causes démographiques ou physiques (Valiela & Valiela 1995) et sont rencontrés sur la vasière de Brouage (Haubois et al. 2004) ne sont pas pris en compte. De même la structure en banquettes et seillons est occultée. Pourtant, les mécanismes à l'œuvre dans ces deux types de zones sont très différents : les seillons créent tout un réseau de drainage dans le quel la matière est très vite déposée, remise en suspension et entraînée à marée basse vers le bas d'estran (Le Hir et al. 2000). Les espèces rencontrées dans les deux types de milieux sont différentes, celles que l'on peut trouver dans les seillons étant typiquement subtidales (Sauriau, comm. pers.). Pourtant, comme dans le cas de la prise en compte de la dimension verticale, une moyenne occultant ces particularités est considérée. Il s'agit là encore d'intégrer à une plus large échelle des résultats qui auront été mesurés plus finement. Cependant, une ouverture possible du présent travail serait de subdiviser les zones de milieu et de bas d'estran, sur lesquelles banquettes et seillons sont importantes, en deux zones chacune, qui permettraient notamment de mieux prendre en compte les phénomènes de dépôt et remise en suspension qui se font à des taux très différents dans les deux milieux (Goulet et al. 2000).

Le modèle spatial n'est pas encore au point et il reste à perfectionner le couplage des zones. A ce stade, il est judicieux de s'interroger sur l'intérêt que présente cette complexification, notamment au vu des problèmes qu'elle pose dans le bas d'estran où les grandes disparités entre flux induisent des artefacts de calcul. Les résultats préliminaires obtenus pour le moment suggèrent cependant qu'une telle subtilité serait instructive. Tout d'abord, chaque zone présente une structure de fonctionnement particulière qui peut être mise en évidence à l'aide des indices de l'analyse des réseaux (encart V.9). Ensuite, les résultats obtenus dans la zone L montrent que les exportations de ce système vers les zones adjacentes seront très différentes selon les pratiques culturales. Les résultats obtenus par comparaison de modèles avec et sans bouchots sont en accord ceux qui avaient été obtenus sur un mètre carré moyen, tout en étant exacerbés par la densité plus forte au niveau local que sur un mètre carré moyen : l'impact des cultures est principalement du à la sédimentation de la matière sous les structures, la macrofaune est désavantagée au profit de la méiofaune, et la disponibilité des proies pour les vecteurs biotiques s'en ressent. Cependant un modèle spatialisé pourrait notamment permettre d'observer l'impact de changements des apports *via* la colonne d'eau pour les zones de milieu et haut d'estran, ainsi que d'éventuels reports de consommation des

Encart V.9 Indices de l'analyse des réseaux calculés pour chaque zone spatiale et chaque saison

gC.m⁻².an⁻¹

	Modèle 3zones 2 saisons										<m ² >, 2 saisons			
	Zone L		Zone %		Zone U		<m ² >			S1	S2	An		
	S1	S2	S1 (ss cult)	S2 (ss cult)	S1	S2	S1	S2	An					
TST	21 103	10 804	2 148	1 608	5 102	2 087	2 025	1 032	8 318	4 235	6 629	12 226	13 601	12 799
Biomasse totale	268.1	253.8	115.6	101.3	123.5	121.8	126.6	115.9	172.4	164.	169.1	129.9	123.6	127.1
Biomasse vivante	162.0	159.7	9.5	7.2	10.3	8.1	25.1	14.3	64.1	60.0	62.4	21.8	18.9	20.3
TST interne	13 014	6 413	1 313	976	2 892	1 065	1 278	673	5 319	2 717	4 242	3 538	3 228	3 409
TST (Finn)	17 056	8 612	1 721	1 306	4 068	1 497	1 659	832	6 931	3 540	5 528	7 889	8 405	8 104
Exportation totale	1 072	796	279	233	753	522	229	150	297	191	253	3 496	4 463	3 899
Importation totale	3 841	2 120	230	274	245	226	145	95	1 270	706	1 037	3 812	4 765	4 209
Production nette du système	-2 769	-1 324	49	-41	508	296	84	55	-973	-516	-784	-316	-302	-310
exportation de qualité	119 122	15 328	7 280	-349	16 714	1 365	-1 360	-215	43 156	5 208	27 457	5 304	27 769	13 414
accumulation de qualité	2 276	-1 397	2 019	-1 911	2 281	-521	1 588	-868	1 065	-773	141	3 955	-3 088	385
entrées totales	4 042	2 199	407	330	1 176	432	381	158	1 612	823	1 285	4 351	5 176	4 695
respiration totale	2 975	1 396	148	69	281	68	137	50	1 090	505	848	841	734	796
Ascendance (A)	39 592	20 532	4 774	3 596	10 662	4 230	4 456	2 196	17 778	8 992	14 029	24 279	24 505	23 686
A interne	27 327	13 827	2 825	2 113	6 171	2 249	2 689	1 374	12 506	6 395	9 876	10 259	9 036	9 244
Capacité de Développement (C)	98 049	51 516	11 046	7 803	24 299	9 350	9 368	4 863	41 605	21 477	33 485	56 513	58 042	58 797
C interne	60 789	30 999	6 612	4 917	14 396	4 925	5 827	3 151	27 128	14 039	21 866	21 829	20 869	22 436
Redondance	33 462	17 173	3 787	2 804	8 226	2 676	3 138	1 778	14 621	7 644	11 991	11 569	11 832	13 192
Quantité d'information mutuelle (AMI)	1.88	1.90	2.22	2.24	2.09	2.03	2.20	2.13	2.14	2.12	2.12	1.99	1.80	1.85
AMI interne	1.29	1.28	1.31	1.31	1.21	1.08	1.33	1.33	1.50	1.51	1.49	0.84	0.66	0.72
Puissance	16931	8360	1716	1248	3915	1635	1630	849	6657	3316	5275	7847	8385	8071
Norme	5521	2594	514	399	1363	538	537	243	1922	912	1499	3173	4159	3519
Connectance	0.29	0.23	0.27	0.27	0.25	0.25	0.23	0.23	0.30	0.28	0.30	0.26	0.25	0.29
Homogénéisation	0.46	0.48	0.58	0.61	0.58	0.59	0.54	0.54	0.49	0.50	0.49	0.60	0.62	0.65
Synergie	15081	7499	1549	1222	3174	1214	1294	690	5734	2897	4569	6847	7651	7191
Taux de recyclage	19.4%	16.3%	27.1%	30.5%	11.3%	11.5%	19.0%	18.2%	16.5%	16.3%	16.5%	1.9%	2.6%	2.3%
Longueur moyenne des trajets	4.22	3.92	4.22	3.95	3.46	3.46	4.36	5.25	4.30	4.30	4.30	1.81	1.62	1.73
Diversité des biomasses	1.22	1.14	1.24	1.18	1.04	1.00	1.26	1.09	1.46	1.39	1.43	1.39	1.35	1.37
Diversité des flux (Df)	3.22	3.31	3.56	3.36	3.30	3.11	3.21	3.27	3.47	3.51	3.50	3.20	2.96	3.18
Df interne	2.88	2.87	3.08	3.06	2.82	2.36	2.88	3.05	3.26	3.31	3.30	1.79	1.53	1.75
Détritviores / Herbivore	3.39	2.90	6.13	9.54	1.73	5.09	2.52	3.50	2.46	2.48	2.46	5.20	4.10	4.68
Flux vers les détritviores	9 342	4 671	654	599	1 629	956	605	387	3 297	1 629	2 607	6 085	8 259	6 990
Production Primaire Nette	64.5	11.8	86.9	29.8	535.6	86.9	122.2	36.5	176.2	45.1	122.0	274.4	239.6	259.9
Production Primaire Brute	201.3	78.9	177.5	56.3	931.2	206.3	236.0	63.3	341.6	116.2	248.4	539.0	411.4	485.8
Efficacité de la production primaire	23.496	67.669	0.956	1.305	1.002	1.011	1.460	2.017	4.700	9.021	5.361	1.149	1.609	1.326
Overheads d'importation	12 589	6 675	694	536	754	361	383	151	4 333	2 314	3 511	7 435	7 076	7 418
Overheads d'exportation	6 368	4 305	947	405	2 908	1 739	641	443	1 629	997	1 409	9 733	11 660	11 083
Overheads de dissipation	6 013	2 774	822	410	1 607	387	682	282	2 766	1 219	2 148	3 485	2 963	3 418
Ascendance relative (A/C)	40.4%	39.9%	43.2%	46.1%	43.9%	45.2%	47.6%	45.2%	42.7%	41.9%	41.9%	43.0%	42.2%	40.3%
A/C interne	45.0%	44.6%	42.7%	43.0%	42.9%	45.7%	46.1%	43.6%	46.1%	45.6%	45.2%	47.0%	43.3%	41.2%
Maturité	0.46	0.41	0.53	0.52	0.38	0.43	0.49	0.53	0.52	0.51	0.51	0.27	0.21	0.23
Nombre de compartiments	20	19	19	18	20	19	20	19	21	20	21	20	20	20
Nombre de flux	147	136	136	125	148	136	146	135	157	146	157	150	150	150

Les indices de l'analyse des réseaux (chapitre III) ont été calculés pour chaque zone et chaque saison en considérant les sous modèles associés, chaque zone adjacente étant considérée comme le milieu extérieur. Pour permettre des comparaisons directes des indices quantitatifs, les flux ont tous été ramenés à la même unité, soit le gC.m⁻².an⁻¹. Les trois dernières colonnes correspondent au système de Brouage non agrégé modélisé en mètre carré moyen et deux saisons couplées.

Notes :

Abréviations utilisées : « ss cult » pour « sans cultures de bivalves », <m²> pour « mètre carré moyen »

Les valeurs négatives sont indiquées en rouge

limicoles sur le haut d'estran. Un raffinement supplémentaire consistant en une subdivision de la zone L en deux, une bande de bouchots et une de crassats, pourra être envisagée à terme, notamment en vue de mener à bien des simulations sur les pratiques conchylicoles.

Certains résultats sont en désaccord avec le sens commun : l'étude du modèle spatial peut permettre de comprendre l'origine de ce désaccord, et, le cas échéant, de corriger le modèle. Par exemple, la description jugée acquise des vasières intertidales européennes comme exportatrices de matériel, notamment de microphytobenthos, vers les zones adjacentes est remise en question dans le modèle moyen et dans le modèle spatialisé. La totalité de la production locale est exploitée dans les zones de milieu et haut d'estran, sans exportation vers le bas d'estran. Cependant, un couplage efficace avec la zone de bas d'estran pourrait faire apparaître des changements de comportements dus à la modification des apports *via* la colonne d'eau : par exemple avec un plus grand apport de matières en suspension, la répartition de la consommation entre phytoplancton et matière organique inerte pourrait se rééquilibrer. De plus la rapidité d'exportation de la matière doit être mieux prise en compte (elle est actuellement considérée comme disponible pour toute la zone, mais pourrait être exportée plus vite qu'elle n'est consommée, voir en V.B.2).

2. Fonctionnement du système, recherches préconisées

A l'aide de la modélisation de son réseau trophique, nous avons pu répondre à certaines questions sur le fonctionnement de l'écosystème de la vasière de Brouage. Cette section se base sur les résultats et discussions traités dans les articles cités en partie IV et sur les résultats préliminaires exposés en partie IV.D.3. Il ne s'agit pas de les discuter de nouveau, mais de les considérer dans une perspective commune et d'évaluer l'amélioration apportée par les modifications effectuées (ou attendue des perfectionnements à effectuer). Ainsi les résultats en porte-à-faux avec le sens commun ou les notions jugées acquises sur le fonctionnement de la vasière seront discutés, et il va s'agir de proposer un moyen de les contrôler ou de les corriger. Les écarts entre les résultats du modèle intermédiaire et les attentes compte tenu de ce qui est d'ores et déjà connu sur la vasière laissent en effet à penser qu'il manque encore un certain nombre de connaissances pour parfaire cette représentation. Nous l'avons dit, un des buts de la modélisation d'un écosystème par son réseau trophique est de proposer des pistes de recherches (Gertsev & Gersteva 2004). Certaines des recherches nécessaires au perfectionnement de notre connaissance du fonctionnement de la vasière sont déjà en cours, d'autres seraient à prévoir... L'identification des flux les plus sensibles dans le réseau et des paramètres les plus influents permet de mettre en avant un certain nombre de besoins, dont il s'agit de discuter une éventuelle traduction en manipulation de terrain.

a) Fonctionnement global, bilans de matière, évolution des modèles

Regarder le système dans son ensemble permet de caractériser les grandes lignes de son fonctionnement. Pour ce faire, les indices de l'analyse des réseaux permettent d'obtenir une vision globale et synthétique.

Parler de fonctionnement global d'un système ouvert, tel un écosystème, conduit à s'interroger en premier lieu sur la nature de ses échanges avec l'extérieur. Le bilan de matière exposé en V.A.6 suggère une importation nette du système et des transferts globalement dirigés vers l'amont. Les modèles en « zéro dimension », excepté le premier (Leguerrier et al. 2003, IV.B.1) faisaient apparaître un résultat similaire. Pour la construction du deuxième modèle (IV.B.2, Leguerrier et al. 2004), des changements avaient été apportés d'une part au schéma conceptuel (division du matériel détritique en dissout et particulaire et intégration du compartiment des protozoaires benthiques), et d'autre part aux données intégrées (production des bactéries benthiques (Garet 1996) et réévaluation des flux liés au compartiment des huîtres cultivées). Dans ces deux modèles, aucune contrainte ne fixait les flux d'importation ni d'exportation de la colonne d'eau : ces derniers étaient entièrement calculés par la méthode de l'analyse inverse. Les résultats obtenus dans le deuxième modèle présentaient une importation nette de matériel détritique, et une exportation de phytoplancton seulement en l'absence d'huîtres. La meilleure prise en compte des bactéries benthiques d'une part et des huîtres cultivées d'autre part a conduit à réévaluer ces flux « à la hausse », et à augmenter l'approvisionnement du carbone organique dissout (COD), fortement utilisé par les bactéries benthiques. Le bilan global montre une importation nette de matière, mais une exportation de matériel transformé (huîtres, poissons, oiseaux), associé à une plus grande qualité (au sens de la quantité d'exergie du matériel, Jorgensen et al. 1995). Par la suite, afin d'obtenir une proportion plus réaliste entre l'excrétion et les fécès des compartiments, des contraintes ont été ajoutées imposant une quantité de fécès plus forte que celle des rejets de COD (sur le modèle de ce qui avait été obtenu pour le zooplancton – Anderson & Ducklow 2001). De plus, l'utilisation du modèle physique (Van Houtte-Brunier 2001) a permis l'évaluation des débits entrant dans la zone intertidale de Brouage, et donc, après multiplication par les concentrations dans le bassin, à une évaluation des quantités importées. Le bilan net restait négatif pour le système, qui globalement importait de la matière, mais là encore exportait de la qualité. La production nette du système (exportations totales – importations sans la production primaire, Rybarczyk & Elkaïm 2003) est en effet négative pour chaque saison, mais le matériel exporté est de meilleure qualité que celui qui a été utilisé. Les indices de l'encart V.14 peuvent être comparés directement car ils sont calculés sur des réseaux tous ramenés à la même unité ($\text{le gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$). On constate que, au niveau local, la tendance peut s'inverser : ainsi, la zone de haut d'estran présente

un bilan de matière positif mais un bilan de qualité négatif tout au long de l'année, alors que les zones de milieu et bas d'estran (avec cultures de bivalves) ont un comportement similaire au comportement moyen ($\langle m^2 \rangle$). Ce dernier a été décrit à partir des résultats de chaque zone, afin de le comparer avec les résultats obtenus par calcul direct sur le modèle $\langle m^2 \rangle$. En effet, certains changements ont été intégrés entre le modèle $\langle m^2 \rangle$ et le modèle à trois zones : notamment, les bivalves cultivés sont cette fois des moules, dont on a considéré la production de pseudo féces, et le compartiment des virus pélagiques a été intégré. De plus, certaines données ont été ajustées : par exemple, l'encadrement de l'accumulation des sédiments a été ajouté, celui de la production bactérienne benthique élargi sur la base des données du PEVS (Mallet, comm. pers.), et une exportation du microphytobenthos remis en suspension a été imposée. Il en résulte, malgré un TST plus faible, une production nette du système plus forte en valeur absolue (mais toujours négative), et une inversion de tendance sur l'exportation de qualité, due au fait que les huîtres sont récoltées essentiellement en hiver alors que les moules sont récoltées toutes l'année.

La production nette négative pour le système est donc bien liée à la présence de bivalves cultivés, qui sont responsables aussi d'un fort taux de transformation de la matière prélevée au milieu. Pour chacune des trois zones, il y a globalement accumulation de qualité pendant la saison estivale, et exportation ou dissipation de celle-ci pendant la saison hivernale. En présence de culture, la zone de bas d'estran est la plus active, mais en leur absence, c'est la zone de milieu d'estran qui l'est, en particulier en été. C'est une zone de forte production primaire, qui alimente le reste de la zone intertidale, comme en témoigne son bilan de matière positif : elle présente les caractéristiques communément attribuées aux écosystèmes de vasières intertidales. Elle est en accord avec les observations de Kang (1999) qui constatait, sur la base de la signature isotopique de la macrofaune benthique, que les « sources de matière organique gouvernant les flux d'énergie dans les réseaux trophiques benthiques intertidaux [sont] essentiellement autochtones ». Nous voyons donc que le modèle spatialisé ne heurte pas tant le sens commun, mais intègre des zones particulières : la zone de haut d'estran qui est alimentée par celle de milieu d'estran, et la zone de bas d'estran qui est fortement consommatrice de matériel du fait de la présence de structures conchylocoles. Ces zones sont certes plus réduites au plan spatial, mais elles sont aussi responsables d'une moyenne globale contredisant les notions classiques.

b) Fonctionnement interne et compartiments-clefs du système

Certains compartiments ont été identifiés comme des éléments incontournables du fonctionnement de l'écosystème. Pour cela, non seulement les activités (somme des flux entrants) des compartiments ont été utiles, mais aussi des indices complémentaires, et notamment la représentation simplifiée du sur la base des indices obtenus à l'aide de chaînes de Markov, les

« indices intégrateurs ». Ainsi, certains éléments ont pu être identifiés comme prédominants dans le système (V.A.3b) :

- le microphytobenthos alimente plus le réseau que le phytoplancton et est aussi important que les détritiques benthiques (1),
- les détritiques benthiques alimentent plus le réseau que les détritiques pélagiques (2), (3),
- le compartiment des foraminifères benthiques est un puits du système et la méiofaune en est une plaque tournante où arrivent et d'où partent de nombreux liens (3),
- les liens principaux mettent en jeu l'ensemble des compartiments de la macrofaune, très liés entre eux (4),
- les vecteurs biotiques constituent une voie d'exportation de matière de qualité pour le système (5).

Il paraît donc primordial de bien connaître ces compartiments et leurs liens avec le reste de l'écosystème. De plus, certaines de ces assertions sont liées à des résultats mathématiques qu'il conviendrait de valider sur le terrain (notamment concernant les foraminifères).

(1) Remise en suspension du microphytobenthos

Ce terme est à la fois très sensible et très influent, il semble donc nécessaire de le quantifier. Cependant son évaluation pose un grand nombre de difficultés. Le comportement de ces microalgues est de mieux en mieux connu et fait l'objet depuis de nombreuses années d'études poussées couplant travail de terrain et modélisation (Guarini et al. 1997, 1998, 1999, 2000a, b, Blanchard et al. 1996, 1997, Herlory et al. 2004). Il a entre autres été démontré que la remise en suspension du microphytobenthos était liée au comportement intrinsèque de ces algues, et pas seulement aux phénomènes physiques d'érosion : certes, ceux-ci interviennent, et sont notamment facilités par l'action de bioturbation de nombreux organismes (Orvain et al. 2003a), mais la dynamique propre des algues joue aussi un rôle très important (Guarini, comm. pers., Grangeré 2003). De plus, les pertes de biomasse dues à la remise en suspension stimulent la production du microphytobenthos, conditionnée par la concentration de début d'immersion : plus cette dernière est faible, plus la production sera importante pendant l'émersion diurne : la situation de contrôle densité-dépendant n'est en effet pas atteinte (Guarini & Herlory comm. pers.)

Plus encore que de la remise en suspension, il faut parler de l'exportation : en effet, le modèle tel qu'il a été construit laissait disponible la matière remise en suspension pour l'ensemble du système. Or, le chenal central du bassin de Marennes Oléron a un rôle prépondérant dans le transport et la dispersion rapide de la biomasse produite sur les estrans (Grangeré 2003). Certes, on peut considérer que le microphytobenthos est essentiellement remis en suspension lors du flot, et donc peut être amené aux zones supérieures, mais tout ce qui n'aura pas été consommé repartira

vers le chenal au jusant, et là sera fortement dilué. Ainsi, des inégalités ont été imposées au système de telle sorte que le microphytobenthos non consommé par les organismes benthiques soit remis en suspension, et qu'au moins 50% de cette biomasse remise en suspension soit exportée (c'est-à-dire ne revienne pas à la marée suivante).

Un tel encadrement ne tient pas compte d'un autre phénomène identifié à la surface des vasières : la remise en suspension ne semble se faire que si la biomasse dépasse un certain seuil, c'est-à-dire si l'ensemble de la biomasse microphytobenthique n'a pas encore « produit » au retour du flot (Guarini, comm. pers.). Le biofilm est alors encore installé au retour de la marée et est intégralement remis en suspension. Ces conditions dépendent aussi du broutage des organismes benthiques, qui dans le modèle pouvait potentiellement s'exercer sur l'ensemble de la production primaire. La limitation dans le temps n'était pas considérée, d'une part parce qu'il est possible que les organismes broutent aussi bien à marée haute qu'à marée basse, et d'autre part parce que les vitesses de consommation et vitesses de production n'ont pas été mises en parallèle dans les études de terrain. Ainsi, cette consommation a peut être été surévaluée, et donc la remise en suspension et l'exportation sous-évaluées dans les résultats. Cependant, les évaluations basées sur les quantités d'un biofilm par jour pendant les mois de février, mars avril, mai, juin, octobre et novembre, donnent des valeurs incompatibles avec les évaluations locales de broutage par la méiofaune (Rzeznik-Orignac 2004) et les gastéropodes (Haubois 2003, Haubois et al. sous presse). Ces évaluations ont été faites sur la base d'expériences de laboratoire, où les organismes étaient donc en conditions privilégiées. Ainsi, Banse & Mosher (1980) notent que des évaluations de P/B menées d'après des expériences en laboratoire peuvent être surestimées.

Au final, on se heurte à un problème qui semble tourner en rond : on a besoin de connaître la quantité de microphytobenthos remis en suspension pour savoir ce qui est réellement disponible pour les brouteurs, et en même temps on a besoin de savoir ce que ces derniers ont consommé pour évaluer la remise en suspension du microphytobenthos...

(2) Réseau trophique microbien pélagique et zooplancton

Si l'activité des bactéries benthiques a été étudiée et quantifiée dans un formalisme traductible en terme de réseau trophique spatialisé et temporel (Mallet C., comm. pers.), celle des bactéries pélagiques, en revanche, reste inconnue pour la vasière de Brouage. Des manipulations identiques à celles menées à l'embouchure de la Charente (Auguet & Montanié comm. pers.) pourraient-elles être menées au niveau de la vasière de Brouage ? Certes, concernant les apports de matière, il est justifié de considérer les concentrations de cette zone, au vu des courants principaux qui « rabattent » le panache de la Charente vers la vasière de Brouage (Bassoulet et al. 2000), mais l'activité bactérienne est sans doute différente au sein du bassin, et *a fortiori* au niveau des vasières

intertidales, dans des zones sous influence plus océanique que l'embouchure d'une rivière. Les résultats de modèle présentant une faible activité bactérienne dans la colonne d'eau sont liés aux encadrements basés sur ces mesures, qui sous-estiment sans doute la biomasse présente au-dessus de la vasière. Les mesures effectuées en bas d'estran avant la marée basse en juillet 2003 (Dupuy, comm. pers.) suggèrent en effet une activité plus forte que celle qui a été utilisée pour les encadrements. Ces êtres unicellulaires peuvent constituer une source de nourriture pour d'autres organismes qui contrôlent les populations bactériennes dont elles se nourrissent : les protozoaires (Burkill 1982, Fenchel 1982e, Rassoulzadegan et al. 1988, Sherr et al. 1986a, 1992, Calbet et al. 2003), le zooplancton (Anderson & Ducklow 2001) et les mollusques filtreurs (Amouroux 1986a, Prieur et al. 1990, Crosby et al. 1990, Langdon & Newell 1990). Ce sont donc des intermédiaires potentiels vers les niveaux trophiques supérieurs, et les sous-estimer pourrait conduire à occulter toute une partie de la réintégration des détritiques dans le réseau trophique par cette voie. Outre les protozoaires, les virus bactériophages de la colonne d'eau peuvent contrôler les populations bactériennes (Anderson & Ducklow (2001) évaluent ainsi que 25% de la mortalité bactérienne est due à des lyses virales en moyenne). Ces derniers font l'objet d'une étude centrée sur l'embouchure de la Charente (Montanié & Auguet comm. pers.). Les mesures effectuées sur les populations prélevées et étudiées en laboratoire montrent une prédominance de la consommation des nanoflagellés en hiver et de la lyse virale au printemps (Montanié, comm. pers.). Ces données ont été intégrées sous forme quantitative au modèle *via* un encadrement des flux de transfert entre bactéries et virus d'une part et entre bactéries et protozoaires pélagiques d'autre part mais leur impact est réduit puisque ces flux sont très faibles au sein du réseau global.

La production bactérienne locale est très peu consommée dans le réseau trophique calculé. En effet, les résultats obtenus par analyse inverse font état d'une forte importation de bactéries pélagiques exclusivement consommées par les bivalves cultivés. En l'absence de ces derniers, les bivalves non cultivés filtrent une partie de la biomasse bactérienne présente, mais la quantité nette de bactéries importée est largement inférieure à ce qui est calculé en leur présence. Au total, la production bactérienne pélagique calculée est très faible, et essentiellement consommée par les bivalves en haut d'estran pendant la saison estivale (il s'agit alors de matériel importé de la zone M car la production locale de la zone U n'y suffirait pas). Le fait que les bactéries soient mal sélectionnées par le zooplancton fait des protozoaires un maillon nécessaire dans le transfert de la matière des bactéries vers le mésozooplancton (Sanders & Wickham 1993). Or, les résultats actuels font état, dans le bas d'estran, d'une consommation du zooplancton plus importante sur les bactéries que sur les protozoaires (consommation alimentée notamment par la remise en suspension des bactéries benthiques produites en grande quantité). Ce compartiment, bien qu'ayant

été étudié dans le bassin pour sa consommation sur le phytoplancton (Sautour & Castel 1993a, b), est mal intégré aux résultats intermédiaires présentés : les quantités importées du bassin sont très importantes et dirigées intégralement vers le compartiment des moules cultivées. Les copépodes ont été identifiés comme proies potentielles de ces dernières, et ils peuvent aussi être piégés dans les pseudo féces à l'état moribond (Davenport et al. 2000) (ce qui pour le modèle revient au même : ils sont intégrés au compartiment des bivalves cultivés auquel ils sont incorporés, l'origine de la matière ressortant du compartiment n'étant plus identifiable). Cependant, la consommation semble très forte, et ce résultat est purement calculatoire (le principe de parcimonie tend à homogénéiser les flux d'entrée). Ensuite, leur activité au sein du réseau est très forte malgré les équations limitant la production de ce compartiment : ces dernières ne permettent pas de prendre correctement en compte les phénomènes de cannibalisme qui ne sont pas comptabilisés, ni d'empêcher la création d'un cycle très important entre le carbone détritique et ce compartiment. Les résultats obtenus dans la zone de bas d'estran sont pour ce compartiment des artefacts de calcul et la question de son activité réelle reste entière.

Les protozoaires pélagiques de taille supérieure à 3 μm sont mal connus dans le bassin de Marennes Oléron : tout au plus sait-on qu'ils doivent y être présents... En effet, ils ont été identifiés et font l'objet d'une étude dans le Golfe de Gascogne où ils servent de relais vers les communautés zooplanctoniques (Hartmann et al. 1993, Vincent & Hartmann 2001, Marquis, 2003), et ils se développent en grandes quantités dans les claires ostréicoles où ils constituent une ressource nutritive de qualité pour les huîtres cultivées (Dupuy et al. 1999, 2000a, 2000b). Au niveau de la vasière, les protozoaires pélagiques n'ont pas, à notre connaissance, été étudiés, et les valeurs considérées pour l'élaboration du réseau trophique sont des taux issus de la littérature multipliés par les concentrations observées dans le Golfe de Gascogne. Aucun régime alimentaire n'ayant été imposé, le résultat obtenu montre une consommation équilibrée selon la disponibilité des différents compartiments de nourriture potentielle : le COD constitue la principale ressource alimentaire de ce compartiment. Même s'il a été démontré que les protozoaires peuvent assimiler la matière dissoute (Sherr 1988), il semblerait étonnant que, en présence de matériel particulaire (bactéries, détritus, phytoplancton) sans doute mieux retenu par des organismes qui sélectionnent notamment la taille de leurs proies (Rassoulzadegan et al. 1988 ; Sherr & Sherr 1991), ce dernier ne soit pas privilégié. Une étude de terrain visant à identifier les espèces en présence permettrait de prendre en compte les groupes trophiques représentés par ce compartiment : la répartition entre bactériophages ou brouteurs imposerait la répartition de la consommation sur les proies principales de ces organismes. Cependant, la question du rôle réel des bactéries pélagiques dans le réseau trophique (puits ou source de matière ? Ducklow et al. 1986, 1987, Sherr et al. 1987), avait été

tranchée en faveur d'un relais potentiel mais non obligatoire, car les relations entre matériel particulaire et dissout, bactéries, protozoaires, phytoplancton et métazoaires sont complexes et imbriquées et les potentialités des différents organismes sont multiples (Sherr & Sherr 1988). Ainsi, la plupart des organismes sont sans doute opportunistes et leurs rôles respectifs dans le réseau trophique global dépendront largement de leur environnement extérieur.

Afin de trancher quant à une possible sous-estimation des flux au niveau de la vase, il pourrait être intéressant d'évaluer non seulement les biomasses locales, mais aussi les productions (qui constituent en fait la biomasse disponible) des compartiments microbiens pélagiques. En effet, pour ces organismes de petite taille, le turnover peut être fort, et la biomasse traduit mal l'activité et l'implication dans le réseau trophique.

(3) Réseau trophique microbien benthique et méiofaune

Les évaluations de la production bactérienne benthique donnent des résultats très forts. Pourtant, le devenir de cette production est encore mystérieux... Les consommateurs potentiels en sont les nématodes, les foraminifères, la macrofaune et les mulets, mais aucune quantification n'a à ce jour été effectuée. Les résultats de modèle montrent dans les zones M et U une exploitation d'environ 60% du carbone organique transféré aux bactéries benthiques (« uptake ») par le réseau trophique, et de 85 et 75% (respectivement en saisons estivale et hivernale) en bas d'estran. Une grosse partie de cette production exploitée sert à alimenter le réseau trophique pélagique en bas d'estran (63% et 15% de l'uptake en été et hiver respectivement), alors que cette remise en suspension est négligeable dans les autres zones. Dans chacune des zones, la respiration calculée atteint le minimum des contraintes (soit 10% de l'uptake), ce qui est un résultat de calcul lié au principe de parcimonie. Il semble donc que la forte production bactérienne benthique soit bien utilisée dans le réseau trophique et joue un rôle non négligeable dans les transferts d'énergie des détritiques vers les niveaux trophiques supérieurs. Cependant, elles ne sont que peu consommées par les protozoaires benthiques, dont on attendait qu'ils soient leurs prédateurs principaux. Ces derniers n'ont été identifiés que depuis peu comme étant principalement des foraminifères et leur abondance a été récemment quantifiée (Gaget 2003a, Dupuy & Armynot du Chatelet, comm. pers.). Ce sont sans doute des relais trophiques dans les réseaux (Lipps & Ronan 1974, Buzas 1978, Buzas & Carle 1979, Langer et al. 1995). Pourtant, même s'ils apparaissent dans nos résultats comme non négligeables en tant que consommateurs, ce qui est en accord avec des études de terrain en domaine intertidal (Moodley et al. 2000), ils ne sont pas transférés aux niveaux trophiques supérieurs. Les recherches actuelles portant sur les foraminifères ont permis de mettre en évidence qualitativement leur consommation sur le microphytobenthos et les bactéries, et, concernant leur devenir, ont permis de montrer que les hydrobieux avaient tendance à les éviter

(Rousseau 2004, Rossignol en correction). Le travail doit se poursuivre par l'utilisation de marquage radioactif des proies, comme cela a pu être fait dans d'autres sites (Moodley et al. 2000), dans un objectif quantitatif. Concernant les autres protozoaires benthiques (vraisemblablement des flagellés) en revanche, la mise en place de manipulations se heurte à des problèmes de méthode d'extraction (Dupuy comm. pers.), mais des études sont prévues qui viseront à mieux cerner leur participation dans le réseau trophique (notamment dans le cadre de la thèse de Pierre-Yves Pascal, commencée en 2004).

Le compartiment de la méiofaune, principalement constitué de nématodes (Rzeznik-Orignac 2004), a fait l'objet d'une étude complète au niveau spatial et temporel. Son intégration dans le réseau trophique a donc été réalisée à l'aide d'encadrements relativement précis. Son ancrage dans le réseau trophique est lié à la variété de son régime alimentaire, et sa production constitue une ressource pour les compartiments carnivores de la macrofaune (annélides et arthropodes). Un important débouché de cette production est aussi la consommation estivale des mulets, qui conduit à un fort contraste entre les deux saisons pour ce compartiment : en effet, l'existence d'une telle prédation en saisons estivale, qui n'existe pas en saison hivernale, fait apparaître un résultat déséquilibré. Même si une telle consommation existe (Laffaille et al. 1998, 2002), elle n'a pas été quantifiée sur le terrain, et le rôle des mulets sur la vasière, comme celui des juvéniles de poissons, est difficile à établir pour des raisons méthodologiques (voir parties suivantes). Finalement, il manquerait, pour le compartiment de la méiofaune, une quantification de la production sur le terrain. En effet, les mesures actuelles ont été menées en laboratoire, et ont permis d'évaluer le taux de consommation de certaines espèces en conditions expérimentales. Complétées par la composition spécifique des populations, elles ont conduit à une estimation des consommations globales de microphytobenthos. Ces évaluations « en amont » seraient efficacement complétées par une quantification locale de la production du compartiment (« en aval »), qui permettrait de confirmer ou de corriger les résultats mathématiques obtenus. Les populations étant peu contrastées au niveau spatial (Rzeznik-Orignac et al. 2003), un suivi de terrain sous forme d'observation de la dynamique d'une population en un point serait suffisant pour valider les résultats obtenus par analyse inverse. De plus, des contenus stomacaux de mulets capturés au jusant permettraient de mettre en évidence l'importance de leur ingestion de méiofaune.

(4) Répartition de la macrofaune

Les compartiments de macrofaune sont tous impliqués dans le réseau trophique en tant que consommateurs et en tant que producteurs. Leur régime alimentaire est diversifié et ils alimentent directement les compartiments de prédateurs supérieurs.

Il est possible de confronter les résultats obtenus avec les observations de Kang (1999) qui, sur la base de mesures de composition isotopiques, donne une évaluation qualitative des régimes alimentaires des principales espèces vivant sur les vasières intertidales du bassin de Marennes Oléron. Conformément à ces observations, les bivalves du modèle consomment préférentiellement des producteurs primaires, sous forme de microphytobenthos ou de phytoplancton (dont on ne peut identifier l'origine dans le modèle puisque microphytobenthos remis en suspension et phytoplancton importé du bassin sont regroupés). Leur consommation exclusivement pélagique dans le haut d'estran n'est cependant sans doute pas réaliste : c'est en effet une zone immergée moins de la moitié du temps, et on s'attendait donc à une forte consommation benthique. Les gastéropodes, quant à eux, consomment préférentiellement du microphytobenthos et des bactéries, ce qui est en accord avec les observations locales de Kang (1999). Le compartiment des arthropodes est constitué à la fois d'espèces de grande taille tel *Carcinus maenas*, omnivore mais dont la signature est typique d'un herbivore, et *Corophium volutator*, dont la signature traduit aussi l'incorporation de microphytobenthos. Ce compartiment intègre aussi les anthozoaires, typiquement carnivores. Ainsi, la grande diversité alimentaire obtenue est en accord avec les connaissances que l'on a à ce jour sur le comportement local de ses composants. Les annélides enfin ont été identifiés comme étant principalement carnivores, ce que nous obtenons avec l'identification de la méiofaune comme proie principale de ce compartiment. Cependant, la signature obtenue pour les polychètes montre une consommation préférentielle d'herbivores, et la méiofaune consomme certes du microphytobenthos, mais aussi des détritiques et bactéries. La consommation de la méiofaune par les annélides serait donc à vérifier, éventuellement par des manipulations simples mettant différentes espèces en présence en laboratoire.

Les contraintes imposées aux compartiments des gastéropodes et des annélides sont liées à des données trop limitées : les seules biomasses intégrées sont celles qui ont été mesurées en six points de la vasière pour le mois d'avril 1995. Certes, des mesures complémentaires sont venues confirmer le caractère stable de ces mesures, mais il serait intéressant d'avoir pour ces deux compartiments, ainsi que pour les bivalves en milieu et bas d'estran, des données équivalentes à celles qui ont été obtenues pour les gastéropodes et les bivalves principaux. Une évaluation sur le transect tous les trois mois, comme pour les nématodes (Rzeznik-Orignac 2004) et les gastropodes (Haubois 2004), même sans recensement faunistique aussi poussé que celui de 1995, permettrait d'obtenir les grandes tendances de la dynamique de ces populations.

Même si de telles évaluations ne sont pas encore prévues, de premiers précieux compléments sont en cours d'exploitation. Une vaste campagne de mesures a été mise en place afin d'évaluer la structure hivernale des populations macrobenthiques des vasières. La zone

intertidale de Moëze a été échantillonnée en février 2004, selon un quadrillage systématique tous les 250 m (Bocher, comm. pers.). Les premières estimations de la répartition de la macrofaune en hiver font état d'une forte concentration de gastropodes en haut d'estran en février (Bocher comm. pers.) et de fortes concentrations d'annélides dans les zones moyennes et hautes (Radenac comm. pers.). Cette étude est incluse dans un programme plus vaste ayant pour objectif l'évaluation de l'impact du Bécasseau maubèche sur les populations de macrofaune dans différents sites européens. On peut se demander dans quelle mesure cet objectif a orienté plan d'échantillonnage et appareils de mesure, mais l'ensemble de la macrofaune est pris en compte, et le quadrillage de la vasière est très serré : l'aperçu global donnera une bonne représentation de l'ensemble de la macrofaune présente. De plus, la profondeur des prélèvements garantit que les concentrations mesurées sont accessibles non seulement aux bécasseaux maubèches, mais aussi à d'autres espèces au bec plus long. Seul point d'ombre : un seul prélèvement est effectué sur chaque point, alors que multiplier les réplicats permet de s'affranchir des problèmes posés par les répartitions en « patches » (Murray & Alve 2000). Cependant, le nombre de points étant très important, on pourra considérer chacun d'eux comme un réplicat pour une même zone, par exemple, ou envisager d'exploiter les résultats à l'aide d'une méthode de krigage (Gros & Hamon 1989).

Les mesures ont été effectuées en un seul point temporel, comme celles de 1995. Les prélèvements qui avaient été effectués en mars 2003 (Legrand 2003) nous avaient permis de considérer les populations printanières comme stables à l'échelle de la vasière, et 2004 n'ayant pas été au plan climatologique une année exceptionnelle, on pourra considérer ce point temporel comme représentatif d'un mois de février typique. Cependant, ce mois correspondait à une densité accrue des gastropodes observée par Haubois (2003). Il pourrait être intéressant de réaliser un suivi temporel en quelques points du transect afin de mieux évaluer les dynamiques de populations de ces espèces.

Les consommations obtenues pour les compartiments de macrofaune sont néanmoins, aux niveaux spatial et temporel, en accord avec ce qui est pour le moment connu sur la vasière dans les zones de milieu et haut d'estran. L'importance des bivalves, dans le haut d'estran, en tant que forts consommateurs et faibles producteurs (leur consommation domine celle de toute la macrofaune alors que le flux vers les vecteurs biotiques est nul) doit être soulignée : la production mesurée dans cette zone (Degré 2001) est très forte, mais due à un important recrutement, dont on ne sait pas quelle proportion est morte de mortalité naturelle ou par prédation. De plus, une grande partie peut en être exportée *via* la colonne d'eau (Beukema & de Vlas 1989, Armonies 1992), comme en témoigne la grande homogénéité des peuplements dans les Pertuis Charentais (Sauriau & Bacher 1991). Ainsi, contrairement au cas des autres compartiments, la mortalité naturelle n'a pas été

négligée et, au lieu d'un encadrement de la production, c'est un encadrement de la somme (Production + Mortalité Naturelle + Fécès) qui a été imposé. La production des autres compartiments ayant été encadrée de façon plus « conventionnelle » et suffisant à alimenter la consommation des vecteurs biotiques, c'est celle qui a été transférée vers ces compartiments. En haut d'estran, la totalité de la production des bivalves est ainsi retournée aux compartiments détritiques, pourtant, ce sont les éléments de la macrofaune les plus importants de cette zone. La production des gastéropodes alimente les compartiments des arthropodes, des juvéniles et des limicoles de façon quasi exclusive en zones de milieu et de haut d'estran : les annélides et arthropodes n'y sont pas, ou y sont peu consommés par les vecteurs biotiques. Les gastéropodes sont en effet présents en grande quantité dans la zone de milieu d'estran où ils constituent le premier élément, en densité, de la macrofaune. Mais les annélides et les bivalves ont par exemple été identifiés comme des proies importantes pour le Courlis cendré (Boileau et al. 2002).

En revanche dans le bas d'estran la macrofaune est consommée presque exclusivement par les limicoles, alors que les juvéniles concentrent leur prédation sur la méiofaune : est-ce parce que la quantité de macrofaune « offerte » est trop faible que les juvéniles se rabattent sur la méiofaune ? La question de la capacité trophique de la vasière pour les vecteurs biotiques se pose alors (voir partie suivante). Concernant la macrofaune proprement dite, les indices issus de chaînes de Markov font apparaître ses compartiments comme fortement imbriqués dans le réseau trophique, et il sera intéressant de valider ou non les schémas de consommation obtenus, et, le cas échéant, d'ajuster les contraintes en conséquence, à l'aide notamment des données hivernales. En effet, l'hiver étant la saison de plus forte fréquentation par les limicoles mais aussi de plus faible production du système, la question de la répartition annuelle de la biomasse et de la production des compartiments se pose.

(5) Consommation des vecteurs biotiques

La répartition des limicoles sur l'estran a été encadrée à l'aide d'observations de terrain (Boileau, comm. pers.), mais pourra être actualisée en fonction des études d'observations directes (Boileau & Corre, comm. pers.) et indirectes (Bocher comm. pers.) en cours. Les premières consistent en des comptages réguliers, tels que ceux qui sont effectués depuis plusieurs années (Boileau et al. 2002, Boileau & Corre 2003, Boileau & Delaporte 2003), auxquels s'ajoutent des observations d'activités et des campagnes de baguages (Boileau comm. pers.). Les secondes se baseront sur l'observation des populations de proies (de macrofaune) et des fécès des prédateurs. Les premiers résultats permettent d'avoir une idée qualitative des régimes alimentaires locaux des limicoles, liés non seulement à leurs morphologies et habitudes spécifiques, mais aussi à la disponibilité locale des proies. Cette dernière sera évaluée à l'aide des secondes observations.

Les résultats de modèle n'ont pas mis en valeur de risque immédiat de déplétion de la macrofaune et l'importante quantité de bivalves non consommés en haut d'estran peut constituer une réserve importante, d'autant plus qu'il s'agit principalement de juvéniles (Degré, 2001), proies aisément accessibles pour les limicoles du fait de leur faible profondeur et de leur taille réduite (Zwarts & Blomert 1992). En effet, dans la réserve de Moëze, les densités des courlis sont corrélées à celles de *Scrobicularia plana* de taille inférieure à 18mm (Boileau et al. 2002). Cependant, il reste à confirmer l'importance de ce recrutement sur le temps : peut-on considérer que l'année 2000 représentait une année « standard » et que les bivalves ont un taux de reproduction aussi élevé chaque année ?

En effet, pour le moment, la totalité de la macrofaune présente sur la vasière a été considérée comme disponible pour toutes les espèces de limicoles, pourtant, ce n'est pas une évidence, et, selon les sites, cette disponibilité peut fortement chuter. Les hydrobies sont sans doute très disponibles pour les limicoles, puisque réparties sur la surface de la vasière (comme en témoigne leur forte variabilité spatiale, due entre autres aux mouvements de transport *via* la colonne d'eau : s'ils sont facilement déplacés de la sorte, c'est qu'ils sont proches de la surface), mais il n'en va pas de même pour toutes les espèces. Ainsi, on observe une diminution de la taille des annélides consommés au cours du temps (Boileau comm. pers.) ainsi que de la fréquentation des Courlis (Boileau et al. 2002). Boileau et al. (2002) interprètent ces phénomènes comme dus à une diminution de la disponibilité des proies, qui sont plus profondément enfouies dans le sédiment avec le froid plus vif de l'hiver, ainsi que par une possible déplétion du milieu en annélides de grosse taille.

La compétition avec les juvéniles de poissons intervient sans doute peu, ces derniers étant plus nombreux en été qu'en hiver à l'inverse des limicoles et susceptibles de fréquenter la zone de bas d'estran plus aisément que les limicoles (Laffargue 2004). En effet, sous les bouchots la vase, très fluide, ne permet pas aux oiseaux de se déplacer aisément (Boileau, comm. pers.). Pourtant, les résultats du modèle donnent en bas d'estran une consommation des bivalves exclusivement par les limicoles et non par les poissons. La quantification de la prédation par les juvéniles de poissons est très malaisée et peu précise. Les résultats obtenus sont donc entachés d'une très forte probabilité d'erreur. Par exemple, il semblerait étonnant que les jeunes poissons cessent totalement de s'alimenter pendant la saison hivernale, ou qu'ils ne se nourrissent que sur le haut d'estran, alors qu'il n'est pas même sûr qu'ils s'aventurent jusque là. De plus, la très forte consommation de méiofaune obtenue en bas d'estran en saison 1 est discutable. Certes les juvéniles sont aptes à se nourrir de méiofaune (Bodiou & Villiers 1979, Sogard 1984, Marinelli & Coull 1987, Smith & Coull 1987, Gee 1989, Henry & Jenkins 1995, Feller & Coull 1995, Gregg & Fleeger 1997, Aarnio

2000). Cependant, d'une part les proies recensées sont plutôt des copépodes (Castel & Lasserre 1982, Ellis & Coull 1989, Feller et al. 1990, Amara & Bodin 1995, et la méiofaune de Brouage est principalement composée de nématodes (Rzeznik-Orignac et al. 1993); et d'autre part il semblerait étonnant que, en présence de proies plus intéressantes et faciles (la macrofaune), il privilégient les nématodes (Lagardère comm. pers.). Leur pression de prédation sur le milieu n'est pas facile à évaluer, notamment car les densités de populations ne sont pas accessibles comme celles des oiseaux, que l'on peut compter « simplement ». Les techniques d'échantillonnage demandent la mise en place de moyens d'une autre envergure, qui ne sont d'ailleurs pas toujours adaptés aux faibles profondeurs rencontrées sur la vasière Brouage. Même si l'on sait que les juvéniles peuvent s'aventurer assez haut sur les vasières, notamment pour atteindre les marais salés en haut d'estran (Laffaille et al. 1998), cela ne permet pas de quantifier leur éventuelle consommation sur la zone envasée. Les espèces constituant ce compartiment sont de mieux en mieux connues au niveau individuel, et des mesures de terrain ont permis notamment d'évaluer la consommation individuelle des juvéniles de soles sur la macrofaune benthique et de mettre en évidence leur prédilection pour les crustacés, suivis de près par les annélides et bivalves (Laffargue 2004). Cependant, il reste encore à obtenir le facteur densité par lequel multiplier ce taux... Pour le moment, la densité considérée est celle des mesures effectuées plus au large, dans une zone subtidale aux fonds meubles du bassin de Marennes Oléron (Guérault et al. 1996). Des captures à l'aide de filets en bas d'estran, comme celles qui ont été faites au Mont Saint-michel (Laffaille et al. 1998) pourraient sans doute permettre de quantifier la matière exportée par ces espèces lorsqu'elles se retirent au jusant.

Cette même méthode pourrait être appliquée aux populations de mulets, brouteurs important de la surface des sédiments. En effet, une première étude (Fizzala 2001) a permis de mesurer indirectement l'impact des mulets adultes sur le microphytobenthos, mais il reste à quantifier aussi l'impact des juvéniles, moins gourmands individuellement, mais beaucoup plus nombreux (Parlier, comm. pers.). De plus, cette espèce, pourvue d'un œsophage et d'un système digestif particuliers peut assimiler une grande variété des éléments qu'elle racle sur le sédiment (Odum 1970). Ainsi la forte consommation de méiofaune, de bactéries, et de foraminifères obtenue par calcul n'est-elle peut-être pas irréaliste, mais reste certainement à confirmer.

(6) Bilan

En nous focalisant sur l'intégration de chaque compartiment dans le réseau trophique, nous avons confronté les résultats obtenus avec les notions intuitives concernant le fonctionnement de la vasière. Dans une telle description, il s'agit de garder à l'esprit la façon dont de tels résultats ont pu être obtenus, afin notamment de discriminer résultats de modèles et paramètres imposés. Certains

sont en accord avec les caractéristiques connues de l'écosystème, d'autres donnent des indications sur le rôle potentiel joué par certains compartiments dans le réseau trophique et sont à valider par des mesures de terrain complémentaires, d'autres enfin sont en porte-à-faux avec les notions communément admises, ce qui pose de façon encore plus cruciale la question de leur validation éventuelle et de leur origine, à partir de valeurs pourtant observées localement. Ainsi, un certain nombre de recherches complémentaires devraient permettre de valider ou d'infirmer certains résultats obtenus, et de préciser la vision donnée par le modèle du fonctionnement de la vasière :

- Le réseau trophique microbien pélagique semble très faiblement impliqué dans les transferts de matière au sein du réseau trophique. Ce résultat est cohérent avec un fonctionnement global très dirigé par le milieu benthique, dans un écosystème où la colonne d'eau est mince. Pourtant, nous avons aussi mis en évidence l'importance du couplage entre ces deux milieux, et la nécessité des échanges *via* cette colonne d'eau fortement mobile. Les résultats obtenus sont liés à des encadrements obtenus d'après des mesures effectuées sur d'autres sites, et un contrôle des concentrations et surtout une mesure de la productivité des organismes présents localement permettrait de contrôler ce résultat.
- Le zooplancton est mal connu au niveau de la vasière de Brouage. Cette population avait été étudiée dans le bassin de Marennes Oléron au début des années 1990, avec notamment une évaluation de sa productivité et de son taux de broutage. Ces données ont été intégrées au modèle, mais les artefacts numériques en bas d'estran conduisent à des résultats aberrants. Ce compartiment consomme fortement en effet, dans le modèle, les bactéries pélagiques du bas d'estran, ce qui heurte le sens commun selon lequel phytoplancton et protozoaires lui seraient plus accessibles. Ces artefacts numériques sont dus notamment aux problèmes de prise en compte des flux d'advection pour les compartiments pélagiques, et une mesure de la concentration du zooplancton à la surface de la vasière permettrait d'encadrer l'importation réelle du bassin. Dans le haut d'estran, le cannibalisme constitue une part essentielle de l'activité du compartiment, et il serait intéressant de pouvoir valider le modèle par une confirmation de l'importance de ce flux.
- Le réseau trophique microbien benthique est très actif et les bactéries servent de relais trophique vers les niveaux supérieurs. Cependant, le rôle des protozoaires reste à mieux cerner. Le modèle les représente comme un puits de matière, très consommateur mais peu transféré aux niveaux trophiques supérieurs : les manipulations prévues devront permettre de confirmer ou d'infirmer un tel résultat.

- La méiofaune, principalement constituée de nématodes, est bien connue sur le site et s'intègre activement dans le réseau trophique, pour lequel elle constitue une plaque tournante, en étant notamment un relais important vers les mulets et les juvéniles de poissons. Ce résultat est en accord avec les recherches récentes sur ce compartiment, qui remettaient en cause la vision « impasse trophique » que l'on pouvait en avoir antérieurement (Giere 1993). Afin de contrôler les résultats obtenus, des mesures de contenus stomacaux permettraient dévaluer l'importance des nématodes dans le régime alimentaire des vecteurs biotiques au plan local. D'autre part, une mesure locale de la productivité de ce compartiment, par exemple à l'aide de dynamique de populations, pourrait permettre de confirmer les calcul effectués sur la base d'un taux d'assimilation issu de la littérature, de mesures de broutage expérimentales, et de régimes alimentaires déduits de la composition spécifique de l'ensemble.
- La macrofaune est elle aussi particulièrement ancrée dans le réseau trophique. Son agencement interne présente encore des incertitudes, notamment dans le haut d'estran où les bivalves semblent très productifs, mais sans que l'on puisse prendre en compte cette productivité de façon satisfaisante. Les résultats des études en cours devraient permettre de mieux cerner le rôle de ces compartiments et leurs implications relatives dans le réseau trophique.
- L'étude des populations de limicoles est intrinsèquement liée à celle de la macrofaune benthique. Les populations sont à ce jour bien connues, il reste à intégrer leurs régimes alimentaires, en cours d'étude mais non encore quantifiés, pour affiner les contraintes du modèle et évaluer spatialement leur pression de prédation sur leurs proies.
- Les poissons sont mal connus à la surface de la vasière : jusqu'où vont-ils ? de quoi se nourrissent-ils ? Les éléments de ces compartiments sont de mieux en mieux connus à l'échelle de l'individu, mais il manque encore une quantification de leur population, difficile à réaliser pour des problèmes pratiques.

C. BILAN : LE FONCTIONNEMENT DES VASIERES INTERTIDALES, OBJECTIFS ET AVENIR DU MODELE

A l'aide de méthodes existantes que nous avons utilisées telles quelles ou perfectionnées, ainsi que de méthodes que nous avons mises au point, nous avons construit et étudié plusieurs modèles successifs représentant le réseau trophique de la vasière de Brouage. Plus qu'un simple instantané juxtaposant les diverses études locales, de tels modèles visent à faire une synthèse constructive des données acquises sur le site. Le but est d'une part d'en faire ressortir des caractéristiques émergentes ainsi que d'en évaluer certains flux inconnus jusqu'alors, et d'autre part de poser de nouvelles questions liées aux résultats à valider et de mettre en évidence les lacunes de notre connaissance du site.

Les modèles élaborés se succèdent chronologiquement : à chaque étape surgissent de nouvelles questions et, en parallèle, les études de terrain se poursuivent et permettent d'incorporer des éléments complémentaires. Nous avons ainsi construit deux modèles représentant le comportement du réseau sur un mètre carré moyen de vasière pendant une année moyenne, un modèle couplant deux saisons, puis nous avons posé les bases de la construction d'un modèle intégrant l'hétérogénéité spatiale de la vasière sous la forme de trois zones couplées. A chaque fois, des simulations ou analyses de sensibilité ont été menées, permettant de visualiser l'influence des paramètres d'entrée, et des indices synthétiques ont permis de mettre en évidence certaines caractéristiques essentielles du fonctionnement de l'écosystème.

Il résulte de ces études que la prise en compte de la saisonnalité est importante pour cet écosystème qui présente deux schémas de fonctionnement très contrastés. L'hétérogénéité spatiale est elle aussi importante et son intégration permet de réconcilier connaissance qualitative et résultats de modèles au plan notamment des échanges de matière entre la zone de Brouage et son environnement. Dans tous les modèles successifs, les mêmes compartiments ont été identifiés comme structurant le fonctionnement de la vasière intertidale. Il s'agit : du microphytobenthos, très productif et alimentant de nombreux compartiments tant benthiques que pélagiques ; des détritux benthiques et pélagiques, dissous et particuliers, qui sont encore plus consommés que les producteurs primaires ; des bactéries benthiques qui, très actives, sont transférées aux niveaux trophiques supérieurs ; de la méiofaune dont la consommation et la production dépassent presque toujours celles du total de la macrofaune non cultivée ; de la macrofaune non cultivée elle-même qui comporte à la fois des prédateurs pour tous les compartiments sus cités, et des proies pour les vecteurs biotiques. Les bivalves cultivés constituent un élément particulièrement structurant au

niveau des échanges benthos-pélagos et les pratiques culturales ont vraisemblablement des impacts qui se répercutent jusqu'aux vecteurs biotiques par les changements induits dans la disponibilité de leurs proies.

Ainsi, la construction puis l'étude du réseau trophique spatialisé de la vasière de Brouage a permis de mettre en évidence l'articulation de trois zones aux fonctionnements distincts : le haut d'estran, producteur net mais importateur de qualité, est donc globalement une zone où la matière est dégradée ; le milieu d'estran est caractéristique de l'image des vasières européennes : producteur nette de matière de forte qualité, cette zone alimente les zones adjacentes, notamment par sa production de microphytobenthos ; enfin le bas d'estran

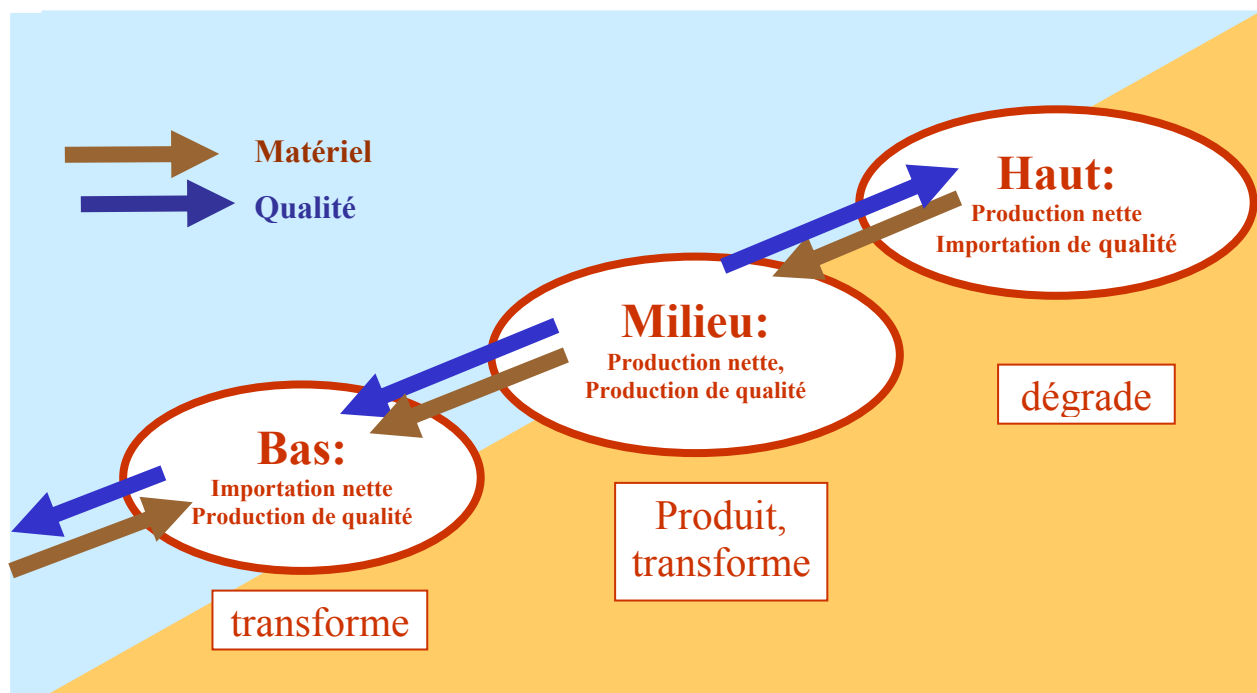


Figure V.5 : schéma global de fonctionnement de la vasière intertidale de Brouage. La zone de milieu d'estran présente le fonctionnement « classique » attribué aux vasières intertidales de type européen : fortement productrice, elle alimente le bas d'estran et exporte matière brute et qualité. Les zones de haut et bas d'estran ont des comportements différents : le haut d'estran dégrade globalement de la matière, qu'il exporte, et le bas d'estran importe globalement de la matière, qu'il transforme (en bivalves cultivés).

Certaines questions restent à résoudre, notamment par l'acquisition de données dont l'absence a pu être qualifiée de lacune. Ainsi, les protozoaires du sédiment consomment de grandes quantités de matière dans le résultat, mais sont faiblement transférés au niveau trophique supérieur : constituent-ils une réelle impasse trophique, comme on l'avait longtemps cru de la nématofaune ? Comment ces deux compartiments s'articulent-ils dans le réseau trophique ? Entrent-ils en compétition ? Agissent-ils en synergie ? De plus, une évaluation du réel régime alimentaire des poissons s'avère nécessaire afin de déterminer si ces derniers ingèrent ou non

nématodes et foraminifères, et en quelles proportions. Une autre interrogation concerne la prédation réelle des limicoles dont on n'a pu déterminer encore la pression exacte sur les populations de macrofaune. Pour ce faire, il manque des données plus précises sur la dynamique de population des espèces de macrofaune benthique : les schémas déjà observés sont-ils reproductibles d'une année à l'autre ? Que devient le fort recrutement observé en haut d'estran pour les bivalves ? Quel est le schéma du peuplement en hiver, époque à laquelle les limicoles sont les plus nombreux ? On peut aussi remettre en cause la faiblesse du réseau microbien pélagique, due à la considération *a priori* d'un système à dominante benthique : les données acquises dans le bassin de Marennes Oléron ont été simplement traduites selon un rapport de volume. Or, les phénomènes d'échanges entre les milieux benthique et pélagique peuvent dynamiser ce dernier à la surface de la vasière. Il sera alors intéressant de s'interroger sur l'action indirecte sur le réseau des compartiments identifiés comme mineurs au plan trophique (bioturbation, transfert entre zones spatiales, recyclage...). Des études sont déjà en cours dont les résultats permettront sans doute de répondre partiellement ou totalement à certaines de ces questions. D'autres sont sans doute à envisager en complément.

En résumé, des modèles ici présentés, aucun ne prétend être « absolu », « définitif », ou « catégorique ». Aboutir à un tel résultat n'était d'ailleurs pas le but de cette thèse. La vasière de Brouage est considérée comme un objet de modélisation, tout comme il s'agit d'un objet d'études de terrain. L'articulation entre les deux approches se fait par des va-et-vient incessants entre connaissances de terrain, mises au point de méthodes, et résultats de modèle. Les premières alimentant les secondes qui permettent la construction et l'étude des derniers, et la caractérisation des propriétés émergentes du système. En retour, ces résultats remettent en cause les connaissances, posent de nouvelles questions, et conduisent à des adaptations des concepts et méthodes mathématiques mis en œuvre conformément à la vision nouvelle de l'écosystème. Ainsi, le présent ouvrage dresse un bilan des connaissances acquises sur le site tout en détaillant leur évolution et celle des méthodes mises en œuvre pour les synthétiser et tirer de nouveaux enseignements des résultats. Une telle étude n'a bien sûr pas de point final, et ce recueil constitue une étape dans la connaissance intégrée du fonctionnement du réseau trophique de la vasière de Brouage. Les pistes méthodologiques peuvent pour certaines aboutir à de meilleures représentations et de meilleures exploitations des résultats. Ces représentations intégreront les données de terrain nouvelles que ne manqueront pas d'obtenir les nombreux spécialistes qui se penchent chaque jour sur la calme étendue néanmoins grouillante de vie qu'est la vasière, mais je devrais reconnaître les modèles présentés ici dans les prochains ...

Références
Bibliographiques

A

- Aarnio K (2000) Experimental evidence of predation by juvenile flounder, *Platichthys flesus*, on a shallow water meiobenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 246:125-138
- Abarca-Arenas LG, Ulanowicz RE (2002) The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling* 149:285-296
- Abrams PA (1999) The adaptative dynamics of consumer choice. *The American Naturalist* 153:83-97
- Admiraal W, Bouwman LA, Hoekstra L, Romeyn K (1983) Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 68:175-191
- Albertini-Berhaut J (1973) Biologie des stades juvéniles de téléostéens mugilidae *Mugil auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829, et *Mugil saliens* Risso, 1810. I - Régime alimentaire. *Aquaculture* 2:251-266
- Alerstam T, Gudmundsson GA, Johanesson K (1992) Ressources for long-distance migration: intertidal exploitation of *Littorina* and *Mytilus* by knots *Calidris canutus* in Iceland. *Oikos* 65:179-189
- Allen JJ, Blackford JC, Radford PJ (1998) A 1D vertically resolved modelling study of the ecosystem dynamics of the middle and southern Adriatic Sea. *Journal of Marine Systems* 18:265-286
- Allen IJ, Blackford JC, Holt J, Proctor R, Ashworth M, Siddorn J (2001) A highly spatially resolved ecosystem model for the North West European Continental Shelf. *Sarsia* 86:423-440
- Allesina S, Bondavalli C (2003) Steady state of ecosystem flow networks: a comparison between balancing procedures. *Ecological Modelling* 165:221-229
- Almeida PR (2003) Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a south-western estuary of Portugal. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:313-323
- Alpine AE, Cloern JE (1988) Phytoplankton growth rates in a light-limited environment, San Francisco Bay. *Marine Ecology - Progress Series* 44:167-173
- Altenbach AV (1992) Short term processes and patterns in the foraminiferal response to organic fluxes. *Marine Micropaleontology* 19:119-129
- Alve E (1991) Benthic foraminifera in sediment cores reflecting heavy metal pollution in Sofjord, Western Norway. *Journal of Foraminiferal Research* 21:1-19
- Alve E (1995) Benthic foraminifera response to estuarine pollution: a review. *Journal of Foraminiferal Research* 25:190-203
- Amara R, Bodin P (1995) L'environnement trophique méiobenthique en dehors des nourriceries côtières est-il favorable à l'installation des jeunes soles? *Oceanologica Acta* 18:583-590
- Amara R (1995 - cité par Amara & Bodin 1995) La sole *Solea solea* (L.) du Golfe de Gascogne: métamorphose, transfert des larves vers la côte et colonisation des nourriceries. Thèse de doctorat, Université de Paris 6
- Amara R, Poulard JC, Lagardère F, Désaunay Y (1998) Comparison between the life cycles of two soleidae, the common sole *Solea solea*, and the thickback sole, *Microchirus variegatus*, in the Bay of Biscay (France). *Environmental Biology of Fishes* 53:193-209
- Amouroux JM (1986a) Comparative study of the carbon cycle in *Venus Verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. I. consumption of bacteria (*Lactobacillus* sp.). *Marine Biology* 90:237-241
- Amouroux JM (1986b) Comparative study of the carbon cycle in *Venus Verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. II. consumption of phytoplankton (*Pavlova lutheri*). *Marine Biology* 92:349-354

- Amouroux JM, Grémare A, Amouroux J (1989) Modelling of consumption and assimilation in *Abra alba* (mollusca, bivalvia). *Marine Ecology - Progress Series* 51:87-97
- Anderson TR, Ducklow HW (2001) Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquatic Microbial Ecology* 26:37-49
- Angelini R, Agostinho AA (2005) Food web model of the Upper Parana River Floodplain: description and aggregation effects. *Ecological Modelling* 181:109-121
- Annezo J-P, Hamon D (1989) Prédation par les limicoles de la macrofaune intertidale en baie de Saint Briec. Report No. 89.02, IFREMER, Direction Environnement et Recherches Océaniques, Département Environnement Littoral, Brest
- Aoki I (1989a) Hological study of lakes from an entropy viewpoint - Lake Mendota. *Ecological Modelling* 45:81-93
- Aoki I (1989b) Entropy flow and entropy production in the human body in basal conditions. *Journal of Theoretical Biology* 141:11-21
- Aoki I (1990) Effects of exercise and chills on entropy production in human body. *Journal of Theoretical Biology* 145:421-428
- Aoki I (1991) Entropy principle for human development, growth and aging. *Journal of Theoretical Biology* 150:215-223
- Aoki I (1997) Comparative study of flow-indices in lake-ecosystems and the implication for maturation process. *Ecological Modelling* 95
- Arditi R, Michalski J (1996) Nonlinear food web models and their responses to increased basal productivity. In: Polis GA, Winemiller KO (eds) *Food webs: the integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, p 122-133
- Arias-Gonzalez JE, Nunez-Lara E, Gonzalez-Salas C, Galzin R (2004) Trophic models for investigation of fishing effect on coral reef ecosystems. *Ecological Modelling* 172:197-212
- Armonies W (1992) Migratory rhythms of drifting juvenile molluscs in tidal waters of the Wadden Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 83:197-206
- Arzul G, Seguel M, Clément A (2001) Effect of marine animal excretions on differential growth of phytoplankton species. *ICES Journal of Marine Science* 58:386-390
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Marine Ecology - Progress Series* 39:251-266
- Atkinson PW, Clark NA, Bell MC, Dare PJ, Clark JA, Ireland PL (2003) Changes in commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England. *Biological Conservation* 114:127-141
- Auger P, Charles S, Viala M, Poggiale JC (2000a) Aggregation and emergence in ecological modelling: integration of ecological levels. *Ecological Modelling* 127:11-20
- Auger P, Poggiale JC, Charles C (2000b) Emergence of individual behaviour at the population level. Effect of density-dependent migration on population dynamics. *Académie des Sciences de Paris - Comptes Rendus* 323:119-127
- Auger P, Bravo de la Parra R, Morand S, Sanchez E (2002) A predator-prey model with predators using hawk and dove tactics. *Mathematical Biosciences* 177&178:185-200
- Auguet J-C, Montanié H, Delmas D, Hartmann HJ, Huet V (accepté) Dynamic of virioplankton abundance and its environmental control in the Charente Estuary (France). *Microbial Ecology*
- Augustinovic M (1970) Methods of international and intertemporal comparison of structure. In: Carter AP, Brody A (eds) *Contributions to input-output analysis*, North Holland, Amsterdam, p 249-269
- Azam F, Fenchel T, Field JG, Gray JS, Meyer-Reil LA, Thingstad F (1983) The Ecological Role of water column microbes in the Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 10:257-263

B

- Bachelet G (1982) Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanologica Acta* 5:421-431
- Bacher C, Baud J-P, Bodoy A, Deslous-Paoli J-M, Dreno J-P, Héral M, Maurer D, Prou J (1986) A methodology for the stock assessments of cultivated oysters along the French Atlantic coasts, International Council for the Exploration of the Sea (ICES)
- Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulière et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea Gigas*. *Aquatic Living Resources* 48:199-214
- Bacher C (1991) Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea Gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance. *ICES Marine Science Symposium* 192:41-47
- 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, Sauriau PG (1995) Structure spatiale et cartographie des peuplements benthiques du bassin de Marennes-Oléron: première approche par la méthode du krigeage. *ICES Mar. Sci. Symp.* 199:231-246
- Bacher C, Millet B, Vaquer A (1997) Modélisation de l'impact des mollusques cultivés sur la biomasse phytoplanctonique de l'étang de Thau. *Académie des Sciences de Paris - Comptes Rendus* 320:73-81
- Bacher C, Duarte P, Ferreira JG, Héral M, Raillard O (1998) Assessment and comparison of the Marennes-Oléron Bay (France) and Carlingford Lough (Ireland) carrying capacity with ecosystem model. *Aquatic Ecology* 31:379-394
- Backwell PRY, O'Hara PD, Christy JH (1998) Prey availability and selective foraging in shorebirds. *Animal Behaviour* 55:1659-1667
- Baines SB, Pace ML (1991) The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems. *Limnology & Oceanography* 36:1078-1090
- Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13:455-472
- Baird D, Ulanowicz RE (1989) The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecological Monographs* 59:329-364
- Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 333:15-29
- Baird D, Ulanowicz RE (1993) Comparative study on the trophic structure, cycling and ecosystem properties of four tidal estuaries. *Marine Ecology - Progress Series* 99:221-237
- Baird D, Ulanowicz RE, Boynton WR (1995) Seasonal nitrogen dynamics in Chesapeake Bay: a network approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 41:137-162
- Baird D, Heymans JJ (1996) Assessment of ecosystem changes in response to freshwater inflow of the Kromme River Estuary, St. Francis Bay, South Africa: a network analysis approach. *Water SA* 22:307-318
- Baird D, Luczkovich J, Christian RR (1998) Assessment of Spatial and Temporal Variability in Ecosystem Attributes of the St Marks National Wildlife Refuge, Apalachee Bay, Florida. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 47:329-349

- Ball B, Raine R, Douglas D (1997) Phytoplankton and particulate matter in Carlingford Lough, Ireland. An assessment of food availability and the impact of bivalve culture. *Estuaries* 20:430-440
- Ballantyne IV F (2004) The relative importance of herbivory and carnivory on the distribution of energy in a stochastic tri-trophic food web. *Journal of Theoretical Biology* 226:349-357
- Baltzer H (2000) Markov Chain models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling* 126:139-154
- Banse K, Mosher S (1980) Adult body mass and annual Production/Biomass relationships of field populations. *Ecological Monographs* 50:355-379
- Barbault R (1992) *Ecologie des peuplements*. Masson
- Bardouil M, Bohec M, Bougrier S, Lassus P, Truquet P (1996) Feeding responses of *Crassostrea gigas* (Thunberg) to inclusion of different proportion of toxic dinoflagellates in their diet. *Oceanologica Acta* 19:177-182
- Baretta JW, Ruardij P (1989) Carbon flows in the Western Wadden Sea: model calculations. In: Ros JD (ed) *Topics in marine biology.*, p 523-529
- Baretta JW, Ebenhoh W, Ruardij P (1995) The European regional seas ecosystem model, a complex marine ecosystem model. *Netherland Journal of Sea Research* 33:233-246
- 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*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171:91-106
- Barillé L, Prou J (1993) Modelling Japanese oyster physiological processes under natural tidal variation in suspended particulate matter. Report No. 1993/F, 22, ICES Shellfish Comm. C.M.
- Barillé A-L (1996) Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II
- Barillé L, Prou J, Héral M, Razet D (1997a) Effects of high natural seston concentrations on the feeding, selection and absorption of the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 212:149-172
- Barillé L, Héral M, Barillé-Boyer A-L (1997b) Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. *Aquatic Living Resources* 10:31-48
- Barillé L, Cognie B (2000) Revival capacity of diatoms in bivalve pseudofeces and feces. *Diatom Research* 15:11-17
- Barranguet C, Herman PMJ, Sinke JJ (1997) Microphytobenthos and community composition studied by pigment biomarkers: importance and fate in the carbon cycle of a tidal flat. *Journal of Sea Research* 38:59-70
- Bartleson RD, Kemp WM (1990) Preliminary ecosystem simulations of estuarine planktonic-benthic interactions: the planktonic submodel New Perspective in the Chesapeake System: A Research and Management Partnership. Chesapeake Research Consortium Publication, Baltimore, M.D., p 243-252
- Bassoullet P, Le Hir P, Gouleau D, Robert S (2000) Sediment transport over an intertidal mudflat: field investigations and estimation of fluxes within the Baie de Marennes-Oléron (France). *Continental Shelf Research* 20:1635-1653
- Bastianoni S, Marchettini N (1997) Emergy/Exergy ratio as a measure of the level of organization of systems. *Ecological Modelling* 99:33-40
- Bastianoni S (1998) A definition of 'pollution' based on thermodynamic goal functions. *Ecological Modelling* 113:163-166
- Bautista B, Harris RP (1992) Copepod gut contents, ingestion rates and grazing impact on phytoplankton in relation to size structure of zooplankton and phytoplankton during a spring bloom. *Marine Ecology - Progress Series* 82:41-50
- Bayne BL, Worrall CM (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations.

- Marine Ecology - Progress Series 3:317-328
- Bayne BL, Iglesias IP, Hawkins AJS, Navarro E, Héral M, Deslous-Paoli JM (1993) Feeding behaviour of the mussel *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 73
- Bell SS, Coull BC (1978) Field evidence that shrimp predation regulates meiofauna. *Oecologia* 35:141-148
- Bemis BE, Spero HJ, Lea DW, Bijma J (2000) Temperature influence on the carbon isotopic composition of *Orbulina universa* and *Globigerina bulloides* (planktonic foraminifera). *Marine Micropaleontology* 38:213-238
- Benabdellah B, Albrecht K-F, Pomaz VL, Denisenko EA, Logofet DO (2003) Markov chain model for forest successions in the Erzgebirge, Germany. *Ecological Modelling* 159:103-302
- Bendoricchio G, Jørgensen SE (1997) Exergy as goal function of ecosystems dynamic. *Ecological Modelling* 102:5-15
- Bernard FR (1974) Annual biodeposition and gross energy budget of mature pacific oyster, *Crassostrea Gigas*. *J. Fish Res. Board Can.* 31:185-190
- Berryman AA, Michalski J, Gutierrez AP, Arditi R (1995) Logistic theory of food web dynamics. *Ecology* 76:336-343
- Berthomé J-P, Prou J, Razey D, Garnier J (1984) Première approche d'une méthode d'estimation prévisionnelle de la production potentielle d'huître creuse *C. gigas* d'élevage. *Haliotis* 14:39-48
- Beukema JJ, de Vlas J (1989) Tidal-current transport of thread-drifting postlarval juveniles of the bivalves *Macoma balthica* from the Wadden Sea to the North Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 52:193-200
- Beukema JJ, Cadée GC (1991) Growth rates of the bivalve *Macoma balthica* in the Wadden Sea during a period of eutrophication: relationships with concentrations of pelagic diatoms and flagellates. *Marine Ecology - Progress Series* 68:249-256
- Beukema JJ, Essink K, Michaelis H, Zwarts L (1993) Year-to-year variability in the biomass of macrobenthic animals on tidal flats of the Wadden Sea: how predictable is food source for birds? *Netherlands Journal of Sea Research* 31:319-330
- Biddanda B, Pomeroy LR (1988) Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. microbial succession. *Marine Ecology - Progress Series* 42:79-88
- Blanchard GF (1989) Relations trophiques entre la méiofaune benthique et le microphytobenthos d'un marais maritime du littoral charentais. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I
- Blanchard GF (1991) Measurement of meiofauna grazing rates on microphytobenthos: is primary production a limiting factor? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 147:37-46
- Blanchard GF, Cariou-Le Gall V (1994) Photosynthetic characteristics of microphytobenthos in Marennes-Oléron Bay, France: preliminary results. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 182:1-14
- Blanchard GF, Guarini J-M, Richard P, Gros P, Mornet F (1996) Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Marine Ecology - Progress Series* 134:309-313
- Blanchard GF, Guarini J-M, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *Journal of Phycology* 33:723-728
- Blanchard GF, Guarini J-M, Bacher C, Huet V (1998) Contrôle de la dynamique à court terme du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. *Académie des Sciences de Paris - Comptes Rendus* 321:501-508
- Blanchard GF, Guarini JM, Provot L, Richard P, Sauriau PG (2000) Measurement of ingestion rate of *Hydrobia ulvae* (Pennant) on intertidal epipellic microalgae: the effect of mud snail density. *Journal*

- of Experimental Marine Biology and Ecology 255:247-260
- Blanchard GF, Guarini J-M, Orvain F, Sauriau P-G (2001) Dynamic behaviour of benthic microalgal biomass in intertidal mudflats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 264:85-100
- Blanchard GF, Simon-Bouhet B, Guarini J-M (2002) Properties of the dynamics of intertidal microphytobenthic biomass. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:1-2
- Bodiou JY, Villiers L (1979) La prédation de la méiofaune par les formes juvéniles de *Deltentosteus quadrimaculatus* (Teleostei, Gobiidae). *Vie Milieu* 28-29:143-156
- Boesch DF, Turner RE (1984) Dependence of fishery species on salt marshes: the role of food and refuge. *Estuaries* 7:460-468
- Boileau N, Corre F, Delaporte P, Saillard G (2002) Feeding ecology of the curlew *Numenius arquata* in winter in the bay of Marennes-Oléron (Western France). Annual conference of the wader study group, Jurata, Poland, p 17
- Boileau N, Corre F (2003) Densité hivernale et régime alimentaire du pluvier argenté *Pluvialis squatarola* dans le Centre-Ouest de la France. *Alauda* 71:280-281
- Boileau N, Delaporte P (2003) Le tadorne de Belon dans le complexe Réserve Naturelle de Moëze-Oléron-estuaires Charente-Seudre. *Annales de la société des sciences naturelles de Charente-Maritime* 9:297-310
- Boromthanasarat W (1986) Ecophysiologie de *Mytilus edulis* L. dans le bassin de Marennes-Oléron: alimentation et bilan d'énergie. thèse de doctorat, Université de Nantes
- Boromthanasarat S (1986) Les bouchots à *Mytilus edulis* Linnaeus dans l'écosystème estuarien du bassin de Marennes-Oléon (France): aspects biologique et bioénergétique. thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II
- Boromthanasarat S, Deslous-Paoli JM (1988) Production of *Mytilus edulis* L. reared on bouchots in the Bay of Marennes-Oléron: comparison between two methods of culture. *Aquaculture* 72:255-263
- Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C., Jonquières G (1995) Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134:143-154
- Bougrier S, Hawkins AJS, Héral M (1997) Preingestive selection of different microalgal mixtures in *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis*, analysed by flow cytometry. *Aquaculture* 150:123-134
- Bowser SS, Alexander SP, Stockton WL, DeLaca TE (1992) Extracellular matrix arguments mechanical properties of pseudopodia in the carnivorous foraminiferan *Astrammin rara*: role in prey capture. *Protozoology* 39:724-732
- Bradfield AE, Newell GE (1961) The behaviour of *Macoma balthica* (L.). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 41:81-87
- Bradford-Grieve JM, Probert PK, Nodder SD, Thompson D, Hall J, Hanchet S, Boyd P, Zeldis J, Baker AJ, Best HA, Broekhuizen N, Childerhouse S, Clark M, Hadfield M, Safi K, Wilkinson I (2003) Pilot trophic model for subantarctic water over the Southern Plateau, New Zealand: a low biomass, high transfer efficiency system. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 289:223-262
- Bradshaw JS (1995 - Cité par Suhr et al. 2003) Preliminary laboratory experiments on ecology of foraminiferal populations. *Micropaleontology* 1:351-358 .
- Brando VE, Ceccarelli R, Libralato S, Ravagnan G (2004) Assessment of environmental management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecological Modelling* 172:213-232
- Bratback G, M. H, T.F. T, Riemann B, Haslund OH (1992) Incorporation of viruses into the budget of microbial C-transfert. A first approach. *Marine Ecology - Progress Series* 83:273-280
- Bredin D, Doumeret A (1987) Importance du littoral centre-ouest atlantique pour la migration des limicoles côtiers. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie) suppl.4*:221-229

- Breed GA, Jackson GA, Richardson TL (2004) Sedimentation, carbon export, and food web structure in the Mississippi River plume described by inverse analysis. *Marine Ecology - Progress Series* 278:35-51
- Brenon I, Le Hir P (1999) Modelling the turbidity maximum in the Seine estuary (France): identification of formation processes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49:667-688
- Broekhuizen N, Heath MR, Hay SJ, Gurney WSC (1995) Modelling the dynamics of the North Sea's mesozooplankton. *Netherlands Journal of Sea Research* 33:681-406
- Bryant DM, McLusky DS (1975-77) Invertebrate and bird fauna on the Forth Estuary. Reports of University of Stirling to the Nature Conservancy Council
- Buchanan JB, Warwick RM (1974) An estimate of benthic macrofaunal production in the offshore mud of the Northumberland coast. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 54:197-222
- Buffoni G, Di Cola G, Garaventa L (2001) The local dynamics of a tri-trophic system. *Ecological Modelling* 138:31-39
- Buhr KJ (1976) Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta). *Marine Biology* 38:373-383
- Burger J, Niles L, Clark KE (1996) Importance of beach, mudflat and marsh habitats to migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biological Conservation* 79:283-292
- Burkill PH (1982) Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-web: standing stocks and production processes. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* 58:335-350
- Buschbaum C, Saier B (2001) Growth of the mussel *Mytilus edulis* L. in the Wadden Sea affected by tidal emergence and barnacle epibionts. *Journal of Sea Research* 45:27-36
- Butler M, Dam HG (1994) Production rates and characteristics of fecal pellets of the copepod *Acartia tonsa* under simulated phytoplankton bloom conditions: implications for vertical fluxes. *Marine Ecology - Progress Series* 114:81-91
- Buzas MA (1978) Foraminifera as prey for benthic deposit feeders: results of predator exclusion experiments. *J Mar Res* 36:617-625
- Buzas MA, Carle KJ (1979) Predators of foraminifera in the Indian River, Florida. *Journal of Foraminiferal Research* 9:336-340
- Buzzeli CP (1998) Dynamic simulation of littoral zone habitat in Lower Chesapeake Bay. I. Ecosystem related to model development. *Estuaries* 21:659-672
- Buzzeli CP, Meyers MB (1998) Dynamic simulation of littoral zone habitats in Lower Chesapeake Bay. II. Seagrass habitat primary production and water quality relationships. *Estuaries* 21:673-689
- Buzzeli CP, Wetzel RL, Meyers MB (1999) A linked physical and biological framework to assess biogeochemical dynamics in a shallow estuarine ecosystem. *Est Coast Shelf Sci* 49:829-851

C

- Cabral JA, Pardal MA, Lopes RJ, Murias T, Marques JC (1999) The impact of macroalgal blooms on the use of the intertidal area and feeding behaviour of waders (Charadrii) in the Mondego estuary (west Portugal). *Acta Oecologica* 20:417-427
- Cadée GC (1984) "Opportunistic feeding", a serious pitfall in trophic structure analysis of (paleo) faunas. *Lethaia* 17:289-292
- Cadée GC (1990) Feeding traces and bioturbation by birds on a tidal flat, Dutch Wadden Sea. *Ichnos, an international journal for plants and animal traces* 1:23-30

- Calbet A (2001) Mesozooplankton grazing effect on primary production: a global comparative analysis in marine ecosystems. *Limnology & Oceanography* 46:1824-1830
- Calbet A, Landry MR, Nunnery S (2001) Bacteria-Flagellate interactions in the microbial food web of the oligotrophic subtropical North Pacific. *Aquat. Microb. Ecol.* 23:283-292
- Caldow RWG, Beadman HA, McGrorty S, Kaiser MJ, Goss-Custard JD, Mould K, Wilson A (2003) Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Marine Ecology - Progress Series* 259:173-183
- Cammen LM (1991) Annual bacterial production in relation to benthic microalgal production and sediment oxygen uptake in an intertidal sandflat and an intertidal mudflat. *Marine Ecology - Progress Series* 71:13-25
- Campbell NA (1995) *Biologie*. Editions du renouveau pédagogique, Saint Laurent, Québec
- Campillo A (1992) Les pêcheries française de Méditerranée, Synthèse des connaissances, IFREMER
- Carey PG (1993) Long-term culture of marine benthic protists. In: ? (ed)? Lewis Publishers
- Cariou-Le Gall V, Blanchard GF (1995) Monthly HPLC measurements of pigment concentration from an intertidal muddy sediment of Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Ecology - Progress Series* 121:171-179
- Caron DA (1994) Inorganic nutrients, bacteria and the microbial loop. *Microb. Ecol.* 28:295-298
- Caron DA, Dam HG, Kremer P, Lessard EJ, Madin LP, Malone TC, Napp QJM, Peele ER, Roman MR, Youngbluth MJ (1995) The contribution of microorganisms to particulate carbon and nitrogen surface waters of the Sargasso Sea near Bermuda. *Deep-Sea Research* 42:943-972
- Carrer S, Opitz S (1999) trophic network model of a shallow water area in the northern part of the lagoon of Venice. *Ecological Modelling* 124:193-219
- Carriker MR, Yochelson EL (1968 - *cité par Sliter 1971*) Recent gastropod boreholes and Ordovician cylindrical boreholes. US Geol Survey Prof Paper 593-B
- Castel J, Lasserre P (1982) Régulation biologique du meiobenthos d'un écosystème lagunaire par un élevage expérimental en soles (*solea vulgaris*). In: SCOR/IABO/UNESCO (ed) Symposium international sur les lagunes côtières. *Oceanol. Acta*, Bordeaux, p 243-251
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I, Garcia M (1989) Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 28:71-85
- Cayford JT, Waters RJ (1996) Population estimates for waders charadrii wintering in Great Britain, 1987/88-1991/92. *Biological Conservation* 77:7-17
- Chambers MR, Milne H (1975) The production of *Macoma Baltica* (L.) in the Ytan estuary. *Estuarine & Coastal Marine Science* 3:443-455
- Chandler GT (1989) Foraminifera may structure meiobenthic communities. *Oecologia* 81:354-360
- Chapelle A, Menesguen A, Deslous-Paoli J-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. *Ecological Modelling* 127:161-181
- Chardy P, Dauvin JC (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Marine Ecology - Progress Series* 81:147-161
- Chardy P, Gros P, Mercier H, Monbet Y (1993) Benthic carbon budget of the bay of Saint Brieuc (English Channel). Application of inverse method. *Oceanologica Acta* 16:687-694
- Chattopadhyay J, Sarkar RR (2003) Chaos to order: preliminary experiments with a population dynamics model of three trophic levels. *Ecological Modelling* 163:45-50
- Chen C, Ji R, Zheng L, Zhu M, Rawson M (1999) Influences of physical processes on the ecosystem in Jiaozhou Bay: a coupled physical and biological model experiment. *Journal of geophysical research*

104:29,925-929,949

- Cheslak EF, Lamarra VA (1981 - *citée par Bendoricchio & Jørgensen 1999*) The residence time of energy as a measure of ecological organization. In: Mitsch WJ, Bosserman RW, Klopatek JM (eds) Energy and ecological modelling. Elsevier, Amsterdam, p 591-600
- Chifflet M, Andersen V, Prieur L, Dekeyser I (2001) One-dimensional model of short-term dynamics of the pelagic ecosystem in the NW Mediterranean Sea: effects of wind events. *Journal of Marine Systems* 30:89-114
- Christensen V, Pauly D (1992) The ECOPATH II - a software for balancing steady-state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling* 61:169-185
- Christensen V (1994) On the behavior of some proposed goal functions for ecosystem development. *Ecological Modelling* 75/76:37-49
- Christensen V (1995) Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecological Modelling* 77:3-32
- Christensen V, Walters CJ (2004) Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling* 172:109-139
- Christensen V, Pauly D (2004) Placing Fisheries in their ecosystem context, an introduction. *Ecological Modelling* 172:103-107
- Christian RR, Forés E, Comin F, Viaroli P, Naldi M, Ferrari I (1996) Nitrogen cycling networks of coastal ecosystems: influence of trophic status and primary producer form. *Ecological Modelling* 87:111-129
- Christian RR, Luczkovich JL (1999) Organizing and understanding a winter's seagrass foodweb network through effective trophic levels. *Ecological Modelling* 117:99-124
- Christian RR, Thomas CR (2003) Network analysis of Nitrogen inputs and cycling in the Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Estuaries* 26:815-828
- Cloern JE (1982) Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay? *Marine Ecology - Progress Series* 9:191-202
- Cloern JE (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Continental Shelf Research* 7:1367-1381
- Coggan RA, Dando PR (1988) Movements of juvenile Dover sole, *Solea solea* (L.), in the Tamar estuary, South-western England. *Journal of Fish Biology* 33:177-184
- Cognie B, Barillé L, Rincé Y (2001) Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries* 24:126-131
- Cole BE, Cloern JE (1984) Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. *Marine Ecology - Progress Series* 17:15-24
- Colijn F (1982) Light absorption in the waters of the Ems-Dollard Estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. *Netherlands Journal of Sea Research* 15:196-216
- Cossarini G, Solidoro C, Crise A (2002) A model of the trophic food web of the Gulf of Trieste. In: Rizzoli AE, Jakeman AJ (eds) Integrated Assessment and Decision Support, Proceedings of the First Biennial Meeting of the International Environmental Modelling and Software Society, iEMSs, Manno, Switzerland
- Coull BC (1990) Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Transactions of the American Microscopical Society* 109:233-246
- Cousins SH (1985) The trophic continuum in marine ecosystems: structure and equations for a predictive model. In: Ulanowicz RE, Platt T (eds). *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*
- Cousins SH (1987) The decline of the trophic level concept. *Tree* 2:312-316
- Cranford PJ, Grant J (1990) Particle clearance and absorption of phytoplankton and detritus by the sea scallop *Placopecten magellanicus* (Gmelin). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*

137:105-121

- Crisp DJ (1971) Energy flow measurements. In: Holme NA, McIntyre AD (eds) Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook, p 197-279
- Crosby MP (1987 - cité par Dame 1996) Utilization of detrital complexes by the oyster *Crassostrea virginica* (Gmelin). PhD. Thesis, University of Maryland
- Crosby MP, Newell RIE, Langdon CJ (1990) Bacterial mediation in the utilization of carbon and nitrogen from detrital complexes by *Crassostrea virginica*. *Limnology & Oceanography* 35:625-639
- Cummings VJ, Schneider DC, Wilkinson MR (1997) Multiscale experimental analysis of aggregative responses of mobile predators to infaunal prey. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 216:211-227

D

- Daborn GR, Amos CR, Brylinski M, Christian H, Drapeau G, Faas RW, Grant J, Long B, Paterson DM, Perillo GME, Piccolo MC (1993) An ecological cascade effect: migratory birds affect stability of intertidal sediments. *Limnology & Oceanography* 38:225-231
- Dajoz R (1985) Précis d'écologie. Bordas, Paris
- Dame RF, Patten BC (1981) Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Marine Ecology - Progress Series* 5:115-124
- Dame R, Libes S (1993) Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 171:251-258
- Dame FR (1996) Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach. CRC Press LLC
- Dame RF, Prins TC (1998) Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquatic Ecology* 31:409-421
- Daniels RA, Lipps JH (1978) Predation of foraminifera by antarctic fish. *Journal of Foraminiferal Research* 8:110-113
- Davenport J, Smith RJJW, Packer M (2000) Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. *Marine Ecology - Progress Series* 198:131-137
- de Boer WF, Longamane FA (1996) The exploitation of intertidal food resources in Inhaca Bay, Mozambique, by shorebirds and humans. *Biological Conservation* 78:295-303
- de Boer WF, Prins HHT (2002) Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal flat. *Journal of Sea Research* 48:225-240
- Debenay J-P (1990) Recent foraminiferal assemblages and their distribution relative to environmental stress in the paralic environments of West Africa (Cape Timiris to Ebrie Lagoon). *Journal of Foraminiferal Research* 20:267-282
- Debenay J-P, Tsakiridis E, Soulard R, Grosseil H (2001a) Factors determining the distribution of foraminiferal assemblages in Port Joinville Harbor (Ile d'Yeu, France): the influence of pollution. *Marine Micropaleontology* 43:75-118
- Debenay J-P, Duleba W, Bonetto C, de Melo E Souza SH, Eichler BB (2001b) *Pararotalia cananeaensis* sp.: indicator of marine influence and water circulation in Brazilian coastal and paralic environments. *Journal of Foraminiferal Research* 31:152-163
- Debenay J-P, Guillou J-J (2002) Ecological transitions indicated by foraminiferal assemblages in paralic environments. *Estuaries* 25:1107-1120
- Deceunink B, Maheo R (2000) Synthèse des dénombrements et analyse des tendances des limicoles hivernant en France 1978-1999, LPO/Wetlands International - WI/LPO/DNP

- Deceunink B (2001) Limicoles hivernant en France 1978 - 1999. *Ornithos* 8:200
- Degré D (2001) Dynamique de la population de *Scrobicularia plana* (da Costa, 1778) sur la vasière de Montportail-Brouage (Marennes-Oléron, France). Université de la Rochelle
- Dekinga A, Piersma T (1993) Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird study* 40:144-156
- Denis L, Grenz C, Plante-Cluny M-R (1996) Etude expérimentale de la remise en suspension du microphytobenthos. *C.R.Acad Sci. Paris, Sciences de la vie / Life sciences* 319:529-535
- Deslous-Paoli J-M, Héral M, Berthome JP, Razet D, Garnier J (1981) Reproduction naturelle de *Crassostrea gigas* Thunberg dans le bassin de Marennes-Oléron en 1979 et 1981: aspects biochimiques et énergétiques. *Rev. Trav. Inst. Pêch. marit.* 45:319-327
- Deslous-Paoli J-M (1982) Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Tethys* 10:365-371
- Deslous-Paoli J-M, Héral M, Zanette Y (1982) Problèmes posés par l'analyse des relations trophiques huîtres-milieu Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM. Publi. CNEXE (Actes Colloq.), Brest, 18-20 nov 1981, p 335-340
- Deslous-Paoli J-M (1982) Croissance et qualité de l'huître *Crassostrea gigas* Thunberg en élevage dans le bassin de Marennes-Oléron. *Tethys* 10:365-371
- Deslous-Paoli J-M, Gouletquer P (1984) Bilan énergétique chez les mollusques bivalves: terminologie et méthodologie, IFREMER, La Tremblade
- Deslous-Paoli J-M, Populus J, L'Herroux M, Brussieux M (1985) Estimation des stocks conchylicoles par télédétection: résultats et perspectives Colloque Franco-Japonais d'Océanographie - 16-21 septembre 1985, Marseille
- Deslous-Paoli JM, Héral M, Jousset M, Boromthanasarat S, Gouletquer P, Sauriau PG (1988) Total lipid content and lipid energetic values of bivalve molluscs. *Comp. Biochem. Physiol.* 89B:51-53
- Deslous-Paoli JM, Boromthanasarat S, Héral M, Boromthanasarat W, Razet D (1990) Energy Budget of a *Mytilus edulis* L. population during its first year on bouchots in the bay of Marennes-Oléron. *Aquaculture* 91:49-63
- Deslous-Paoli JM, Lannou AM, Geairon P, Bougrier S, Raillard O, Héral M (1992) The effects of food behaviour of *Crassostrea gigas* (Molluscs bivalvia) on natural particulate biosedimentation. *Hydrobiologia* 231:85-91
- Dierschke V, Kube J, Probst S, Brenning U (1999a) Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 1. Habitat use and food selection. *Journal of Sea Research* 42:49-64
- Dierschke V, Kube J, Rippe H (1999b) Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in the southern Baltic Sea, 2. Spatial and temporal variations in the harvestable fraction of their favourite prey *Hediste diversicolor*. *Journal of Sea Research* 42:65-82
- Dinet A, Sornin JM, Sablière A, Delmas D, Feuillet-Girard M (1990) Influence de la bioéposition de bivalves filtreurs sur les peuplements méiobenthiques d'un marais maritime. *Cahiers de Biologie Marine* 31:307-322
- Donali E, Olli K, Heiskanen A-S, Andersen T (1999) Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: a reconstruction by the inverse method. *Journal of Marine Systems* 23:251-268
- Dorel D (1986) Poissons de l'Atlantique Nord-Est. Relations taille-poids, IFREMER
- Dorel D, Désaunay Y (1991) Comparison of three *Solea solea* (L.) nursery grounds of the Bay of Biscay: distribution, density and abundance of -group and I-group, CIEM CM 1991/G 75
- Doumeret A, Robreau H, Seriot J, Boucher C, Delaporte P (1993) Importance des réserves naturelles de Charente-Maritime pour l'hivernage des limicoles côtiers sur le littoral Centre-Ouest Atlantique, Ligue pour la Protection des Oiseaux

- Dowd M (sous presse) A bio-physical coastal ecosystem model for assessing environmental effects of marine bivalves aquaculture. *Ecological Modelling*
- Ducklow HW, Purdie DA, Williams PJJ, Davies JM (1986) Bacterioplankton: a sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science* 232:865-867
- Ducklow HW, Purdie DA, Williams PJJ, Davies JM (1987) Bacteria: Link or sink? *Science, technical comments* 235:88-89
- Ducklow HW, Dickson ML, Kirchman DL, Steward G, Orchardo J, Marra J, Azam F (2000) Constraining bacterial production, conversion efficiency and respiration in the Ross Sea, Antarctica, January-February 1997. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 47:3227-3247
- Duncan A, Schiemer F, Klekowski RZ (1974 - cité par Hamels et al 2001) A preliminary study of feeding rates on bacterial food by adult females of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man 1880. *Pol Arch Hydrobiol* 21:237-255
- Duncan P, Hewison AJM, Houte S, Rosoux R, Tournebize T, Dubs F, Burel F, Bretagnolle V (1999) Long-term changes in agricultural practices and wildfowling in an internationally important wetland, and their effects on the guild of wintering ducks. *Journal of Applied Ecology* 36:11-23
- Dupont G (2002) Déplacements et compartements alimentaires des juvéniles de la sole commune (*Solea solea*) dans les nurseries des Pertuis Charentais. rapport de Diplôme d'Etudes Supérieures, Université de Bordeaux I.
- Dupuy C (1999) Rôle fonctionnel des protistes hétéro/mixotrophes dans le réseau trophique d'un écosystème conchylicole: le marais atlantique. thèse de doctorat, Université de La Rochelle
- Dupuy C, Bel Hassen M, Le Gall S (1999) Protists as a trophic link between picocyanobacteria and the filter-feeding bivalve *Crassostrea gigas*. *Bulletin de l'Institut Océanographique* n° spé 19
- Dupuy C, Pastoureau A, Ryckaert M, Sauriau P-G, Montanié H (2000a) Impact of the oyster *Crassostrea gigas* on a microbial community in Atlantic coastal ponds near La Rochelle. *Aquatic Microbial Ecology* 22:227-242
- Dupuy C, Vaquer A, Lam-Hoai T, Rougier C, Mazouni N, Lautier J, Collos Y, Le Gall S (2000b) Feeding rate of the oyster *Crassostrea gigas* in a natural planktonic community of the Mediterranean Thau Lagoon. *Marine Ecology - Progress Series* 205:171-184
- Durrieu de Madron X, Abassi A, Heussner S, Monaco A, Aloisi J-C, Radakovitch O, Giresse P, Buscail R, Kerherve P (2000) Particulate matter and organic carbon budgets for the Gulf of Lions (NW Mediterranean). *Oceanologica Acta* 23:717-730

E

- Eastwood PD, Meaden GJ, Carpentier A, Rogers SI (2003) Estimating limits to the spatial extent and suitability of sole (*Solea solea*) nursery grounds in the Dover strait. *Journal of Sea Research* 50:151-165
- Edward AM (2001) Adding detritus to a nutrient-phytoplankton-zooplankton model: a dynamical-systems approach. *Journal of Plankton Research* 23:389-413
- Eldridge PM, Jackson GA (1993) Benthic trophic dynamics in California coastal basin and continental slope communities inferred using inverse analysis. *Marine Ecology - Progress Series* 99:115-135
- Ellis MJ, Coull BA (1989) Fish predation on meiobenthos: field experiment with juvenile spot *Leiostomus xanthurus* Lacépède. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 130:19-32
- Epstein SS, Shiaris MP (1992) Rates of microbenthic and meiobenthic bacterivory in a temperate muddy tidal flat community. *Applied and environmental Microbiology* 58:2426-2431

- Epstein SS, Gallagher ED (1992) Evidence of facilitation and inhibition of ciliate population growth by meiofauna and macrofauna on a temperate zone sandflat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 155:27-39
- Epstein SS (1997a) Microbial food webs in marine sediments. I. Trophic interactions and grazing rates in two tidal flat communities. *Microbial Ecology* 34:188-198
- Epstein SS (1997b) Microbial food web in marine sediments. II. Seasonal changes in trophic interactions in a sandy tidal flat community. *Microbial Ecology* 34:199-209
- Escaravage V, Garcia ME, Castel J (1989) The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). In: *Topics in marine biology*. Ros J.D. (ed) *Scient. Mar.* 53:551-559
- Essink K, Beukema JJ, Coosen J, Craeymeersch JA, Ducrotoy J-P, Michaelis H, Robineau B (1991) Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* da Costa: comparisons in time and space. In: Elliott M, Ducrotoy J-P (eds) *Estuaries and Coasts: spatial and temporal intercomparisons*. ECSA 19 Symposium. Olsen & Olsen, p 167-172
- Evans PR, Dungan PJ (1984) Coastal birds: numbers in relation to food resources. In: Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG (eds) *Coastal waders and wildfowls in winter*. Cambridge University Press, Cambridge, p 8-28
- Evans PR, Ward RM, Bone M, Leakey M (1998) Creation of Temperate-Climate Intertidal Mudflats: Factors Affecting Colonization and Use by Benthic Invertebrates and their Bird Predators. *Marine Pollution Bulletin* 37:535-545
- Eybert M-C, Geslin T, Questiau S, Feunteun E (2003) Shorebird community variations indicative of a general perturbation in the Mont-Saint Michel bay (France). *C.R. Biologies* 326:S140-S147

F

- Fallon RD, Newell SY, Hopkinson CS (1983) Bacterial production in marine sediments: will cell-specific measures agree with whole-system metabolism? *Marine Ecology - Progress Series* 11:119-127
- Fasham MRJ, Evans GT (1995) The use of optimization techniques to model main ecosystem dynamics at the JOGFS station. *Philosophical transactions of the Royal Society of London, Series B* 348:203-209
- Fath BD, Patten BC (1998) Network synergism: Emergence of positive relations in ecological systems. *Ecological Modelling* 107:127-143
- Fath BD, Patten BC (1999) Quantifying resource homogenization using network flow analysis. *Ecological Modelling* 123:193-205
- Fath BD, Patten BC, Choi JS (2001) Complementarity of Ecological Goal Functions. *Journal of Theoretical Biology* 208:493-506
- Fath BD (2004) Distributed control in ecological networks. *Ecological Modelling* 179:235-245
- Fath BD, Cabezas H (2004) Exergy and Fisher Information as ecological indices. *Ecological Modelling* 174:25-35
- Fath BD, Jorgensen SE, Patten BC, Straskraba M (2004) Ecosystem growth and development. *BioSystems* 77:213-228
- Faubel A, Hartwig E, Thiel H (1983 - cité par Altenbach 1992) On the ecology of the benthos of sublittoral sediments, Fladen Ground, North Sea. I. Meiofauna standing stock and estimation of production. "Meteor" *Forschungsergeb., Reihe D* 36:35-48
- Fauchald K, Jumars PA (1979) The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanography and*

- Marine Biology: an Annual Review 17:193-284
- Faury N, Razet D, Soletchnik P, Gouletquer P, Ratiskol J, Garnier J (1999) Hydrologie du bassin de Marennes-Oléron. Analyse de la base de données RAZLEC 1977-1995, SRV/RA/LCPC/RST/99-12
- Feller RJ, Coull BC (1995) Non-selective ingestion of meiobenthos by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) (pisces) and their daily ration. *Vie Milieu* 45:49-59
- Fenchel T (1969) The ecology of marine microbenthos. IV Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia* 5:1-182
- Fenchel T (1982a) Ecology of heterotrophic microflagellates I. some important forms and their functional morphology. *Marine Ecology - Progress Series* 8:211-223
- Fenchel T (1982b) Ecology of heterotrophic microflagellates II. Bioenergetics and growth. *Marine Ecology - Progress Series* 8:225-231
- Fenchel T (1982c) Ecology of heterotrophic microflagellates III. Adaptations to heterogeneous environments. *Marine Ecology - Progress Series* 9:25-33
- Fenchel T (1982d) Ecology of heterotrophic microflagellates IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. *Marine Ecology - Progress Series* 9:35-42
- Fenchel T (1982e) The bioenergetics of a heterotrophic microflagellate. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris* 58:55-60
- Ferreira JG, Duarte P, Ball B (1998) Trophic capacity of Carlington Lough for oyster culture - ANALYSIS by ecological modelling. *Aquatic Ecology* 31:361-378.
- Feuillet-Girard M, Héral M, Sornin J-M, Deslous-Paoli J-M, Robert J-M, Mornet F, Razet D (1988) Elements azotés de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des cultures d'huîtres. *Aquatic Living Resources* 1:251-265
- Feuillet-Girard M, Héral M, Abrioux MF, Fontugne M (1994) Carbone organique dissous et particulaire de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des huîtres. *Oceanologica acta* 17:271-284
- Feuillet-Girard M, Goulet D, Blanchard GF, Joassard L (1997) Nutrient fluxes on an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay, and influence of the emersion period. *Aquatic Living Resources* 10:49-58
- Field JG, Moloney CL, Atwood CG (1989) The need to analyze ecological networks. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) *Network analysis in marine ecology: methods and applications*. Heidelberg: Springer-Verlag, p 3-12
- Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology* 56:363-380
- Fizzala X (2001) Quantification *in situ* de l'impact du broutage des mulets sur la biomasse microphytobenthique de la vasière intertidale de Brouage et estimation de leurs ressources trophiques par analyse des rapports isotopiques (C,N). rapport de DEA, Université de la Rochelle, CREMA l'Houmeau
- Fonds M, Saksena VP (1977) The daily food intake of young soles (*Solea solea* L.) in relation to their size and the water temperature. *Act. Colloq. CNEXO* 4:51-58
- Fonds M, Drinkwaard B, Resink JW, Eysink GGJ, Toet W (1989) Measurements of metabolism, food intake and growth of *Solea solea* (L.) fed with mussel meat or with dry food. In: De Pauw N, Jaspers E, Ackefors H, Wilkins N (eds) *Aquaculture - A biotechnology in progress*. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, p 851-874
- Forman RTT (1981 - cité par Lefeuvre et al. 1999) Interaction among landscape elements: a core of landscape ecology. In: Tjallingii SP, de Veer AA (eds) *Perspectives in landscape ecology*. Veldhoven, The Netherlands, p 35-48
- Frenkiel L, Mouëza M (1979) Développement larvaire de deux Tellinacea, *Scrobicularia plana* (Semelidae)

- et *Donax vittatus* (Donacidae). *Marine Biology* 55:187-195
- Fréchette M, Bourget E (1985a) Energy flow between the pelagic and benthic zones : factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42:1158-1165
- Fréchette M, Bourget E (1985b) Food-limited growth of *Mytilus edulis* L. in relation to the benthic boundary layer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 42:1166-1170
- Froese, Pauly (2004) www.fishbase.org
- Frontier S, Pichod-Viale D, Leprêtre A, Davoult D, Luczak C (2004) Ecosystèmes: structure, fonctionnement, évolution. Dunod, Paris
- Fulton EA, Smith ADM, FJohnsp, C.R. (2003a) Mortality and predation in ecosystem models: is it important how these are expressed? *Ecological Modelling* 169:157-178
- Fulton EA, Smith ADM, Johnson CR (2003b) Effect of complexity on marine ecosystem models. *Marine Ecology - Progress Series* 253:1-16
- Fulton EA, Smith ADM, Johnson CR (2004) Effects of spatial resolution on the performance and interpretation of marine ecosystem models. *Ecological Modelling* 176:27-42
- Furhman JA (1992) Bacterioplankton roles in cycling of organic matter: the microbial food web. In: Falkowski PG, Woodhead AD (eds) *Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea*. Plenum Press, New York
- Furhman JA (1999) Marine viruses and their biogeochemical and ecological effects. *Nature* 399:541-548
- Fussmann GF, Heber G (2002) Food web complexity and chaotic population dynamics. *Ecology Letters* 5:394-401

G

- Gaget V (2003a) Etude des foraminifères sur la vasière de Brouage. Maîtrise de Biologie, Université de la Rochelle
- Gaget V (2003b) Abondance et morphologie des virus du sédiment et de la colonne d'eau au sein de la vasière de Brouage, Université de la Rochelle
- Gailhard I, Gros P, Durbec JP, Beliaeff B, Belin C, Nézan E, Lassus P (2002) Variability patterns of microphytoplankton communities along the French coasts. *Marine Ecology - Progress Series* 242:39-50
- Galois R, Blanchard GF, Seguignes M, Huet V, Joassard L (2000) Spatial distribution of sediment and organic matter on two estuarine intertidal mudflats: a comparison between Marennes-Oléron Bay (France) and the Humber Estuary (UK). *Continental Shelf Research* 20:1199-1217
- Gamito S, Erzini K (2005) Trophic food web and ecosystem attributes of water reservoir of the Ria Formosa (south Portugal). *Ecological Modelling* 181:509-520
- Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2001) Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the thau lagoon (Méditerranée, France) with a population dynamics model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:1012-1020
- Garet MJ (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments côtiers. Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques bactériennes. Thèse pour le diplôme d'études et de recherches, Université de Bordeaux II
- Garstecki T, Wickham SA (2001) Effects of resuspension and mixing on population dynamics in a model benthic microbial food web. *Aquatic Microbial Ecology* 25:281-292

- Gaston G (1987) Benthic Polychaeta of the Middle Atlantic Bight: feeding and distribution. *Marine Ecology - Progress Series* 63:251-262
- Gee JM (1989) An ecological and economic review of meiofauna as food for fish. *Zoological Journal of the Linnean Society* 96:243-261
- Gerdol V, Hughes RG (1994) Feeding behaviour and diet of *Corophium volutator* in an estuary in Southeastern England. *Marine Ecology - Progress Series* 114:103-108
- Germaneau J, Robert S (1995) Etude morpho-sédimentaire de la vasière intertidale de Montportail-Brouage (bassin de Marennes-Oléron). Atlas des faciès. Report No. DRV/95.25 RA - DEL/95.14, CREMA, l' Houmeau
- Gertsev VI, Gertseva VV (2004) Classification of mathematical models on ecology. *Ecological Modelling* 178:329-334
- Getz WM, Westerhoff HV, Hofmeyr J-HS, Snoep JL (2003) Control analysis of trophic chains. *Ecological Modelling* 168:153-171
- Gibson RN, Yin MC, Robb L (1995) The behavioural basis of predator-prey size relationships between shrimp (*Crangon crangon*) and juvenile plaice (*Pleuronectes Platessa*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75:337-349
- Giere O (1993) Meiobenthology, the microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin, Berlin
- Gifford DJ (1991) The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *Journal of Protozoology* 38:81-86
- Gilbert MA (1977) The behaviour and functional morphology of deposit-feeding in *Macoma balthica* (Linné, 1758) in New England. *Journal of Molluscan Studies* 43:18-27
- Gillespie DT (1992) Markov processes: an introduction for physical scientists. Academic Press Inc., San Diego
- Glansdorff P, Prigogine I (1971 - citée par Bendorrichio & Jørgensen 1999) Thermodynamic theory of structure, stability and fluctuations. Wiley, New York
- Goedkoop W, Gullberg KR, Johnson RK, Ahlgren I (1996) Microbial response of a freshwater benthic community to a simulated sedimentation event: interactive effects of benthic fauna. *Microbial Ecology* 34:131-143
- Gomez S (2002) Dynamique de population de la crépidule *Crepidula fornicata* (Linné 1758) sur la presqu'île de Fouras et évaluation de la compétition trophique avec les mollusques cultivés. rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Gonzalez JM, Suttle CA (1993) Grazing by marine nanoflagellated on viruses and virus-sized particles: ingestion and digestion. *Marine Ecology - Progress Series* 94:1-10
- Gonzalez-Andujar JL (1997) A matrix model for the population dynamics and vertical distribution of weed seedbanks. *Ecological Modelling* 97:117-120
- Gooday AJ, Pfannkuche O, Lamshead PJD (1996) An apparent lack of response by metazoan meiofauna to phytodetritus deposition in the Bathyal North-Eastern Atlantic. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76:297-310
- Goss-Custard JD (1969) The winter feeding ecology of the redshank *Tringa totanus*. *Ibis* 111:338-356
- Gouleau D, Jouanneau JM, Weber O, Sauriau P-G (2000) Short- and long-term sedimentation on Montportail-Brouage intertidal mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. *Continental Shelf Research* 20:1513-1530
- Gouletquer P, Héral M, Deslous-Paoli JM, Prou J, Garnier J, Razet D, Boromthanasarat W (1989) Ecophysiology and energy budget of the Japanese mussel *Ruditapes philippinarum*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 132:85-108
- Gouletquer P, Héral M (1997) Marine Molluscan Production Trends in France: From Fisheries To

- Aquaculture. Report No. NMFS 129, U.S. Dep. Commer., NOAA
- Gouletquer P, Wolowicz M, Latala A, Geairon P, Huvet A, Boudry P (1999) Comparative analysis of oxygen consumption rates between cupped oyster spat of *Crassostrea gigas* of French, Japanese, Spanish and Taiwanese origins. *Aquatic Living Resources* 12:271-277
- Granadeiro JP, Andrade J, Palmeirim JM (2004) Modelling the distribution of shorebirds in estuarine areas using generalised additive models. *Journal of Sea Research* 52:227-240
- Granéli E, Turner JT (2002) Top-down regulation in ctenophore-copepod-ciliate-diatom-phytoflagellate communities in coastal waters: a mesocosm study. *Marine Ecology - Progress Series* 239:57-68
- Grangeré K (2003) Mise en évidence de la remise en suspension du microphytobenthos à partir de la structuration spatiale de la biomasse microalgale du bassin de Marennes-Oléron. rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Grant J, Hatcher A, Scott DB, Pocklington P, Schafer CT, Winters GV (1995) A multidisciplinary approach to evaluating impacts of shellfish aquaculture on benthic communities. *Estuaries* 18:124-144
- Grant J, Bacher C (1998) Comparative model of mussel bioenergetics and their validation at field culture sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 219:21-44
- Grassl H (1981) The climate at maximum entropy production by meridional atmospheric and oceanic heat fluxes. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 107:153-166
- Gray JS (1981) *The Ecology of Marine Sediments. An introduction to the structure and function of benthic communities.* Cambridge University Press
- Gregg JC, Fleeger JW (1997) Importance of emerged and suspended meiofauna to the diet of the darter goby (*Gobionellus oleosoma* Jordan & Gilbert). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 209:123-142
- Gros P, Hamon D (1989) Estimation de la biomasse des bivalves intertidaux (moule, coque) exploités en baie de Saint Brieu, IFREMER DERO EL/89-25
- Gruet Y, Héral M, Robert J-M (1976) Premières observations sur l'introduction de la faune associée à un naissain d'huîtres japonaises *Crassostrea gigas* (Thunberg) importé sur la côte atlantique française. *Cahiers de Biologie Marine* XVII:173-184
- Guangsuo Y, Zhijie Z, Qiang Q, Zuhong Y (2002) Experimental studying and stochastic modeling of residence time distribution in jet-entrained gasifier. *Chemical Engineering and Processing* 41:595-600
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros P, Harrison SJ (1997) Modelling the mud surface temperature on intertidal flats to investigate the spatio-temporal dynamics of the benthic microalgal photosynthetic capacity. *Marine Ecology - Progress Series* 153:25-36
- Guarini J-M, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Gouleau D, Galois R, Prou J, Sauriau P-G (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology - Progress Series* 166:131-141
- Guarini J-M, Gros P, Blanchard GF, Bacher C (1999) La dynamique à court terme de la biomasse du microphytobenthos intertidal. Formalisation mathématique. *Académie des Sciences de Paris - Comptes Rendus* 322:363-373
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros P (2000a) Quantification of the microphytobenthic primary production in European intertidal mudflats - a modelling approach. *Continental Shelf Research* 20:1771-1788
- Guarini J-M, Blanchard GF, Gros P, Gouleau D, Bacher C (2000b) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Marine Ecology - Progress Series* 195:291-303
- Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF (2004) Quantification of the dynamics of the intertidal

- microphytobenthos in semi-enclosed littoral ecosystems. Regulation of the resuspension by the biomass The changing landscapes of oceans and freshwater - Aslo Summer meeting - 13-18 juin 2004, Savannah, Georgia, USA
- Guarini JM, Gros P, Blanchard GF, Richard P, Fillon A (sous presse) Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *Journal of Sea Research*
- Guérault D, Dorel D, Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons du Golfe de Gascogne. Report No. rapport de l'étude 95-I1-01-02, MAPA, IFREMER/MAPA/DPMCM, Nantes
- Guérault D, Dorel D, Désaunay Y (1997) Cartographie des nourriceries littorales des espèces d'intérêt halieutique de l'estuaire de la Gironde.
- Guérault D, Désaunay Y (2001) Peuplement halieutique et nourricerie dans les secteurs d'expérimentation de l'ostréiculture en eau profonde dans le Pertuis d'Antioche. Report No. rapport des campagne NURSE 1996 et 2000 du laboratoire d'écologie halieutique, IFREMER, DRV/RH ECOHAL

H

- Hamels I, Muylaert K, Casteleyn G, Vyverman w (2001a) Uncoupling of bacterial production and flagellate grazing in aquatic sediments: a case study from an intertidal flat. *Aquatic Microbial Ecology* 25:31-42
- Hamels I, Moens T, Muylaert K, Vyverman w (2001b) Trophic interactions between ciliates and nematodes from an intertidal flat. *Aquatic Microbial Ecology* 26:61-72
- Han BP (1997) Residence time of matter and energy in econetworks at steady state. *Ecological Modelling* 95:301-310
- Hannah F, Rogerson A, Laybourn-Parry (1994) Respiration rates and biovolumes of common benthic foraminifera (protozoa). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 74:301-312
- Hannon B (1973) The structure of ecosystems. *Journal of Theoretical Biology* 41:535-546
- Hargrave BT (1970) The utilization of benthic microflora by *Hyatella azteca* (Amphipoda). *Journal of Animal Ecology* 39:427-437
- Hartmann HJ, Taleb H, Aleya L, Lair N (1993) Predation on ciliates by the suspension-feeding calanoid copepod *Acanthodiptomus denticornis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 50:1382-1393
- Harvey RW, Luoma SN (1984) The role of bacterial exopolymer and suspended bacteria in the nutrition of the deposit-feeding clam *Macoma balthica*. *Journal of Marine Research* 42:957-968
- Harvey CJ, Cox SP, Essington TE, Hansson S, Kitchell JF (2003) An ecosystem model of food web and fisheries interactions in the Baltic Sea. *ICES Journal of Marine Science* 60:939-950
- Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF, Sauriau P-G (2002) Spatio-temporal differentiation of the population structure of *Hydrobia ulvae* in an intertidal mudflat (Marennes-Oléron Bay, France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 82:605-614
- Haubois A-G (2003) Dynamique des transferts trophiques entre le microphytobenthos et le gastropode *Hydrobia ulvae* (Pennant) sur une vasière intertidale de la Baie de Marennes-Oléron. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle
- Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Hamon A, Arotcharen E, Blanchard GF (2004) Differences in spatial structure between juveniles and adults of the gastropod *Hydrobia ulvae* on an intertidal mudflat (Marennes-Oléron Bay, France) potentially affect estimates of local demographic processes. *Journal of Sea Research* 51:63-68

- Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Fichet D, Radenac G, Blanchard GF (sous presse) Laboratory measurements and modelling of *Hydrobia ulvae* ingestion rates on epipellic diatoms: effect on algal biomass and cell size. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*
- Hawkins CM (1985) Population Carbon budgets and the importance of the amphipode *Corophium Volutator* in the carbon transfert on a Cumberland basin mudflat, upper Bay of Fundy, Canada. *Netherland Journal of Sea Research* 19
- Hayakawa Y, Kobayashi M, Izawa M (2001) Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. *ICES Journal of Marine Science* 58:435-444
- Heinz P, Hemleben C, Kitazato H (2002) Time-response of cultured deep-sea benthic foraminifera to different algal diets. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 49:517-537
- Heip CHR, Vincx M, Vranken G (1985) The ecology of marine nematodes. *Oceanography and Marine Biology: an Annual Review* 23:399-489
- Hemleben C, Bijma J (1994) Foraminiferal population dynamics, stable isotopes and paleo-environment in the Red Sea and the North Atlantic, Carbon cycling in the glacial ocean Constraints on the ocean's role in global change
- Henry BA, Jenkins GP (1995) The impact of predation by the girdled goby, *Nesogobius* sp. , on abundances of meiofauna and small macrofauna. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 191:223-238
- Herlory O, Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF (2004) Microstructure of microphytobenthos biofilm and its spatio-temporal dynamics in an intertidal mudflat (Aiguillon Bay, France). *Marine Ecology - Progress Series* 282:33-44
- Herman PMJ, Vranken G (1988) Studies of the life-history and energetics of marine and brackish-water nematodes. 2. Production, respiration and food uptake by *Monhystera disjuncta*. *Oecologia* 77:457-463
- Herman PMJ, Middleburg JJ, Van de Koppel J, Heip CHR (1999) Ecology of estuarine macrobenthos. *Advances in Ecological Research* 29
- Herman PMJ, Middleburg JJ, Widdows J, Lucas CH, Heip CHR (2000) Stable isotopes as trophic tracers: combining field sampling and manipulative labelling of food resources for macrobenthos. *Marine Ecology - Progress Series* 204:79-92
- Hewson I, On JM, Heil CA, Bratbak G, Dennison WC (2001) Effects of concentrated viral communities on photosynthesis and community composition of co-occurring benthic microalgae and phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecology* 25:1-10
- Heymans JJ, Ulanowicz RE, Bondavalli C (2002) Network analysis of the South Florida Everglades graminoid marshes and comparison with nearby cypress ecosystems. *Ecological Modelling* 149:5-23
- Heymans JJ, Shannon LJ, Jarre A (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s and 1990s. *Ecological Modelling* 172:175-195
- Héral M, Razet D (1977) Premières approches de la composition de la nourriture organique particulière de *Crassostrea gigas* dans les eaux du bassin de Marennes-Oléron. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer C.M.* 1977/ K:21
- Héral M, Prou J (1980) Etude de la biomasse bactérienne dans le bassin de Marnnes-Oléron. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer C.M.* 1980/L:46
- Héral M, Alzieu C (1984) Influence des variations naturelles du milieu et des facteurs anthropiques sur la productivité conchylicole. *Conseil de l'Europe. Colloque sur l'océanographie*, 19-23 juin 1983.
- Héral M, Razet D, Deslous-Paoli JM, Manaud F, Truquet I, Garnier J (1984) Hydrobiologie du bassin de Marennes-Oléron. Résultats du Réseau National d'Observation: 1977 à 1981. *Annales de la Société de Sciences Naturelles de Charente-Maritime* 7:259-277

- Héral M, Deslous-Paoli J-M (1985) Analyse historique de la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron et essai d'estimation empirique du potentiel conchylicole Colloque franco-japonais d'Océanographie, Marseille 16-21 sept 85, p 55-65
- Héral M, Prou J, Deslous-Paoli J-M (1986) Influence des facteurs climatiques sur la production conchylicole du bassin de Marennes-Oléron. *Haliotis* 15:193-207
- Héral M, Deslous-Paoli J-M, Prou J (1988) Approche de la Capacité trophique d'un écosystème conchylicole. Conseil International pour l'Exploration de la Mer K:22 shellfish committee, ref F mariculture committee
- Héral M, Bacher C, Deslous-Paoli JM (1989) La Capacité Trophique des bassins ostréicoles. In: Troadec JP (ed) L'homme et les ressources halieutiques. Ifremer Brest
- Héral M (1991) Approche de la Capacité Trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique. ICES Mar. Sci. Symp. 192:48-62
- Hickman CS, Lipps JH (1983) Foraminiferivory - selective ingestion of foraminifera and test alterations produced by the neogasteropod *Olivella*. *Journal of Foraminifer Research* 13:108-114
- Higashi M, Burns TP, Patten BC (1993a) Network trophic dynamics: the modes of energy utilization in ecosystems. *Ecological Modelling* 66:43-64
- Higashi M, Burns TP, Patten BC (1993b) Network trophic dynamics: the tempo of energy movement and availability in ecosystems. *Ecological Modelling* 66:43-64
- Hilgerloh G, O'Halloran J, Kelly TC, Burnell GM (2001) A preliminary study on the effects of oyster culturing structures on birds in a sheltered Irish estuary. *Hydrobiologia* 465:175-180
- Hill A (1990) Entropy production as the selection rule between different growth morphologies. *Nature* 348:426-428
- Hill MF, Witman JD, Caswell H (2002) Spatio-temporal variariion in Markov chain models of subtidal community succession. *Ecology Letters* 5:665-675
- Hughes RN (1970) An energy budget for a tidal-flat population of the bivalve *Scrobicularia plana* (Da Costa). *Journal of Animal Ecology*
- Hui CA, Beyer WN (1998) Sediment ingestion of two sympatric shorebird species. *The Science of Total Environment* 224:227-233
- Hummel (1985) An energy budget for a *Macoma balthica* (Mollusca) population living on a tidal flat in the Dutch Wadden Sea. *Netherland Journal of Sea Research* 19:84-92

I

- Irvin DN (1973) The growth and survival of Dover sole, *Solea solea* (L) (syn: *Solea vulgaris* Quensel 1906), and some observation on the growth and survival of juvenile plaice, *Pleuronectes platessa* L., considered at various temperatures. PhD Thesis, University of Liverpool

J

- Jackson GA (1988) Implications of high dissolved organic matter concentrations for oceanic properties and processes. *Oceanography* 1:28-33
- Jackson GA, Eldridge PM (1992) Food web analysis of a planktonic system off southern California. *Progress in Oceanography* 30:223-251

- Jackson GA (1993) The importance of the DOC pool for primary production estimates. ICES Mar. Sci. Symp. 197:141-148
- Jackson DB, Fuller RJ, Campbell S (2004) Long-term population changes among breeding shorebirds in the Outer Hebrides, Scotland, in relation to introduced hedgehogs (*Erinaceus europaeus*). Biological Conservation 117:151-166
- Jean F (1994) Modélisation à l'état stable de transferts de Carbone dans le réseau trophique benthique de la rade de Brest (France). Thèse de Doctorat
- Jean F, Thouzeau G (1995) Estimation des variables d'état d'un modèle de réseau trophique benthique en rade de Brest. Académie des Sciences de Paris - Comptes Rendus 318:145-154
- Jonsson PR, Tiselius P (1990) Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Acartia tonsa* feeding on planktonic ciliates. Marine Ecology - Progress Series 60:35-44
- Joyeux E (2001) Les prés salés de la baie de l'Aiguillon. Intérêt et enjeux. In: Drévès L, Chaussepied M (eds) Restauration des écosystèmes côtiers. Ifremer, Brest, p 143-152
- Jørgensen SE, Mejer H (1979 - citée par Fath et al. 2001) A holistic approach to ecological modelling. Ecological Modelling 7:169-189
- Jørgensen SE, Mejer HF (1981) Application of exergy in ecological models. In: Dubois D (ed) Progress in Ecological Modelling. Editions CEBEDOC, Liege, p 311-347
- Jørgensen SE, Nielsen SN, Mejer H (1995) Emergy, environ, exergy and ecological modelling. Ecological Modelling 77:99-109
- Jørgensen SE (1999) State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development of structural dynamic model. Ecological Modelling 120:75-96
- Jørgensen SE, Müller F (2000a) Ecosystems as complex systems. In: Jørgensen SE, Müller F (eds) Handbook of ecosystem theories and management. CRC Press LLC, p 5-20
- Jørgensen SE, Müller F (2000b) Towards a unifying theory. In: Jørgensen SE, Müller F (eds) Handbook of ecosystem theories and management. Lewis Publisher, CRC Press LLC, p 465-472
- Jørgensen SE, Bendricchio G (2001) Fundamentals of ecological modelling. Elsevier
- Jørgensen SE, Marques JC (2001) Thermodynamics and ecosystem theory, case study from hydrobiology. Hydrobiologia 445:1-10

K

- Kang CK (1999) Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron: utilisation du traçage isotopique naturel. Thèse de doctorat, Université de Nantes, Faculté des sciences et des techniques
- Karakassis I, Hatziyanni E, Tsapakis M, Plaiti W (1999) Benthic recovery following cessation of fish farming: a series of successes and catastrophes. Marine Ecology - Progress Series 184:205-218.
- Kavanagh P, Newlands N, Christensen V, Pauly D (2004) Automated parameter optimization for Ecopath ecosystem models. Ecological Modelling 172:141-149
- Kay J, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology. Methods and applications. Springer-Verlag, Berlin, p 15-61
- Kennedy M, Fitzmaurice P (1972) The biology of the bass, *Dicentrarchus labrax*, in Irish waters. J Mar Biol Ass UK 52:557-597
- Kennedy AD (1993) Minimal predation upon meiofauna by endobenthic macrofauna in the Exe Estuary,

- south west England. *Marine Biology* 117:311-319
- Kerleguer G (2004) Structure hivernale des populations macrobenthiques dominantes des vasières du bassin de Marennes-Oléron, France. Relations trophiques avec le Bécasseau maubèche, *Calidris canutus islandica*. rapport de stage de Maîtrise, Université de la Rochelle
- Kersten M, Piersma T (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic adaptations to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75:175-187
- Kleidon A (2002) Testing the effect of life on Earth's functioning: How Gaian is the Earth system? *Climate Change* 52:383-389
- Kleppel GS (1993) On the diet of calanoid copepods. *Marine Ecology - Progress Series* 99:183-195
- Klepper O (1995) Modelling the oceanic food web using a quasi steady-state approach. *Ecological Modelling* 77:33-41
- Kofoed LH (1975a) The feeding biology of *Hydrobia ventrosa* (Montagu) I. The assimilation of different components of the food. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 19:233-241
- Kofoed LH (1975b) The feeding biology of *Hydrobia ventrosa* (Montagu) II. Allocation of the components to the carbon-budget and the significance of the secretion of dissolved organic material. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 19:243-256
- Kooi BW, Poggiale JC, Auger P, Kooijman SALM (2002) Aggregating methods in food chains with nutrient recycling. *Ecological Modelling* 157:69-86
- Kuijper LDJ, Kooi BW, Zonneveld C, Kooijman ALM (2003) Omnivory and food web dynamics. *Ecological Modelling* 163:19-32
- Kuipers BR, de Wilde PAWJ, Creuzberg F (1981) Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Marine Ecology - Progress Series* 5:215-221
- Kumblad L, Gilek M, Naeslund B, Kautsky U (2003) An ecosystem model of the environmental transport and fate of carbon-14 in a bay of the Baltic Sea, Sweden. *Ecological Modelling* 166:193-210

L

- Laffaille P, Brosse S, Feunteun E, Baisez A, Lefeuvre JC (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Hydrobiologia* 373/374:121-133
- Laffaille P, Feunteun E, Lefeuvre J-C (2000a) Composition of Fish Communities in a European Macrotidal Salt Marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 51:429-438
- Laffaille P, Lefeuvre J-C, Feunteun E (2000b) Impact of sheep grazing on juvenile sea bass, *Dicentrarchus labrax* L., in tidal salt marshes. *Biological Conservation* 96:271-277
- Laffaille P, Lefeuvre J-C, Schricke M-T, Feunteun E (2001) Feeding ecology of 0-group Sea bass, *Dicentrarchus labrax*, in salt marshes of Mont Saint Michel Bay (France). *Estuaries* 24:116-125
- Laffaille P, Feunteun E, Lefeuvre C, Radureau A, Sagan G, Lefeuvre J-C (2002) Can thin-lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of European macrotidal salt marshes? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54:729-736
- Laffargue P (2004) Interactions entre comportement et variations de la croissance des juvéniles de la sole (*Solea solea*) dans les nurseries des Pertuis Charentais. Thèse de Doctorat, Université de la Rochelle
- Laffargue P, Lagardère F, Joassard L (en préparation) Feeding behaviour of juvenile sole in nursery embayments under macrotidal regime and *in situ* estimates of Carbon consumption.

- Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris*, Quensel, juveniles on the French Atlantic Coast. *Journal of Fish Biology* 30:91-104
- Lagardère F, Amara R, Joassard L (1999) Vertical distribution and feeding activity of metamorphosing sole *Solea solea*, before immigration to the Bay of Vilaine nursery (northern Bay of Biscay, France). *Environmental Biology of Fishes* 56:213-228
- Lagardère F, Laffargue P, Bégout Anras ML, Bodoy A, Lacroix A, de Pontual H, Sasal P (2005) Les nurseries de poissons de la 'Mer des Pertuis' : des particularités de fonctionnement déduites des performances biologiques de la sole *Solea solea* (L) Défi Golfe de Gascogne. poster, 22-24 mars 2005
- Lam-Hoai T (1969) Contribution à l'étude de la biologie de mugilidés (poissons téléostéens) des côtes du massif Armoricaïn. *Travaux de la Faculté des Sciences de Rennes, Série Océanographie Biologique* 2:55-182
- Langdon CJ, Newell RIE (1990) Utilization of detritus and bacteria by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Marine Ecology - Progress Series* 58:299-310
- Langenheder S, Jürgens K (2001) Regulation of bacterial biomass and community structure by metazoan and protozoan predation. *Limnology & Oceanography* 46:121-134
- Langer MR, Lipps JH, Moreno G (1995) Predation on foraminifera by the dentaliid deep-sea scaphopod *Fissidentalium megathyris*. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 42:849-857
- Lapouyade A, Durrieu de Madron X (2001) Seasonal variability of the advective transport of particulate matter and organic carbon in the Gulf of Lion. *Oceanologica Acta* 24:295-312
- Lawson CL, Hanson RJ (1974) *Solving Least Squares Problems*. Prentice Hall, inc. Englewood Cliffs, New Jersey
- Le Dréan-Quénech'hdu S, Mahéo R (1997) Les limicoles séjournant dans les traicts du Croisic (presqu'île guérandaise, Loire-Atlantique): régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda* 65:131-149
- Le Gall S, Bel Hassen M, Le Gall P (1997) Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension feeders. *Marine Ecology - Progress Series* 152:301-306
- Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoulet P, Bacher C (2000) Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Cont. Shelf Res.* 20:1433-1459
- Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure P, Guérault D, Désaunay Y (2003a) Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea* L.) in the Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult population. *Journal of Sea Research* 50:139-149
- Le Pape O, Holley J, Guérault D, Désaunay Y (2003b) Quality of coastal and estuarine essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea solea* L.). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:793-803
- Le V. dit Durell SEA, Kelly CP (1990) Diets of Dunlin *Calidris alpina* and Grey plover *Pluvialis squatarola* on the Wash as determined by dropping analysis. *Bird Study* 37:44-47
- Le V. dit Durell SEA, McGrorty S, West AD, Clarke RT, Goss-Custard JD, Stillman RA (2005) A strategy for baseline monitoring of estuary Special Protection Area. *Biological Conservation* 121:289-301
- Lee JJ (1966- citée par Suhr et al. 2003) Tracer experiments in feeding littoral foraminifera. *Journal of Protozoology* 13:659-670
- Lee JJ (1974) Towards understanding the niche of foraminifera. In: Headly RH, Adams CG (eds) *Foraminifera*. Academic Press, London, p 207-260
- Lee JJ (1979) Nutrition and physiology of the foraminifera. In: Levandowski M, Hutner S (eds) *Biochemistry and physiology of protozoa*. Academic Press, Inc., London, p 43-66

- Lee JJ, Erez J, Terkuile B, Lagziel A, Burgos S (1988) Feeding rates of 2 species of larger foraminifera: *Amphisteniga lobifera* and *Amphisorus hemprichii* from the Gulf of Eilat (Red Sea). *Symbiosis* 5:61-101
- Lefeuvre JC, Lafaille P, Feunteun E (1999) Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? *Aquatic Ecology* 33:293-299
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical Ecology*, 2nd edition. Elsevier, Amsterdam
- Legrand H (2003) Etude de la structure de la macrofaune et de la nématofaune de la vasière de Brouage (Baie de Marennes-Oléron). rapport de stage de Maîtrise, Université de la Rochelle
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003) Food web numerical analysis of an intertidal mudflat ecosystem: Brouage, Marennes-Oléron Bay, France. *Marine Ecology - Progress Series* 246:17-37
- Leguerrier D, Niquil N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). *Marine Ecology - Progress Series* 273:147-162
- Leguerrier D, Degré D, Chatelet EAd, Rzeznik J, Auguet J-C, Dupuy C, Marquis E, Fichet D, Struski C, Joyeux E, Sauriau P-G, Niquil N, Bacher C (en correction) Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France). *Marine Ecology - Progress Series*
- Leguerrier D, bacher C, Benoît E, Niquil N (soumis) Analysis of pathways in ecological networks: a probabilistic approach based on markov chains. *Ecological Modeling*
- Lelong-Ferrand J, Arnaudès J-M (1978) *Algèbre*. Dunod
- Lenz J (1977 - cité par Sautour & Castel 1993b) On detritus as a food source for pelagic filter feeders. *Marine Biology* 41:39-48
- Leontief WW (1936) Quantitative input and output relations in the economic system of the United States. *Rev. Econ. Stat.* 18:105-125
- Leontief WW (1951) *The structure of American economy, 1919-1939*. Oxford University Press, New York
- Leu M, Thompson CW (2002) The potential importance of migratory stopover sites as flight feather molt staging areas: a review for neotropical migrants. *Biological Conservation* 106:45-56
- Lewis LJ, Davenport J, Kelly TC (2003) A study of the impact of a pipeline construction on estuarine benthic invertebrate communities. Part 2. Recolonization by benthic invertebrates after 1 year and response of estuarine birds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57:201-208
- Léger J (2004) Densité virale et structuration du bactérioplancton marin. DEA Chimie et microbiologie de l'eau, Université de Nancy
- Léger J, Huet V, Auguet J-C, Hartmann HJ, Montanié H (2004 - poster) Mortalité bactérienne par infection virale et prédation des flagellés hétérotrophes dans les eaux côtières de Marennes-Oléron Journées d'écologie Marine de la Société Française d'Ecologie, Nantes, 23-24 juin 2004
- Li J, Vincx M, Herman PMJ (1996) A model of nematode dynamics in the Westerchelde Estuary. *Ecological Modelling* 90:271-284
- Li B-L, Charnov EL (2001) Diversity-stability relationships revisited: scaling rules for biological communities near equilibrium. *Ecological Modelling* 140:247-254
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418
- Linke P, Altenbach AV, Graf G, Heeger T (1995) Response of deep-sea benthic foraminifera to simulated sedimentation event. *Journal of Foraminiferal Research* 25:75-82
- Lipps JH, Valentine JW (1970) The role of foraminifera in the trophic structure of marine communities. *Lethaia* 3:279-286
- Lipps JH, Ronan TEJ (1974) Predation on foraminifera by the polychaete worm, *Diopatra*. *Journal of*

Foraminiferal Research 4:139-143

- Logofet DO, Lesnaya EV (2000) The mathematics of Markov models: what can Markov chains can really predict in forest successions. *Ecological Modelling* 126:285-298
- Loo L-O, Rosenberg R (1983) *Mytilus edulis* culture: growth and production in western Sweden. *Aquaculture* 35:137-150
- Lopez GE, Cheng IJ (1983) Synoptic measurements of ingestion rate, ingestion selectivity, and absorption efficiency of natural foods in the deposit-feeding molluscs *Nucula annulata* (bivalvia) and *Hydrobia totteni* (Gastropoda). *Marine Ecology - Progress Series* 11:55-62
- Loreau M (1994) Material cycling and the stability of ecosystems. *The American Naturalist* 143:509-511
- Lorenz RD (2002) Planets, life and the production of entropy. *International Journal of Astrobiology* 1:3-13
- Loret P, Le Gall S, Dupuy C, Blanchot J, Pastoureaud A, Delesalle B, Caisey X, Jonquières G (2000) Heterotrophic protists as a trophic link between picocyanobacteria and the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Aquatic Microbial Ecology* 22:215-226
- Lotka AJ (1922 - cité par Fath et al. 2001) Contribution to the energetics of evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 8:147-151
- Lotka AJ (1924 - cité par Bendoricchio & Jørgensen 1999) *Contribution to the energetics of evolution*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 82:147-150
- Lucas A (1982) Remarques sur les rendements de production chez les bivalves marins. *Haliotis* 12:47-60
- Lucas A (1983) Evaluation des rations alimentaires chez les microphages marins: l'exemple de larves de bivalves. *Océanis* 8:363-388
- Ludovisi A, Poletti A (2003a) Use of thermodynamic indices as ecological indicators of the development state of lake ecosystems. 1. Entropy production indices. *Ecological Modelling* 159:203-222
- Ludovisi A, Poletti A (2003b) Use of thermodynamic indices as ecological indicators of the development state of lake ecosystems. 2. Exergy and specific exergy indices. *Ecological Modelling* 159:223-238

M

- Mac Lusk DS (1989) *The estuarine ecosystem*. Blackie and son Ltd, Glasgow
- MacIntyre HL, Geider RJ, Miller DC (1996) Microphytobenthos: the ecological role of the "secret garden" of unvegetated, shallow-water marine habitats. 1. Distribution, abundance and primary production. *Estuaries* 19:186-201
- Madsen J, Fox AD (1995) Impacts of hunting disturbance on waterbirds - a review. *Wildlife Biology* 1:193-207
- Mageau MT, Costanza R, Ulanowicz RE (1998) Quantifying the trends expected in developing systems. *Ecological Modelling* 112:1-22
- Malet N (2001) Ressources trophiques de *Mytilus edulis* dans le Pertuis Breton pour trois conditions de culture (filiales, têtes et pieds de bouchot): apport du traçage isotopique naturel. rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Malinsky-Rushansky NZ, Legrand C (1996) Excretion of dissolved organic carbon by phytoplankton of different sizes and subsequent bacterial uptake. *Marine Ecology - Progress Series* 132:249-255
- Mann KH, Field JG, Wulff F (1989) Network analysis in marine ecology: an assessment. In: F. W, J.G. F, K.H. M (eds) *Network analysis in marine ecology. Methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin

- Marchand J (1992) Métamorphose et passage pélagos/benthos chez la sole (*Solea solea*): synthèse des données acquises dans le site de la Vilaine (1986-1990). *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris 68:141-150
- Marchant R, Nicholas WL (1974) An energy budget for the free-living nematode *Pelodera* (Rhabditidae). *Oecologia* 16:237-252
- Margalef R (1968) *Perspectives in Ecological Theory*. Chicago University Press
- Marinelli RL, Coull BC (1987) Structural complexity and juvenile fish predation on meiobenthos: an experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 108:67-81
- Marques JC, Pardal MA, Nielsen SN, Jørgensen SE (1997) Analysis of the properties of exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. *Ecological Modelling* 102:155-167
- Marques JC, Jørgensen SE (2002) Three selected ecological observations interpreted in terms of a thermodynamic hypothesis. Contribution to a general theoretical framework. *Ecological Modelling* 158:213-221
- Marquis E (2003) Les nanoflagellés et les ciliés dans le Golfe de Gascogne: Importance et rôle dans la nutrition du mésozooplancton. rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Martyushev LM, Seleznev VD, Kuznetsov IE (2000) Application of the principle of maximum entropy production to the analysis of the morphological stability of a growing crystal. *Journal of Experimental and Theoretical Physics* 91:132-143
- Masero JA, Pérez-Gonzalez M, Basadre M, Otero-Saavedra M (1999) Food supply for waders (Aves: *Charadrii*) in an estuarine area in the Bay of Cadiz (SW Iberian Peninsula). *Acta Oecologica* 20:429-434
- Masero JA, Perez-Hutardo A, Castro M, Arroyo GM (2000) Complementary use of intertidal mudflats and adjacent salinas by foraging waders. *Ardea* 88:177-191
- Mattis JH, Patten BC (1981) Environ analysis of linear compartmental systems: the static, time invariant case. *Bull. Inst. stat. Inst.* 48:527-565
- May RM (2001) *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- McArthur RH (1955 - cité par Ulanowicz & Norden 1990) Fluctuation of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:533
- McCann KS, Hastings A, Strong DR (1998) Trophic cascades and trophic trickles in pelagic food webs. *Proceedings of the Royal Society, London, part B* 265:205-209
- McIntyre AD (1969 - cité par Buzas & Carle 1974) Ecology of marine meiobenthos. In: *Biological Reviews*, p 245-290
- Meire P, Kuyen E (1984) Relations between the distribution of waders and the intertidal benthic fauna of the Oosterschelde, Netherlands. In: Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG (eds) *Coastal waders and wildfowls in winter*. Cambridge University Press, Cambridge
- Meire PM (1993) The impact of bird predation on marine and estuarine bivalve populations: a selective review of patterns and underlying causes. In: Dame RF (ed) *Bivalve Filter Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*. Springer-Verlag, Berlin
- Meire PM, Schekkerman H, Meininger PL (1994) Consumption of benthic invertebrates by waterbirds in the Oosterschelde estuary, SW Netherlands. *Hydrobiologia* 282/283:525-546
- Mejer HF, Jørgensen SE (1979 - cité par Jørgensen 1999) Energy and ecological buffer capacity. In: *State-of-the-art of ecological modelling*. ISEM, Copenhagen, p 829-846
- Meyer-Reil LA, Faubel A (1980) Uptake of organic matter by meiofauna organisms and interrelationships with bacteria. *Marine Ecology - Progress Series* 3:251-256
- Mélédér V, Barillé-Boyer AL, Baud JP, Barillé L, Cognie B, Rosa P (2001) Modélisation de l'affinage de l'huître *Crassostrea gigas* alimentée avec la diatomée *Skeletonema costatum*. *Aquatic Living*

Resources 14:49-64

- Ménesguen A, Hoch T (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. role of thermohaline stratification. *Marine Ecology - Progress Series* 146:173-188
- Michalski J, Arditi R (1995) Food web structure at equilibrium and far from it: is it the same? *Proceedings of the Royal Society, London, part B* 259:217-222
- Middleburg JJ, Barranguet C, Boscher HTS, Herman PMJ, Moens T, Heip CHR (2000) The fate of intertidal microphytobenthos carbon: an in situ ¹³C-labelling study. *Limnology and Oceanography* 45:1224-1234
- Mitra A, Davidson K, Flynn KJ (2003) The influence of changes in predation rates on marine microbial predator/prey interactions: a modelling study. *Acta Oecologica* 24:S359-S367
- Moens T, Vincx M (1997) Observations on the feeding Ecology of estuarine nematodes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 77:211-227
- Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US mid-Atlantic estuaries. *Marine Ecology - Progress Series* 161:239-254
- Monaghan MT, Thomas SA, Wayne M, G., Newbold D, Cushing CE (2001) The influence of filter-feeding benthic macro-invertebrates on the transport and deposition of particulate organic matter and diatoms in two streams. *Limnology & Oceanography* 46:1091-1099
- Montagna PA (1984) *In situ* measurements of meiobenthic grazing rates on sediment bacteria and edaphic diatoms. *Marine Ecology - Progress Series* 18:119-131
- Montagna PA, Blanchard GF, Dinét A (1995) Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 185:149-165
- Moodley L, Boschker HTS, Middleburg JJ, Pel R, Herman PMJ, de Deckere E, Heip CHR (2000) Ecological significance of benthic foraminifera: C-13 labelling experiments. *Marine Ecology - Progress Series*
- Moreira F (1994) Diet, prey-size selection and intake rates of Black-tailed Godwits *Limosa limosa* feeding on mudflats. *Ibis* 136:349-355
- Moreira F (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south European estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.* 44:67-78
- Morowitz HJ (1968 - citée par Fath et al. 2001) *Energy Flow in Biology; Biological organization as a problem in thermal physics.* New York Academic Press
- Morrison MA, Francis MP, Hartill BW, Parkinson DM (2002) Diurnal and Tidal Variation in the Abundance of the Fish Fauna of a Temperate Tidal Mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 54:793-807
- Mouritsen KN (1994) Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat, foraging technique and prey. *Journal of Avian Biology* 25:55-61
- Muller WA (1975) Competition for food and other niche-related studies of three species of salt-marsh foraminifera. *Marine Biology* 31:339-351
- Murray JW (1963 - citée par Suhr et al. 2003) Ecological experiments on foraminiferida. *J Mar Biol Ass UK* 43:621-642
- Murray JW (1991 - citée par Murray & Alve 2000) *Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera.* Longman, Harlow, UK
- Murray JW, Alve E (2000) Major aspects of foraminiferal variability (standing crop and biomass) on a monthly scale in an intertidal zone. *Journal of Foraminiferal Research* 30:177-191
- Müller F, Jørgensen SE (2000) Ecological orientors: a path to environmental application of ecosystem theories. In: Jørgensen SE, Müller F (eds) *Handbook of ecosystem theories and managements.*

Lewis Publishers, CRC Press LLC

N

- Naaim Bouvet F, Brugnot G (1996) Protection d'un canal contre l'ensablement d'origine éolienne: l'exemple de Daouanas (Mali). *Sécheresse* 7:55-64
- Naaim Bouvet F, Naaim M (1998) Snowdrift modeling in a wind-tunnel: vertical and horizontal variation of snow flux. *Annals of glaciology* 26:212-216
- Nehls G, Tiedemann R (1993) What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A case study on dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. *Netherland Journal of Sea Research* 31:375-384
- Neira S, Arancibia H (2004) Trophic interaction and community structure in the upwelling system off Central Chile (33-39°S). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 312:349-366
- Nejstgaard JC, Hygum BH, Naustvoll L-J, Bamstedt U (2001) Zooplankton growth, diet and reproductive success compared in simultaneous diatom- and flagellate-microzooplankton-dominated plankton blooms. *Marine Ecology - Progress Series* 221:77-91
- Newell RC, Lucas MI, Linley EAS (1981) Rate of degradation and Efficiency of conversion of phytoplankton debris by marine micro-organisms. *Marine Ecology - Progress Series* 6:123-136
- Newell RC, Field JG (1983) The contribution of bacteria and detritus to carbon and nitrogen flow in a benthic community. *Marine Biology Letters* 4:23-36
- Newell RC, Linley EAS (1984) Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton: estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plancton communities. *Marine Ecology - Progress Series* 16:105-119
- Nicolis G, Prigogine I (1977 - *cité par Fath et al. 2001*) Self-organization in non-equilibrium systems. Academic Press - New York
- Niquil N, Jackson GA, Legendre L, Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Marine Ecology - Progress Series* 165:17-29
- Niquil N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Addessi L, LeBorgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic Web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquatic Living Resources* 14:165-174
- Norkko A, Hewitt JE, Thrush SF, Funnel GA (2001) Benthic-pelagic coupling and suspension-feeding bivalves: linking site-specific sediment flux and biodeposition to benthic community structure. *Limnology & Oceanography* 46:2067-2072
- Nugues MM, Kaiser MJ, Spencer BE, Edwards DB (1996) Benthic community changes associated with intertidal oyster cultivation. *Aquaculture research* 27:913-924

O

- O'Connor RJ (1981) Patterns of shorebird feeding. In: Prater AJ (ed) *Estuary birds of Britain and Ireland*. Poyser Calton, p 34-50
- Odum HT, Pinkerton RC (1955) Time's speed regulator: the optimum efficiency for maximum power output in physical and biological systems. *The American Scientist* 43:331-343
- Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164:262-270

- Odum WZ (1970) Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. In: Steele JH (ed) Marine Food Chains. University of California Press, Berkeley, p 220-240
- Odum EP (1980) The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling, and detritus-based food chains. In: Kennedy VS (ed) Estuarine perspectives. Proceedings of the fifth biennial international estuarine research conference. New York Academic Press, Jekyll Island, Georgia, October 7-12 1979, p 485-507
- Odum HT (1983) System Ecology. Wiley, New York
- Odum HT (1988) Self-organization, transformity and information. *Science* 242:1132-1139
- Ogereau G (2003) Utilisation de la vasière et activité alimentaire des principales espèces de Limicoles et du Tadorne de belon en baie de l'Aiguillon. Rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Oh C-W, Hartnoll RG, Nash RD (2001) Feeding ecology of the common shrimp *Crangon crangon* in Port Erin Bay, Isl of Man, Irish Sea. *Marine Ecology - Progress Series* 214:211-223
- Okey TA, Banks S, Born AF, Bustamante RH, Calvopina M, Edgar GJ, Espinoza E, Farina JM, Garske LE, Reck G, Salazar S, Shepherd S, Toral-Granda V, Wallem P (2004) A trophic model of a Galapagos subtidal rocky reef for evaluating fisheries and conservation strategies. *Ecological Modelling* 172:383-401
- Ortiz M, Wolff M (2002a) Trophic model of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 268:205-235
- Ortiz M, Wolff M (2002b) Dynamical simulation of mass-balance trophic models for benthic communities of North-Central Chile: assessment of resilience time under alternative management scenarios. *Ecological Modelling* 148:277-291
- Orvain F, Sauriau P-G (2002) Environmental and behavioural factors affecting activity in the intertidal gastropod *Hydrobia ulvae*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 272:191-216
- Orvain F (2002) Modélisation de la bioturbation et de ses conséquences sur les flux de remise en suspension des sédiments cohésifs en baie de Marennes-Oléron. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle
- Orvain F, Le Hir P, Sauriau P-G (2003a) A model of fluff layer erosion and subsequent bed erosion in the presence of the bioturbator *Hydrobia ulvae*. *Journal of Marine Research* 61:823-851
- Orvain F, Galois R, Sylvestre A, Blanchard GF, Sauriau P-G (2003b) Carbohydrate production relation to microphytobenthic biofilm development: an integrated approach in tidal mesocosm. *Microbial Ecology* 45:237-251
- Orvain F, Sauriau P-G, Sygut A, Joassard L, Le Hir P (2004) Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediments. *Marine Ecology - Progress Series* 278:205-223
- Osidele OO, Beck MB (2003) Food web modeling for investigating ecosystem behaviour in large reservoir of the South-Eastern United States: lessons from Lake Lanier, Georgia. *Ecological Modelling* 173:129-158
- Ozawa H, Ohmura A (1997) Thermodynamics of a global-mean state of the atmosphere - a state of maximum entropy increase. *Journal of Climate* 10:441-445
- Ozawa H, Shimokawa S, Sakuma H (2001) Thermodynamics of fluid turbulence: a unified approach to the maximum transport properties. *Physical Review E* 64, 026303

- Pace ML, Glasser JE, Pomeroy LR (1984) A simulation analysis of continental shelf food webs. *Marine Biology* 82:47-63
- Pace ML, del Giorgio P, Fischer D, Condon R, Malcom H (2004) Estimates of bacterial production using the leucine incorporation method are influenced by differences in protein retention of microcentrifuge tubes. *Limnology & Oceanography: methods* 2:55-61
- Pahl-Wostl C (1997) Dynamic structure of a food web model: comparison with a food chain model. *Ecological Modelling* 100:103-123
- Pahl-Wostl C (2000) Ecosystems as dynamic networks. In: Jørgensen SE, Müller F (eds) *Handbook of ecosystem theories and management*. CRC Press LLC, p 317-343
- Paine RR (2001) Preface. In: Polis GA, Winemiller KO (eds) *Food Webs: Integration of patterns and dynamics*. Kluwer Academic Press
- Paltridge GW (1981) Thermodynamic dissipation and the global climate system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 107:531-547
- Paltridge GW (2001) A physical basis for a maximum of thermodynamic dissipation of the climate system. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 127:305-313
- Pastoureaud A, Héral M, Prou J, Razet D, Russu P (1995) Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberd) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanol. Acta* 19:79-88
- Patten BC (1976 - cité par Kay et al. 1989) Systems analysis and simulations in Ecology. In: Academic Press, New York
- Patten BC, Mattis JH (1982) The water environs of the Okefenokee Swamp: an application of static linear environ analysis. *Ecological Modelling* 16:1-50
- Patten BC (1985) Energy cycling, length of food chains, and direct versus indirect effects in ecosystems. In: Ulanowicz RE, Platt T (eds). *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquaculture Science*
- Patten BC (1991) Network ecology: indirect determination of the life-environment relationship in ecosystems. In: Higashi M, Burns TP (eds) *Theoretical studies of ecosystems: the network perspective*. Cambridge University Press, p 288-351
- Patten BC (1992) Energy, Emergy and Environs. *Ecological Modelling* 62:29-70
- Patten BC (1995) Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy, and indirect effects. *Ecological Modelling* 79:75-84
- Patten BC, Higashi M (1995) First passage flow in ecological networks: measurement by input-output flow analysis. *Ecological Modelling* 79:67-74
- Patterson DJ, Larsen J, Corliss JO (1989) The ecology of heterotrophic flagellates and ciliates living in marine sediments. *Prog. Protistol.* 2:185-277
- Pauly D, Christensen V, Walters C (2000) Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impact of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57:697-706
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 16:229-311
- Pedros-Alios C (1994) The problem of trophic aggregation in food webs. *Microb. Ecol.* 28:201-203
- Perez-Hutardo A, Goss-Custard JD, Garcia F (1997) The diet of wintering waders in Cadiz bay, southwest Spain. *Bird study* 44:45-52
- Petersen JE (2001) Adding artificial feedback to a simple aquatic ecosystem: the cybernetic nature of ecosystems revisited. *Oikos* 94:533-547
- Peterson B (1999) Stable isotopes as tracers of organic matter input and transfert in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica Int. J. Ecol.* 20:479-487
- Petihakis G, Triantafyllou G, Allen IJ, Hoteit I, Dounas C (2002) Modelling the spatial and temporal

- variability of the Cretan Sea ecosystem. *Journal of Marine Systems* 36:173-196
- Pérez-España H, Arregùn-Sanchez F (1999) A measure of ecosystem maturity. *Ecological Modelling* 119:79-85
- Pérez-España H, Arregùn-Sanchez F (2001) An inverse relationship between stability and maturity in model of aquatic ecosystems. *Ecological Modelling* 145:189-196
- Pérez-Fuentetaja A, McQueen DJ, Ramcharan CW (1996) Predator-induced bottom-up effects in oligotrophic systems. *Hydrobiologia* 317:163-176
- Pfiefer D, Bäumer H-P, Ortleb H, Sach G, Scheleier U (1996) Modeling spatial distributional patterns of benthic meiofauna species by Thomas and related processes. *Ecological Modelling* 87:285-294
- Pienkowski MW (1983) The effects of environmental conditions on feeding rates and prey-selection of shore plovers. *Ornis Scandinavia* 14:227-238
- Pienkowski MW, Ferns PN, Davidson NC, Worrall DH (1984) Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. In: Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG (eds) *Coastal waders and wildfowls in winter*. Cambridge University Press, Cambridge
- Pienkowski MW, Evans PR (1984) Migratory behaviour of shorebirds in the western Palearctic. In: Burger J, Olla B (eds) *Behaviour of marine mammals, shorebirds - migration and foraging behaviour*. Plenum Press, London
- Pimm SL, Lawton JH (1978) On feeding on more than one trophic level. *Nature* 275:542-544
- Pimm SL (1982) *Food Webs*. Chapman & Hall, London Network, London
- Polis GA, Strong DR (1996) Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147:813-845
- Pomeroy LR (1974) The ocean's food web, a changing paradigm. *Bioscience* 24:499-504
- Post DM, Conners ME, Goldberg DS (2000) Prey preference by a top predator and the stability of linked food chains. *Ecology* 81:8-14
- Prieur D, Mével G, Nicolas JL, Plusquellec A, Vigneulle M (1990) Interactions between bivalve molluscs and bacteria in the marine environment. *Oceanogr. Mar. Biol., Annu. Rev.* 28::277-352
- Prins TC, Escaravage V, Smaal AC, Peeters JCH (1995) Functional and structural changes in the pelagic system induced by bivalve grazing in marine mesocosms. *Wat. Sci.Tech.* 32:183-185
- Prins TC, Smaal AC, Pouwer AJ, Dankers N (1996) Filtration and resuspension of particulate matter and phytoplankton on an intertidal mussel bed in the Oosterschelde estuary (SW Netherlands). *Marine Ecology - Progress Series* 142:121-134
- Prins TC, Smaal A, Dame FR (1998) A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquatic Ecology* 31:349-359.
- Prou J, Pouvreau S, Héral M, Renaud V (1994) Estimation de la biomasse d'huîtres non cultivées dans le bassin de Marennes-Oléron. Report No. RIDV - 94-06 RA / La Tremblade, IFREMER, Laboratoire de Biologie et d'Ecologie des Invertébrés marins, La Tremblade
- Pujol T, Fort J (2002) States of maximum entropy production in a one-dimensional vertical model with convective adjustment. *Tellus* 54:363-369
- Pujol T (2002) The consequence of maximum thermodynamics efficiency in Daisyworld. *Journal of Theoretical Biology* 217:53-60
- Purdue (1979) Stochastic compartmental models: a review of the mathematical theory with ecological applications. In: Mattis JH, Patten BC, White GC (eds) *Compartmental analysis of ecosystem models*. International Co-operative Publishing House, Fairland, Maryland, p 223-260

Q

Quéro JC, Vayne JJ (1997) Les poissons de mer des pêches françaises. Les guides du naturaliste, Delachaux et Niestlé

R

- Radford PJ, Blackford JC (1996) Interdisciplinary methods for successful ecological simulation. *Ecological Modelling* 86:265-270
- Raffaelli D, Conacher A, McLahan H, Emes C (1989) The role of epibenthic crustacean predators in an estuarine food web. *Est. Coast. Shelf Sci.* 28:149-160
- Raillard O, Deslous-Paoli JM, Héral M, Razet D (1993) Modélisation du comportement nutritionnel et de la croissance de l'huître japonaise *Crassostrea gigas*. *Oceanologica Acta* 16:73-82
- Raillard O, Deslous-Paoli JM, Héral M, Razet D (1993) Modelling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea Gigas* in Marennes-Oléron Bay (France). *Oceanologica Acta* 16:73-82
- Raillard O, Ménesguen A (1994) An ecosystem box model for estimating the carrying capacity of a macrotidal shellfish system. *Marine Ecology - Progress Series* 115:117-130
- Rassoulzadegan F, Sheldon RW (1986) Predator-Prey interactions of nanozooplankton and bacteria in an oligotrophic marine environment. *Limnology & Oceanography* 31:1010-1021
- Rassoulzadegan F, Laval-Peuto M, Sheldon RW (1988) Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico and nanoplankton. *Hydrobiologia* 159:75-88
- Rassoulzadegan F, Fenchel T, Laval-Peuto M, Verity PT (1990) Marine Protozooplankton and food webs. *Zoological Science* 7:189-196
- Ravail B, Héral M, Maestrini S, Robert JM (1988) Incidence de la Charente sur la Capacité trophique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *J. Rech. Océanogr.* 13:48-52
- Ravail-Légrand B (1993) Incidences du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de marennes-Oléron. thèse de doctorat, Université de Nantes
- Ravenscroft NOM, Beardall CH (2003) The importance of freshwater flows over estuarine mudflats for wintering waders and wildfowl. *Biological Conservation* 113:89-97
- Ray S, Berc L, Straskraba M, Jørgensen SE (2001) Optimization of exergy and implications of body sizes of phytoplankton and zooplankton in an aquatic ecosystem model. *Ecological Modelling* 140:219-234
- Raymond PA, Bauer JE (2000) Bacterial consumption of DOC during transport through a temperate estuary. *Aquatic Microbial Ecology* 22:1-12
- Razet D, Héral M, Prou J, Légrand J, Sornin JM (1990) Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: baie de Marennes-Oléron. *Haliotis* 10:143-161
- Reichert MJM (2003) Diet, consumption and growth of juvenile fringed flounder (*Etropus crossotus*); a test of the "maximum growth/optimum food hypothesis" in a subtropical nursery area. *Journal of Sea Research* 2003
- Richardson TL, Jackson GA, Ducklow HW, Roman MR (2004) Carbon fluxes through food webs of the Eastern Equatorial Pacific: an inverse approach. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 51:1245-1274

- Richardson TL, Jackson GA, Burd A (soumis) Planktonic food web dynamics in two contrasting regions of Florida Bay, USA. *Bulletin of Marine Science*
- Riera P, Richard P, Grémare A, Blanchard GF (1996) Food source of intertidal nematodes in the bay of Marennes-Oléron (France), as determined by dual stable isotope analysis. *Marine Ecology - Progress Series* 142:303-309
- Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 42:347-360
- Riera P, Richard P (1997) Temporal variations of $d^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Marine Ecology - Progress Series* 147:105-115
- Riera P, Hubas C (2003) Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through $d^{13}C$ and $d^{15}N$. *Marine Ecology - Progress Series* 260:151-159
- Riisgard HU (1991) Suspension feeding in the polychaete *Nereis Diversicolor*. *Marine Ecology - Progress Series* 70:29-37
- Riou P, Le Pape O, Rogers S (2001) Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adults population in the Eastern Channel: application of a combined method using generalized linear model and a geographic information system. *Aquatic Living Resources* 14:125-135
- Robert S, O. LM, D. R, Geairon P, Guilpain P, Soltechnik P, Faury N, Seugnet JL, Arnaud C, Chollet B, Chanirand JM, Fleury PG, Bouget JF, Taillade S, Gouletquer P (2001) Cultures d'huîtres creuses en eaux profondes dans le Pertuis d'Antioche, IFREMER / Ressources aquacoles / laboratoire Conchylicole de Poitou-Charentes (RA/LCPC)
- Roblin C, Bruslé J (1984) Le régime alimentaire des alevins et juvéniles de loup (*Dichentrarchus labrax* L.) des lagunes littorales du Golfe du Lion (étangs roussillonnais, France). *Vie Milieu* 34:195-207
- Rodhouse PG, Roden CM (1987) Carbon budget for a coastal inlet in relation to intensive cultivation of suspension-feeding bivalve molluscs. *Marine Ecology - Progress Series* 36:225-236
- Rodriguez F, Fernandez E, Heads R, Harbour D, Bratbak G, Haldal M, Harris R (2000) Temporal variability of viruses, bacteria, phytoplankton and zooplankton in the western English Channel off Plymouth. *J Mar Biol Ass UK* 80:575-586
- Rosenberg R, Loo L-O (1983) Energy-flow in a *Mytilus edulis* culture in western Sweden. *Aquaculture* 35:151-161
- Rosignol L (2004) Place des foraminifères dans le réseau trophique benthique des vasières intertidales de Charente Maritime. DES 2ème cycle, Université de la Rochelle
- Rosignol L, Dupuy C, Debenay JP (en révision) *Hydrobia ulvae* : a deposit feeder for cleaning living foraminifera. *Journal of foraminiferal research*
- Rousseau V, Becquevort S, Parent J-Y, Gasparini S, Daro M-H, Tackx M, Lancelot C (2000) Trophic efficiency of the planktonic food web in a coastal ecosystem dominated by *Paeocystis* colonies. *Journal of Sea Research* 43:357-372
- Rousseau Y (2004) Mises au point méthodologique pour l'étude de la bactériovorie chez la méiofaune protozoaires et métazoaires des vasières intertidales du bassin de Marennes-Oléron. rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Rutledge RW, Basorre BL, Mulholland RJ (1976 - cité par Ulanowicz & Norden 1990) Ecological stability: an information theory viewpoint. *J. Theor. Biol.* 57:355
- Rybarczyk H, Elkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary: the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:775-791
- Rybarczyk H, Elkaïm B, Ochs L, Loquet N (2003) Analysis of the trophic network of a macrotidal ecosystem: the bay of Somme (Eastern Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:405-421

- Rzeznik-Orignac J, Fichet D, Boucher G (2003) Spatio-temporal structure of the nematode assemblages of the Brouage mudflat (Marennes-Oléron, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58:77-88
- Rzeznik-Orignac J (2004) Contribution de la méiofaune dans le transfert des métaux dans le réseau trophique de la baie de Gdansk (Baltique) et de la baie de Marennes-Oléron (Atlantique). Thèse de doctorat, Université de La Rochelle & Université de Gdansk
- Rzeznik-Orignac J, Fichet D, Boucher G (sous presse) Extracting massive number of nematodes from muddy marine deposits: efficiency and selectivity. *Nematology*

S

- Salonen K, Sarvala J, Hakala I, Viljanen ML (1976) The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnology & Oceanography* 21:724-730
- Saltelli A, Chan K, Scott EM (2000) *Sensitivity Analysis*. Wiley
- Sandberg J, Elmgren R, Wulff F (2000) Carbon flows in Baltic Sea food webs - a re-evaluation using a mass-balance approach. *Journal of Marine Systems* 25:249-260
- Sanders RW, Wickham SA (1993) Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. *Marine Microbial Foodwebs* 7:197-223
- Sauriau PG (1987) Les mollusques non cultivés du bassin de Marennes-Oléron: quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* 16:527-541
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanologica Acta* 12:193-204
- Sauriau PG (1991) Spread of *Cyclope neritea* (mollusca: gastropoda) along the north-eastern Atlantic Coasts in relation to oyster culture and to climatic fluctuations. *Marine Biology* 109:299-309
- Sauriau PG, Bacher C (1991) Cartographie krigée des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres du bassin de Marennes-Oléron: implications pour la planification de l'échantillonnage. *Journal de Recherche Océanographique* 16:1-4
- Sauriau PG, Pichocki-Seyfried C, Walker P, De M, X., Palud C, Héral M (1998) *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanologica Acta* 21:353-362
- Sautour B (1991) Population zooplanctonique dans le bassin de Marennes-Oléron: dynamique de population et production des copépodes dominants. thèse de doctorat
- Sautour B, Castel J (1993a) Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanologica Acta* 16:279-290
- Sautour B, Castel J (1993b) Feeding behaviour of the coastal copepod *Euterpina acutifrons* on small particles. *Cahiers de Biologie Marine* 34:239-251
- Sautour B, Castel J (1998) Importance of microzooplanktonic crustacean in the coastal food chain: Bay of Marennes-Oléron, France. *Oceanologica Acta* 21:105-112
- Savenkoff C, Vézina AF, Roy S, Klein B, Lovejoy C, Therriault JC, Legendre L, Rivkin R, Bérubé C, Tremblay JE, Silverberg N (2000) Export of biogenic carbon and structure and dynamics of the pelagic food web in the Gulf of St. Lawrence. Part 1. Seasonal variations. *Deep-Sea Research* 47:585-607
- Savenkoff C, Vezina AF, Bundy A (2001a) Inverse analysis of the structure of the Newfoundland-Labrador Shelf ecosystem. Report No. 2354, Canadian Technical Report on Fisheries and Aquatic Sciences
- Savenkoff C, Vezina AF, Smith PC, Han G (2001b) Summer transports of nutrients in the gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:565-587

- Scheiffarth G (2001) The diet of bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in the Wadden sea: combining visual observations and faeces analyses. *Ardea* 89:481-494
- Schelske CL, Odum EP (1962) Mechanisms maintaining high productivity in Georgia estuaries. *Proc Gulf Carrib Fish Inst* 14:75-80
- Scherratt JA (2001) Periodic travelling waves in cyclic predator-prey systems. *Ecology Letters* 4:30-37
- Scherrer B (1984) Biostatistique. Gaëtan Morin editeur, ltée
- Schmid-Araya JM, Hildrew AG, Robertson A, Schmid PE, Winterbottom J (2002) The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology* 83:1271-1285
- Schneider ED, Kay JJ (1993 - cité par Bendoricchio & Jørgensen 1999) Energy degradation, thermodynamics, and the development of ecosystems International Conference on Energy System and Ecology, Cracow, Poland
- Schneider ED, Kay JJ (1994) Life as a manifestation of the second law of thermodynamics. *Mathematical and computer modelling* 19:25-48
- Schrödinger E (1944) What is Life? Cambridge University Press
- Shannon LJ, Moloney CL, Jarre A, Field JG (2003) Trophic flows in the southern Benguela during the 1980s and 1990s. *Journal of Marine Systems* 39:83-116
- Shannon LJ, Field JG, Moloney CL (2004) Simulating anchovy-sardine regime shifts in the southern Benguela ecosystem. *Ecological Modelling* 172:269-281
- Sherr BF, Sherr EB, Andrew TL, Fallon RD, Newell SY (1986a) Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Marine Ecology - Progress Series* 32:169-179
- Sherr EB, Sherr BF, Paffenhofer GA (1986b) Phagotrophic Protozoa as food for metazoans: a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs? *Marine Microbial Food Webs* 1:61-80
- Sherr EB, Sherr BF (1987) High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325:710-711
- Sherr EB, Sherr BF, Albright (1987) Bacteria: Link or Sink? *Science, technical comments* 235:88
- Sherr EB, Sherr BF (1988) Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept. *Limnology & Oceanography* 33:1225-1227
- Sherr EB (1988) Direct use of high molecular weight polysaccharide by heterotrophic flagellates. *Nature* 335:348-351
- Sherr BF, Sherr EB (1991) Proportional distribution of total numbers, biovolume, and bacterivory among size classes of 2-20 μm non-pigmented marine flagellates. *Marine Microbial Food Webs* 5:227-237
- Sherr EB, Sherr BF, McDaniel J (1991) Clearance rates of $<6 \mu\text{m}$ fluorescently-labelled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69:81-92
- Sherr BF, Sherr EB, McDaniel J (1992) Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Applied and Environmental Microbiology* 58:2381-2385
- Sherr BF, Sherr EB, McDaniel J (1992) Effect of protistan grazing on the frequency of dividing cells in bacterioplankton assemblages. *Applied and Environmental Microbiology* 58:2381-2385
- Sherr EB, Sherr BF (1994) Bacterivory and herbivory: key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microbial Ecology* 28:223-235
- Shimeta J, Sisson JD (1999) Taxon-specific tidal resuspension of protists into the subtidal benthic boundary layer of a coastal embayment. *Marine Ecology - Progress Series* 177:51-62
- Shimeta J, Starczak VR, Ashiru OM, Zimmer CA (2001) Influences of benthic boundary-layer flow on feeding rates of ciliates and flagellates at the sediment-water interface. *Limnology & Oceanography* 46:1709-1719

- Shimeta J, Amos aL, Beaulieu SE, Ashiru OM (2002) Sequential resuspension of protists by accelerating tidal flow: implications for community structure in the benthic boundary layer. *Limnology & Oceanography* 47:1152-1164
- Shimokawa S, Ozawa H (2002) On the thermodynamics of the oceanic general circulation: irreversible transition to a state with higher rate of entropy production. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 128:2115-2128
- Shumway SE, Cucci TL, Newell RC, Yentsch CM (1985) Particle selection, ingestion and absorption in filter-feeding bivalves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 91:77-92
- Sikora JP, Sikora WB, Erkenrecher CW, Coull BC (1977) Significance of ATP, Carbon and caloric content of meiobenthic nematodes in partitioning benthic biomass. *Marine Biology* 44:7-14
- Sivakumar B, Harter T, Zhang H (2004) A fractal investigation of solute travel time in a heterogeneous aquifer: transition probability/ Markov chain representation. *Ecological Modelling* in press
- Sliter WV (1971) Predation on benthic foraminifers. *Journal of Foraminiferal Research* 1:20-29
- Smaal AC, Prins TC (1993) The uptake of organic matter and the release of inorganic nutrients by bivalve suspension feeder beds. *NATO Adv. Sci. Inst. series G33*
- Smaal A, Zurburg W (1997) The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes-Oléron Bay. *Aquatic Living Resources* 10:23-30
- Smart J, Gill JA (2003) Non-intertidal habitat use by shorebirds: a reflection of inadequate intertidal resources? *Biological Conservation* 111:359-369
- Smith L, Coull BE (1987) Juvenile spot (pisces) and grass shrimp predation on meiobenthos in muddy and sandy substrata. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 105:123-136
- Soetaert K, Herman PMJ (1995a) Estimating estuarine residence times in the Weesterschelde (the Netherlands) using a box model with fixed dispersion coefficients. *Hydrobiologia* 311:215-224
- Soetaert K, Herman PMJ (1995b) Carbon flows in the Westerschelde estuary (the Netherlands) evaluated by means of an ecosystem model (MOSES). *Hydrobiologia* 311:247-266
- Sogard SM (1984) Utilization of meiofauna as a food source by a grabbed fish, the spotted dragonet *Callionymus pauciradiatus*. *Marine Ecology - Progress Series* 17:183-191
- Sohma A, Stato T, Nakata K (2000) New numerical model study on a tidal flat system - seasonal, daily, and tidal variations. *Spill Science and Technology Bulletin* 6:173-185
- Soletchnik P, Prou J, Héral M, Barillé L, Razet D, Guezennec L (1991) Influence de la charge particulaire sur la filtration d'une population d'huître *Crassostrea gigas* dans le bassin estuarien de marennes-Oléron (France): analyse de deux cycles de marée, CIEM, Mariculture Committee, Shellfish Committee
- Soletchnik P, Héral M, Razet D, Bougrier S, Geairon P (1993) Bilan énergétique de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) durant la période de forte croissance en baie de Marennes-Oléron, France. *Conseil International pour l'Exploration de la Mer C.M.* 1993/ K: 40
- Soletchnik P, Gouletquer P, Héral M, Razet D, Geairon P (1996) Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse *Crassostrea Gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquatic Living Resources* 9:65-73
- Soletchnik P, Faury N, Razet D, Gouletquer P (1998) Hydrobiology of the Marennes-Oléron Bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia* 386:131-146
- Soletchnik P, Le Moine O, Faury N, Razet D, Geairon P, Gouletquer P (1999) Summer mortality of the oyster in the Bay Marennes-Oleron: Spatial variability of environment and biology using a geographical information system (GIS). *Aquatic Living Resources* 12:131-143
- Soletchnik P, Huvet A, Le Moine O, Razet D, Geairon P, Faury N, Gouletquer P, Boudry P (2002) A comparative field study of growth, survival and reproduction of *Crassostrea gigas*, *C. angulata* and their hybrids. *Aquatic Living Resources* 15:243-250

- Solidoro C, Crise A, Crispi G, Pastres R (2003) An *a priori* approach to assimilation of ecological data in marine ecosystem models. *Journal of Marine Systems* 40-41:79-97
- Sommer U, Sommer F, Santer B, Jamieson C, Boersma M, Becker C, Hansen T (2001) Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. *Ecology Letters*, report 4:545-550
- Sornin J-M (1981) Processus sédimentaires et biodéposition liés à différents modes de conchyliculture. Baie de Cancale, anse de l'Aiguillon et bassin de Marennes-Oléron. Doctorat, Université de Nantes
- Sornin J-M, Feuillet M, Héral M, Deslous-Paoli JM (1983) Effet des biodépôts de l'huître *Crassostrea gigas* (Thunberg) sur l'accumulation de matières organiques dans les parcs du bassin de Marennes-Oléron. *Journal of molluscan Studies suppl* 12A:185-197
- Sornin JM, Feuillet-Girard M, Héral M, Fardeau JC (1986) Influence des cultures d'huîtres *Crassostrea gigas* sur le cycle du phosphore en zone intertidale: rôle de la biodéposition. *Oceanologica Acta* 9:313-322
- Spencer BE, Kaiser MJ, Edwards DB (1996) The effect of manila clam cultivation on an intertidal benthic community : the early cultivation phase. *Aquaculture Research* 26:261-276
- Spencer BE, Kaiser MJ, Edwards DB (1997) The effect of manila clam cultivation on an intertidal benthic community : observations at the end of the cultivation phase. *Journal of applied Ecology* 34:444-452
- Spencer BE, Kaiser MJ, Edwards DB (1998) Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery. *Aquaculture research* 29:429-437
- Stoecker DK, Michaels AE (1991) Respiration, Photosynthesis and carbon metabolism in planktonic ciliates. *Marine Biology* 108:441-447
- Strom SL, Strom MW (1996) Microplankton growth, grazing, and community structure in the northern Gulf of Mexico. *Marine Ecology - Progress Series* 130:229-240
- Struski C, Bacher C (accepté) Preliminary estimate of primary production by phytoplankton in Marennes-Oléron Bay, France. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*
- Suhr SB, Pond DW, Gooday AJ, Smith CR (2003) Selective feeding by benthic foraminifera on phytodetritus on the Western Antarctic Peninsula shelf: evidence from a fatty acid biomarker analysis. *Marine Ecology - Progress Series* 262:153-162
- Sukhotin AA (1992) Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) in the White Sea. *Aquaculture* 101:41-57
- Svirezhev YM (1997) On some general properties of trophic networks. *Ecological Modelling* 99:7-17
- Swadling KM, Gibson JAE, Ritz DA, Nichols PD, Hughes DE (1997) Grazing of phytoplankton by copepods in eastern Antarctic coastal waters. *Marine Biology* 128:39-48
- Szyrmer J, Ulanowicz RE (1987) Total flows in ecosystems. *Ecological Modelling* 35:123-136

T

- Taylor GT (1982) The role of pelagic heterotrophic protozoa in nutrient cycling: a review. *Annales de l'Institut Océanographique*, Paris 58:227-241
- Thomas K, Kvitek RG, Bretz C (2003) Effects of human activity on the foraging behavior of sanderlings *Calidris alba*. *Biological Conservation* 109:67-71
- Thompson KR, Dowd M, Shen Y, Greenberg, David A. (2002) Probabilistic characterization of tidal mixing in a coastal embayment: a Markov Chain approach. *Continental Shelf Research*. 22:1603-1614

- Tian RC, Vézina AF, Starr M, Saucier F (2001) Seasonal dynamics of coastal ecosystems and export production at high latitudes: a modeling study. *Limnology and Oceanography* 46:1845-1859
- Toolan T (2001) Coulometric carbon-based respirations rates and estimates of bacterioplankton growth efficiencies in Massachusetts Bay. *Limnology & Oceanography* 46:1298-1308
- Townshend DJ, Dungan PJ, Pienkowski MW (1984) The unsociable plover - use of intertidal areas by gey plovers. In: Evans PR, Goss-Custard JD, Hale WG (eds) *Coastal waders and wildfowls in winter*. Cambridge University Press, Cambridge, p 140-159
- Treuil E (2004) Analyse des réseaux trophiques par traçage isotopique naturel du soufre: caractérisation des sources et application à l'étude des ressources trophiques de l'espèce *Mytilus edulis* dans l'Anse de l'Aiguillon et dans le Pertuis Breton. rapporte de DEA, Université de la Rochelle
- Triplet P, Le Dréan-Quénech'hdu S, Mahéo R (2001) Incidence des infrastructures portuaires et des activités humaines sur l'abondance et la répartition des limicoles sur le littoral français. In: Drévès L, Chaussepied M (eds) *Restauration des écosystèmes côtiers*. Ifremer, Brest, p 243-255
- Trousselier M, Bouvy M, Courties C, Dupuy C (1997) Variation of carbon content among bacterial species under starvation condition. *Aquatic Microbial Ecology* 13:113-119
- Tso SF, Taghon GL (1996) Enumeration of protozoa and bacteria in muddy sediment. *Microbial Ecology* 33:144-148
- Tumbiolo ML, Downing JA (1994) An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate population. *Marine Ecology - Progress Series* 114:165-174
- Turner JT, Levinsen H, Nielsen TG, Hansen BW (2001) Zooplankton feeding ecology: grazing on protozoans by copepod and barnacle nauplii in Disko Bay, West Greenland. *Marine Ecology - Progress Series* 221:209-219

V

- Ulanowicz RE (1984) Community measures of marine food networks and their possible applications. In: Fasham (ed) *Flows of energy and material in marine ecology, theory and practice*.
- Ulanowicz RE (1986, 2000) *Growth and Development: Ecosystems Phenomenology*. iUniverse, Incorporated
- Ulanowicz RE, Norden JS (1990) Symmetrical overheads in flow networks. *International Journal of Systems Science* 21:429-437
- Ulanowicz RE, Abarca-Arenas LG (1997) An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling* 95:1-10
- Ulanowicz RE (1997) *Ecology, the ascendant perspective*. Columbia University Press, NY
- Ulanowicz RE, Baird D (1999) Nutrient controls on ecosystem dynamics: the Chesapeake mesohaline community. *Journal of Marine Systems* 19:159-172
- Ulanowicz RE (copyright 1982, 1987, 1998, 1999) network 4.2a: a package of computers algorithms to analyse ecological flow networks site web: www.cbl.umces.edu/~ulan
- Urrutia MB, Iglesias JIP, Navarro E, Prou J (1996) Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the bay of Marennes-Oléron (Western France). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 76:431-450

V

- Valiela I, Valiera I (1995) *Marine Ecological Processes*. Springer-Verlag, NY, Incorporated
- Vallino (2000) Improving marine ecosystem models: use of data assimilation and mesocosm experiments. *Journal of Marine Research* 58:117-164
- Van der Veer HW, Berghahn R, Miller JM, Rinjdsorp AD (2000) Recruitment in flatfish, with special emphasis on North Atlantic species: progress made by the flatfish symposia. *ICES Journal of Marine Science* 57:202-215
- Vanhoutte-Brunier A (2001) Devenir de l'atrazine dans le bassin de Marennes-Oléron. Approche par la modélisation hydrodynamique, hydrosédimentaire et biogéochimique. Rapport de DEA, Université de la Rochelle
- Varriale MC, Gomes AA (1998) A study of a three species food chain. *Ecological Modelling* 110:119-133
- Vasconcellos M, Mackinson S, Sloman K, Pauly D (1997) The stability of trophic mass-balance model of marine ecosystems: A comparative analysis. *Ecological Modelling* 100:125-134
- Velasquez CR, Hockey PAR (1992) The importance of supratidal foraging habitats for waders at a south temperate estuary. *Ardea* 80:243-253
- Verity PG, Bauer JE, Flagg CN, DeMaster DJ, Repeta DJ (2002) The ocean margins program: an interdisciplinary study of carbon sources, transformations and sinks in a temperate continental margin system. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 49:4273-4295
- Veziņa AF, Savenkoff C (1999) Inverse modeling of carbon and nitrogen flows in the pelagic food web of the northeast subarctic Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 46:2909-2939
- Veziņa AF, Savenkoff C, Roy S, Klein B, Rivkin R, Therriault JC, Legendre L (2000) Export of biogenic carbon and structure and dynamics of the pelagic food web in the Gulf of St. Lawrence part 2. Inverse ANALYSIS. *Deep-Sea Research* 47:609-635
- Véziņa AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I best estimates using inverse methods. *Marine Ecology - Progress Series* 42:269-287
- Véziņa AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) *Network analysis in marine ecology. Methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin
- Véziņa AF, Gratton Y, Vinet P (1995) Mesoscale Physical-Biological variability during a summer phytoplankton bloom in the lower St Lawrence estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 41:391-411
- Véziņa AF, Demers S, Laurion I, Sime-Ngando T, Juniper SK, Devine L (1997) Carbon flows through the microbial food web of first-year ice in Resolute Passage (Canadian High Arctic). *Journal of Marine Systems* 11:173-189
- Vianet R, Quignard JP, Tomasini JA (1989) Age et coissance de quatre pleuronectiformes (flet, turbot, barbut, sole) du Golfe du Lion. *Cybium* 13:247-258
- Vincent D, Hartmann HJ (2001) Contribution of ciliated microprotozoans and dinoflagellates to the diet of three copepod species in the Bay of Biscay. *Hydrobiologia* 443:193-204
- Vyalov OS, Kantolonskaya II (1968 - *cité par Sliter 1971*) Boring traces by predaceous gastropods in the shells of Miocene foraminifers. *Paleontologicheskii Sbornik, vypusk vtoroi* 5:88-94

W

- Wainwright SC (1990) Sediment to water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. *Marine Ecology - Progress Series* 62:271-281

- Walters K, Moriarty DJW (1993) The effects of complex trophic interactions on a marine microbenthic community. *Ecology* 74:1475-1489
- Warwick RM, Price R (1975) Macrofauna production in an estuarine mudflat. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*
- Warwick RM, Price R (1979) Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine sand-flat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 9:257-271
- Watson AJ, Lovelock JE (1983) Biological homeostasis of the global environment: the parable of Daisyworld. *Tellus* 35:284-289
- Weston DP (1990) Quantitative examination of macrobenthic community changes along an organic enrichment gradient. *Marine Ecology - Progress Series* 61:233-244
- Wieser W (1953 - cité par Rzeznik-Orignac 2004) Die Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freibewohnenden marinen Nematoden. Eine ökologisch-morphologische Studie. *Arkiv for Zoologi* 4:439-484
- Wilhelm SW, Suttle CA (1999) Viruses and nutrient cycles in the sea. *Bioscience* 49:781-788
- Wilhelm SW, Bridgen S, Suttle CA (2002) A dilution technique for the direct measurement of viral production: a comparison on stratified and tidally mixed coastal waters. *Microbial Ecology* 43:168-173
- Winberg GG (1971) Methods of estimation of production of aquatic animals. Academic Press, London
- Wissel C (1992) Aims and limits of ecological modelling exemplified by island theory. *Ecological Modelling* 63:1-12
- Wolff WJ, van Haperen AMM, Sandee AJJ, Baptist HJM, Saeijs HLF (1975) The trophic role of birds in the Grevelingen estuary, The Netherlands, as compared to their role in the saline Lake Grevelingen 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, p 673-689
- Wommack KE, Ravel J, Hill RT, Colwell RR (1999) Hybridization analysis of Chesapeake Bay Virioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* 65:241-250
- Wong WH, Levington JS, Twining BS, Fisher NS, Kelaher BP, Alt AK (2003) Assimilation of carbon from a rotifer by the mussels *Mytilus edulis* and *Perna viridis*: a potential food-web link. *Marine Ecology - Progress Series* 253:175-182
- Worrall DH (1984) Diet of the Dunlin *Calidris alpina* in the Severn Estuary. *Bird Study* 31:203-212
- Wright RT, Coffin RB, Ersing CPP, D. (1982) Field and laboratory measurements of bivalve filtration of natural marine bacterioplankton. *Limnology & Oceanography* 27:91-98
- Wulff F, Field JG, Mann KH (1989) Network analysis in marine ecology. Springer-Verlag, Berlin
- Wunsch C, Minster J-F (1982) Methods for box models and ocean circulation tracers: mathematical programming and non linear inverse theory. *Journal of Geophysical Research* 87:5647-5662

X

- Xu C, Li Z (2002) Population's response to environmental noise: the influence of food web structure. *Ecological Modelling* 154:193-202
- Xu Y, Wang W-X (2003) Fates of diatoms carbon and trace elements by the grazing of a marine copepod. *Marine Ecology - Progress Series* 254:225-238

Y

- Yates MG, Goss-Custard JD, McGrorty S, Lakhni KH, Le V. Dit Durell SEA, Clarke RT, Rispin WE, Yates T, Plant RA, Frost AJ (1993) Sediment characteristics, invertebrate densities and shorebird densities on the inner banks of the Wash. *Journal of applied Ecology* 30:599-614
- Yésou P (1992) Importance de la baie de l'Aiguillon et de la pointe d'Arçay (Vendée, France) pour les limicoles. *L'oiseau et R.F.O.* 62:213-233
- Yu J, Wehrly TE (2004) An approach to the residence time distribution for stochastic multi-compartment models. *Mathematical Biosciences* 191:185-205

Z

- Zanette Y, Garnier J (1981) Etude préliminaire de l'impact des huitres *Crassostrea gigas* (Thunberg) en élevage sur la biomasse des microorganismes des claires de marennes-Oléron, Conseil International pour l'Exploration de la Mer
- Zeebe RE, Bijma J, Wolf-Gladrow DA (1999) A diffusion-reaction model of carbon isotope fractionation in foraminifera. *Marine Chemistry* 64:199-227
- Zlotnik I, Dubinsky Z (1989) The effect of light and temperature on DOC excretion by phytoplankton. *Limnology & Oceanography* 34:831-839
- Zobell CE, Landon WA (1937 - cité par Crosby et al. 1990) Bacterial nutrition of the California mussel. *Proc. Soc. Exp. Biol. Med.* 36:607-609
- Zobell CE, Feltham CB (1938 - cité par Crosby et al. 1990) Bacteria as food for certain marine invertebrates. *Journal of Marine Research* 1:312-327
- Zurburg W, Smaal A, Héral M, Dankers N (1994) Seston dynamics and bivalve feeding in the Bay of Marennes-Oléron (France). *Netherlands Journal of Sea Research* 26:459-466
- Zwarts L, Ens BJ, Kersten M, Piersma T (1990) Moulting, mass and flight range of waders ready to take-off for long-distance migrations. *Ardea* 78:339-362
- Zwarts L, Blomert AM, Wanink L (1992) Annual and seasonal variation in the food supply harvestable by knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. *Marine Ecology - Progress Series* 83:129-139
- Zwarts L, Blomert AM (1992) Why knots *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma Balthica* when six prey species are available? *Marine Ecology - Progress Series* 83:113-128
- Zwarts L, Wanink JH (1993) How the food supply harvestable by waders in the Wadden Sea depends on the variation in energy density, body weight, biomass, burying depth and behaviour of tidal-flat invertebrates. *Netherlands Journal of Sea Research* 31:441-476

Lexique

Note : *Ce lexique permet de donner des définitions « locales » des termes employés dans le présent ouvrage. Il ne prétend pas avoir valeur de référence, mais seulement être un outil explicatif donnant l'acception dans laquelle sont employés ici la plupart des mots qui ont parfois plusieurs sens en écologie, ainsi que les termes utiles pour le non biologiste qui aurait cet ouvrage entre les mains.*

Abiotique : les facteurs abiotiques sont avec les facteurs biotiques constitutifs du milieu au sens écologique. On parle encore de facteurs physicochimiques. Il s'agit des facteurs façonnant le milieu de façon externe : température, salinité, lumière, eau, nutriments...

Aérobic : les êtres aérobies stricts utilisent l'oxygène pour leur respiration cellulaire et ne peuvent vivre sans lui.

Anaérobies : les anaérobies stricts se multiplient par fermentation, ils ne peuvent pas utiliser l'oxygène, qui les empoisonnerait. Les anaérobies facultatifs utilisent l'oxygène s'il y en a et peuvent se multiplier par fermentation s'ils se trouvent dans un milieu anaérobie.

Autotrophe : ce terme désigne les espèces qui ont le CO₂, un composé inorganique, comme unique source de carbone servant à la fabrication d'autres composés organiques.

Bactérie : encore appelées procaryotes, ces organismes sont les premiers apparus sur Terre, et la structure de leur cellule est plus rudimentaire que celle des eucaryotes. Elles sont omniprésentes et présentent une grande diversité métabolique : chimiotrophes, autotrophes, ou hétérotrophes, la plupart sont chimiohétérotrophes, et elles peuvent être aérobies ou anaérobies. Dans le cas présent, nous considérerons les bactéries chimiohétérotrophes aérobies (c'est-à-dire que nous ne tiendrons pas compte des couches les plus profondes du sédiment, mais seulement du premier centimètre, qui est en général la profondeur laquelle la plupart des échantillonnages a été menée).

Benthique : le domaine benthique est celui des fonds marins, par opposition au domaine pélagique. Les êtres vivants qui le peuplent sont regroupés sous le terme de benthos.

Biotique : les facteurs biotiques sont avec les facteurs abiotiques constitutifs du milieu. Ils désignent toutes les interactions entre organismes : directes ou indirectes, immédiates ou différées. Il peut s'agir bien sûr d'interactions de type trophique, qui sont étudiées ici, mais aussi

Chimiotrophe : ce terme désigne les espèces qui puisent leur énergie directement dans les substances chimiques du milieu.

Communauté : il s'agit de l'ensemble de tous les organismes qui habitent dans une aire donnée : c'est un assemblage de populations de différentes espèces. L'objet d'étude du modèle de réseau trophique sera l'ensemble de cette communauté sur la vasière de Brouage.

Compartiment (analyse inverse) : il s'agit de la première chose à identifier dans la construction du modèle *a priori* : les compartiments sont des regroupements de populations de comportements similaires. Dans le cas des relations trophiques, on estime généralement que des individus d'une taille donnée auront des proies plus petites qu'eux, et la subdivision est souvent liée à la taille des individus qui vont composer chaque compartiment. Les frontières de taille paraissent précises, mais sont dans les faits plus « élastiques » que cela, et peuvent céder le pas à des distinctions plus fonctionnelles, comme par exemple l'intégration du microzooplancton constitué par les copépodes juvéniles (nauplii copépodites)

Contraintes (analyse inverse) : dans le présent ouvrage, le terme « contrainte » sera utilisé comme terme générique pour désigner les équations et les inégalités dans leur ensemble.

Correspondance (des compartiments) : lorsque l'on parle de correspondance entre deux compartiments, en général dans le cas de mouvement physique, c'est que l'on désigne soit deux compartiments identiques dans deux zones spatiales différentes, soit deux compartiments « équivalents » (en terme de groupes de taille ou fonctionnels), l'un dans la colonne d'eau, l'autre dans la zone benthique.

Dynamique : la notion de dynamique, par opposition à statique, fait intervenir le caractère temporel des événements décrits. Un modèle dynamique décrit l'évolution de ses variables au cours du temps. Une évolution dynamique peut présenter un caractère stable (les variables restent comprises entre des valeurs limites), stationnaire (les variables évoluent de façon constante), chaotique (et imprévisible...), et tendre ou non vers un état d'équilibre.

Ecologie : l'Ecologie (du grec *oikos* « maison » et *logos* « étude ») est l'étude scientifique des interactions entre organismes d'une part et entre les organismes leur milieu d'autre part, dans des conditions « naturelles », même si le terme de conditions naturelles est assez difficile à définir... Le bassin de Marennes-Oléron, en effet, ne peut être qualifié de « naturel » au sens *pristine* anglais (vierge, à l'état « originel »), mais est bien un système fortement anthropisé, domaine d'étude depuis de nombreuses années pour la discipline scientifique qu'est l'Ecologie. Les unités fondamentales en écologie sont l'individu, la population, le peuplement et la communauté.

Ecosystème : c'est l'ensemble formé par les facteurs abiotiques et la communauté d'une aire donnée. L'objet d'étude du présent modèle de réseau trophique est en théorie l'ensemble de l'écosystème. Pourtant, les facteurs abiotiques ne seront pris en compte que de façon indirecte, intégrée dans le temps et dans l'espace, et non exhaustive. Pourtant, nous parlerons tout de même d'écosystème pour désigner l'ensemble de l'objet modélisé.

Efficacité d'assimilation (AE : Assimilation Efficiency) : l'efficacité d'assimilation mesure l'efficacité avec laquelle la matière est digérée par les organismes, en comparaison de ce qui a été ingéré : il s'agit donc de la fraction « Production + Respiration / Ingestion ». Selon les ouvrages et les auteurs, on peut trouver des écarts par rapport à cette définition, à laquelle je me tiens dans le présent ouvrage. Notons que les pseudo fécès, consommés mais non ingérés, ne sont pas pris en compte dans cette définition (les cas contraires étant mentionnés dans le texte). Pour ne prendre en compte que les termes de production et non de transfert physique via la colonne d'eau, le terme « P+R » a été remplacé dans l'expression des contraintes, pour les compartiments pélagiques concernés, par la valeur « I-F-U », en vertu de l'égalité $I = P + R + F + U$, et en considérant que la mortalité naturelle de ces compartiments était nulle (c'est-à-dire que le terme « F » désigne la totalité du flux vers les détritiques particulaires).

Efficacité de croissance ou de production (GE : Growth Efficiency) : il s'agit du rapport entre la production (c'est-à-dire la quantité de matière synthétisée) et l'ingestion : plus elle est faible, plus il y a de pertes par respiration et par élimination (fécès, urée, exsudation).

Endogée : la macrofaune endogée est constituée des animaux benthiques qui vivent à l'intérieur du substrat. Elle s'enfouit plus ou moins profondément, et est alors plus ou moins accessible pour les poissons et oiseaux limicoles.

Épigée : la macrofaune épigée est constituée des animaux benthiques qui vivent à la surface du substrat (on parle d'épibionte pour désigner l'épiflore et l'épifaune).

Épizootie : maladie contagieuse atteignant un grand nombre d'animaux.

Equation (analyse inverse) : relation donnant la valeur d'un flux ou liant linéairement des flux identifiés comme constitutifs du réseau trophique étudié. Les équations sont généralement basées sur des connaissances de terrains concernant l'écosystème modélisé.

Équilibre : la plupart des réseaux trophiques sont décrits à l'équilibre, c'est-à-dire que la biomasse de chacun des compartiments est considérée comme stable au cours du temps. Il n'y a pas de remaniement des communautés, la structure de l'écosystème est fixée. La somme de matière entrant dans un compartiment pendant l'unité de temps choisie pour la représentation du réseau trophique est exactement égale à la somme de matière qui en

sort pendant ce même temps. Cette condition, discutable et discutée, est généralement utilisée comme base pour la construction des réseaux trophiques.

Estran : voir intertidal. L'estran est la zone de balancement des marées.

Hétérotrophe : ce terme désigne les espèces qui ont besoin d'au moins un nutriment organique comme source de carbone servant à la fabrication d'autres composés organiques.

Inégalité (analyse inverse) : relation encadrant la valeur d'un flux, d'un rapport de flux, ou d'une combinaison linéaire de flux identifiés comme constitutifs du réseau trophique étudié.

Intertidal : la zone intertidale, ou encore estran, est la zone de balancement des marées, qui est recouverte aux hautes mers de vives eaux, et découvre complètement aux basses mers de vives eaux. Elle est divisée en supralittoral, qui n'est pas immergé à chaque marée, médiolittoral, qui est découvert et recouvert chaque jour, et infralittoral, qui est la plupart du temps submergé. L'année de référence que j'ai prise pour effectuer les calculs est l'année 2001, pour laquelle l'amplitude de marée à la bouée « Le Chapus » a été calculée de 6.11 mètres (données : SHOM).

Kronecker : (symbole de δ). Le symbole de Kronecker d'ordre k à valeurs dans K est l'application $\delta : E^k \rightarrow K, (u_1, u_2, \dots, u_k) \mapsto \delta_{u_1, u_2, \dots, u_k}$ telle que $\delta_{u_1, u_2, \dots, u_k} = 1$ si $u_1 = u_2 = \dots = u_k$ et 0 si il existe $i \neq j$ tels que $u_i \neq u_j$. Pour $k = 2$ et $E = \mathbb{N}$, on obtient le symbole habituel : $\delta_{i,j}$ (Lelong-Ferrand & Arnaudès 1978a).

Limicoles : Oiseaux qui vivent et se nourrissent sur la vase, grâce à leurs pattes et leurs becs qui sont adaptés au milieu humide et vaseux

Limnologie : la limnologie est la science des eaux superficielles continentales ou intérieures. Ce terme englobe donc les eaux courantes (rivières) et les eaux stagnantes (lacs, marais). Il paraît éloigné de nos préoccupations présentes, mais des parallèles pourront être faits entre les eaux douces et le milieu marin.

Macro- : ce préfixe désigne les espèces de taille supérieure à 1mm, sauf cas contraire précisé dans le texte.

Macrofaune : il s'agit de tous les individus de taille supérieure à 1 mm. Nous y incluons aussi des individus de taille plus petite, lorsqu'il s'agit de juvéniles (qui appartiennent en toute rigueur à la méiofaune temporaire) ou d'espèce de petite taille (comme *Corophium volutator* ou *Hydrobia ulvae*).

Méiofaune : il s'agit des individus vivant dans le sédiment, de taille inférieure à 1mm. La méiofaune inclut normalement la méiofaune temporaire, constituée des juvéniles d'individus de la macrofaune, mais nous considérerons ici sous la désignation de

« méiofaune » le compartiment constitué de la méiofaune permanente (à Brouage : nématodes et copépodes en majorité), à l'exclusion des grands protozoaires, regroupés dans un compartiment à part, mais qui, sur des critères de taille, pourraient rentrer dans ce compartiment.

Micro- : le préfixe micro- désigne les individus de taille comprise entre 20 et 100 μm , sauf cas contraire précisé dans le texte.

Modèle *a priori* (analyse inverse) : ou modèle conceptuel. Il s'agit de la base du calcul de l'analyse inverse. C'est un graphe orienté où les nœuds sont les compartiments identifiés pour le système et les flux les mouvements de matière considérés comme plausibles entre ces derniers.

Modèle : le terme de « modèle » peut être assez vaste. D'une manière générale, une modélisation mathématique met en œuvre des paramètres qui permettent l'évaluation de variables. Ici, nous désignerons sous l'appellation de « modèle » la représentation du réseau trophique sous forme de compartiments reliés par des flux orientés, quantifiés ou non. Dans la quantification des ces flux, variables du modèle quantifié, les paramètres qui permettent leur évaluation sont constitués par les différentes données intégrées dans les contraintes. Le terme de simulation désignera les différentes versions de ce modèle, en fonction de variations imposées aux paramètres.

Nano : le préfixe nano- désigne les individus de taille comprise entre 2 et 20 μm , sauf cas contraire précisé dans le texte.

Necton : ce terme désigne l'ensemble des êtres vivants de la colonne d'eau qui peuvent se déplacer dans la colonne d'eau et donc s'affranchir des courants, dans une certaine mesure.

Néritique : la province néritique désigne la zone littorale jusqu'à la limite du plateau continental, c'est-à-dire à la rupture de pente ou talus continental qui entame la zone océanique. La plupart des données issues de la littérature utilisées pour contraindre le modèle viennent d'études menées dans la limite de cette zone.

Niveau trophique : les compartiments d'une communauté se répartissent, selon leurs sources de nourritures, en niveaux trophiques. Le schéma de la chaîne alimentaire place au premier niveau trophique les producteurs primaires. Les individus qui se nourrissent sur les producteurs primaires, les herbivores, sont les consommateurs primaires, ils sont au niveau trophique II. Les carnivores, au niveau trophique III, se nourrissent des herbivores, ce sont des consommateurs secondaires. Et ainsi de suite. Par convention, on place aussi les détritus au premier niveau trophique, et les détritivores sont donc au niveau II. Dans un réseau trophique, les relations sont plus complexes, du fait de la

diversité des sources alimentaires, et les compartiments du réseau se voient attribuer des niveaux trophiques non-entiers, et sont répartis sur de fictifs niveaux trophiques entiers, toujours sur la base des producteurs primaires et détritus placés au niveau I.

Paramètre : voir « modèle ».

Pélagique : le domaine pélagique est celui de la colonne d'eau, par opposition au domaine benthique. Les êtres vivants qui le peuplent sont regroupés sous l'appellation de pelagos.

Phototrophe : ce terme désigne les espèces qui utilisent la lumière comme source d'énergie.

Phytoplancton : ce terme désigne l'ensemble des espèces végétales du plancton. En tant que compartiment pour le modèle en analyse inverse, il s'agira de l'ensemble des organismes autotrophes de la colonne d'eau, la seule évaluation de la biomasse de ce compartiment étant basé sur la concentration en Chlorophylle a de la colonne d'eau.

Plancton : ce terme désigne l'ensemble des êtres vivants de la colonne d'eau qui ne se déplacent pas activement dans la colonne d'eau, à l'exception de certains mouvements verticaux, et à la différence du necton. Ce groupe rassemble aussi bien des végétaux (phytoplancton) que des animaux (zooplancton)

Population : groupe d'individus d'une même espèce vivant dans une aire géographique donnée à un moment précis. Les populations de différentes espèces aux caractéristiques proches seront regroupées pour le modèle de réseau trophique en compartiments.

Production : quantité de matière produite par un compartiment : il s'agit de l'augmentation de biomasse, certes, mais aussi de tout ce qui a été transféré aux prédateurs du compartiment ainsi que de la mortalité naturelle. Les taux de croissance trouvés dans la littérature conduisent sans doute, malgré les facteurs correctifs apportés, à des sous estimations de cette valeur. Pourtant, c'est bien souvent ce dont nous disposons et les analyses de sensibilité doivent permettre de contrôler l'influence de ces facteurs sur le résultat.

Protiste : il est difficile de donner une définition absolue et générale du règne des protistes. Ce nom fait référence aux premiers eucaryotes (*protos* (gr) = ancien), et les protistes sont généralement des êtres unicellulaires. Cependant, certains vivent en colonie, et d'autres peuvent même avoir une organisation pluricellulaire (comme certaines algues). Les protistes ont en général un métabolisme aérobie, mais certains peuvent évoluer dans un environnement anaérobie, ou, s'ils n'ont pas de mitochondries, pratiquer le mutualisme avec des bactéries aérobies. Leurs modes de nutrition possibles sont variés : certains sont autotrophes (on peut alors parler d'algues), d'autres sont hétérotrophes (on parle alors de protozoaires), mais d'autres peuvent être mixotrophes et tirer leur énergie à la fois de leur

nourriture et de la lumière grâce à leurs chloroplastes ou à ceux qu'ils auront ingérés avec des cellules végétales. Enfin, les protistes fongiformes utilisent l'absorption.

Protozoaire : ce terme signifie littéralement « les premiers animaux ». On l'utilise pour désigner les protistes qui vivent en ingérant leur nourriture : un mode de vie plutôt animal. Ces hétérotrophes recherchent activement leur nourriture parmi les bactéries, les autres protistes et les détritiques.

Réseau trophique : tout écosystème présente une structure trophique, c'est-à-dire un ensemble de relations alimentaires qui détermine la circulation de l'énergie et celle de la matière dans les cycles biogéochimiques. Ainsi, le réseau trophique est constitué de l'ensemble des relations à caractère alimentaire entre les individus d'un écosystème, incluant les rejets : respiration, fécès et excrétion. La production autotrophe est matérialisée par un flux d'importation de l'extérieur à l'écosystème. Mise à part la respiration, les autres termes d'exportation vers l'extérieur de l'écosystème sont en général constitués du matériel non consommé, et de la production des prédateurs supérieurs, qui n'ont pas de prédateur. L'unité utilisée pour quantifier les échanges entre compartiments d'un réseau trophique peut être l'énergie, la biomasse (plus rare), ou un élément de référence, comme le carbone ou l'azote. L'unité temporelle est généralement l'année, sur laquelle l'écosystème est considéré comme étant à l'équilibre, ou la journée. Dans le cas présent, le Carbone a été choisi, car il présente l'avantage d'être souvent utilisé, et d'être un bon équivalent avec l'énergie. Enfin, la définition a été élargie pour inclure dans le réseau les relations physiques entre les compartiments de l'écosystème qui se correspondent ou non.

Seston : ce terme désigne l'ensemble du matériel de la colonne d'eau, vivant et inerte. Il est souvent employé au sens de matériel inerte seulement, et c'est dans cette dernière acceptation qu'il est utilisé dans tout le présent ouvrage.

Simulation : d'une manière générale, une simulation désigne l'exécution d'un calcul de modèle mathématique

Taux de croissance (P/B) : ces taux trouvés dans la littérature m'ont servi à évaluer la production de différents compartiments, dans le cas où leur biomasse était connue. Ils conduisent sans doute à une sous-évaluation de la production des compartiments et doivent donc faire l'objet d'analyses de sensibilité.

Taux de production : il s'agit du rapport Production annuelle / Biomasse moyenne annuelle d'un individu, ou plus généralement d'une population donnée. Ce rapport est soumis à l'erreur évoquée concernant les évaluations des productions.

Transect atelier : il s'agit du transect utilisé pour la plupart des mesures effectuées sur la vasière de brouage. Il traverse la vasière selon un axe perpendiculaire au rivage, du haut de l'estran jusqu'à l'intérieur de la zone de concessions abandonnées.

Ultra- : ce préfixe désigne les espèces de taille inférieure à 5 μm , notamment les bactéries et certaines espèces de flagellés dans la colonne d'eau (qui seront intégrées aux nanoflagellés en général).

Variable : voir « modèle ».

Zooplancton : il s'agit de l'ensemble des espèces animales du plancton. Il peut être subdivisé en fonction de ses caractéristiques physiologiques (certains éléments sont autotrophes ou hétérotrophes, voire présentent les deux caractéristiques possibles), de la taille des individus (microzooplancton, mesozooplancton, macrozooplancton), ou de son caractère permanent ou temporaire. Certaines espèces, en effet, ont un stade larvaire planctonique, puis des stades juvénile et adulte benthiques. Dans le modèle présenté ici, nous considérons deux compartiments de zooplancton : le mesozooplancton (principalement des copépodes) au sens large, qui inclura aussi le microzooplancton constitué des juvéniles des espèces du mesozooplancton, et les protozoaires pélagiques hétérotrophes (principalement des nanoflagellés et des ciliés). Les protozoaires autotrophes n'ont pas été recensés dans le bassin de Marennes-Oléron, et seraient à inclure au compartiment désigné sous le terme de phytoplancton pour le moment, mais qui devrait inclure à terme l'ensemble des organismes autotrophes de la colonne d'eau.

Abstract

In order to better understand the functioning of the Brouage intertidal mudflat (Marennes-Oléron Basin, France), its carbon-based trophic web has been modelled and analyzed. The food-web building is based on the 4 step method of Inverse Analysis: 1) conceive an *a priori* model as the graph of compartments (nodes) between which exist fluxes of material (vertices). These vertices are the unknowns for the problem; 2) gather all the existing knowledge about the ecosystem and translate it into linear equations and inequalities involving the fluxes; 3) complete this set of data by common knowledge on the behaviour of the compartments and translate it into inequalities, 4) solve the obtained linear system under the parsimony principle to find a unique solution vector. The food-web analysis is based on

The first purpose of this work was a methodological one: inverse analysis method has been adapted to consider the seasonal and spatial variability of the temperate ecosystem: two seasons have been coupled in the computation and the area has been divided into three geographical zones along a cross-shore gradient. Hence, two types of physical exchanges are involved: the benthic-pelagic ones and the advection ones. Statistical results can also be obtained by coupling Monte Carlo methods to Inverse Analysis. To study the obtained networks, new indices based on Markov Chains take delay into account in describing integrative transfers of material between compartments. This lets emerge the systems' properties that are not obvious at first sight and emphasizes the role of peculiar components.

The second purpose was to apply such methods to the Brouage mudflat ecosystem in order to better understand its functioning. As the knowledge and methods evolve, various food webs were computed and analyzed with the help such indices and existing ones. Sensitivity analyses allow to point at the most crucial lacks of knowledge, which can orientate future field research. New data would improve the quality of the model in two ways: one the one hand, they would validate or invalidate the outcomes and on the other hand, they would give useful information to better constrain some of the black boxes and most uncertain fluxes, especially the advection and vertical flows.

The main results of the study show a strongly seasonal system in which benthic and pelagic components are linked with intensity. The system is driven by its high local benthic primary production, but also depends on imports from the basin. Each of the 3 geographic zones has a peculiar functioning. The central zone corresponds to the classical description of European intertidal mudflats: very productive, it can feed the other regions. It is a production zone. The upper part is less productive but is fed by the middle one *via* the water column and can be exploited by shorebirds. It is a degradation zone (material is transformed for less qualitative). The lower part strongly depends on the basin imports for its functioning, as the cultivated bivalves act as a pump for pelagic material of which a great part is deposited under the cultivation structures (oyster racks or mussels "bouchots"). It is a transformation zone.

Key Words

Inverse Analysis, Food Web, Intertidal Mudflat, Network Analysis, Markov Chains, Monte Carlo, Static Model, Dynamic Model, Seasonality, Box Model, Brouage Mudflat.

Résumé

Un double objectif (méthodologique et appliqué) a été visé par une modélisation du réseau trophique de la vasière de Brouage (Bassin de Marennes Oléron, France) à l'aide de l'analyse inverse, et son étude à l'aide de l'analyse des réseaux. L'Analyse Inverse permet en effet de reconstruire l'ensemble du réseau à partir de données éparées, le problème du manque de données étant récurrent en Ecologie.

Au plan méthodologique, l'analyse inverse a été adaptée à la prise en compte des caractères saisonnier et spatialement hétérogène d'un écosystème tempéré de zone intertidale : deux saisons ont ainsi été couplées et la vasière a été considérée le long d'un transect perpendiculaire au rivage et divisé en trois zones spatiales. Deux types de flux physiques interviennent donc : les flux verticaux de dépôt et remise en suspension, et les flux d'advection *via* la colonne d'eau. Des pistes d'amélioration et de nouvelles méthodes sont proposées. Un résultat sous forme statistique peut être obtenu en couplant l'utilisation de méthodes de Monte Carlo à l'analyse inverse pour la construction des réseaux trophiques. Les moyens d'étude des modèles ont été enrichis par la mise au point d'indices issus de la construction de chaînes de Markov et prenant en compte le caractère temporel des transferts de matière entre compartiments. Enfin, la transformation mathématique du modèle statique pour une étude dynamique de la stabilité de l'équilibre décrit est abordée.

Plusieurs modèles ont été construits au cours de l'évolution des méthodes et de l'acquisition de connaissances sur le site. Des méthodes d'analyses existantes et d'autres mises au point dans le cadre de cet ouvrage ont été appliquées aux réseaux obtenus afin de faire émerger les propriétés du fonctionnement de la vasière et de souligner le rôle de certains compartiments. Des analyses de sensibilité permettent d'évaluer la robustesse des résultats et d'orienter les recherches futures en mettant en évidence les manques les plus cruciaux. Des données supplémentaires, notamment concernant les foraminifères benthiques, le zooplancton ou les mouvements verticaux du microphytobenthos permettront de fournir de meilleures contraintes et de valider (ou non) les résultats obtenus.

Les principaux résultats montrent un système au fort caractère saisonnier dont les compartiments benthiques et pélagiques sont très liés. La production primaire benthique locale est un moteur important, mais qui ne suffirait pas à suppléer l'indispensable importation de matériel détritique. Le découpage de la vasière en trois zones fait apparaître les particularités de chacune. La zone centrale correspond à la description classique des « vasières intertidales européennes » : très productive, elle peut alimenter les autres régions. C'est une zone de production et d'exportation. La partie supérieure est moins productive et reçoit de la matière de la zone de milieu d'estran *via* la colonne d'eau. Sa production secondaire peut alors être exploitée par les limicoles, nombreux en hiver. C'est une zone de dégradation et d'exportation. Le bas d'estran dépend fortement des importations extérieures, « pompées » par les bivalves cultivés qui sont ainsi directement responsables d'une forte sédimentation sous les structures mytilicoles et ostréicoles. C'est une zone de transformation.

Mots Clefs

Analyse Inverse, Réseau Trophique, Vasière Intertidale, Analyse des Réseaux, Chaînes de Markov, Monte Carlo, Modèle Statique, Modèle Dynamique, Saisonnalité, Modèle en boîtes, Vasière de Brouage

Université de la Rochelle
THESE DE DOCTORAT
Pour obtenir le grade de DOCTEUR

Delphine LEGUERRIER

**Construction et étude d'un modèle de réseau trophique de la
vasière de Brouage (Bassin de Marennes-Oléron, France).**

**Prise en compte de la saisonnalité et des échanges physiques pour
la synthèse constructive des connaissances sur une zone intertidale
d'une région tempérée.**

Volume II : Annexes

Table des Matières

Annexes A

Données utilisées pour la construction des modèles de réseaux trophiques. Détails des calculs.

<u>ANNEXE A0 : ZONES ET DEBITS.</u>	3
<u>ANNEXE A1 : PRODUCTEURS PRIMAIRES.</u>	6
A1-A : PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE	6
A1A-BIS : RESULTATS DE MODELES	6
A1-B : PRODUCTION PRIMAIRE PELAGIQUE	9
<u>ANNEXE A2 : BACTERIES</u>	11
A2-A : BACTERIES PELAGIQUES	11
A2-B : BACTERIES BENTHIQUES	13
<u>ANNEXE A3 : PROTOZOAIRES</u>	14
A3-A: DANS LA COLONNE D'EAU	14
A3-B: DANS LE SEDIMENT	14
<u>ANNEXE A4 : DEVENIR DE LA PRODUCTION BACTERIENNE PELAGIQUE</u>	15
<u>ANNEXE A5 : MEIOFAUNE</u>	17
<u>ANNEXE A6 : ZOOPLANCTON</u>	20
<u>ANNEXE A7 : MACROFAUNE NON CULTIVEE</u>	21
<u>ANNEXE A8 : CONCHYLICULTURE</u>	26
A8A: OSTREICULTURE	26
A8B: MYTILICULTURE	27
<u>ANNEXE A9 : POISSONS</u>	28
<u>ANNEXE A10 : OISEAUX</u>	41

Annexes B

Indices obtenus à l'aide des chaînes de Markov sur les réseaux trophiques annuels

<u>ANNEXE B1: MODELE BR20.</u>	<u>49</u>
<u>ANNEXE B2: MODELE BR16.</u>	<u>50</u>
<u>ANNEXE B3: MODELE AIG.</u>	<u>51</u>

Annexes C

Analyses de stabilité des modèles dynamiques obtenus à partir des modèles à l'équilibre.

<u>ANNEXE C1: MODELE BR20.</u>	<u>53</u>
<u>ANNEXE C2: MODELE BR16.</u>	<u>57</u>
<u>ANNEXE C3: MODELE AIG.</u>	<u>61</u>

Annexes D

Etude des corrélations entre indices de l'analyse des réseaux

<u>ANNEXE D1: MATRICES DE DEPART.</u>	<u>66</u>
<u>ANNEXE D2: MATRICES DES CORRELATIONS.</u>	<u>68</u>
<u>ANNEXE D3: MATRICES DES VECTEURS PROPRES.</u>	<u>71</u>
<u>ANNEXE D4: MATRICES SITES DANS LA BASE DES VECTEURS PROPRES</u>	<u>73</u>

Annexes E

Traduction des données en équations pour le modèle en 3 zones et 2 saisons. Résultats obtenus.

<u>ANNEXE E1 : BIOMASSES DES COMPARTIMENTS</u>	<u>76</u>
<u>ANNEXE E2 : CONTRAINTES DU MODELE</u>	<u>78</u>
<u>ANNEXE E3 : RESULTATS DU MODELE</u>	<u>83</u>
<u>ANNEXE E4 : RESULTATS DU MODELE</u>	<u>87</u>

Annexes F

Articles (texte intégral) et communications (liste)

<u>PUBLICATIONS</u>	<u>92</u>
<i>Marine Ecology - Progress Series, Vol. 246: 17-37, 2003</i>	93
<i>Marine Ecology – Progress Series, Vol 273: 147-162, 2004</i>	115
<i>Soumis à Marine Ecology – Progress Series, 2004, en cours de correction</i>	136
<i>Accepté par Ecological Modelling, 2005</i>	201
<u>PARTICIPATION A DES FORMATIONS/WORKSHOPS (LISTE)</u>	<u>254</u>
<u>COMMUNICATIONS/POSTERS (TITRES)</u>	<u>255</u>

Annexes A

Données utilisées pour la construction des modèles de réseaux trophiques. Détails des calculs.

<u>ANNEXE A0 : ZONES ET DEBITS.</u>	3
<u>ANNEXE A1 : PRODUCTEURS PRIMAIRES.</u>	6
A1-A : PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE	6
A1A-BIS : RESULTATS DE MODELES	6
A1-B : PRODUCTION PRIMAIRE PELAGIQUE	9
<u>ANNEXE A2 : BACTERIES</u>	11
A2-A : BACTERIES PELAGIQUES	11
A2-B : BACTERIES BENTHIQUES	13
<u>ANNEXE A3 : PROTOZOAIRES</u>	14
A3-A: DANS LA COLONNE D'EAU	14
A3-B: DANS LE SEDIMENT	14
<u>ANNEXE A4 : DEVENIR DE LA PRODUCTION BACTERIENNE PELAGIQUE</u>	15
<u>ANNEXE A5 : MEIOFAUNE</u>	17
<u>ANNEXE A6 : ZOOPLANCTON</u>	20
<u>ANNEXE A7 : MACROFAUNE NON CULTIVEE</u>	21
<u>ANNEXE A8 : CONCHYLICULTURE</u>	26
A8A: OSTREICULTURE	26
A8B: MYTILICULTURE	27
<u>ANNEXE A9 : POISSONS</u>	28
<u>ANNEXE A10 : OISEAUX</u>	41

Annexe A0 : Zones et débits.

La vasière a été découpée en trois zones parallèles au rivage. Les valeurs de débits dans cette annexe, comme de biomasses et de flux dans les suivantes, sont données pour une section moyenne de 1 m.

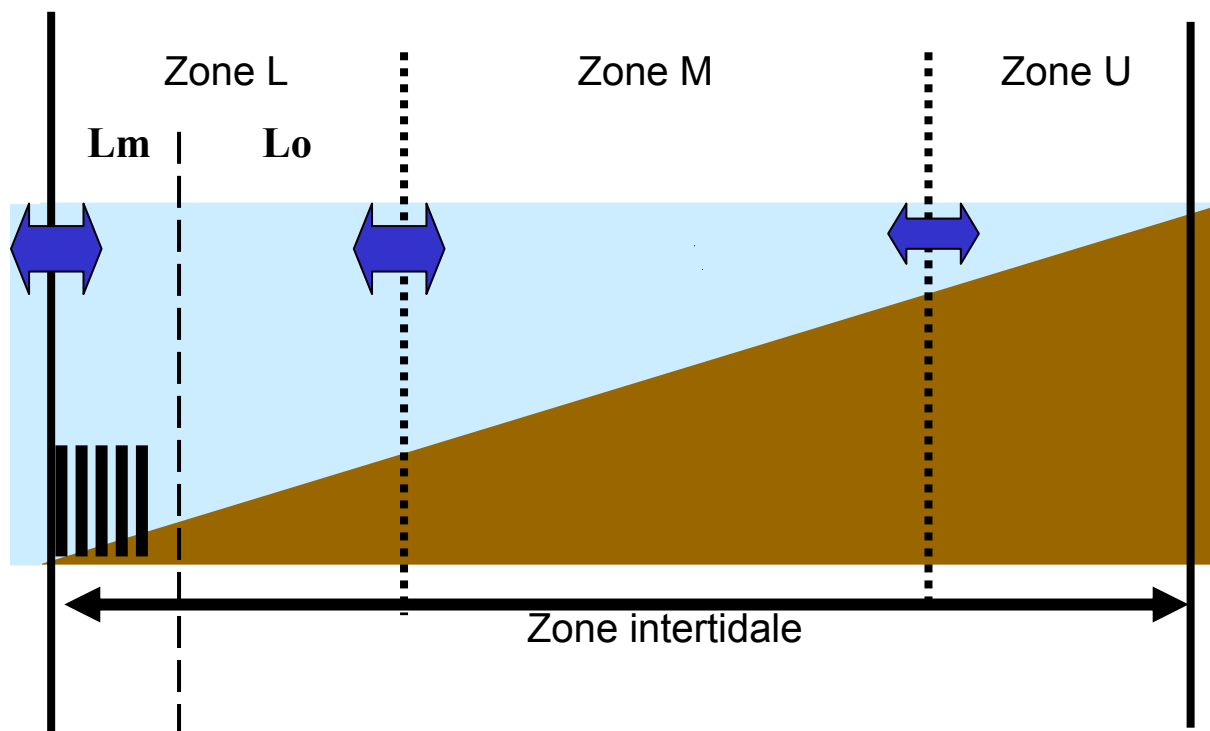


Figure A0-1 : présentation des zones de découpage de la vasière. La zone L est sous-découpée en « Lm » (500 mètres recouverts de bouchots) et « Lo » (1000 mètres recouverts de crassats).

code de la zone	L (lower)	M (middle)	U (upper)
longueur de la zone (m) = surface de la zone (m ²)	1 500	2000	1000
pondération	33%	44%	22%
description	bas d'estran	zone médiane	schorre

Tableau A0-1 : description des zones utilisées pour le modèle spatial de Brouage, composition relative utilisée pour les moyennes pondérées (modèle de mètre carré moyen). Remarque : la zone de bas d'estran est en fait composée de deux zones : 500 m d'estran recouvert de bouchots, puis 1000 m recouverts de crassats.

	débits vers l'aval (m ³)		
	BMO → L	L → M	M → U
janvier	494 628.67	184 834.03	3 886.92
février	463 775.33	177 951.52	5 698.11
mars	512 195.36	197 939.62	6 996.96
avril	489 983.43	188 676.08	6 613.14
mai	497 791.80	188 676.08	5 018.72
juin	477 856.82	178 177.47	3 791.73
juillet	488 480.43	182 101.39	4 110.48
août	497 860.56	189 779.06	5 494.12
septembre	492 583.45	190 423.38	6 514.90
octobre	506 542.79	194 658.14	6 198.13
novembre	475 984.86	179 425.28	4 351.55
décembre	489 047.50	182 299.51	3 407.99

Tableau A0-2 : débits mensuels entre les zones (calculés sur la base du modèle dynamique de A. Van Houtte (2001)). BMO désigne le bassin de Marennes-Oléron.

	Volume (m ³)	Hauteur (m)	Temps d'exondation diurne (h)	Débits vers l'amont (m ³)
saïson 1: jour 74 à jour 287				
1 = lower	3 521.40	2.25	203.17	<i>B -> L</i> 3 434 537.74
2 = middle	1 108.68	0.55	1 347.94	<i>L -> M</i> 1 301 654.49
3 = upper	11.36	0.01	2 468.83	<i>M -> U</i> 35 072.55
saïson 2: jour 288 à 73				
1 = lower	3 528.65	2.26	151.85	<i>B -> L</i> 2 491 195.91
2 = middle	1 127.22	0.56	959.97	<i>L -> M</i> 945 980.10
3 = upper	12.57	0.01	1 760.48	<i>M -> U</i> 27 252.42

Tableau A0-3 : calculs relatifs aux saïsons : volume moyen, hauteur moyenne et temps moyen d'exondation diurne pour les deux saïsons.

vol: m ³	L	M	U
s1	3 521.40	1 108.68	11.36
s2	3 528.65	1 127.22	12.57
janvier	3 517.71	1 098.63	8.60
février	3 533.31	1 141.36	14.66
mars	3 534.14	1 138.64	16.59
avril	3 533.09	1 133.38	15.90
mai	3 519.96	1 111.97	10.87
juin	3 518.14	1 108.20	7.96
juillet	3 514.29	1 092.81	9.13
août	3 523.36	1 107.66	13.08
septembre	3 531.60	1 129.60	16.02
octobre	3 529.79	1 129.49	14.07
novembre	3 521.32	1 104.61	9.57
décembre	3 520.37	1 102.03	6.59

Tableau A0-4 : volume d'eau moyen de chaque zone pour chaque mois

CONCENTRATIONS : gC.m⁻³

	source : RAZLEC Gouletquer 1989		RAZLEC	JC Auguet, comm pers	E Marquis, comm pers	Sautour1993			
	POM	POC	PHY	DOC	bac	pmic		zooplancton	
						min	max	min	max
janvier	17.037	1.886	0.083	1.499	0.056				
février	16.764	0.733	0.085	1.179	0.033				
mars	54.987	2.454	0.252	1.055	0.048				
avril	12.551	0.872	0.160	1.328	0.102	0.005	0.011		
mai	8.491	0.573	0.273	1.287	0.053			0.025	0.037
juin	24.876	0.971	0.272	1.247	0.095				
juillet	11.611	0.250	0.226	1.096	0.137				
août	11.000	0.310	0.197	1.103	0.207				
septembre	12.083	0.335	0.171	1.065	0.206				
octobre	13.694	2.111	0.167	1.403	0.161				
novembre	15.945	0.595	0.115	1.740	0.116				
décembre	21.264	1.546	0.099	1.298	0.125				

DEBITS : gC.saison⁻¹ pour une section de 1m

saison 1	3 375 985.38	903 488.47	5 004 477.02	541 509.49	24 495.86	51 834.53	114 578.38	170 152.76
saison 2	4 218 613.26	352 665.74	4 099 782.73	257 191.06				

Tableau A0-5 : concentrations dans le bassin de Marennes Oléron (sauf pour le microzooplancton : mesures effectuées dans le Golfe de Gascogne) et calcul des inputs saisonniers.

Concentrations en COP: Galois et al. 2000		
	gC/m ²	KgC/zone
L	62.50	93.75
M	80.05	160.10
U	72.50	72.50
Dont 40% de COD (Feuillet-Girard et al. 1994)		
	gC/m ²	KgC/zone
L	25.03	37.54
M	32.06	64.11
U	29.03	29.03
Sédimentation: 1 cm par an		
	gC/m ² /an	KgC/zone/an
L	87.53	131.29
M	112.11	224.21
U	101.53	101.53

Tableau A0-6 : concentration du premier centimètre de sédiments en matière organique pour la vase de Brouage et quantités par zone. Déduction de l'accumulation annuelle par zone.

Sédimentation: 1 cm par an			
10 l de sédiment = 13.25 Kg (Fichet comm. pers.)			
50% hum, 10% MO (mesure de perte au feu, Fichet, comm. pers.), 50% C			
0.33 KgC.m ⁻² : +/- 10% pour M et U, -10%/+50% pour L			
KgC.zone ⁻¹ .an ⁻¹	L	M	U
minimum	447.2	596.3	231.9
maximum	745.3	728.8	364.4
Sédimentation: Feuillet-Girard et al. 1994			
flux en KgC.m ⁻² .an ⁻¹ , obtenus par bilan:			
	sédim	r. ssp:	accum
témoin	2.3	2.2	0.1
sous parcs	29.8	29.2	0.6
soit par zone KgC.zone-1.an-1			
	L	M	U
400	200	150	

Tableau A0-7 : calculs de la sédimentation annuelle sur les trois zones de la vase de Brouage. (Abréviations : hum : humidité, C : carbone, sédim : sédimentation, r. ssp : remise en suspension, accum : accumulation)

Annexe A1 : Producteurs Primaires.

A1-a : Production primaire benthique

Modèle de production primaire (Blanchard et al. 1996):

$$P_{\max}(T) = P_{MAX} \left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} \right)^{\beta} \cdot e^{\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{opt}} - 1}; P(T) = S_{\max} \cdot P_{\max}(T)$$

Valeur des paramètres (Blanchard et al. 1997) :

	P _{MAX} (µgC.µgChla ⁻¹ .h ⁻¹)	T _{max} (°C)	T _{opt} (°C)	β
sept-95	5.81	38.18	25.29	1.76
déc-95	3.04	34.91	25.38	1.03
avr-96	11.18	42.28	24.76	3.9
juin-96	7.56	38.08	23.01	2.07

Tableau A1a-1 : valeurs des paramètres du modèle de productivité primaire du microphytobenthos (Blanchard et al. 1997).

Production primaire microphytobenthique par zone et par saison (couplage des deux modèles précédents et du modèle hydrodynamique présenté en annexe E1):

	zone L	zone M	zone U
s1	135.87	582.02	148.45
s2	25.82	106.14	32.99

Tableau A1a-2 : résultats du calcul de la production primaire du microphytobenthos (basée sur le modèle de Blanchard et al. (1996) et tenant compte de la température à la surface de la vase (modèle : Guarini et al., 1997). Remarque : le calcul a été corrigé d'un facteur multiplicatif de 67% sur la zone intermédiaire, « M », pour tenir compte du fait que seules les banquettes sont productives. Les zones sous les bouchots étant considérées comme non productives, l'intégration des résultats de modèles a été faite pour la partie supérieure de la zone de bas d'estran, « L », sur 1000 mètres.

A1a-bis : Résultats de modèles

Cette annexe présente les résultats des différents modèles de hauteur d'eau, température de la vase, et de leur couplage avec celui de la production primaire benthique.

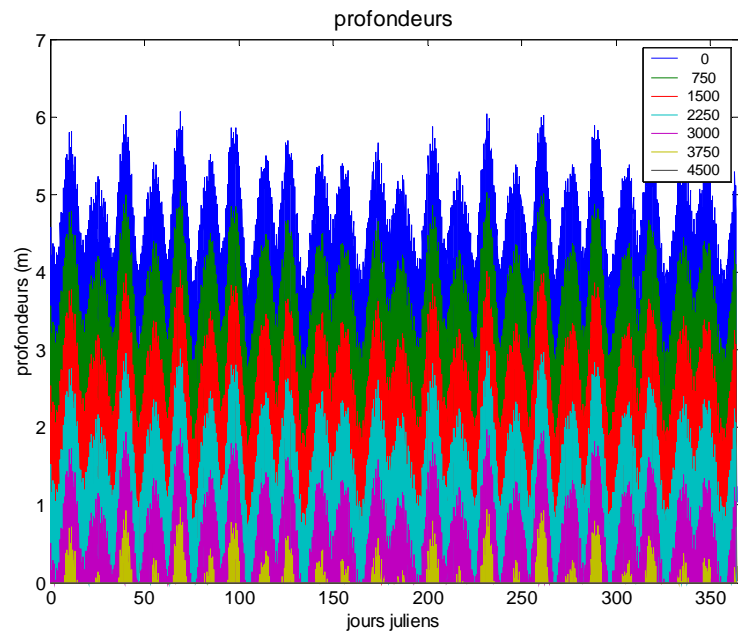


Figure A1a-1 : Hauteurs d'eau en différents points (repérés par leur distance au bas d'estran), au cours du temps.

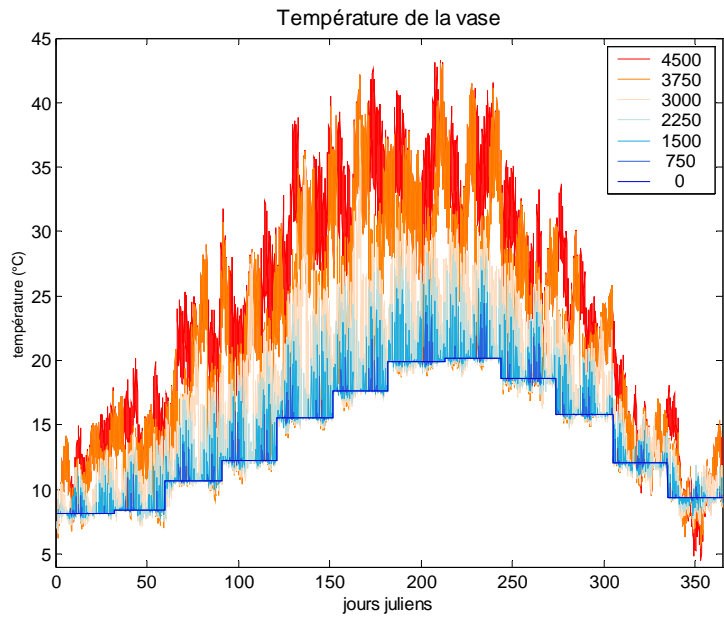


Figure A1a-2 : Température à la surface de la vase en différents points.

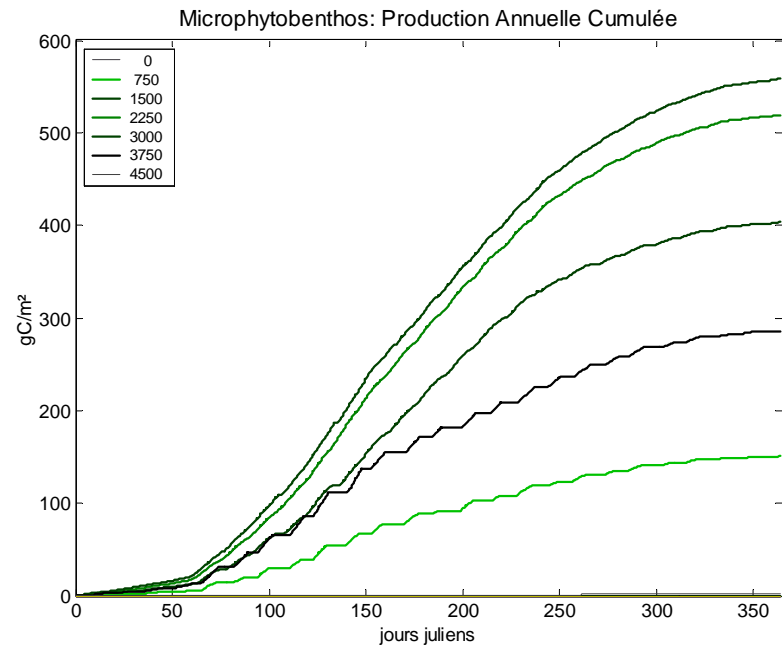


Figure A1a-3 : Cumul de la production microphytobenthique en différents points 'repérés par leur distance au bas d'estran)

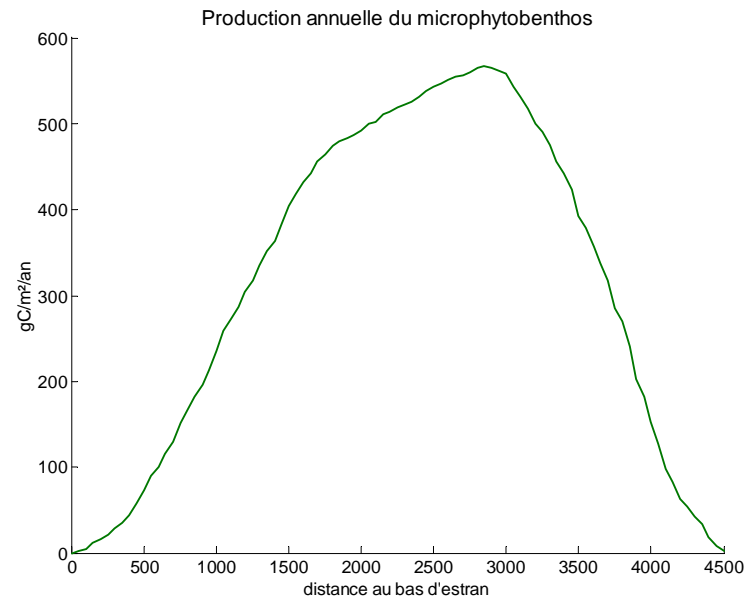


Figure A1a-4 : Productions annuelles cumulées en fonction de la distance au bas d'estran

production mensuelle

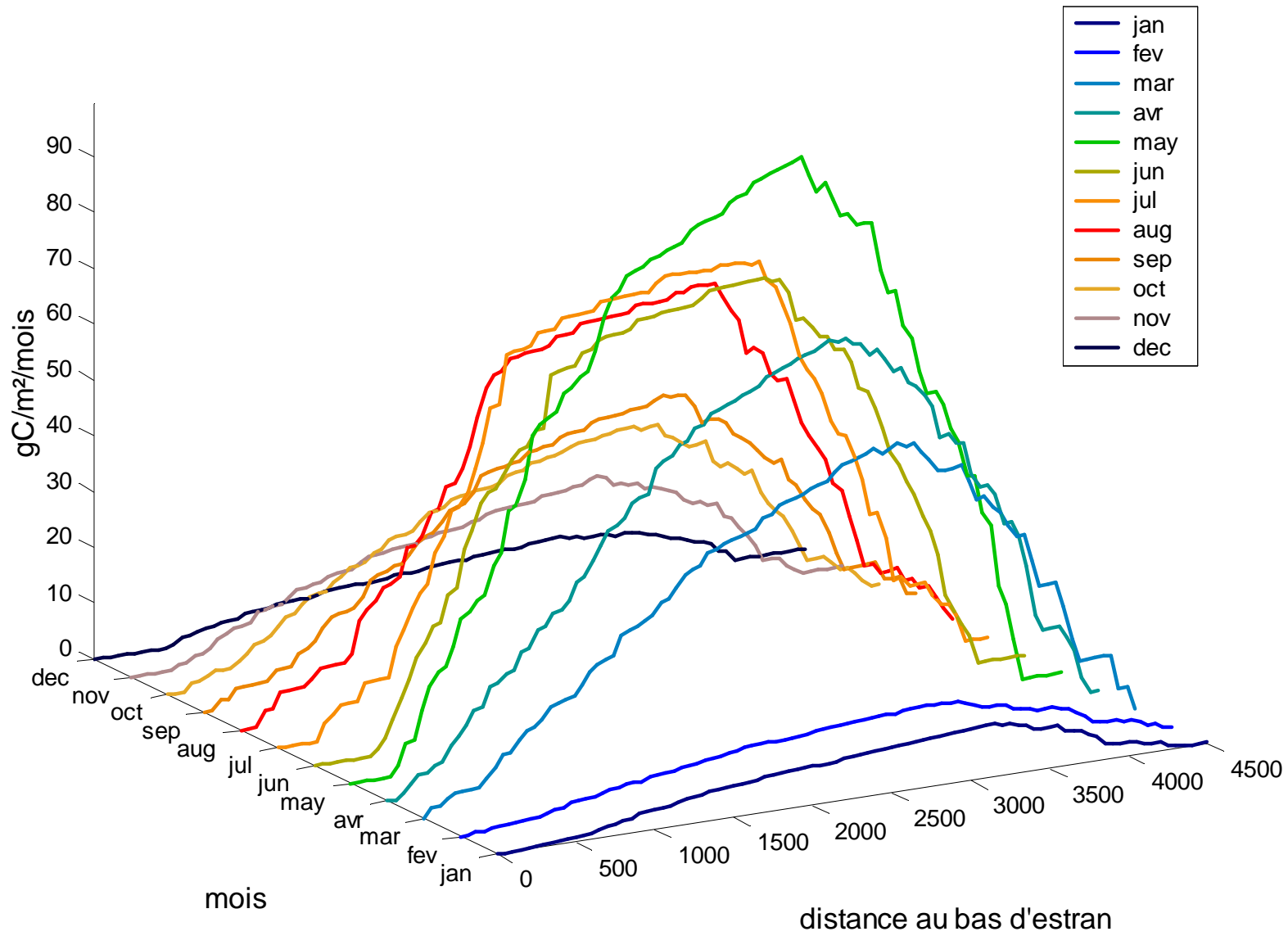


Figure A1a-5 : Productions mensuelles cumulées en fonction de la distance au bas d'estran.

A1-b : Production primaire pélagique

	Chla $\mu\text{g.L}^{-1}$	Carbone gC.m^{-3}
janvier	1.650	0.083
février	1.699	0.085
mars	5.045	0.252
avril	3.203	0.160
mai	5.453	0.273
juin	5.439	0.272
juillet	4.524	0.226
août	3.942	0.197
septembre	3.425	0.171
octobre	3.348	0.167
novembre	2.308	0.115
décembre	1.978	0.099

Tableau A1b-1 : concentrations en phytoplancton dans le bassin de Marennes-Oléron (données : base « RAZLEC », 1977-2000, moyennées par mois). La conversion utilisée pour le passage de Chlorophylle a en carbone est : $C/\text{Chla} = 50$.

$\text{gC.m}^{-2}.\text{saïson}^{-1}$	chenal	Point 4	Point 3	Point 2	Point 1
saïson 1	22.619	19.577	12.873	9.369	4.903
saïson 2	4.141	3.780	2.570	1.974	1.083

Tableau A1b-2 : calcul de la production primaire du phytoplancton en 5 points de la zone de Brouage (données : résultats de modèle, Struski, com pers)

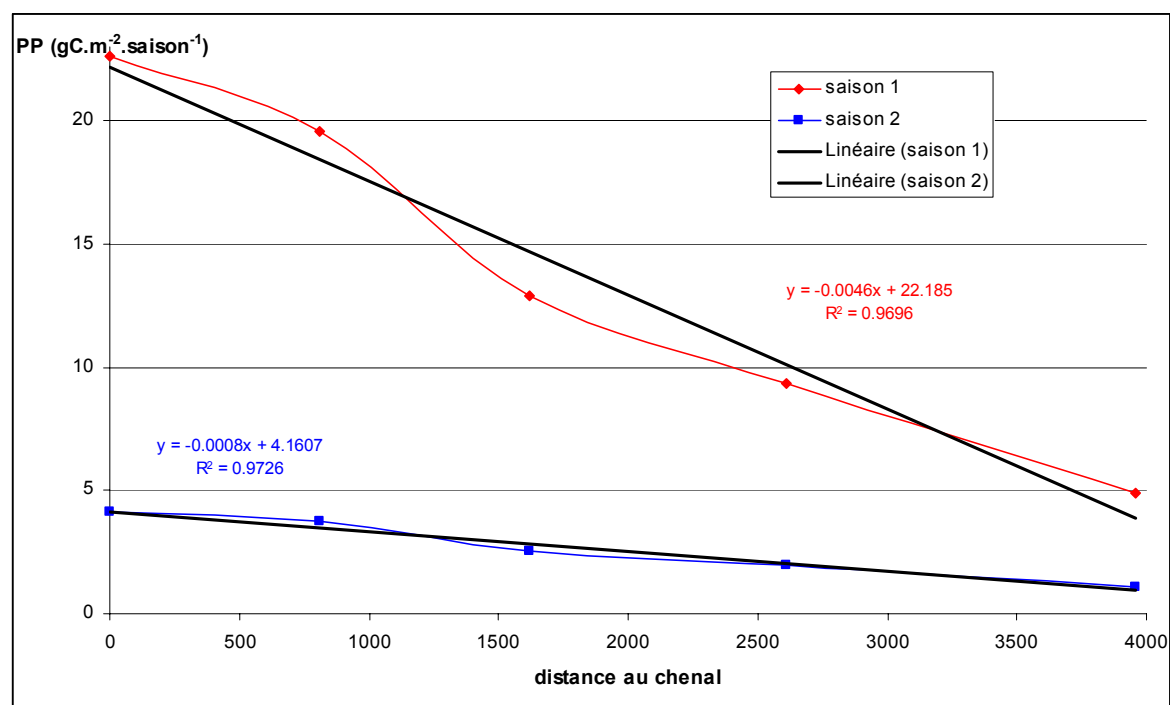


Figure A1b-1 : évolution de la production primaire phytoplanctonique calculée en fonction du niveau d'estran et régression linéaire (données : C Struski, résultats de modèle)

	saïson 1	saïson 2	
zone L	28 895.92	5 342.32	
zone Lm	10 750.46	1 973.79	
zone Lo	18 145.46	3 368.53	gC.zone ⁻¹ .saïson ⁻¹
zone M	22 869.10	4 420.85	
zone U	4 723.64	1 052.32	
total:	56 488.66	10 815.48	gC.vasière ⁻¹ .saïson ⁻¹
par m² (total / 4500)	12.55	2.40	gC.m ⁻² .saïson ⁻¹
par an	14.96		gC.m ⁻² .an ⁻¹

Tableau A1b-3 : calcul de la production primaire par zone (à l'aide de la régression linéaire exposée en Figure B1-1)

Annexe A2 : Bactéries

A2-a : Bactéries pélagiques

données communiqués le 20.05.04

	COD mgC.L ⁻¹	bactéries cell.mL ⁻¹
avr-02	1.679	5 040 357
juin-02	1.247	3 960 000
juil-02	1.096	4 794 167
août-02	1.103	7 230 667
sept-02	1.065	7 223 333
nov-02	1.740	4 045 556
déc-02	1.298	4 381 667
janv-03	1.499	1 945 118
févr-03	1.179	1 145 833
mars-03	1.055	1 668 333
avr-03	0.977	2 071 667
mai-03		1 870 000
juin-03		2 701 080

conversion: 28.562 fgC.cell-1 pour les bactéries

	COD gC.m ⁻³	bactéries gC.m ⁻³
janvier	1.499	0.056
février	1.179	0.033
mars	1.055	0.048
avril	1.328	0.102
mai	1.287	0.053
juin	1.247	0.095
juillet	1.096	0.137
août	1.103	0.207
septembre	1.065	0.206
octobre	1.403	0.161
novembre	1.740	0.116
décembre	1.298	0.125
<hr/>		
mars	1.055	0.048
saison 1	1.194	0.129
octobre	1.403	0.161
saison 2	1.389	0.087

Tableau A2a-1 : concentration en COD (Carbone Organique Dissout) et bactéries au large de l'île d'Aix (JC Auguet comm pers). Conversion pour les bactéries : 28.56 fgC/cellule (Trousselier et al. 1997)

données communiquées le 11.08.04

	Production ($\mu\text{gC.l}^{-1}.\text{j}^{-1} = \text{mgC.m}^{-3}.\text{j}^{-1}$)	
	Aix	Madame
mai-02		126.82
juin-02	58.43	16.88
juil.-02	4.60	19.41
août-02		
sept.-02	6.20	9.52
oct.-02		80.71
nov.-02	19.92	13.18
déc.-02	1.59	12.90
janv.-03	1.61	1.67
févr.-03	1.27	7.61
mars-03	4.28	15.04
avr.-03	10.36	35.10

Calculs effectués

moyennes:		
saison 1	38.42	mgC.m ⁻³ .j ⁻¹
saison 2	20.04	
<hr/>		
cumul:		
saison 1	8.22	gC.m ⁻³ .saison 1 ⁻¹
saison 2	3.03	

Tableau A2a-2 : mesure de productivité bactérienne dans le bassin de Marennes-Oléron en deux points (île d'Aix & île Madame, Auguet, comm. pers.)

jours	volumes			production					
	m ³	zone			mgC.m ⁻³ .j ⁻¹				
		L	M	U		gC.zone ⁻¹ .mois ⁻¹			
						L	M	U	
31	janvier	3 518	1 099	9	1.64	179	56	0	
28	février	3 533	1 141	15	4.44	439	142	2	
31	mars	3 534	1 139	17	9.66	1 058	341	5	
30	avril	3 533	1 133	16	22.73	2 409	773	11	
31	mai	3 520	1 112	11	126.82	13 839	4 372	43	
30	juin	3 518	1 108	8	37.66	3 974	1 252	9	
31	juillet	3 514	1 093	9	12.01	1 308	407	3	
31	août	3 523	1 108	13	9.93	1 085	341	4	
30	septembre	3 532	1 130	16	7.86	833	266	4	
31	octobre	3 530	1 129	14	80.71	8 832	2 826	35	
30	novembre	3 521	1 105	10	16.55	1 748	548	5	
31	décembre	3 520	1 102	7	7.25	791	248	1	
						KgC.zone⁻¹.saison⁻¹			
						s1	28.39	8.99	0.09
						s2	8.10	2.58	0.03

Tableau A2a-3 : calcul de la production bactérienne par zone et par saison en fonction des données du tableau A2a-2 et des volumes mensuels des trois zones.

A2-b : Bactéries benthiques

	données brutes		Conversion 1		Conversion 2	
	Production	Respiration	Production	Respiration	Production	Respiration
	$\mu\text{gC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$	$\mu\text{gC.g}^{-1}.\text{h}^{-1}$	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$
février	3	5.6	190	322	355	602
mars	3.3	6.2	209	354	393	666
avril	4.9	2.9	310	527	184	312
mai	7.5	5.5	475	806	348	591
juin	8.2	5.5	519	881	348	591
juill	26.6	5.8	1 685	2 859	367	624
août	27.9	6.6	1 767	2 998	418	709
sept	22.3	14.7	1 412	2 396	931	1 580
	$\text{gC.m}^{-2}.\text{saison 1}^{-1}$		213	362	98.9	168
	$\text{gC.m}^{-2}.\text{saison 2}^{-1}$		85.8	146	80.9	137

	Biomasses (moyenne annuelle)	conversion 1	conversion 2
	$\mu\text{gC.g}^{-1}$	mgC.m^{-2}	mgC.m^{-2}
mini	64	168.9	286.6
maxi	340	897.2	1 522.4

Tableau A1b-1 : données locales sur les bactéries benthiques, données brutes issues de la thèse de Garet (1996) et calculs effectués. Conversion de gramme de sédiment en m^2 à l'aide des évaluations données pages 77 et 86 : $72 \mu\text{gC.g}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ correspond à $190 \text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$, et $670 \mu\text{gC.g}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ correspond à $3000 \text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

		Point du transect			
		Point 1	Point 2	Point 4	
Données brutes (Mallet, comm. pers.)	17/6/03 :	1.686	1.465	1.517	$\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$
	30/9/03 :	1.474	1.210	0.906	
	9/2/04 :	1.597	1.786	0.947	
Pour le calcul : min et max		L	M	U	
s 1 : 214 j	min	1.474	1.210	0.906	$\text{gC.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$
	max	1.686	1.465	1.517	
s 2 : 151 j	min	1.474	1.210	0.906	
	max	1.597	1.786	0.947	
Calculs :		L	M	U	
saison 1	min	315	518	291	$\text{KgC.z}^{-1}.\text{s}^{-1}$
	max	361	627	487	
saison 2	min	223	365	205	
	max	241	539	214	

Tableau A1b-2 : données locales sur les bactéries benthiques : données brutes recueillies lors du programme PEVS aux points 1, 2 et 4 du transect d'étude (C. Mallet comm. pers.) et calculs effectués.

saïson 1	L	M	U	$\text{KgC.zone}^{-1}.\text{s}^{-1}$	saïson 2	L	M	U
min	315	427	213		min	129	172	86
max	543	724	487		max	241	539	214

Tableau A1b-3 : bilan des encadrements pour la production bactérienne benthique (combinaison des calculs effectués à partir des deux jeux de données).

Annexe A3 : protozoaires

A3-a: Dans la colonne d'eau

Point	Prof (m)	Ciliés		Flagellés	
		$\mu\text{gC/L}$	SD	$\mu\text{gC/L}$	SD
P1	2	1.02	0.81	10.07	2.61
P1	10	3.95	2.56	2.86	0.04
P1	16	2.70	2.32	4.57	0.68

Tableau A3a-1 : biomasses de flagellés et ciliés mesurées dans le Golfe de Gascogne au point le plus proche de la côte (E. marquis comm pers).

An ⁻¹	P/B	C/B	R/B
min	59.2	236.9	97.8
max	393.0	2450.8	293.5

Tableau A3a-2: bilan des données recueillies sur les taux de production, consommation et respiration des ciliés et flagellés de la colonne d'eau en Manche (Burkill 1982, Newell & Linley 1984)

A3-b: Dans le sédiment

données brutes $\mu\text{g AFDW.cc sed}^{-1}$	oct-02	mars-03	juin-03	oct-03	fev-04
Point 1		39.04	2043.61	1032.17	48.36
Point 2		9.99	432.00	582.33	3.18
Point 3	23.69	32.16			
Point 4		26.47	592.85	1472.14	1.37

Conversions gC.m^{-2}	U	M	L	Moyenne (pondérée)
Mars	0.211	0.114	0.143	0.145
Saison 1	7.546	2.018	3.563	3.782
Octobre	5.574	1.636	7.950	4.282
Saison 2	1.850	0.959	2.404	1.562

Tableau A3b-1 : biomasses de foraminifères mesurées à Brouage en 2003 et 2004, données en poids sec sans cendres (Ash Free Dry Weigth) : $\mu\text{g AFDW. cc sed}^{-1}$ (E Armynot du Châtelet, comm pers), et conversion pour chaque zone : 0.54 gC/g AFDW, 1 cc séd = 1 cm² (on se place dans le premier cm). La dernière colonne du tableau donne la moyenne calculée pour Brouage en utilisant les pondérations présentées en annexe A0.

	min	max	
Nanoflagellés du sédiment: biomasse (gC.m^{-2})			
	0.018	0.031	Tso & Taghon 1997:
	0.00055	0.0011	Shimeta et al. 1999
taux de production: P/B annuel			
nanoflagellés	59.2	393	(Newell & Linley 1984, Burkill 1982)
foraminifères	2.59	21.44	(Altenbach 1992)

Tableau A3b-2 : bilan des données issues de la littérature pour le calcul de la production potentielle des flagellés du sédiment.

Annexe A4 : devenir de la production bactérienne pélagique

Cette annexe présente l'insertion des virus et l'organisation de la boucle microbienne pélagique. « HNF » représente les nanoflagellés (< 3 µm) hétérotrophes (« Heterotrophic NanoFlagellates »)

<i>Données brutes:</i>			
biomasses (µg C.L⁻¹)			
	HNF	virus	bactéries
Hiver (nov-mars)	1.813	2.12	37.98
Eté (juin-juillet)	5.647	3.99	77.93

Tableau A4-1 : concentrations respectives des compartiments dans la colonne d'eau du bassin (près de l'embouchure de la Charente mesurées dans le cadre de l'évaluation de l'impact des virus et flagellés sur les populations bactériennes (Montanié, comm. pers.).

Flux bactériens vers les virus et les nanoflagellés (en %.jour⁻¹)				
	<i>En pourcentage de la biomasse bactérienne (1)</i>		<i>En pourcentage de la production bactérienne (2)</i>	
	Par lyse virale	Par prédation (HNF)	Par lyse virale	Par prédation (HNF)
Hiver	1.1 %	21.7 %	4 %	110 %
Eté	5.5 %	0.48 %	17.5 %	insignifiant

Tableau A4-2 : flux de pertes de biomasse par les bactéries : en hiver, la prédation des nanoflagellés prédomine, en été, c'est l'action des virus.

Pour évaluer la production virale : une cellule virale est constituée de 0.08 fgC, une bactérie lysée, constituée de 50 fgC, libère 50 virus, soit 4 fgC (Montanié, comm. pers.). Ainsi, dans le modèle de réseau trophique, le carbone bactérien perdu par lyse virale transite par le compartiment 'pvir' et on impose, par une inégalité, que 80% du flux bac → vir soit dirigé vers le DOC. Ceci permet de laisser un flux bac → DOC non contraint, qui sera constitué de la production bactérienne non utilisée et non « exportée » du compartiment (par sédimentation ou *via* la colonne d'eau vers une autre zone ou l'extérieur du bassin).

	concentrations			productions	
		<i>gC.m⁻³</i>		<i>gC.m⁻³.saison⁻¹</i>	
	Bactéries	Virus	HNF	Bactéries	Virus
Eté (juin – juillet)	0.078	0.0040	0.0056	3.99	0.086
Hiver (nov - mars)	0.038	0.0021	0.0018	1.15	0.013

<i>Méthode :</i>	bactéries -> virus		bactéries -> HNF	
	<i>(1)</i>	<i>(2)</i>	<i>(1)</i>	<i>(2)</i>
Eté (juin – juillet)	5.52%	17.50%	0.48%	insignifiant
Hiver (nov - mars)	1.08%	4.00%	21.72%	110.00%
<i>gC.m⁻³.saison⁻¹</i>	0.92	0.70	0.08	insignifiant
	0.062	0.046	1.25	1.27

Tableau A4-3: calculs intermédiaires : évaluation des flux de transfert entre bactéries et virus et entre bactéries et nanoflagellés hétérotrophes.

Bactéries → Virus, KgC.zone⁻¹.saison⁻¹						
	L	M	U	L	M	U
saïson 1	2.46	0.77	0.008	4.97	1.57	0.02
saïson 2	0.16	0.05	0.0006	0.32	0.10	0.001
	<i>min</i>			<i>max</i>		

Bactéries → Flagellés (min), KgC.zone⁻¹.saison⁻¹			
	L	M	U
saïson 1	0.28	0.09	0.00
saïson 2	4.40	1.40	0.02

Tableau A4-4 : bilan des encadrements pour le devenir de la production bactérienne pélagique dans le réseau trophique. Les flux vers le compartiment des protozoaires sont des minima (il s'agit du flux vers les nanoflagellés seulement).

Annexe A5 : méiofaune

millions de nématodes/m²

	densité			intervalle de confiance		
	station 1	station 2	station 4	station 1	station 2	station 4
	janv 2001	1.602	3.164	3.505	0.167	0.353
avril 2000	3.849	2.544	2.455	0.435	1.329	1.031
juill 2000	0.6	1.85	0.669	0.285	0.144	0.353
oct 2000	1.058	3.347	0.704	0.156	0.522	0.183

Tableaux A5-1 : biomasses de méiofaune à Brouage, données brutes: densité moyenne des nématodes (Rzeznik, comm. pers.).

<i>KgC.zone-1</i>			avril		Saison 1		octobre		Saison 2	
Zone	Station	Surf (m ²)	min	max	min	max	min	max	min	max
U	1	1000	1.47	1.84	0.57	0.83	0.39	0.52	0.55	0.69
M	2	2000	1.05	3.33	1.55	3.53	2.43	3.33	2.42	3.12
Lo	4	1000	0.61	1.50	0.29	0.73	0.22	0.38	0.79	1.51
Lm	4	500	0.31	0.75	0.15	0.37	0.11	0.19	0.39	0.75
moyenne vasière, gC/m²			0.76	1.65	0.57	1.21	0.70	0.98	0.92	1.35

Tableaux A5-2 : biomasses de méiofaune à Brouage : conversions en Carbone (0.43 µgC.nématode⁻¹). (synthèse bibliographique).

tableau A5-3a: répartition de la nématofaune en groupes trophiques (Rzeznik et al. 2004)

Station	date d'échantillonnage	groupe trophique (%)				
		1A	1B	2A	2B	1A/2B
1	January	17	59	18	6	0
1	April	15	34	48	1	1
1	July	10	60	27	3	0
1	October	28	32	31	5	3
2	January	18	17	53	11	1
2	April	11	26	60	3	0
2	July	14	27	53	4	1
2	October	14	20	59	4	2
4	January	9	42	42	5	1
4	April	9	16	67	7	2
4	July	17	34	42	3	4
4	October	32	43	23	1	1
total		16	35	43	4	1

tableau A5-3b: régime alimentaire de chaque groupe trophique

	1A	1B	2A	2B	1A/2B
bac + DOC	100%	20% à 30 %		10% à 30%	50%
bphy		s1: 40% à 60% s2: 10% à 15%	100%	5% à 15%	
POC		s1: 10% à 15% s2: 40% à 60%		5% à 15%	
for + nem		10% à 15%		40% à 80%	50%

tableau A5-3c: régimes alimentaires de la méiofaune pour le modèle de réseau trophique

		station 1: upper				station 2: middle				station 3: lower_o			
		bac + DOC	bphy	POC	for+nem	POC + DOC	bphy	POC	for+nem	POC + DOC	bphy	POC	for+nem
saison 1	min	22%	56%	5%	6%	18%	67%	3%	4%	19%	65%	3%	5%
	max	27%	66%	7%	9%	22%	73%	5%	7%	22%	70%	5%	8%
saison 2	min	33%	29%	18%	8%	21%	58%	8%	6%	30%	37%	17%	6%
	max	39%	32%	28%	12%	24%	60%	12%	10%	35%	39%	26%	9%

Tableaux A5-3 : régimes alimentaires par zone. La répartition de la méiofaune en groupes trophiques (Rzeznik 2004, tableau A5-3a) et le régime alimentaire de chacun de ces groupes (Rzeznik comm. pers. tableau A5-3b) permet d'obtenir un régime alimentaire global de la méiofaune sur l'ensemble des items proposés par le modèle *a priori* (tableau A5-3c). Abréviations utilisées : bac pour bactéries, DOC pour carbone organique dissout, bphy pour microphytobenhos, POC pour carbone organique particulaire, for pour foraminifères, nem pour nématodes

Tableau A5-4a : calculs par peuplement, résultats des expériences de marquage radioactif: mesure de l'assimilation de carbone issu du microphytobenthos.

	xp1	xp2	xp0
Metachromadora remanei			
551 316 ind.m ⁻²	1.26	1.1	ngC.ind ⁻¹ .h ⁻¹
	16.67	146.87	mgC.m ⁻² .j ⁻¹
Daptonema oxyverca			
164 484 ind.m ⁻²	1.35	9.45	ngC.ind ⁻¹ .h ⁻¹
	5.33	37.3	mgC.m ⁻² .j ⁻¹
Sphaerolaimus gracilis			
48 298 ind.m ⁻²			6.3 ngC.ind ⁻¹ .h ⁻¹
			7.3 mgC.m ⁻² .j ⁻¹
Copépodes			
			3 mgC.m ⁻² .j ⁻¹
Peuplement global			
2 111 607 ind.m ⁻²			0.84 ngC.ind ⁻¹ .h ⁻¹
			42.57 mgC.m ⁻² .j ⁻¹
saison 1 M remanei + D oxyverca + S gracilis + copépodes			
	32.3	194.47	mgC.m ⁻² .j ⁻¹
saison 2 M remanei + S gracilis + copépodes			
	26.97	157.17	mgC.m ⁻² .j ⁻¹

Tableau A5-4b : encadrement de la consommation sur le microphytobenthos par zone et par saison.

Zone	Surfaces (m ²)	214		151	
		saison 1		saison 2	
		min	max	min	max
Upper	1000	27.65	166.47	16.29	94.93
Middle	2000	55.30	332.93	32.58	189.86
Lower_o	1000	27.65	166.47	16.29	94.93
Lower_m	500	0	0	0	0
KgC.zone ⁻¹ .saison ⁻¹					

Tableaux A5-4 : calcul de la consommation saisonnière sur le microphytobenthos

Annexe A6 : zooplancton

Tableau A6-a : productions mesurées dans le bassin de Marennes-Oléron, à haute et basse mer, en mai et juin 1988 (Sautour 1991).

Production, mgC/m ³ /jr		BM	HM
		moyenne	moyenne
Boyard	totale	3.886	3.69
	copépodes	2.505	1.628
La Moulière	totale	5.64	4.652
	copépodes	4.051	3.498

par zone et pour la saison estivale: multiplié par le volume et par 214 jours

	Lm	Lo	M	U	
Pmin	1 387.70	1 661.99	960.17	9.84	gC.zone ⁻¹ saison1 ¹
Pmax	2 195.17	2 629.05	1 518.86	15.57	gC.zone ⁻¹ saison1 ¹

Tableau A6-b : pression de broutage en différents points du bassin de Marennes-Oléron, en pourcentage de la concentration algale (d'après Sautour & Castel 1993a).

Stations	pression de broutage	concentration algale	broutage	
	% [phyto]	mg(Chla+eq).m ⁻³	mg(Chla+eq).m ⁻³	mgC.m ⁻³ .j ⁻¹ (C/Chla = 50)
Auger	1.87	9.38	0.18	8.77
Barat	0.92	8.64	0.08	3.97
Le Chapus	2.64	13.22	0.35	17.45
La Moulière	1.68	21.68	0.36	18.21
Boyard	2.70	11.51	0.31	15.54

par zone et par saison : multiplié par le nombre de jours et le volume

		Lm	Lo	M	U	
saison 1	min	2 725.66	3 264.40	1 885.92	19.33	gC.zone ⁻¹ .saison1 ⁻¹
	max	12 489.30	14 957.87	8 641.51	88.58	gC.zone ⁻¹ .saison1 ⁻¹
saison 2	min	961.62	1 151.69	665.36	6.82	gC.zone ⁻¹ .saison2 ⁻¹
	max	4 406.27	5 277.19	3 048.76	31.25	gC.zone ⁻¹ .saison2 ⁻¹

Remarque : la production et la consommation mesurées pour les populations de mésozooplancton (Sautour 1991, Sautour & Castel 1993a) ont été multipliées par deux pendant la saison estivale pour tenir compte de la forte densité de nauplii et copépodites (Sautour & Castel 1998).

Tableau A6 : données locales : issues de la thèse de Benoît Sautour (1991) (tableau a) et de l'article de Sautour & Castel (1993a) (tableau b)

Annexe A7 : macrofaune non cultivée

	zone	station	longitude	latitude
	1-Upper	237	4557.0	111.8
	1-Upper	238	4557.1	112.3
	2-Middle-Upper	231	4554.6	109.9
	2-Middle-Upper	232	4554.7	110.1
	3-Middle_lower	246	4558.4	111.4
	3-Middle_lower	247	4558.4	111.6
	4-Lower	161	4554.1	111.3
	4-Lower	163	4553.6	111.0
	4-Lower_Mussel	72	4552.7	107.8
	4-Lower-oyster	261	4556.2	112.4
	4-Lower-oyster	262	4554.6	111.4

Tableau A7-1 : points de la cartographie d'avril 1995. 2 bennes de 1/10^{ème} m² ont été prélevées par station (Sauriau, comm pers).

	J.mgDW ⁻¹	gAFDW. gDW ⁻¹	gC.gDW ⁻¹
Mollusca	18.55	0.801	0.406
Bivalvia	18.85	0.831	0.412
Gastropoda	18.24	0.802	0.399
Annelida	14.53	0.623	0.318
Polychaeta errantia	17.5	0.813	0.383
Polychaeta sedentaria	14.19	0.732	0.311
Crustacea (ex Cirr)	16.75	0.742	0.367
Echinodermata	6.7	0.306	0.147
Holothuroidea	11.27	0.476	0.247
Nemertea	19.04	0.816	0.417
Zoobenthos			0.518

Tableau A7-2 : conversions utilisées pour la transformation des données brutes des tableaux B6-3 et B6-5 en carbone (bibliographie). Les valeurs de la littérature étaient en énergie par poids sec (1.mg DW (Dry Weight)⁻¹), converties en Carbone par poids sec à l'aide du facteur: 45.7 J.mgC_{org}⁻¹ (Salonen 1976). Pour les classes non citées, le facteur de conversion général de 0.518 gC.gAFDW⁻¹ (Ash Free Dry Weight)⁻¹ a été utilisé.

gAFDW.m ⁻²			Zone :	U	Mu	MI	Lm	L	Lo					
genre espèce	embranch	classe	Alim	237	238	231	232	246	247	72	161	163	261	262
<i>Ampharete acutifrons</i>			dep			0.012	0.006		0.012				0.012	0.114
<i>Aphelochaeta marioni</i>			dep			0.02	0.025						0.015	0.035
<i>Euclymene oerstedii</i>			dep										0.128	
<i>Glycera sp</i>			car						0.0075					0.0075
<i>Hediste diversicolor</i>			car	0.0225	0.06	0.0075		0.0975	0.045					
<i>Heteromastus filiformis</i>			dep			0.0035	0.014		0.0035				0.0385	0.035
<i>Myriochele oculata</i>	annelida	Polychaeta	susp			0.001							0.002	0.001
<i>Neanthes succinea</i>			car						0.03					
<i>Nephtys hombergii</i>			car	0.096	0.288	0.27	0.36	0.16	0.096				0.128	0.128
<i>Pectinaria koreni</i>			susp				0.0735							
<i>Polydora cornuta</i>			dep			0.005								
<i>Pseudopolydora antennata</i>			dep		0.01	0.05	0.165	0.005	0.005				0.03	0.065
<i>Streblospio shrubsolii</i>			dep			0.0045	0.003						0.0015	
<i>Nemertes sp.</i>	nemertea		car		1	0.0023			0.013	0.0158	0.0023	0.0203	0.0273	0.0045
<i>Trachythoyne elongata</i>	echinodermata	Holothuroidea	dep								0.019	0.076		
<i>Anthozoaire sp. Phoronis psammophila</i>	cnidaire	Anthozoaire	car						0.347					
<i>Urothoe pulchella</i>	phoronida	Eumalacostraca	dep											
<i>Mysidacae sp.</i>		Mysidacae	car	0.004	0.016									
<i>Ampelisca spinipes</i>			dep							0.0025				
<i>Anapagurus laevis</i>	arthropoda		car							0.0035				
<i>Bathyporeia elegans</i>		Eumalacostraca	dep							0.01				0.0025
<i>Carcinus maenas</i>			omn+carn				0.0325		3.334			0.603	0.2985	
<i>Corophium volutator</i>			dep	0.0175	0.0075	0.1425	0.01						0.0025	0.0325
<i>Crangon crangon</i>			car		0.0265									
<i>Hydrobia ulvae</i>			dep	0.029	0.8905	5.9255	0.1735	0.0021	0.0017					
<i>Littorina littorea</i>		Gastropoda	her			0.279								
<i>Retusa truncatula</i>			car				0.003							
<i>Abra alba</i>			dep			0.0585	0.079							
<i>Abra nitida</i>			dep			0.542	4.345	0.0675	0.1315	0.027	0.033	0.345	0.17	0.202
<i>Abra tenuis</i>			dep		0.034	0.0105	0.016	0.1145	0.016					0.002
<i>Cerastoderma edule</i>			susp		0.0125	0.005			0.0215					
<i>Corbula gibba</i>			susp							0.0025				
<i>Dentalium novemcostatum</i>	mollusca		dep										0.0725	
<i>Macoma balthica</i>		Bivalvia	susp - dep	1.267	4.9205	0.106	0.371	0.147	0.0025					
<i>Mysella bidentata</i>			susp			0.0015		0.0045	0.0035					
<i>Mytilus edulis</i>			susp			0.7005								
<i>Pharus legumen</i>			susp										0.001	
<i>Scrobicularia plana</i>			susp-dep	8.484	17.126		0.005							
<i>Spisula solida</i>			susp							0.006				
<i>Spisula subtruncata</i>			susp										0.049	
<i>Tapes philippinarum</i>			susp				0.0075							

Tableau A7-3 : biomasses à Brouage, données brutes en poids sec: g DW (Dry Weight).m⁻² : cartographie d'avril 1995 (Sauriau comm pers). Les abréviations utilisées pour désigner les comportements alimentaires sont les suivantes : *dep* pour « dépositore », *susp* pour « suspensivore », *car* pour « carnivore », *omn* pour « omnivore » et *her* pour « herbivore ». Les numéros sous les noms de zones correspondent aux numéros de station répertoriés dans le tableau A7-1.

Famille	Espèce	Station 1	Station 2	Station 4
Bivalves	<i>Scrobicularia plana</i>	8,25 ± 0,52		
	<i>Cerastoderma edule</i>		ND	
	<i>Abra nitida</i>			0,014 ± 0,029
Gastéropodes	<i>Hydrobia ulvae</i>	0,325	1,043	
Polychètes errantes	<i>Hediste diversicolor</i>	2,32 ± 0,40		
	<i>Neanthes succinea</i>	0,003 ± 0,005	0,11 ± 0,184	
	<i>Nephtys hombergii</i>		0,046 ± 0,040	0,0096 ± 0,096
	<i>Diopatra neapolitana</i>			0,012 ± 0,020
Polychètes sédentaires	<i>Pectinaria koreni</i>			0,036 ± 0,062
	<i>Capitella capitata</i>			0,0276 ± 0,0271
	<i>Sternaspis scutata</i>			ND
	<i>Melinna palmata</i>			0,044 ± 0,075
	<i>Glycera capitata</i>			0,002 ± 0,0037
	<i>Cirratulus filiformis</i>			0,0064 ± 0,011
	<i>Phyllodoce sp</i>			ND
Amphipodes	<i>Talitridae</i>			ND
Total :		8,82 ± 4,04	1,19 ± 0,56	0,15 ± 0,015

Tableau A7-4 : biomasses en poids sec sans cendres (AFDW) par m², mesurées en mars 2003 (H Legrand).

mg AFDW.m ⁻²	Point 1	Point 2	Point 3
mars	1781	1620	103
avril	5461	2246	14
mai	881	1409	940
juin	no data	3962	772
juillet	1036	2787	594
août	1080	6203	3768
septembre	2607	6321	680
octobre	2511	3348	666
novembre	873	5983	1846
décembre	4757	5820	437
janvier	2826	2601	534
février	5347	8056	327

KgC.zone ⁻¹	Upper	Middle	Lower	<gC.m ⁻² >
	point 1	moyenne pondérée des points 2 et 3		
B mars	0.93	1.06	-	0.44
B saison 1	1.05	2.53	-	0.80
B octobre	1.31	2.37	-	0.82
B saison 2	1.66	3.41	-	1.13

Tableau A7-5 : biomasses mensuelles des hydrobies en trois points du transect de Brouage (Haubois comm pers). Données en mgAFDW.m⁻², converties à l'aide du taux exposé en tableau A7-2 (0.399 gC.gAFDW⁻¹), moyennées sur chaque saison et sur chaque zone.

	gC.m ⁻²		lower			KgC.zone ⁻¹		lower		
	upper	middle	free	mussels	oysters	upper	middle	free	mussels	oysters
surface zone (m ²)						1000	2000	0	500	1000
Biv*	6.57	0.70	0.09	0.01	1.04	6.567	1.393	0	0.007	0.195***
Gas**	0.93	0.53	0	0	0	0.928	1.056	0	0	0
« Ann »*	0.29	0.13	0.00	0.01	0.13	0.291	0.260	0	0.003	0.135
« Art »*	0.01	0.32	0.12	0.19	0.06	0.013	0.648	0	0.093	0.062
Total (gC.m ⁻²):	8.71	3.57	0.22	0.21	1.24	moyenne spatiale (gC.m ⁻²):		3.822		

* : données : Sauriau (comm.pers.), ** : données Anne-Gaëlle Haubois (2004), mars ;
*** : additionnée de la biomasse des huîtres non cultivées des « gabeux » : 0.108 gC.m⁻²

Tableau A7-6 : biomasses par zone à Brouage pour le mois d'avril (cartographie Sauriau, comm pers), utilisées pour la construction du modèle. Remarque : les gastropodes sont pour une écrasante majorité des hydrobies et la biomasse de ce groupe a été mesurée mensuellement pour les stations 1 à 4 dans le cadre de la thèse de Anne-Gaëlle Haubois (voir tableaux suivants).

	upper	middle <up;low>	free	lower mussels	oysters	moyenne:
biv						
DEP	0.11%	25.47%	99.78%	76.06%	99.03%	41.80%
CAR						
SUS	0.04%	71.02%	0.22%	23.94%	0.97%	34.45%
SDS	99.85%	3.51%	0	0		23.75%
gas						
DSF	100.00%	99.98%				66.66%
CAR		0.02%	<i>pas de gastéropodes dans ce milieu</i>			0.01%
SUS						
SDS						
ann						
DSF	0.60%	26.75%			60.87%	25.55%
CAR	99.40%	72.91%	100.00%	100.00%	38.75%	74.22%
SUS		0.34%			0.39%	0.24%
SDS						
art						
DSF	0.50%	37.89%	9.58%	11.16%	11.16%	20.67%
CAR	99.50%	62.11%	90.42%	88.84%	88.84%	79.33%
SUS						
SDS						

Tableau A7-7 : régimes alimentaires par zone et par compartiment pour la macrofaune non cultivée. Remarque : certaines espèces, herbivores, ont été groupées avec les déposivores (exemple : *Littorina littorea*). Abréviations utilisées : DEP : déposivores (deposit feeder) ; CAR : carnivore ; SUS : suspensivore ; SDS ; suspensivore/déposivore.

	mg Chla.m ⁻² .mois ⁻¹			gC.m ⁻² .mois ⁻¹		
	1	2	3	1	2	3
mars	27.3	28.2	0.2	1.4	1.4	0.0
avril	37.9	24.4	0.0	1.9	1.2	0.0
mai	35.3	27.7	2.9	1.8	1.4	0.1
juin	19.9	35.4	7.2	1.0	1.8	0.4
juillet	15.0	49.4	9.6	0.8	2.5	0.5
août	25.1	61.6	11.1	1.3	3.1	0.6
septembre	38.3	60.9	8.3	1.9	3.0	0.4
octobre	44.3	51.4	5.4	2.2	2.6	0.3
novembre	36.4	34.6	3.0	1.8	1.7	0.1
décembre	28.2	24.3	2.0	1.4	1.2	0.1
janvier	26.5	22.3	1.9	1.3	1.1	0.1
février	36.4	26.7	2.8	1.8	1.3	0.1
saison 1 (mars-oct)				10.36	14.96	2.10
saison 2 (oct - mars)				8.16	7.39	0.62

	lower	middle	upper	<m2>
saison 1	0.00	19.48	10.19	6.59
saison 2	0.00	9.23	8.13	3.86

KgC.zone⁻¹.saison⁻¹ gC.m⁻².saison⁻¹

Tableau A7-8 : broutage des hydrobies sur le microphytobenthos (calculs effectués à partir de la thèse de Anne-Gaëlle Haubois, 2004)

	Production		F/B		B	
	Degré (comm. pers.) gC.m ⁻² .saison ⁻¹		Hughes 1970 Cal.cal ⁻¹ .saison ⁻¹		Degré (comm. pers.) gC.m ⁻²	
	min	max	min	max	min	max
S1	14.57	43.64	0.17	1.33	4.6	38.3
S2	9.81	29.73	0.06	0.54		

pour la zone upper: 1000m²: gC.m⁻² = KgC.zone⁻¹

Tableau A7-9 : calcul pour les bivalves de la zone de haut d'estran.

Annexe A8 : conchyliculture

A8a: ostréiculture

Abr.		Valeurs / formules	Références
Biomasses sur tables			
TW	Poids total (« Total Weight »)	4.39 kg m ⁻²	Le Moine comm. pers.
WW	Poids des tissus (« Wet Weight - tissues »)	WW/TW = 0.12	
DW	Poids sec ("dry weight - tissues")	DW / WW = 0.15	Bernard 1974
AFDW	Poids sec sans cendres ("Ash Free Dry Weight - tissues")	AFDW / DW = 0.9	Jean & Thouzeau 1995
CW	Poids en Carbone (« Carbon Weight – tissues »)	CW / AFDW = 0.4	
SW	Poids total de la coquille (« Shell total Weight »)	SW = TW - WW	
OMSW	Poids organique de la coquille (« Organic Matter Shell Weight »)	OMSW = 33% (SW)	Razet et al. 1990
CSW	Poids de la coquille en carbone (« shell carbon weight »)	CSW = 3% (OMSW) = 1% (SW)	Pouvreau comm. pers.
Mètre carré moyen			
	Surface en parcs sur le bassin de Marennes-Oléron	2,731 ha	Le Moine pers comm
	Surface du Bassin de Marennes-Oléron	17,000 ha	
SB	Biomasse moyenne cultivée - coquilles	6.2 gC m ⁻²	
TB	Biomasse moyenne cultivée - tissus	4.6 gC m ⁻²	
Fécès			
Fmin	Production minimale de fécès	0.01 g ^{h-1} gDW ⁻¹	Razet et al. 1990
Fmax	Production maximale de fécès	0.045 g ^{h-1} gDW ⁻¹	
FC%	Fraction de carbone dans les fécès	4.72%	
C Fmin	Production minimale en Carbone	11.5 gC. gC ⁻¹ .an ⁻¹	
C Fmax	Production maximale en Carbone	51.7 gC. gC ⁻¹ .an ⁻¹	
Production commerciale			
P min	110,000 t. produisent 30,000 t.	0.27 an ⁻¹	Bacher 1989
P max	90,000 t. produisent 40,000 t.	0.4 an ⁻¹	
P/B	Taux moyen de production	0.36 an ⁻¹	
Pseudo fécès			
Fil	Taux de filtration	4-7 l ^{h-1} gD ^{W-1}	Smaal & Zurburg 1997
[SES]	Concentration du seston	0.025 - 0.17 g ^{l-1}	Razet et al. 1990
[SES] C%	Carbone du seston	4.03%	
SR _i	Taux de rejet pour la concentration i de seston	SR ₂₅ = 50%; SR ₁₇₀ = 83%	Barillé 1997
<PSF>	Production moyenne de pseudo-fécès	254.4 gC. gC ⁻¹ .an ⁻¹	
Respiration			
R _{O2}	Taux de respiration (T: température)	R _{O2} = (-0.432 + 0.613 T ^{1.042}) DW ^{0.8}	Bougrier et al. 1995
NRJ/O ₂	Taux de conversion: équivalent énergétique pour O ₂	1 mg O ₂ = 1/0.7/20.08 J	Barillé 1997
Tmin	Température minimale par saison (H-P-E-A)	1 - 6 - 15 - 16	Blanchard et al. 1996
Tmax	Température maximale par saison (H-P-E-A)	11 - 19 - 29 - 25	
R J	Taux de respiration (en valeur énergétique)	62 - 133 J.gDW ⁻¹ .an ⁻¹	
C/NRJ	Taux de conversion en Carbone	1 mgC = 55.67 J	
C Rmin	Taux minimal de respiration	3.1 gC. gC ⁻¹ .an ⁻¹	
C Rmax	Taux maximal de respiration	6.6 gC. gC ⁻¹ .an ⁻¹	
Mortalité			
M min	Taux minimal de mortalité naturelle	9% de la production	Soletchnik et al. 1999
M max	Taux maximal de mortalité naturelle	18% de la production	

Tableau A8a: données utilisées pour les calculs concernant le compartiment des huîtres cultivées. Les abréviations anglaises sont conservées pour raisons d'homogénéités avec l'article de Leguerrier et al (2004). La première colonne « Abr. » donne les abréviations utilisées dans le reste du tableau.

A8b: mytiliculture

du	au	C =	P +	R +	F
15.07.83	15.08.83	2758	262	1752	744
15.08.83	13.09.83	2123	21	1324	778
13.09.83	19.10.83	1383	24	962	397
19.10.83	23.11.83	1800	226	976	598
23.11.83	21.12.83	1506	-90	954	642
21.12.83	25.01.84	442	-90	135	397
25.01.84	28.02.84	674	120	133	421
28.02.84	22.03.84	1205	91	463	651
22.03.84	20.04.84	1307	50	484	773
20.04.84	18.05.84	1583	85	680	818
18.05.84	18.06.84	3610	565	1247	1798
18.06.84	27.07.84	4255	191	1427	2637

	C =	P +	R +	F	
saïson 1	5 534.74	394.93	2 599.58	2 540.22	KgC.zone ⁻¹ .saïson ⁻¹
saïson 2	1 860.66	91.05	878.61	891.00	

Tableau A8b: bilan énergétique pour 1 m² de bouchots à Boyardville. (Boromthanasat S. 1986, Deslous-Paoli et al. 1990) et bilan saisonnier pour 500 m² de bouchots. Les données, en KJ.m⁻².jour⁻¹, ont été converties en utilisant le facteur de 45.7 J.mgC_{org}⁻¹ (Salonen 1976). Les valeurs correspondant à des jours de saison 1 sont indiquées en rouge, celles de saison 2 en bleu.

Annexe A9 : poissons

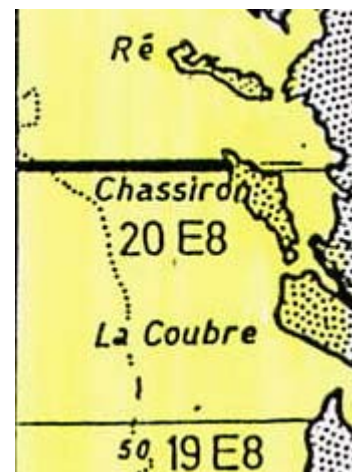
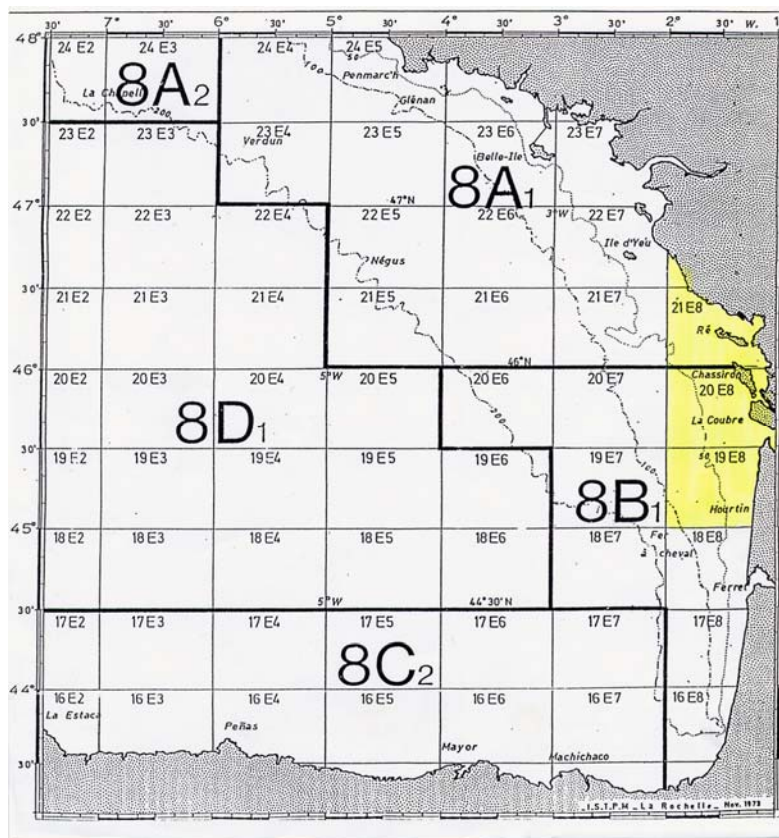


Figure A9-1 : zones de pêche pour le Golfe de Gascogne. En couleur : le secteur des Pertuis (A. Nadeau, comm. pers.)

gr	cl	fam	nom latin	nom anglais	remarques	lieu de vie	régime alimentaire	Kg débarqués	% du total
SOLE			<i>Solea solea</i>	common sole, sole, dover sole	chalut de fond, trameil (-), filet droit (-)	larve symétrique pélagique, puis: benthique, sable fin, sable vasard, vase, de la côte à -130m	foraminifères, puis copépodes, puis annélides polychètes, crustacés, petits bivalves à coquille mince	405 473.8	15.40%
SOLE BLONDE		S O L E I D E S	<i>Buglossidium luteum</i>		petite sole jaune?	entre -5m et -450m, fonds de sable fin	annélides + access. Diatomées, amphipodes, siphons de bivalves	18 485.3	0.70% 30%
CETEAU	P L E U R O N E C T I F O R M E S		<i>Dicologlossa cuneata</i>	wedge sole	chalut de fond	benthique, sables fins plus ou moins envasés, eaux peu profondes et calmes (loin des zones de déferlement)	nourriceries au sud et au sud-ouest de l'île d'Oléron. Hiver: crustacés, été: annélides polychètes, fragments de bivalves, ophiures	366 129.0	13.91%
PLIE			<i>Pleuronectes platessa</i>	plaiice	chalut de fond			12 301.2	0.47%
LIMANDE SOLE	A C T I N O P T E R Y G I E N S	Pleuro nectid.	<i>Microstomus kitt</i>	lemon sole	chalut de fond, surtout plateau Celtique et Mer du Nord	benthique, fonds durs, -40 à -200m		104.5	0.00%
CARDINE (limande commune, cardine franche, ou Cardine à quatre taches)		Pleur (L.l.)/ Scop. (L.sp)	<i>Limanda limanda</i> , (Limande : appelée Cardine à La Rochelle) <i>Lepidorhombus</i> sp. (franche: <i>L. whiffiagonis</i> ; à quatre taches: <i>L. boscii</i>)	common dab (limande commune) megrim (cardine franche)	Chalut de fond	limande: de -20 à -150m C. franche: surtout de -100 à -400m (GdG) C. à quatre taches: surtout -200 à -600m (GdG)		15 486.1	0.59%
BARBUE		Sco ph tha mi dés	<i>Scophthalmus rhombus</i>	brill	chalut de fond	surtout dans les eaux côtières: 0 - 70m, benthique, sable, mais aussi graviers et vase. Nourriceries = estrans sableux	poissons benthiques et pélagiques	4 815.6	0.18%
TURBOT			<i>Psetta maxima</i>	turbot	chalut de fond, palangre (-)	larve pélagique, juvéniles & adultes benthiques, fonds sableux; jeune: sur les estrans; à partir de 3 ans, vers les zones plus profondes	poissons, crustacés, mollusques céphalopodes, ophiures	10 905.5	0.41%
MERLU	G A D I F O R M E S	Mer lucii dés	<i>Merluccius merluccius</i>	European hake	chalut, filet maillant, ligne	côtier, profondeur -100 à -300 (jusqu'à -1000)	pélagique, surtout à -100, -300 m de profondeur	200 042.3	7.60%
MERLAN		G A D I D E S	<i>Merlangius merlangus</i>	whiting	chalut de fond	benthique, graviers, vase, entre -10m et -300 m	1 an: crustacés, puis poissons, petits crabes, annélides polychètes, mollusques	169 417.2	6.44% 14.7%
MERLAN LIGNE								10 617.8	0.40%
TACAUD			<i>Trisopterus luscus</i>	pout, pouting	chalut, trémail, ligne	de la côte à -300m, zones rocheuses, épaves, jeunes à la côte (estuaires)	1an: crevettes, crabes verts; puis plus au large: crustacés, petits poissons, mollusques céphalopodes, polychètes	133 050.4	5.05%
LIEU (Lieu jaune)			<i>Pollachius pollachius</i>	pollack, lythe	chalut de fond ou pélagique, filet maillant, palangres, ligne traînante	surtout mer Celtique et Manche, entre deux eaux, de la côte à -150m	poissons, céphalopodes (-), crustacés (-)	65 910.9	2.50%
LIEU DE LIGNE								2 047.9	0.08%
LIEU NOIR			<i>Pollachus virens</i>	saithe, pollock, coley, coalfish				20.2	0.00%

JULIENNE (Lingue franche)		<i>Molva molva</i>	ling	chalut de fond, palangre, filet maillant à merlu	de -15m à -400m, fonds rocheux du large	poissons, crustacés, mollusques céphalopodes, échinodermes	4 454.4	0.17%		
CABILLAUD (morue commune)		<i>Gadus morhua</i>	Atlantic cod, cod	chalut de fond, chalut pélagique, ligne	principalement benthique, surtout en Manche, Mer du Nord, Mer celtique		994.6	0.04%		
EGLEFIN		<i>Melanogrammus aeglefinus</i>	haddock	chalut de fond, Islande, Barents, Féroé	essentiellement benthique, -40 à -300m	benthique, fonds vaseux	131.9	0.01%		
LOCHE (Phycis de fond)	Phycidés	<i>Phycis blennoides</i>	greater forkbeard	chalut de fond	benthique, fonds mous sableux ou vaseux, jeunes sur le plateau continental, adultes sur le talus	crustacés, poissons, polychètes	183.1	0.01%		
BAR DE CHALUT	P E R C I N O P T E R Y G I E N S	<i>Dicentrarchus labrax</i>	seabass	ligne, palangres flottantes, palangres de fond, lignes de traîne, mitraille, senne (-), chalut pélagique (-)	côtier, jusque aux eaux saumâtres, côtes rocheuses battues par la mer, frayères à - de 10 m dans les anfractuosités rocheuses	poissons, crustacés, mollusques	41 886.1	1.59%	7.4%	
BAR DE FILET							32 347.1	1.23%		
BAR DE LIGNE							24 613.9	0.94%		
BAR DE LIGNE PIN'S							82 255.7	3.13%		
BAR MOUCHETE							12 273.1	0.47%		
BAR MOUCHETE LIGNE	<i>Dicentrarchus punctatus</i>						1 096.5	0.04%		
MAQUEREAU (Maquereau commun)	S C O M B R I D E S	<i>Scomber scombrus</i>	Atlantic mackerel	chalut pélagique, ligne, senne tournante	pélagique, sur le plateau continental, de la surface à -250m	Crustacés pélagiques, larves de crabes, amphipodes	85 452.1	3.25%		
THAZARD (bonite à dos rayé)		<i>Sarda sarda</i>	bonito		pélagique néritique (0 -200m)	poissons, cannibalisme	5 694.8	0.22%	3.5%	
THON ROUGE		<i>Thunnus thynnus</i>	Northern tuna, thunny	bluefin	ligne, senne, chalut pélagique (-)	océanique et pélagique	Décapodes, amphipodes, poissons, céphalopodes	1 084.4	0.04%	
THON GERMON (Thon blanc)		<i>Thunnus alalunga</i>	albacore		ligne, traîne ou appât vivant	grégaire, pélagique, océanique	Crustacés, poissons pélagiques & bathypélagiques	729.3	0.03%	
ROUGET BARBET	Mullidés	<i>Mullus barbatus</i>	surmullets, red mullets (mullus sp.)	chalut de fond	benthique, du plateau continental au bord du talus	larve planctonophage; puis crustacés, polychètes	75 944.6	2.89%		
GRISSET (dorade grise)		<i>Spondyliosoma cantharus</i>	black bream, black sea bream	chalut pélagique, ligne (-)	Grégaire semi-pélagique côtier. Jeunes abondants près de la côte ; puis jusqu'à -100m	omnivore	50 276.8	1.91%		
DORADE ROSE (Pageot rose)		<i>Pagellus bogaraveo</i>	red (=common) sea bream	Chalut de fond, chalut pélagique	Grégaire semi-pélagique, de la côte au talus continental	Jeunes : copépodes, amphipodes, crevettes, œufs de poissons ; adultes : crabes, poissons	148.6	0.01%		
DORADE ROYALE	S P A R I D E S	<i>Sparus aurata</i>	gilt head	chalut pélagique, chalut de fond (-), ligne	côtier (euryhalin), jusqu'à 30m	bivalves, crustacés, poissons	7 813.0	0.30%		
SAR (sparaillon commun, Sar à grosses lèvres, S. à luseau pointu, S. à tête noire, S. commun)		<i>Diplodus sp. (D. annularis: Sparaillon commun; D. cervinus: sar à grosses lèvres; D. puntazzo: Sar à museau pointu; D. vulgaris: Sar à tête noire; D. sargus: Sar commun)</i>	Annular bream (D.a.) streepdassie (D.c.) puntazzo (D.p.) blacktail (D.s.) two-banded bream (D.v.)		Chalut pélagique Petites quantités dans le GdG (D.v., D.s., D.c.)	Sar à grosses lèvres: plutôt sud du GdG, museau pointu: côte à -50m; commun: eaux litt; tête noire: plateau contin	Vers, crustacés, mollusques	1 552.0	0.06%	2.3%
BOGUE		<i>Boops boops</i>			Chalut plagique, Rare dans le GdG	Grégaire, fonds rocheux ou sableux, eaux côtières jusqu'à 150m	omnivore	727.0	0.03%	

MAIGRE CHALUT													
MAIGRE DE LIGNE	Sciaenidés	<i>Argyrosomus regius</i>	meagre	chalut de fond, filet	semi-pélagiques côtiers, amphibiotiques, reproduction en estuaire	jeunes: crustacés, adultes: poissons, céphalopodes		15 847.9	0.60%		1.06%		
MAIGRE FILET								11 097.8	0.42%				
CHINCHARD	Carangidés	<i>Trachurus trachurus</i>	Atlantic horse mackerel, scad	chalut de fond, chalut pélagique, tournante	pélagique, entre deux eaux ou sur le fond. plateau continental	juvéniles: copépodes, adultes: poissons		20 877.2	0.79%		0.82%		
CHINCHARD JAUNE		<i>Trachurus mediterraneus</i>	Mediterranean horse mackerel		sur la côte, pénètre dans les estuaires			624.5	0.02%				
VIEILLE (Vieille commune)	Labridés	<i>Labrus bergylta</i>	ballan wrasse	ligne, trémail	près de la côte jusqu'à -50m, sédentaires, régions rocheuses, laminaires, herbiers	patelles, moules, crustacés, vers		9 327.0	0.35%				
VIVE	Trachinidés	<i>Trachinus draco</i>	greater weever	chalut de fond	sédentaire, vit enfouie dans des sables grossiers non vaseux (grosse), sables fins côtiers (petite), 5 à 50m prof	crustacés puis poissons		8 408.3	0.32%				
ESPADON	Xiphiidés	<i>Xiphias gladius</i>	swordfish	ligne, palangre, chalut de fond, chalut pélagique	poisson solitaire océanique et pélagique	larves: larves & crustacés planctoniques, puis larves de poisson. Adulte: espèce planctoniques ou benthiques (près des côtes)		50.7	0.00%				
CONGRE	Congridés	<i>Conger conger</i>	conger eel	palangres, chalut	plateau continental, près de la côte ou au large (bord du talus)	poissons de fond, crustacés		66 111.7	2.51%				
CONGRE DE LIGNE								110 982.9	4.22%		6.7%		
ANGUILLE (Anguille d'Europe)	Anguillidés	<i>anguilla anguilla</i>	European eel	civelles: tamis; adultes: chalut, nasse, foène, vermée, ligne dormante	amphibiotique, thalassotoque	invertébrés de fond, mollusques, insectes, crustacés, poissons		2 537.9	0.10%				
LOTTE (Baudroie)	Lophiif.	<i>Lophius sp. (B. commune: L. piscatorius; B. rousse: L. budegassa)</i>	monk, anglerfish (L. piscatorius)	chalut de fond, trémail, palangre (-)	plateau continental et talus	poissons		71 742.6	2.73%				
MULET	MUGILIFORM.	<i>mugilidae sp (Mugil cephalus: M. cabot; Chelon labrosus: mullet lippu; Oedalechilus labeo: M. labéon; Liza ramada: M. porc; L. aurata: M. doré; L. saliens: M. sauteur)</i>	mullet (mugilidés NCA)	chalut pélagique (+), carrelet, senne, filet droit, trémail	eaux marines côtières, euryhalins: remontent les fleuves. Pélagiques, près de la surface ou près du fond	prélèvement de la nourriture en râclant la surface des fonds mous avec la machoire inférieure		32 974.5	1.25%		2.4%		
MULET NOIR								29 554.1	1.12%				
SARDINE	CLUPEIDÉS	<i>Sardina pilchardus</i>	European sardine, pilchard (grosse), sardine (petite)	bolinche, chalut pélagique	pélagique, eaux côtières, surtout de -15 à -55m	jeunes: phytoplancton, œufs, larves; adultes: crustacés planctoniques, larves de crabes, d'ophiures...		25 687.3	0.98%		1.04%		
HARENG		<i>Clupea harengus</i>	Atlantic herring	chalut pélagique, filet dérivant, senne coulissante	pélagique, grégaire, de la surface jusqu'au fond, plateau continental	alevin: diatomées planctoniques, puis crustacés; adultes: copépodes, amphipodes, mysidacés, poissons, invertébrés		9.1	0.00%				

Group	Code	Species	Common Name	Gear	Depth / Habitat	Depth / Habitat	Depth / Habitat	Depth / Habitat	Depth / Habitat	Depth / Habitat	Depth / Habitat
ALOSE (Grande alose / Alose feinte)	MES	<i>Alosa alosa / Alosa fallax</i>	Allis shad / twaite shad		alose vraie: plateau continental, reproduction en eau douce; alose feinte: eaux côtières, reproduction en eaux saumâtres	vraie: plancton; feinte: poissons			1 716.5	0.07%	
ANCHOIS	Engraulidés	<i>Engraulis encrasicolus</i>	anchovy	chalut senne	pélagique,	pélagiques, eaux côtières jusqu'à -150m. Anchois "littoraux": eaux déssalées par les apports fluviaux	zooplancton		17 191.5	0.65%	
GRONDIN PERLON	Scorpaeniformes	TRIGLIDÉS	<i>Trigla lucerna</i>	tub gurnard	chalut	essentiellement benthique; hiver: fonds > 80m, été: côte, fonds de sable, sable vasard, graviers	crustacés de + en + grands, céphalopodes; hiver plus benthique, poissons en été		1 019.0	0.04%	0.50%
GRONDIN ROUGE			<i>Aspitrigla cuculus</i>	gurnard (Trigla sp.)	chalut	plateau continental, benthique, fonds de -30 à -180m	petits crustacés, quelques poissons, gobies chez les plus grands		1 132.9	0.04%	
GRONDINS DIVERS									8 039.4	0.31%	
RASCASSE (Sébaste chèvre)	Scorpaenidés	<i>Heliconeus dactylopterus</i>	scorpionfishes NEI, red bream (H.d.)	chalut	de -20 à -1000 m		crustacés, petits poissons		1 301.0	0.05%	
EPERLAN (Eperlan d'Europe)	Osmérif.	<i>Osmerus eperlanus</i>			eaux côtières 0 - 30m, embouchure des fleuves (ponte)		phytoplancton		2 996.3	0.11%	
SAINT PIERRE	Zéif.	ZEIDÉS	<i>Zeus faber</i>	dory, john dory	chalut	plateau continental et talus, près du fond ou en pleine eau, à quelques m de la surface au-dessus des fonds sableux ou vaseux	chasse à l'affût: poissons		2 732.5	0.10%	
ORPHIE (Orphie commune)	Bélonif.	<i>Belone belone</i>	garfish, garpike	senne	océanique, pélagique, grégaire. S'approche des côtes, vit près de la surface		petits poissons pélagiques, lançons, céphalopodes, crustacés du plancton		1 308.0	0.05%	
SAUMON (Saumon Atlantique)	Salm onif.	Salm onidés	<i>Salmo salar</i>	Atlantic salmon	ligne en rivière, filet dans les pays nordiques	amphibiotique, potamotoque, eaux saumâtres et douces, et en mer	estuaires: copépodes, larves de crustacés, petits poissons; mer: poissons pélagiques		92.0	0.00%	
RAIE	CHONDRODORYCHTES	Rajidés	<i>Raja undulata</i>	undulate ray	chalut	de la côte à -100m	crustacés, poissons (gobiidés)		133 058.7	5.06%	5.07%
POCHETEAUX			<i>Raja sp. (R batis: P. gris; R. oxyrinchus: P. noir)</i>	common skate, blue or grey skate (P. gris); long-nose skate, sharp-nose skate (P. noir)	chalut, palangre (-); gris: une des 3 sp les plus importantes de la pêche française. Apports en diminution	gris: 30m (juv) à -200; noir: 50m (juv) à -1000m	jeunes: crustacés; puis poissons		383.8	0.01%	
TORPILLE (torpille parbrée)			Topédinidés	<i>Torpedo marmorata</i>	marbled electric ray	chalut, accessoire (peu d'intérêt économique)	vit sur le fond, de la côte à -50m.	poissons		10 311.8	
PASTENAGUE (Pastenague commune)	RAIES	Dasyatidés	<i>Dasyatis pastinaca</i>	common stingray	chalut, accessoire (peu d'intérêt économique)	de la côte à 100 m de profondeur, fonds sableux, sablo-vaseux, herbiers littoraux.	jeunes: crustacés; adultes: poissons, mollusques, céphalopodes, crustacés, annélides.		424.5	0.02%	
AIGLE DE MER (aigle de mer commun)			Myliobatidés	<i>Myliobatis aquila</i>	common eagle ray	chalut, accessoire (peu d'intérêt économique)	de la côte à 100 m de profondeur, semi-pélagique	mollusques lamellibranches, crustacés (-)		383.5	0.01%
ROUSSETTE			Scyliorhinidés	<i>Scyliorhinus sp (S. canicula: petite rousette; S. stellaris: grande r.)</i>	smallspotted catshark, lesser-spotted dogfish (petite); nusrehound, large-spotted dogfish (grande)	chalut	vit sur le fond, de 3 à 110 m, peut nager entre deux eaux	mollusques gastéropodes, lamellibranches, céphalopodes		82 657.7	3.14%
PEAU BLEUE	REQUINS	Carcarhinidés	<i>Prionace glauca</i>				poissons pélagiques		15 992.2	0.61%	

EMISSOLE = émissole tachetée	Triaki dés	<i>Mustelus asterias</i>	smooth dogfish	hound, chalut, accessoire	zone côtière, de -5m à -180m	jeunes: crustacés, adultes: poissons	12 217.2	0.46%
AIGUILLAT	Squali dés	<i>Squalus acanthias</i>	picked dogfish	(=spiny) chalut, palangre, accessoire en général	à proximité du fond, en bancs, -10 à -950m	poissons, mollusques, crustacés, méduses, vers	10 756.3	0.41%
TAUPE (requin taupe commun)	Lam nidés	<i>Lamna nasus</i>	porbeagle	palangre, chair vendue sous les noms de: veau de mer, thon.	pélagique, de la surface à >200m	poissons pélagiques et benthiques, céphalopodes (-)	547.6	0.02%
RENARD (renard de mer)	Alopi idés	<i>Alopias vulnipes</i>			pélagique, surface ou pleine eau	poissons	2 167.6	0.08%
BALISTE (Baliste commun)	Balis tidés	Tetra ontifor me <i>Balistes carolinensis</i>		A fond ou à soutenir en posée	Fonds rocheux à proximité des côtes, épaves	Mollusques, ballanes	1 454.6	0.06%
DIVERS							50 915.2	1.93%
DIVERS NOBLE							20 316.1	0.77%
TOTAL poissons							2 611 838.5	

Tableau A9-1 : débarquements de poissons, en Kg, au port de la Cotinière pour l'année 2001, par les bateaux pêchant dans le secteur 20E8 essentiellement (du 01.01.01 au 21.12.01. A. Nadeau, comm. pers.). Les poissons sont groupés par famille, la dernière colonne donne les contributions par famille au total débarqué. Les renseignements concernant chaque espèce sont tirés de Quérou & Vayne (1997).

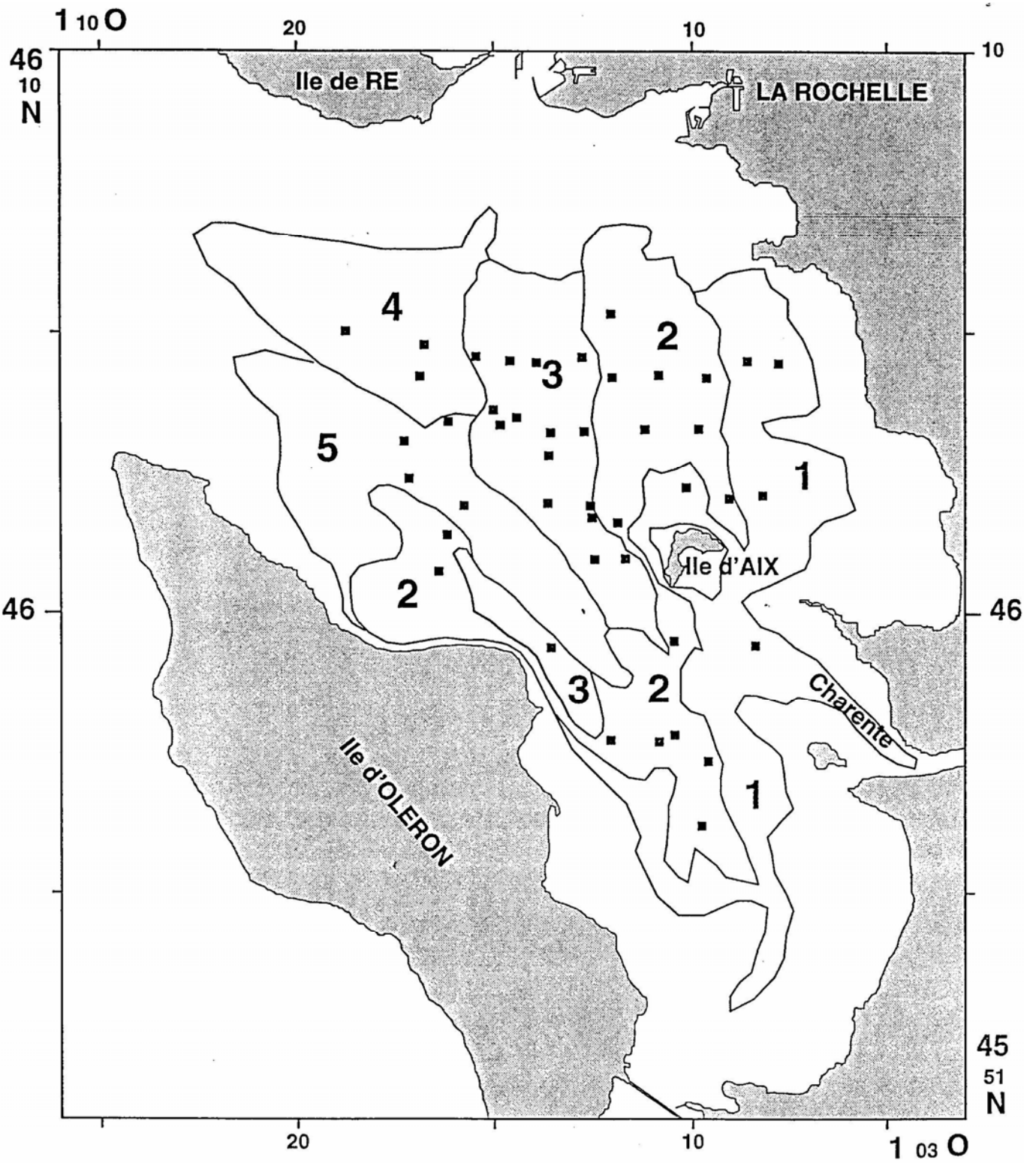


Figure A9-2 : localisation des strates pour la campagne d'échantillonnage des nourriceries littorales du Pertuis d'Antioche (Guérault et al. 1996). Les ponts représentent les zones de chalutage.

	occurrence (%)	densité	contribution	population	taille
Poissons					
merlan	60	1.91	9.42%	g0	6 - 22 cm
tacaud	20	0.76	3.75%	g0 (97%) et gl	g0: 7-20 cm
bar	60	1.15	5.67%	immatures	22 à 35 cm
rouget	60	1.15	5.67%	g0 (**) immatures: g0 : 54.7%*, 83.2%**	5-15 cm g0: 7-15 cm;
sole	100	15.3	75.48%	gl : 38.5%*, 14.5%** gII : 5.9%*, 1.9%**	gl: 15-24 cm; gII: 20-27 cm (**)
Crustacés					
crevette grise	100	55.83	99.32%	tous les stades	
étrille	20	0.38	0.68%		
Mollusques céphalopodes					
encornet	20	4.21	18.98%	gl	4 à 17 cm
casseron	100	12.62	56.90%	tous les stades	
seiche commune	80	5.35	24.12%	jeunes	g0: 1 à 7 cm; gl: 13 cm

Tableau A9-2 : Occurrence et densité des juvéniles et espèces commerciales rencontrés sur la strate 1 du Pertuis d'Antioche (fonds très envasés <5m, du sud de la Pointe du Chay au fond du Pertuis d'Antioche) . Résultats tirés des rapports de Guérault et al. 1996 (*) et Guérault & Désaunay 2001 (**)

	anglais	latin	mœurs	alimentation	reproduction	croissance	longévité
merlan	whiting	<i>Merlangius merlangus</i>	benthique, graviers, vase	1A: crustacés (amphip, crevettes) >20cm: poissons (sprats, anchois, jeunes merlans, tacaud) petits crabes, annélides polychètes, mollusques, encornets (chez les grands)	maturité à 2 ans (20-25 cm) GdG: janvier (-> août-sept: Islande) aires de reproduction: 20 à 150 m 5 -10 cm: le jeune vient se nourrir en eaux côtières	15 à 19 cm 1A 22 à 25 cm 2A 30 à 34 cm 3A	10 ans
Tacaud	pouting	<i>Trisopterus luscus</i>	côtier, grégaire zones rocheuses, épaves jeunes à la côte, estuaires	1A (<20cm): crevettes crabes verts adulte: au large: crustacés, petits poissons, mollusques céphalopodes, polychètes	maturité fin 1a (21-25 cm) reproduction en mars-avril	21 à 25 cm à 1 an 23 à 27 cm à 2 ans 28 à 33 cm à 3 ans	4 ans
Bar (commun)	seabass	<i>Dicentrarchus labrax</i>	côtier grégaire	<6cm: larves zoés de crustacés 6-12cm: copépodes harpacticoïdes >20cm: crevettes crabes adultes: poissons crustacés, céphalopodes Rq: jeune 6-12cm cible les mysidacés <septembre, puis les amphipodes > septembre	maturité au cours de 2a GdGa pont de février à mai GdG 5 j d'incubation, larve 3.5 mm	imptte mai- >oct max août 1a: 9 à 11 cm	30 ans (max) 14-15 (moy)
rouget	surmullet =red mullets)	<i>mullus barbatus</i>	benthique (barbillons pour fouir la vase) grégaire	larve: pélagique planctonophage alevin (30-40 à 100 mm): petites proies sur le fond (copépodes larves de mollusques, amphipodes) juvéniles: crustacés, polychètes adultes: plus d'annélides: fouissent plus	maturité au cours 2a: 17-18 cm pont avril->juin sur fonds>100m éclosion 3 à 8 jours + tard jeunes à la côte en août	13 cm en 1an 7 à 9 cm 2a 23 à 27 cm 3a 28 - 33 cm 5a 30-35 cm 6a	11 ans
sole commune	common sole	<i>solea solea</i> (= <i>s. vulgaris</i>)	benthique/ (larve pélagique, symétrique) sable fin sable vasard vase	larve: dinoflag, tintinides, larves copep adultes: polychètes, crustacés, bivalves, (vers ophiures poissons gastéropodes foraminifères) puis copep et larves crustacés	maturité 3 à 5a reX° fev->avr, max = mars pont: mars/avr -> fin mai	100g en 1.5 ans	27 ans fem 24 ans mâle

Tableau A9-3 : Détails des traits de vie des espèces de poissons dont les juvéniles sont rencontrés aux abords de la vasière de Brouage (tiré de Quéro & Vayne 1997)

auteur	Poids Individuel (g frais)						Q/B (/an)
	Irvin 1973	Dorel 1986	Dorel 1986	Vianet et al. 1989	Campillo et al. 1992		Froese & Pauly 2004
site	Golfe de Gascogne		Douarnenez	Golfe du Lion	Golfe du Lion, mâles	Golfe du Lion, femelles	
formule	$x = a.L^b + c$			$x = a.L^b$			
a	0.00971817	0.0048	0.0046	0.0062	0.0109	0.0086	
b	3	3.175	3.21	3.04	2.94	2.99	
c	-0.59951409						
Taille (cm)							
7	2.73	2.31	2.37	2.30	3.33	2.89	12.5
15	32.20	26.02	27.42	23.32	31.27	28.25	7.9
20	77.15	64.87	69.03	55.91	72.85	66.77	6.6
24	133.74	115.72	123.95	97.33	124.52	115.17	5.9
27	190.68	168.20	180.90	139.23	176.05	163.79	5.5

conversions:

0.16	dw/ww	
0.13	afdww	démersaux
45.70	J/mgC	Salonen 1976
25.57	J/mgAFDW	démersaux
0.56	gC/gAFDW	
0.07	gC/gWW	

Taille (cm)	Poids Individuel (gC)					
7	0.20	0.17	0.18	0.17	0.25	0.21
15	2.38	1.92	2.02	1.72	2.31	2.09
20	5.70	4.79	5.10	4.13	5.38	4.93
24	9.88	8.55	9.15	7.19	9.20	8.51
27	14.08	12.42	13.36	10.28	13.00	12.10

Tableau A9-4 : calcul des biomasses individuelles en fonction de la taille des individus pour les juvéniles de sole *Solea solea*.

	âge zéro	âge I	âge II	Population	
Composition de la population	54.70%	38.50%	5.90%		
	83.20%	14.50%	1.90%		
Nombre d'individus	8	2	0	15.3	
	200	92	5	240	
Dimensions de individus	7	15	20		
	15	24	27		
Poids individuel	0.17	1.92	4.79		
	1.92	8.55	12.42		
Q/B individuel	12.5	7.9	6.6		
	7.9	5.9	5.5		
Consommation annuelle individuelle	2.14	15.18	31.62		
	15.18	50.43	68.32	gC/ha/an	KgC/4500m²/an
Consommation totale	17.88	33.68	9.19	60.76	0.03
	3031.66	4659.34	311.56	8002.56	3.60

Tableau A9-5 : calculs de biomasse et de consommation pour la population de juvéniles de soles.

espèce:	Bar (<i>Dicentrarchus labrax</i>)			Rouget (<i>Mullus barbatus</i>)			gadiformes (pour le merlan et le tacaud)					
référence:	Dorel 1986		Synthèse (Froese & Pauly 2004)	Campillo 1992		Dorel 1986						
site	GdG	Manche	Golfe du Lion	Marseille, Femelle	Marseille, Mâle	Mer du Nord	Ecosse	Mer du Nord	Ecosse			
a	0.0123	0.0124	0.0096	0.0079	0.0101	0.0074	0.0104	0.0077	0.0132	0.0052		
b	2.955	2.953	3.02	3.08	3.054	3.145	2.972	3.048	2.901	3.155		
Taille (cm)												
<u>22</u>	113.96	114.18	108.74	107.72	<u>5</u>	1.38	1.17	<u>6</u>	2.14	1.81	2.39	1.48
<u>35</u>	449.39	449.84	441.93	450.15	<u>15</u>	39.46	36.99	<u>22</u>	101.56	95.10	103.50	89.40
								<u>7</u>	3.38	2.90	3.73	2.41
								<u>20</u>	76.51	71.13	78.50	66.18
Q/B an ⁻¹	10.2 (Palomares 1991)			5.9 Froese & Pauly 2004		4.76 Pauly 1989 (USA)		12.76 Pauly 1989 (UK)				

Tableau A9-6 : des biomasses individuelles en fonction de la taille des individus pour les juvéniles de bars, rougets, merlans, tacauds.

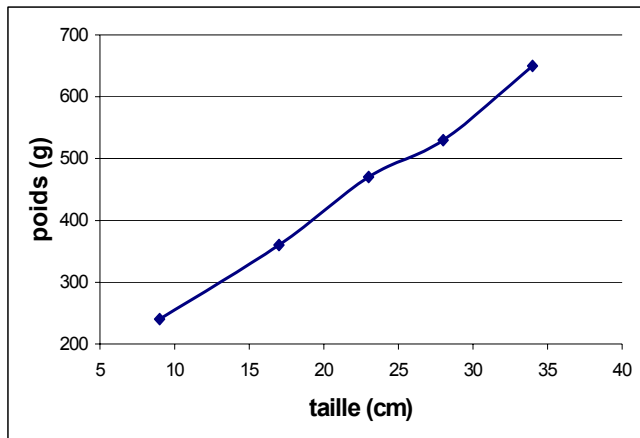
	Nind/ha		biom indiv (g frais)		biom indiv (g C)		biom (gC / ha)		biom KgC / transect		Q/B	Consommation annuelle	
	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max		min	max
merlan	1.91	19.10	1.95	97.39	0.21	10.29	0.39	196.49	0.00	0.09	12.76	0.00	1.13
tacaud	0.76	7.60	3.11	73.08	0.33	7.72	0.25	58.67	0.00	0.03	12.76	0.00	0.34
bar	1.15	11.50	113.96	449.39	12.04	47.47	13.84	545.89	0.01	0.25	10.20	0.06	2.51
rouget	1.15	11.50	1.27	38.22	0.13	4.04	0.15	46.43	0.00	0.02	5.90	0.00	0.12

conversions:	0.21	AFDW/WW (pélagiques)
	23.32	J/mgAFDW
	45.70	J/mgC
	0.51	gC/gAFDW
	0.11	gC/gWW

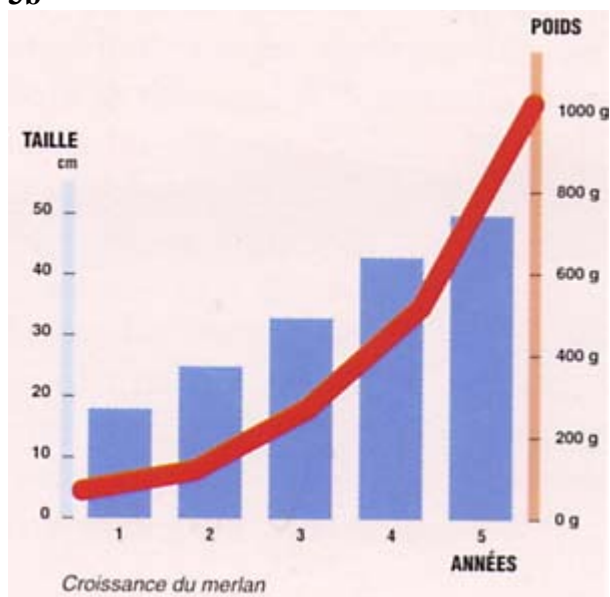
Total:	6.59	381.36	0.07	4.09
	gC.transect ⁻¹		KgC.transect ⁻¹	

Tableau A9-7 : calculs de biomasse et de consommation pour la population de bars, rougets, merlans, tacauds.

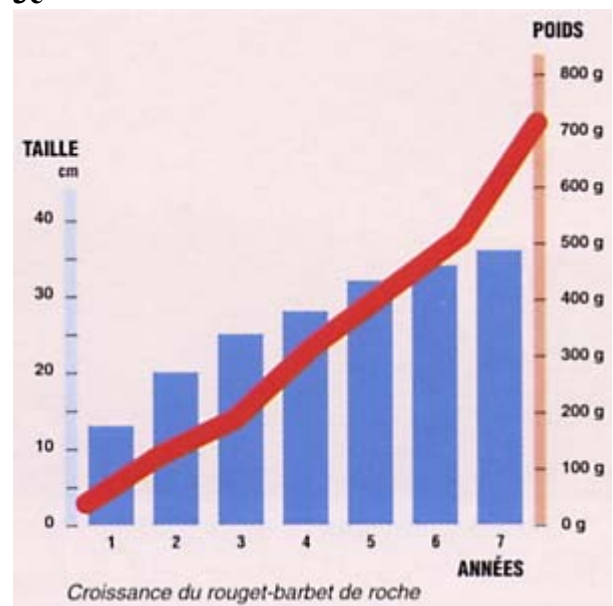
3a



3b



3c



Figures A9-3a, b, c: courbes d'évolution de la taille et du poids des espèces *Dicentrarchus Labrax* (3a : Les nouvelles de l'Ifremer, n°7), *Merlangius merlangus* (3b : Quéro & Vayne 1997), et *Mullus barbatus* (3c : Quéro & Vayne 1997).

Annexe A10 : oiseaux

Tableaux A10-1 : comptages des oiseaux identifiés sur la vasière de Brouage, et moyennes mensuelles du nombre d'oiseaux observés sur le site pour les mois hivernaux (1a) et estivaux (1b) (données ; LPO – RN de Moëze-Oléron). Des corrections ont été faites pour tenir compte du fait que certains oiseaux, comptabilisés sur le site, se nourrissent en fait ailleurs (Boileau, comm. pers.) : les corrections sont indiquées (un pourcentage simple signifiant que seul ce pourcentage se nourrit sur la vasière, les autres individus se nourrissent ailleurs et ont une autre activité sur le site), et les lignes corrigées apparaissent en italique. Enfin, pour tenir compte de la situation actuelle, seules les quatre dernières années ont été prises en compte, même dans le cas où des données plus anciennes étaient disponibles (ligne donnée en italique aussi, et indiquée par « moy 4a »).

<i>A10-1a</i>		octobre			novembre			décembre			janvier			février			mars		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Grand Gravelot	1997										1023			700					
<i>Charadrius hiaticula</i>	1998		518		730	648		594	720		1006			950		810			
	1999			110		1060				570	540		600					475	
	2000		615			650				793	1005		850					498	
	moy		414			772				669	894		775					594	
	25% corr		104			193				167	223		194					149	
Pluvier Argenté																			
<i>Pluvialis squatarola</i>	moy		1500			1800			2100		2300		2000					1500	
Grey plover																			
	20% en hiver corr		1500			360			420		460		400					1500	
Huîtrier Pie	1997	2000	2172		1538	2198		1614	2136				2444						389
<i>Haematopus ostraelegus</i>	1998		1184		1950	822		2182	1500		2400		1453			1106			
Eurasian oyster catcher	1999			2420		2540				2050	2172		1050			430			
	2000	744					2107			1870	1702		1250			160			
	moy		1704			1859			1892		2091		1549			521			
Courlis Cendré	1998	232	372	300	1070	680	500	853	585		907		888		665	810	400	61	
<i>Numenius arquata</i>	1999	300	320	903	410	519	600		640		610		1498				1035		
eurasian curlew	2000		1127	410	230		675		773	624	540	881	447	750	600	210	500		
	moy		496			586			695		735		850			517			
Barge Rousse	1998		636		542	654		629	671		909		998			470			
<i>Limosa lapponica</i>	1999			530		743				660	682		450			421			
bar-tailed godwit	2000		141				1443			1286	1107		795			574			
	moy		436			846			812		899		748			488			
Barge à queue noire	1992	45		70	30	60					10		27	328	135	946	187	130	
<i>Limosa limosa</i>	1993	80	30		6				2	2	0	7	8	250	140	60	400	605	18
black-tailed godwit	1994	65	268	160		160	172	150	196		21	21	57	150	287	1070	1500	800	21
	1995	350	80	300	150	83					150	205	157	260	140	130	350	430	217
	1996		6		120		72		20		40	60	180	268		400	350	800	114
	1997	291	15	30	350	100		1	10			3	18	582	830	589	1220	95	105
	1998	500	4	4	4	11	1	82	8	177		340		450	1563	5000	2700	2000	550
	1999	30	2	2200	3000	3500	2500	3558	2516		163	496	880	750	900	1609	6700	8600	176
	2000	2		167	240	1500	750		1800	1500		18340		930	1500	2778	39558	2500	
	moy		214			640			716		1058		813			2734			
	moy 4a		295			1087			1072		2891		1457			5837			

Chevalier Gambette	1998		883		813	1017		1063	1127		852		726		1023	140	162
<i>Tringa totanus</i>	1999	560		1167		984				899	990			13			350
common redshank	2000		869	229			930		1800	796	560			520			728
	moy		742			936			1137		801			420			481
Bécasseau variable	1998	2000	7250	2000	28735	24903		29300	31280		30270	3504	20192				17010
<i>Calidris alpina</i>	1999	400		21900		29755				33000	34166			30900			21200
dunlin	2000		5400	15411			21934			25399	37535			28500			27990
	moy		7766			26332			29745		26369			26531			22067
<i>30% en hiver</i>	corr		7766			7900			8923		7911			7959			22067
Bécasseau Maubèche	1998		2550		8500	12018		12500	13000		1490		11380				11500
<i>Calidris canutus</i>	1999			1100		10000				12500	13000			11515			13010
Red knot	2000		69				4272			11642		13420		11230			9190
	moy		1240			8698			12411		9303			11375			11233
Courlis corlieu	1998	3	1	1	1	2											
<i>Numenius phaeopus</i>	1999		17	4										5			
whimbrel	2000	1						1								1	2
	moy		5			2		1						5		2	
Chevalier arlequin	1998	63	115	14	50	40	36	64	42	20	20	21	10	15	20	2	1
<i>Tringa eurythropus</i>	1999	155	78	50	70	60	30	19	18	5	33	34	18	46		63	32
Spotted redshank	2000	70	175	150	70	30	81	27	126	90		27	4	2	15	53	11
	moy		97			52			49			26		16			23
Tadorne de Belon	1998		79	252	296	422	98	996	937	1376	1192	1015	997	1298		2000	890
<i>Tadorna tadorna</i>	1999	28	146	129	502	1133	1400	753		471		867	1500	1200	2115		1207
common shelduck	2000		71	82	119	25	900	172	529	864	1435			194	1056	998	958
	moy		112			544			762			1168		1266			814
<i>- 500 en janvier</i>	corr		112			544			762			668		1266			814
Avocette elegante	1990			4			97				1300	787				448	
<i>Recurvirostra avosetta</i>	1991	44				250	57	27	380			490	250	500	55		1
	1992	43		119		120		130	150	250		902		23	10		15
	1993		155		209	119	308	476		186		614	141	127	138	81	110
	1994	185	240	242	325		320	500	400			787	3		2	2	11
	1995		50		85	420	345		546			1190		200	142	150	80
	1996	150		84	237	208	174	450	800			1021	800	635		350	150
	1997		102			467			505	800	1800	1300	51	65	7	4	41
	1998		300			565			1034			879		750			280
	1999		153			650			596			935		680			35
	2000		140	168		291			699			629		310			121
	moy		136			276			446			905		226			85
	moy 4a		173			493			709			1057		311			86

<i>A10-1b</i>	année	avril			mai			juin			juillet			août			septembre		
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Grand Gravelot	1997																		
<i>Charadrius hiaticula</i>	1998		300			240	140	3		5	22		25		389	330	1760	1564	
	1999	230			26	18			52				4	35	84	1302		882	
	2000		30			193			28			24			495	350		1050	1035
	moy		187			123			22			19			426			1258	
	25% corr		47			31			6			5			107			315	
Pluvier Argenté																			
<i>Pluvialis squatarola</i>	moy		1500			1200			100			400			600			1200	
Grey plover																			
	20% en hiver corr		1500			1200			100			400			600			1200	
Huîtrier Pie	1997		190			20	49		125			157		250	507		500	1463	
<i>Haematopus ostraelegus</i>	1998	128				72		159			107			558		860	1130		
Eurasian oyster catcher	1999	385	162		110				73				137			811			1283
	2000		20			172			84			77			365			957	
	moy		177			85			110			120			498			1032	
Courlis Cendré	1998	205	99	90		77		16			400	523	815	411	457	350	808	828	
<i>Numenius arquata</i>	1999	432	191		57				30	191	400	401	500	487	735	765	450		1454
eurasian curlew	2000	300	200			172		120	60	53	46	776		400	500	120		1072	871
	moy		217			102			78			483			469			914	
Barge Rousse	1998	209			17	13		25			52		34	44	110		273	512	
<i>Limosa lapponica</i>	1999	94	45		27	2			11				2		30	40	10		210
bar-tailed godwit	2000		94			4						5			10			63	
	moy		111			13			18			23			47			214	
Barge à queue noire	1992	40	6	26	30	116		208		46	150	90	370	150	153	460	312		
<i>Limosa limosa</i>	1993	56	9		26		6	300	210		59	200	300	400		550	400		216
black-tailed godwit	1994	45	80	142					4	126		470	263			602		268	53
	1995	300	151	134			35	105	200	73	250	320	600	350	600	650	400	450	423
	1996	43				9		20		50	160	263	30	400	510	310	400	750	292
	1997	300	180			2	1	21	540		142	323	228	515	900	450	431	540	252
	1998	710	35	1	4	11	53	95	100	45	720	1058	1000	1500	1100	1200	1559	1490	
	1999	20	80	125				210	310	700	840	790	950	425	460	405	341	600	5
	2000	80		1	1		4	100	200	84	88	115	500		3100	500		32	1000
	moy		111			23			170			395			682			486	
	moy 4a		139			11			219			563			960			625	

Chevalier Gambette	1998	375	180	449	200	703	390	15	40	87	140		459	245	786		892	1706			
<i>Tringa totanus</i>	1999	105	196	150	167	686					100	150	692	483	280	173	316	911	231	961	
common redshank	2000	107	39	107	150	235	120	50	200	300			275		495	447	180			1356	791
	moy		190			331							118		388		444				990
Bécasseau variable	1998	7300		615		1618			104				400	392	4250	5448	3270		2386	3217	
<i>Calidris alpina</i>	1999	9480		5000	1255	3670				162		130	1650	1360			322	1250			2970
dunlin	2000		7800			1194				406			459				849				1965
	moy		6039			1934				224			1234				2228				2635
<i>30% en hiver</i>	corr		6039			1934				224			1234				2228				2635
Bécasseau																					
Maubèche	1998	1700			1	1163			31			250	18	60	68	163		623	1890		
<i>Calidris canutus</i>	1999	1080	753	2000	205	1150				6			150		48	24					1490
Red knot	2000		5060			6				6	1					1	55			92	91
	moy		2119			505				11			120			60					837
Courlis corlieu	1998	2	10	137	17	139	8	3		8	45	40	30	38	21			34	3	1	
<i>Numenius phaeopus</i>	1999		15	30	60	250					2	15		21	2	415			2		
whimbrel	2000	1	60			1				4	15	3	3	20	4	6	6	6	6	10	
	moy		36			79				5				19		66				9	
Chevalier arlequin	1998	37	49	8	4	13				5	20	34	65	49	100	83	31	131			
<i>Tringa eurythropus</i>	1999		71	100	11					58	69	79	14	10		80	100	170	357		
Spotted redshank	2000			14		4			19	4	7	1		8	2		35	150	107		
	moy		47			8			22			36		47				135			
Tadorne de Belon	1998	574	624	726		417		175			503	349	287	218	222	50	174	148	303		
<i>Tadorna tadorna</i>	1999		573		395	270			437		316	306	198	264	119	141	119		165		
common shelduck	2000	318	428	450		242	200	6	479			176	234	194	138	44	2	16	32		
	moy		528			305			274			296			154				120		
<i>- 500 en janvier</i>	corr		528			305			274			296			154				120		
Avocette elegante	1990	5			5	4	7	4	16	10		15		7	5	70	5	2	1		
<i>Recurvirostra avosetta</i>	1991	33	20	40	23	21	29	6		11	6		13	19	6		40	13			
	1992	5	3	7	38	38	38	50	50	50	50	50	50	40	58	50	77		53		
	1993	67	30	78	62	8			23		78		82		74	76		146			
	1994	25	37	65	12	7	39		31	36		60	57		62			150			
	1995		118	40	48	36	10		42	71	55	150	200		102			90	200		
	1996	95	73	67		45			54	69	13	78	13		41	34	53	43	20		
	1997		53	33	30	23	13	14	51	42	282	230	101	206	180	166					
	1998		96		78	60				253	400			98	170			115			
	1999	85	47	56	56	35	38	20	8	5	120	287	270	219	153	165	55	49			
	2000		79			28			220		270	426	398	250	350			42			
	moy		50			31			40			148		110				65			
<i>moy 4a</i>			64			40			51			276		196				65			

		Biomasses individuelles (Kg)								BMR = a.W ^b		
		Triplet et al. 2001	Wolff et al. 1975	Zwarts et al. 1990	Annezo & Hamon 1989	Meire et al. 1994	Moreira 1997	Kersten & Piersma 1987	Biomasse moyenne	gC/jour/oiseau		
site		Le Croisic	Grevelingen Estuary		Saint Brieuc	Oosterschel de Estuary	estuaire du Tage	Northwestern Europe	Kg	Kersten & Piersma 1987**	& Wolff et al. 1975**	
Grand gravelot	<i>Charadrius hiaticula</i>	Ringed plover	-	-	-	-	0.05	0.049	-	0.050	1.06	0.82
Pluvier argenté	<i>Pluvialis squatarola</i>	Grey plover	0.248	0.223	0.187	0.223	0.19	0.187	0.226	0.212	3.05	2.34
Courlis cendré	<i>Numenius arquata</i>	Curlew	0.868	0.922	0.718	0.922	0.7	0.718	-	0.808	8.10	6.14
Barge rousse	<i>Limosa lapponica</i>	Bar-tailed godwit	-	0.248	0.253	0.248	0.27	0.254	-	0.255	3.49	2.67
Barge à queue noire	<i>Limosa limosa</i>	Black-tailed godwit	-	-	0.250	-	-	0.23	-	0.240	3.34	2.55
Chevalier gambette	<i>Tringa totanus</i>	Redshank	0.133	0.128	0.108	-	0.14	0.108	0.149	0.128	2.11	1.62
Bécasseau variable	<i>Calidris alpina</i>	Dunlin	0.057	0.057	0.042	0.057	0.05	0.042	-	0.051	1.08	0.83
Bécasseau maubèche	<i>Calidris canutus</i>	Knot	0.152	0.128	0.119	0.128	0.14	0.125	0.132	0.132	2.16	1.66
Courlis corlieu	<i>Numenius phaeopus</i>	Whimbrel	-	-	0.414	-	0.41	0.414	-	0.413	4.96	3.78
Chevalier arlequin	<i>Tringa erythropus</i>	spotted redshank	-	-	0.108	-	0.14	-	-	0.124	2.06	1.58
Tadorne de Belon	<i>Tadorna tadorna</i>	Common shelduck	1.069	1.237	1.125	-	1.08	-	-	1.128	10.33*	7.82
Avocette élégante	<i>Recurvirostra avosetta</i>	avocet	0.295	0.34	0.280	-	0.24	0.25	-	0.281	3.75	2.86
Rq : « Lean Weight »											B en g	B en Kg
										a	0.0615	7.17
										b	0.729	0.723

* : pour le tadorne de belon, a = 1.53, b = 0.734, Aschoff & Pohl, in Meire et al. 1994.

** : « d'après » : conversion des facteurs a en utilisant 4.184 J/cal et 45.7 J/mgCorg

Tableau A10-2 : données issues de la littérature utilisées pour le calcul de la biomasse et de la consommation des limicoles et assimilés (Tadorne) sur la vasière de Brouage. Les sites référencés sont des zones intertidales d'Europe au climat tempéré, jouant un rôle équivalent à celui de la vasière de Brouage pour les populations de migrateurs et accueillant de nombreuses espèces communes. Les calculs de métabolisme de base (BMR : basal metabolic rate) issus des travaux de Kersten & Piersma 1987 et de Wolff et al. 1975 ont été utilisés par les différents auteurs cités.

	DI		Consommation	
	min	max	min	max
<i>Charadrius hiaticula</i>	2.5	4.4	2.40	5.82
<i>Pluvialis squatarola</i>	3	3.9	8.24	14.89
<i>Numenius arquata</i>	2	6	14.46	60.75
<i>Limosa lapponica</i>	5	5.5	15.68	24.00
<i>Limosa limosa</i>	2	6	6.01	25.07
<i>Tringa totanus</i>	4.2	5	8.00	13.19
<i>Calidris alpina</i>	3.2	4.2	3.13	5.66
<i>Calidris canutus</i>	2	6	3.90	16.23
<i>Numenius phaeopus</i>	2	6	8.89	37.21
<i>Tringa erythropus</i>	2	6	3.72	15.47
<i>Tadorna tadorna</i>	2	6	18.40	77.46
<i>Recurvirostra avosetta</i>	2	6	6.74	28.12

gC.ind⁻¹.jour⁻¹

AE	
80%	85%

Tableau A10-3 : calculs de la consommation quotidienne individuelle des oiseaux. Elle est obtenue par :

$$C = DI \times BMR / AE$$

Où C désigne la consommation, BMR le métabolisme de base (Basal Metabolic Rate) et AE est l'efficacité d'assimilation (Assimilation Efficiency, 80% (Moreira 1997) à 85% (Meire et al. 1994). DI (pour « daily Intake ») est le coefficient multiplicatif communément utilisé pour calculer la DEE (Daily Energetic Expenditure) : $DEE = DI \times BMR$. Le choix d'encadrement de ce taux est variable selon les auteurs : 2 à 4 (Moreira 1997), 3 (Meire et al 1994) 2.5 à 6 selon les espèces (Pienkowski et al. 1984), 5 (Wolff et al. 1975). Excepté pour les DI par espèce donnés par Pienkowski et al. (1984), un encadrement de 2 à 6 englobe donc l'ensemble des données de la littérature.

Annexes B

Indices obtenus dans le cadre de l'étude des réseaux trophiques annuels :

*Br20 (Brouage, 20 compartiments),
Br16 (Brouage, agrégé) et Aig (l'Aiguillon)
à l'aide des chaînes de Markov.*

<u>ANNEXE B1: MODELE BR20.</u>	<u>49</u>
<u>ANNEXE B2: MODELE BR16.</u>	<u>50</u>
<u>ANNEXE B3: MODELE AIG.</u>	<u>51</u>

Annexe B1: Modèle Br20.

Temps et taux de transfert entre compartiments du modèle Br20

Temps de transfert (en jours) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	bcoy	bjuv	bmul	blim	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
pphy	2.2	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bphy	0.0	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pmic	1.6	2.8	0.5	7.2	0.5	2.3	11.6	11.8	7.6	10.3	0.5	0.5	0.5	8.2	5.1	4.5	0.1	5.0	5.0	6.4
bfor	2.8	0.6	3.6	3.2	5.5	3.2	4.1	3.8	3.1	3.1	2.8	5.0	2.8	2.7	1.2	0.7	7.8	1.6	3.5	0.9
pmes	0.0	0.3	0.5	7.2	0.5	2.3	11.6	11.8	7.7	10.3	0.5	0.5	0.6	8.2	5.2	4.5	0.1	5.0	5.0	6.4
bmei	2.6	0.4	5.4	2.2	7.5	3.6	3.5	3.6	2.7	3.1	4.4	6.9	4.4	4.3	0.9	0.3	9.7	0.5	5.1	2.4
bbiv	6.9	5.1	1.7	3.0	1.5	2.7	4.3	3.5	2.9	2.9	2.1	1.6	2.2	2.3	5.7	5.1	0.8	5.1	2.8	0.5
bgas	3.8	1.6	3.1	2.9	4.9	2.7	4.1	3.4	2.9	2.7	2.3	4.5	2.3	2.2	5.6	5.0	7.2	5.1	3.0	0.4
bann	4.9	2.7	4.4	3.9	6.4	0.5	5.1	4.7	4.2	4.0	3.6	5.9	3.6	3.5	3.2	2.6	8.8	2.7	4.3	1.7
bart	10.7	8.4	9.1	6.8	10.7	7.5	0.3	0.4	6.7	7.3	7.9	10.4	7.8	7.6	9.3	8.7	11.4	3.1	8.5	5.8
bcoy	1.5	3.1	0.3	8.1	0.3	2.7	11.6	11.9	8.6	10.2	0.4	0.3	0.5	9.4	5.5	4.9	0.0	5.5	0.0	7.6
pjuv	15.0	12.8	13.6	13.9	14.1	13.7	1.8	2.6	13.8	0.2	13.3	14.1	13.2	13.2	16.5	15.9	13.7	14.3	13.9	11.4
bmul	3.5	1.3	4.0	3.7	5.9	0.7	4.9	4.4	3.9	3.7	3.2	5.5	3.2	3.1	3.4	2.8	8.3	2.9	3.9	1.3
limi	14.7	12.6	12.3	13.0	12.3	12.7	0.2	1.0	12.9	12.9	12.3	12.4	12.3	12.3	15.7	15.1	11.8	15.1	13.0	10.5
pbac	7.9	5.7	3.9	3.5	2.7	4.7	4.2	4.5	3.5	4.0	6.3	3.0	6.7	7.6	0.9	0.3	1.6	1.1	8.3	5.8
bbac	7.0	4.8	7.8	2.6	9.5	3.8	3.3	3.5	2.6	3.0	6.9	9.1	6.8	6.7	0.0	3.1	10.7	0.2	7.6	4.9
pdoc	1.2	2.4	0.0	6.8	0.0	1.9	11.2	11.3	7.2	9.8	0.1	0.0	0.1	7.7	4.7	4.1	4.1	4.6	4.6	5.9
bdoc	4.9	2.7	5.9	0.5	8.0	1.6	1.2	1.4	0.4	0.9	4.8	7.5	4.7	4.6	2.4	1.8	10.1	2.7	5.4	2.8
ppoc	1.2	16.4	0.0	23.7	0.0	23.0	11.8	12.6	23.6	10.2	14.1	0.0	16.1	23.1	25.8	25.3	3.1	23.9	21.8	21.2
bpoc	5.0	2.9	0.9	0.7	2.7	0.5	1.9	1.2	0.7	0.5	0.1	2.2	0.1	0.0	3.4	2.8	5.0	2.8	0.8	6.0
Ext	1.2	6.3	1.2	11.4	0.6	5.7	14.6	11.2	13.7	15.2	8.3	10.3	1.6	2.2	0.1	1.2	1.5	3.3	1.7	5.9

Taux de transfert (en %) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	bcoy	bjuv	bmul	blim	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
pphy	1.2	8.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	13.9	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pmic	0.0	0.0	0.3	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	1.1	0.0	0.0	0.0
bfor	1.6	11.9	0.9	0.9	0.1	3.0	1.8	2.3	1.7	2.3	4.6	0.2	1.8	1.5	0.1	1.4	0.5	1.4	1.6	7.3
pmes	2.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0
bmei	4.8	34.6	1.2	4.4	0.1	7.7	6.6	7.3	6.7	6.7	6.2	0.3	2.4	2.0	0.2	5.1	0.8	9.4	2.1	9.9
bbiv	0.1	0.9	1.5	0.5	0.3	2.1	0.9	1.4	0.9	1.5	4.5	0.5	1.7	1.2	0.0	0.1	3.2	0.2	1.5	6.1
bgas	0.5	3.4	1.0	0.6	0.1	2.7	1.2	1.9	1.1	1.9	5.0	0.2	2.0	1.6	0.0	0.1	0.5	0.3	1.7	8.1
bann	0.3	2.0	0.2	0.3	0.0	5.7	0.5	0.7	0.5	0.7	1.1	0.0	0.5	0.4	0.0	0.3	0.1	0.5	0.4	1.8
bart	0.1	0.4	0.2	0.2	0.0	0.6	6.7	7.0	0.3	0.4	1.0	0.1	0.4	0.3	0.0	0.0	0.3	0.2	0.3	1.6
bcoy	0.0	0.0	2.9	0.0	0.9	0.1	0.1	0.1	0.0	0.2	2.2	1.6	0.6	0.0	0.0	0.0	9.0	0.0	6.0	0.0
pjuv	0.0	0.2	0.1	0.1	0.0	0.2	5.0	3.8	0.1	10.4	0.4	0.0	0.2	0.1	0.0	0.0	0.2	0.0	0.2	0.7
bmul	0.9	6.8	0.5	0.6	0.1	8.9	1.0	1.4	1.0	1.3	2.7	0.1	1.1	0.9	0.0	0.5	0.3	0.8	0.9	4.3
limi	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	2.0	0.5	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.2
pbac	3.0	21.3	7.2	15.9	1.5	30.1	29.6	30.7	29.9	27.6	18.1	2.6	6.7	4.5	2.0	50.6	18.2	47.0	5.2	22.7
bbac	5.8	42.0	5.9	31.3	0.7	59.3	58.3	60.6	59.2	54.2	28.4	1.4	11.2	8.9	4.0	9.1	4.8	92.8	9.7	44.7
pdoc	0.3	0.5	26.6	0.0	7.6	0.6	0.7	0.5	0.1	1.3	24.1	12.0	6.3	0.1	0.0	0.0	2.5	0.1	1.5	0.4
bdoc	6.3	45.2	6.2	33.8	0.7	64.0	62.8	65.3	63.8	58.4	30.4	1.4	12.0	9.6	0.3	8.0	4.6	10.3	10.5	48.2
ppoc	0.1	0.0	8.8	0.0	3.2	0.0	0.4	0.3	0.0	0.8	0.1	8.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.1
bpoc	1.9	13.8	11.9	7.8	1.2	33.4	14.9	23.1	13.9	23.3	62.4	2.5	24.7	20.0	0.1	1.8	6.2	3.3	21.5	7.1
Ext	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Annexe B2: Modèle Br16.

Temps et taux de transfert entre compartiments du modèle Br16

Temps de transfert (en jours) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	bcoy	pjuv	bmul	limi	pbac	bbac
pphy	2.2	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bphy	0.0	0.3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pmic	8.2	6.8	0.7	4.7	0.7	5.2	5.7	5.5	4.7	5.1	4.7	0.7	4.7	4.7	0.5	2.3
bfor	3.3	1.1	8.6	4.1	8.6	4.6	4.9	4.8	4.1	4.1	4.1	8.6	4.1	4.1	8.3	1.7
pmes	0.0	0.6	0.7	4.7	0.7	5.2	5.7	5.5	4.7	5.1	4.7	0.7	4.7	4.7	0.5	2.3
bmei	2.7	0.5	8.4	3.1	8.4	4.4	4.7	4.6	3.9	4.0	3.9	8.4	3.9	3.9	8.1	1.5
bbiv	8.2	6.1	2.6	3.9	2.6	4.4	4.7	4.6	3.9	4.0	3.9	2.6	3.9	3.9	2.3	1.5
bgas	5.3	3.1	8.4	3.9	8.4	4.4	4.7	4.6	3.9	3.9	3.9	8.4	3.9	3.9	8.1	1.5
bann	5.5	3.3	9.3	4.6	9.3	0.9	5.6	5.5	4.8	4.9	4.8	9.3	4.8	4.8	9.1	2.4
bart	12.7	10.5	12.7	9.4	12.7	9.8	1.0	1.0	9.3	9.4	9.3	12.7	9.3	9.3	12.5	6.9
bcoy	7.9	6.5	0.4	4.4	0.4	4.9	5.4	5.2	4.4	4.8	4.4	0.4	4.4	4.4	0.2	2.0
pjuv	17.5	15.3	16.1	15.3	16.1	15.7	2.5	3.4	15.2	0.5	15.2	16.1	15.2	15.2	15.9	12.8
bmul	4.2	1.9	9.2	4.6	9.2	1.3	5.5	5.4	4.7	4.8	4.7	9.2	4.7	4.7	8.9	2.3
limi	17.3	15.1	13.9	14.4	13.9	14.8	0.6	2.5	14.3	14.4	14.3	13.9	14.3	14.3	13.7	11.9
pdet	7.4	6.1	0.0	4.0	0.0	4.4	4.9	4.8	3.9	4.4	3.9	0.0	3.9	3.9	7.8	1.5
bdet	4.4	2.2	4.5	0.0	4.5	0.5	0.8	0.7	0.0	0.1	0.0	4.5	0.0	0.0	4.2	5.7
out	1.3	7.0	0.9	11.9	0.6	6.5	15.6	12.1	14.8	16.1	13.2	10.1	2.8	2.8	1.8	5.2

Taux de transfert (en %) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	bcoy	pjuv	bmul	limi	pbac	bbac
pphy	1.2	8.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	13.9	1.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pmic	0.0	0.1	0.3	0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.1	0.1	0.0	0.6	0.2
bfor	1.8	13.0	0.3	1.9	0.1	4.2	3.6	4.0	3.6	3.6	4.4	0.2	1.6	1.0	0.8	5.2
pmes	2.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
bmei	4.8	34.5	0.6	4.3	0.1	7.5	6.4	7.1	6.5	6.5	7.8	0.3	2.8	1.9	1.4	9.3
bbiv	0.3	2.4	0.9	1.7	0.2	3.6	3.2	3.5	3.2	3.2	3.8	0.4	1.4	0.9	2.0	4.5
bgas	0.7	5.0	0.3	2.0	0.1	4.3	3.7	4.0	3.7	3.7	4.5	0.2	1.6	1.1	0.8	5.3
bann	0.3	2.3	0.1	0.5	0.0	5.9	0.9	1.0	0.9	0.9	1.1	0.0	0.4	0.3	0.2	1.3
bart	0.1	0.7	0.1	0.4	0.0	0.9	7.1	7.4	0.8	0.8	0.9	0.1	0.3	0.2	0.3	1.1
bcoy	0.2	1.4	3.1	1.0	0.8	2.1	1.9	2.0	1.8	1.9	2.2	1.4	0.8	0.5	7.1	2.6
pjuv	0.0	0.3	0.1	0.2	0.0	0.4	5.2	4.0	0.3	10.6	0.4	0.0	0.1	0.1	0.1	0.5
bmul	1.1	7.6	0.2	1.2	0.0	9.6	2.1	2.4	2.2	2.1	2.6	0.1	0.9	0.6	0.5	3.1
limi	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	2.1	0.5	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1
pdet	3.0	19.0	43.6	13.6	10.8	29.5	26.3	28.5	25.5	27.3	30.9	20.0	11.1	7.3	5.6	36.4
bdet	7.3	52.1	6.4	37.3	1.6	80.9	69.6	76.4	70.0	69.7	84.8	2.9	30.6	20.0	14.7	19.6
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Annexe B3: Modèle Aig.

Temps et taux de transfert entre compartiments du modèle Aig

Temps de transfert (en jours) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	blim	pdet	bdet
pphy	2.7	0.0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bphy	0.0	0.7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pmic	2.9	3.8	0.8	15.8	0.8	15.2	6.9	15.3	14.7	14.7	14.7	0.8	14.7	14.7	0.0	12.8
bfor	7.2	0.2	5.1	3.9	5.1	3.3	3.0	3.5	2.9	2.9	2.9	5.1	2.9	2.9	4.2	0.9
pmes	0.0	0.7	0.8	15.8	0.8	15.2	6.9	15.3	14.7	14.7	14.7	0.8	14.7	14.7	0.0	12.8
bmei	6.8	6.9	4.6	3.5	4.6	2.9	2.6	3.1	2.5	2.5	2.5	4.6	2.5	2.5	3.8	0.5
bbiv	3.6	1.4	1.5	3.6	1.5	3.0	2.7	3.2	2.6	2.6	2.6	1.5	2.6	2.6	0.7	0.6
bgas	2.7	0.0	5.1	4.0	5.1	3.3	3.1	3.5	2.9	2.9	2.9	5.1	2.9	2.9	4.3	1.0
bann	8.5	1.2	6.4	0.5	6.4	0.5	4.4	4.8	4.2	4.2	4.2	6.4	4.2	4.2	5.6	2.3
bart	7.9	12.9	5.8	0.4	5.8	4.0	0.9	0.3	3.6	3.5	3.5	5.8	3.5	3.5	5.0	1.6
cult	2.9	3.8	0.8	15.8	0.8	15.2	6.9	15.3	14.7	14.7	14.7	0.8	14.7	14.7	0.0	12.8
bjuv	9.2	7.0	7.1	9.2	7.1	8.6	0.3	8.8	8.2	8.2	8.2	7.1	8.2	8.2	6.3	6.2
bmul	7.1	0.5	5.0	3.8	5.0	3.2	2.9	3.4	2.8	2.8	2.8	5.0	2.8	2.8	4.1	0.8
blim	10.2	39.1	8.1	6.0	8.1	6.4	0.8	0.1	0.2	0.9	8.8	8.1	8.8	8.8	7.3	6.8
pdet	2.1	3.0	0.0	14.9	0.0	14.3	6.1	14.5	13.9	13.9	13.9	0.0	13.9	13.9	0.4	11.9
bdet	4.3	4.4	2.2	1.0	2.2	0.4	0.2	0.6	0.0	0.0	0.0	2.2	0.0	0.0	1.4	2.8
out	0.7	6.2	1.1	3.1	3.3	4.6	8.7	63.3	6.3	5.5	32.2	6.2	1.1	9.6	2.6	3.6

Taux de transfert (en %) des compartiments colonne vers les lignes :

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	blim	pdet	bdet
pphy	0.0	10.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	0.0	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pmic	0.0	0.0	1.2	0.0	1.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.6	0.0	0.0	2.9	0.0
bfor	0.0	20.2	0.6	0.6	0.7	2.0	3.9	1.1	1.3	1.5	4.1	0.3	1.4	0.9	1.5	4.7
pmes	1.8	0.2	0.2	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.4	0.0
bmei	0.1	2.9	2.5	2.4	2.8	7.9	15.2	4.2	4.9	6.0	16.1	1.2	5.5	3.6	5.9	18.1
bbiv	0.1	3.2	2.8	0.6	3.1	2.1	4.0	1.1	1.3	1.6	4.2	1.3	1.4	1.0	6.6	4.8
bgas	0.0	3.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
bann	0.0	6.3	0.6	5.6	0.7	15.0	3.8	1.1	1.2	1.5	4.0	0.3	1.4	0.9	1.5	4.5
bart	0.0	2.0	0.7	4.9	0.8	1.7	12.8	10.3	1.1	1.3	3.5	0.4	1.2	0.8	1.8	3.9
cult	0.0	0.0	0.3	0.0	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0	0.8	0.0
bjuv	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
bmul	0.0	32.3	2.2	2.1	2.5	7.1	13.7	3.8	4.4	5.4	14.5	1.1	4.9	3.3	5.3	16.3
blim	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
pdet	0.9	0.1	41.9	0.0	46.5	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	20.0	0.0	0.0	1.4	0.0
bdet	0.3	16.1	13.7	13.1	15.2	43.6	84.0	23.2	27.0	32.9	88.7	6.5	30.1	20.0	32.7	16.7
out	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Annexes C

Résultats de l'étude de la stabilité des modèles dynamiques obtenus à partir des modèles à l'équilibre.

<u>ANNEXE C1: MODELE BR20.</u>	<u>53</u>
<u>ANNEXE C2: MODELE BR16.</u>	<u>57</u>
<u>ANNEXE C3: MODELE AIG.</u>	<u>61</u>

Notes :

Note 1: les notations font référence aux encarts V.2a et V.2b

Note 2 : les détails des calculs (Jacobienne, vecteurs propres) ne sont donnés que pour les cas c) décrits dans l'encart V.2a

Note 3 : les figures sont obtenues par résolution numérique de l'équation différentielle ordinaire décrite en encart V.2a, à l'aide de la fonction ode45 du logiciel Matlab©.

Annexe C1: Modèle Br20.

Coefficients des équations :

$[a_{ij}]$: échanges trophiques entre compartiments (matrice antisymétrique)

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
pphy	0	-5.14	0	0	-645.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	5.14	0	0	-6.42	0	-45.93	0	-3.43	0	0	0	0	-605.6	0	0	0	0	0	0	0
pmic	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	962.8	0	0	0
bfor	0	6.42	0	0	0	-0.29	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.77	0	0	0	4.75
pmes	645	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21.35	0	0	0
bmei	0	45.9	0	0.29	0	0	0	0	-18.06	0	0	0	-1 562	0	0	25.05	0	7.94	0	9.49
bbiv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-5.13	0	-7.37	0	-109.8	0	0	10.76	0	0.94	4.14
bgas	0	3.4	0	0	0	0	0	0	0	-8.06	0	-8.00	0	-37.30	0	0	0	0	0	13.85
bann	0	0	0	0	0	18.06	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4.14
bart	0	0	0	0	0	0	5.13	8.06	0	0	0	-17.01	0	0	0	0	0	0.54	0	2.48
cult	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14.07	0	17.33	0
bjuv	0	0	0	0	0	0	7.37	8.00	0	17.01	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bmul	0	605.6	0	0	0	1 562	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	669.2
limi	0	0	0	0	0	0	109.8	37.30	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pbac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1 606.2	1 054.8	0	0	0
bbac	0	0	0	-2.8	0	-25.05	0	0	0	0	0	0	0	0	-1 606	0	0	198.1	0	0
pdoc	0	0	-963	0	-21.35	0	-10.76	0	0	0	-14.07	0	0	0	-1 055	0	0	0	0	0
bdoc	0	0	0	0	0	-7.94	0	0	0	-0.54	0	0	0	0	0	-198	0	0	0	21.79
ppoc	0	0	0	0	0	0	-0.94	0	0	0	-17.33	0	0	0	0	0	0	0	0	-120.3
bpoc	0	0	0	-4.8	0	-9.49	-4.14	-13.85	-4.14	-2.48	0	0	-669.2	0	0	0	0	-21.8	120	0

$[k_{ij}]$: coefficients à multiplier par la biomasse des compartiments d'origine dans le calcul de flux vers les détritus

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
pdoc	1.3	0	699.3	0	71.9	0	0	0	0	0	9.9	4.3	355.3	0	0	0	0	0	0	0
bdoc	0	31.3	0	11.0	0	99.7	18.2	27.1	19.1	15.4	0	0	0	0	0	28.4	0	0	0	0
ppoc	0	0	233.1	0	30.8	0	0	0	0	0	0	3.0	0	0	0	0	0	0	0	0
bpoc	0	0.4	222.7	2.4	0	64.2	3.8	10.3	4.0	6.9	25.4	0	1 383.0	69.3	0	0	0	0	0	0

$[\beta_i \text{ et } E_i]$: échanges avec l'extérieur. Les β_i sont des coefficients à multiplier par les biomasses, E_i sont des valeurs fixes

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
a) β	43.4	78.0	-1 865	-36.3	-205.5	-191.5	-29.8	-47.0	-33.0	-28.9	-41.7	-36.6	-5 680	-346.6	-3 401	-298.3	-777.3	-9.7	-1 543	-75.1
a) E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2 023	0	1 688	0
b) β	-1 054	78.0	-2 647	-36.3	-952.2	-191.5	-29.8	-47.0	-33.0	-28.9	-41.7	-36.6	-5 680	-346.6	-4 498	-298.3	-777.3	-9.7	-1 543	-75.1
b) E	279.1	0	9.8	0	31.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	177.5	0	2 023	0	1 688	0
c) β	-1 117	-72.3	-2 647	-36.3	-952.2	-191.5	-29.8	-47.0	-33.0	-28.9	-41.7	-36.6	-5 680	-346.6	-4 498	-298.3	-777.3	-9.7	-1 543	-75.1
c) E	295.2	469.8	9.8	0	31.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	177.5	0	2 023	0	1 688	0

Les coefficients β positifs (conduisant à des instabilités) sont indiqués en caractères gras.

Matrice Jacobienne dans le cas c)

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pbac	bbac	pdoc	bdoc	ppoc	bpoc
pphy	-1 117	-1.3	0	0	-164.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	16.1	-72.3	0	-20	0	-143.5	0	-10.7	0	0	0	0	-1 892	0	0	0	0	0	0	0
pmic	0	0	-2 647	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12.1	0	0	0
bfor	0	17.1	0	-36.3	0	-0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7.4	0	0	0	12.7
pmes	27.3	0	0	0	-952.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0	0	0
bmei	0	52.3	0	0.3	0	-191.5	0	0	-20.6	0	0	0	-1 780	0	0	28.5	0	9.0	0	10.8
bbiv	0	0	0	0	0	0	-29.8	0	0	-14.3	0	-20.5	0	-305.2	0	0	29.9	0	2.6	11.5
bgas	0	3.8	0	0	0	0	0	-47.0	0	-8.9	0	-8.9	0	-41.4	0	0	0	0	0	15.4
bann	0	0	0	0	0	10.6	0	0	-33.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.4
bart	0	0	0	0	0	0	2.2	3.4	0	-28.9	0	-7.3	0	0	0	0	0	0.2	0	1.1
cult	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-41.7	0	0	0	0	0	97.8	0	120.5	0
bjuv	0	0	0	0	0	0	1.4	1.6	0	3.3	0	-36.6	0	0	0	0	0	0	0	0
bmul	0	6.1	0	0	0	15.6	0	0	0	0	0	0	-5 680	0	0	0	0	0	0	6.7
limi	0	0	0	0	0	0	0.7	0.2	0	0	0	0	0	-346.6	0	0	0	0	0	0
pbac	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-4 498	260	170.7	0	0	0
bbac	0	0	0	-2.3	0	-21.2	0	0	0	0	0	0	0	0	-1 358	-298.3	0	167.5	0	0
pdoc	1.3	0	-1 166	0	30.5	0	-20.8	0	0	0	-17.3	4.3	355.3	0	-2 043	0	-777.3	0	0	0
bdoc	0	31.3	0	11.0	0	75.9	18.2	27.1	19.1	13.8	0	0	0	0	0	-565.8	0	-9.7	0	65.4
ppoc	0	0	233.1	0	30.8	0	-0.8	0	0	0	-14.5	3.0	0	0	0	0	0	0	-1 543	-100.5
bpoc	0	0.4	222.7	-11.9	0	35.7	-8.6	-31.2	-8.5	-0.5	25.4	0	-624.6	69.3	0	0	0	-65.4	360.8	-75.1

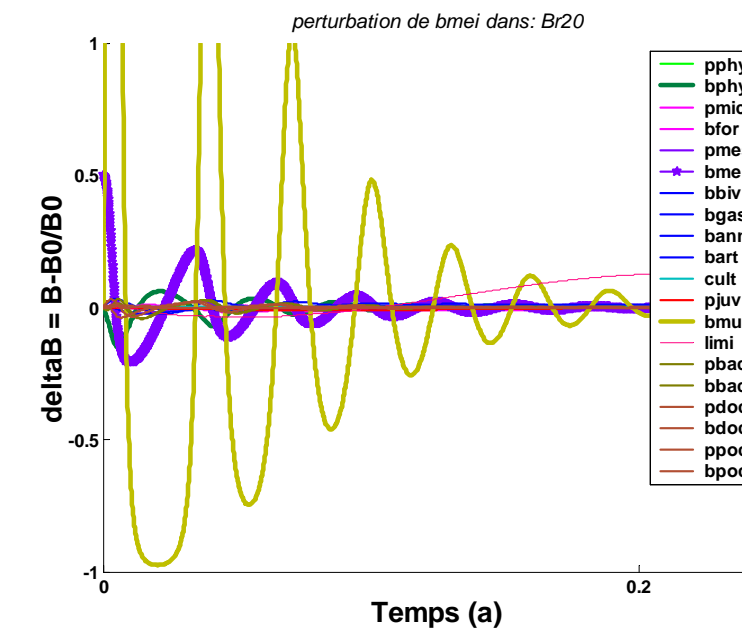
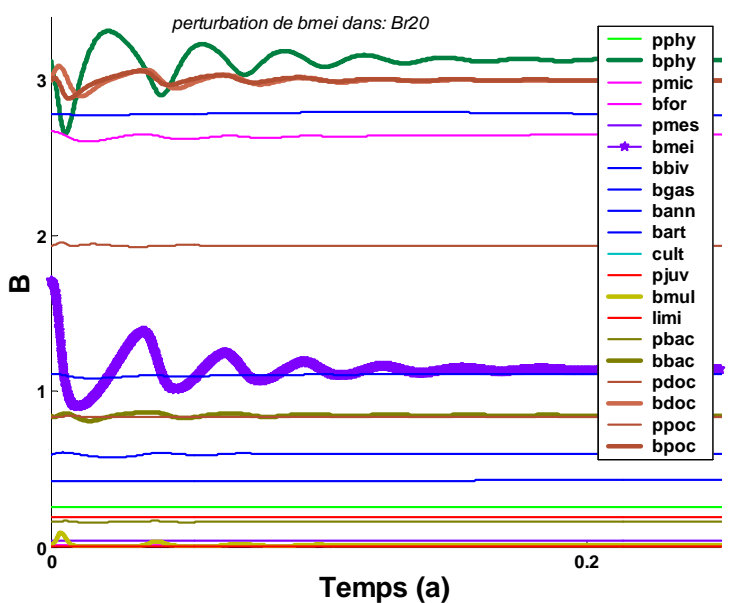
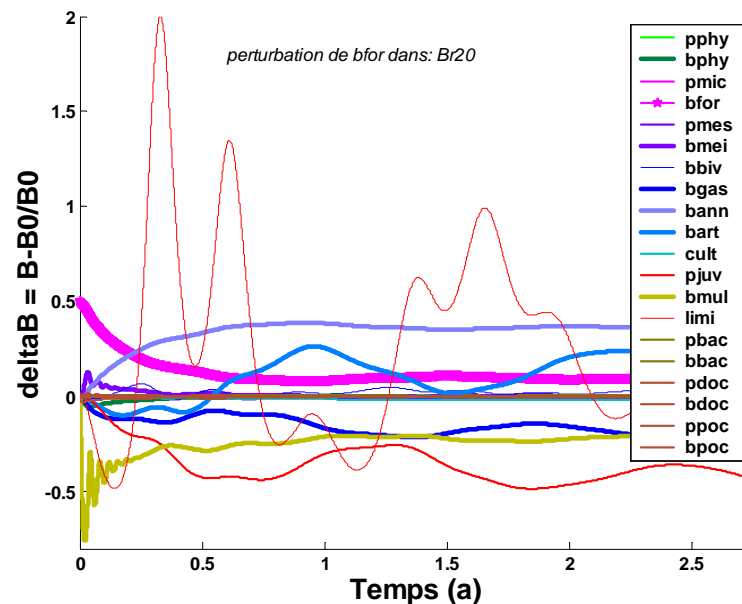
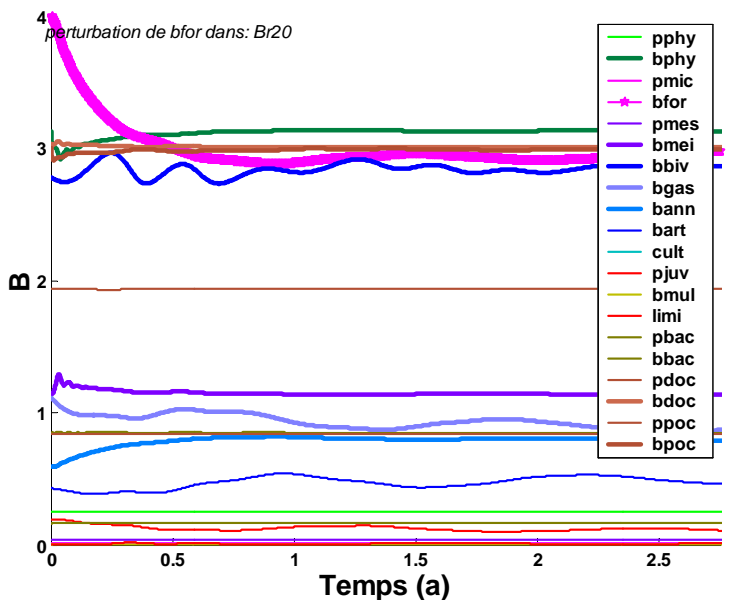
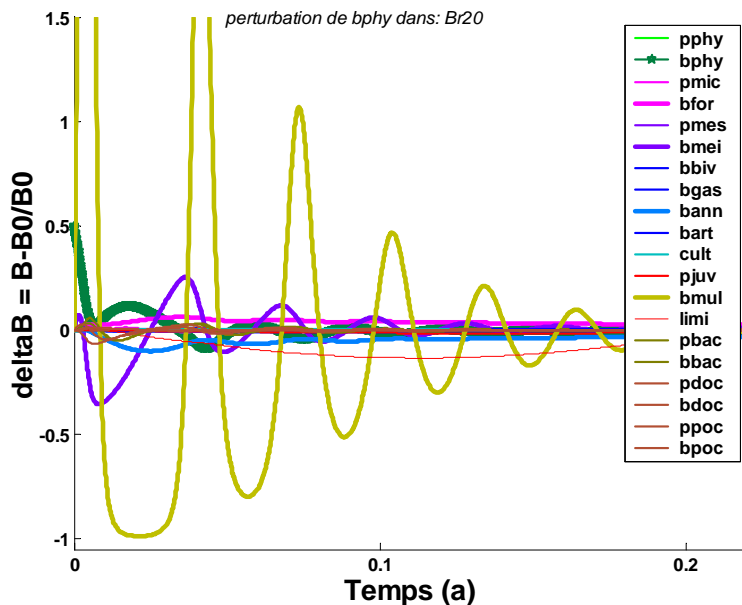
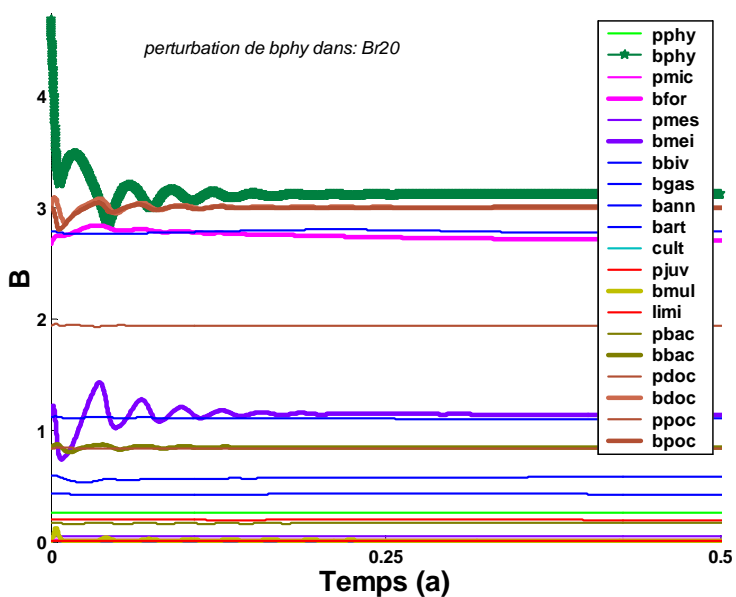
Valeurs propres et vecteurs propres

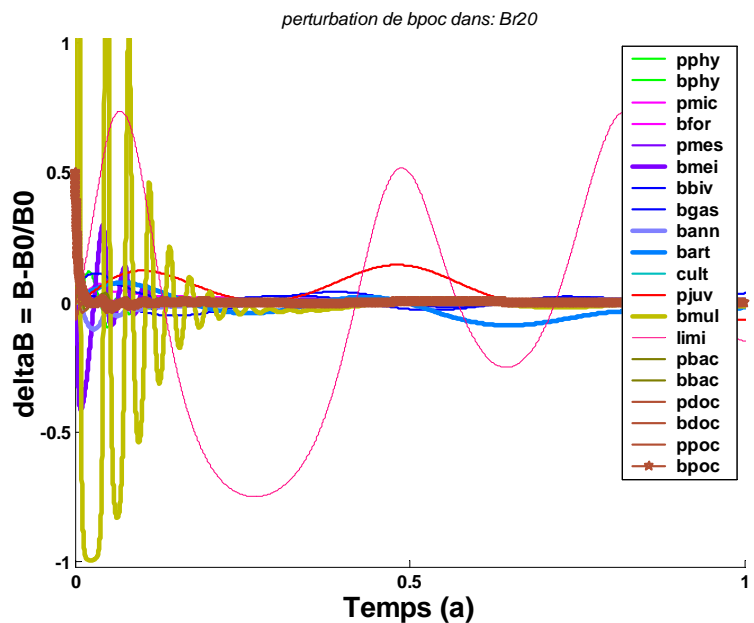
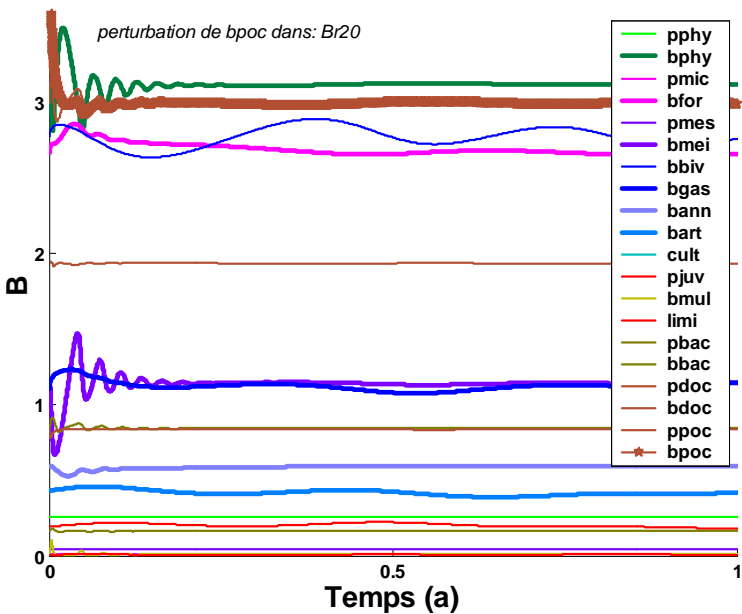
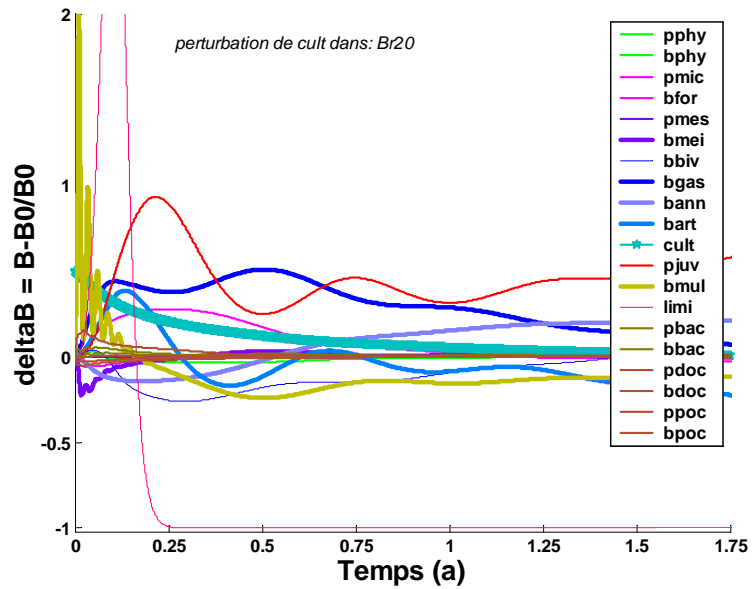
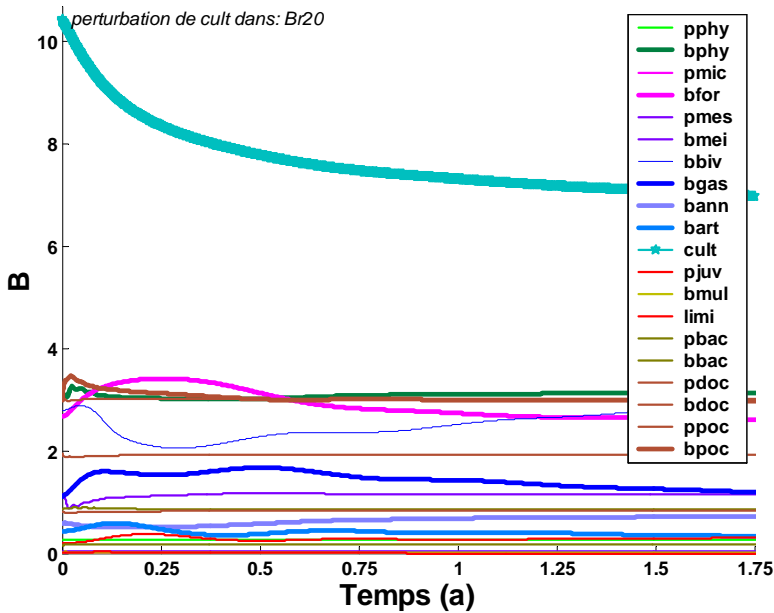
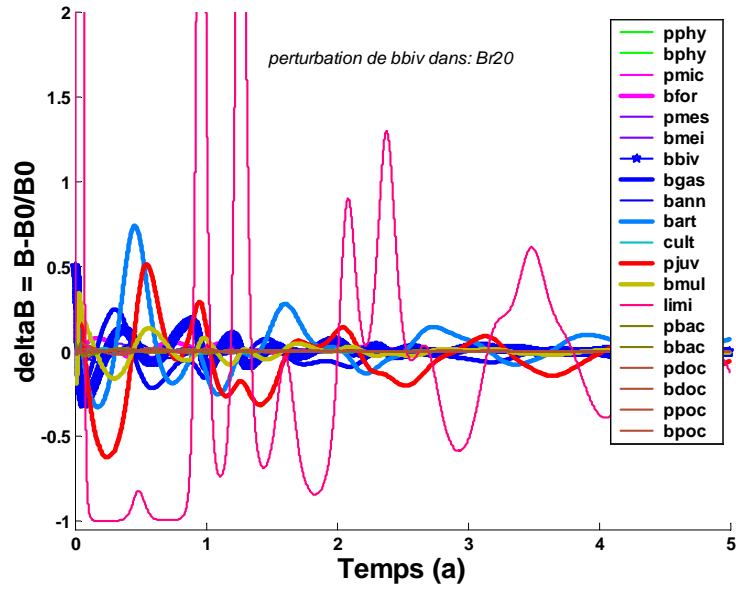
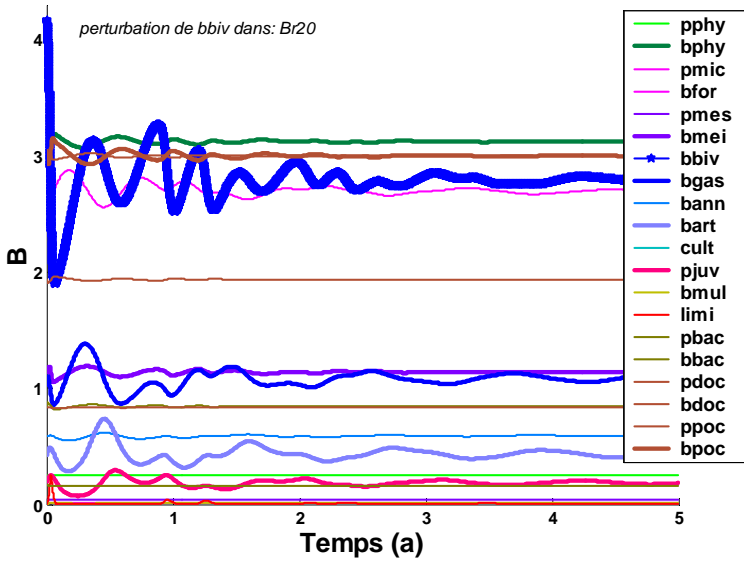
Valeurs propres																				
Réelle	-5 672	-4 312	-2 639	-1 516	-1 083	-986.9	-894.7	-188.7	-188.7	-345.9	-127.3	-127.3	-94.8	-65.1	-34.1	-34.1	-45.0	-40	-34.3	-32.4
Im	0	0	0	0	0	0	0	253.4	-253.4	0	70.7	-70.7	0	0	7.9	-7.9	0	0	0	0
Vecteurs propres																				
pphy	0	0	0	0	-1.0	0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bphy	-0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0.8	-0.8	0.3	0	0	0	-0.1	0.1	0.2	0
pmic	0	0	-0.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bfor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	0.1	-0.3	-0.2	-0.2	0.2	-0.9	0.3	0.2
pmes	0	0	0	0	0.2	-0.6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bmei	-0.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0.3	-0.3	0	0.1	0	0	0	0.1	-0.1	0
bbiv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0.1	-0.2	0.9	0.9	-0.1	-0.2	0	-0.9
bgas	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0.3	-0.5	0	0	0.5	0.3	-0.1	0.1
bann	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0.1	0	0	0	-0.1	0.9	0.1
bart	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0.1	-0.1	-0.1	0	0.2
cult	0	0	0	0.1	0	0	0.1	0	0	0	0	0	-0.2	0.3	-0.1	-0.1	0.9	0	0.1	0.1
bjuv	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-0.1	-0.1
bmul	-0.9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
limi	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
pbac	0	0.8	-0.1	0	0	0	-0.1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bbac	0	0.3	0	0	0	0	-0.1	-0.3	-0.3	0	-0.1	-0.1	-0.1	0.1	0	0	0	0	0	0
pdoc	0.1	0.5	-0.6	0	0	0.2	-1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bdoc	0	0	0	0	0	0	-0.1	-0.9	-0.9	0	-0.2	-0.2	-0.1	0.1	0	0	0	0	0	0
ppoc	0	0	0.2	-1.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0	0	0	0
bpoc	-0.1	0	0	0.2	0	0	0	-0.1	-0.1	-0.2	0	0	-0.9	0.7	-0.1	-0.1	0	0.1	-0.2	0.1

L'allure des courbes présentées ci-après peut être mise en parallèle avec la linéarisation du système autour de l'équilibre en utilisant les vecteurs propres ci-dessus : on retrouve par exemple le retour rapide du compartiment « bmul » dont l'amplitude des variations décroît très vite avec le temps, alors que l'amplitude du compartiment bfor décroît lentement.

Quelques figures d'évolution : après perturbation d'un compartiment (biomasse de départ = biomasse d'équilibre + 50%). Evolution des biomasses et de leurs variations relatives.

Exemples des cas de perturbation de bphy, bfor, bmei, bbiv, cult et bpoc (abréviations du tableau IV.1)





Annexe C2: Modèle Br16.

Coefficients des équations :

$[\alpha_{ij}]$: échanges trophiques entre compartiments (matrice antisymétrique)

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pphy	0	-5.1	0.00	0	-645.2	0	0.0	0	0	0	0.00	0	0	0	0	0
bphy	5.1	0	0	-6.4	0	-45.9	0.00	-3.4	0.00	0.00	0	0	-31.1	0	0	0
pmic	0.0	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0	0	0.00	0	0	0	635.6	0
bfor	0	6.4	0	0	0	-0.3	0.0	0	0.00	0.00	0	0	0.00	0	0	2.4
pmes	645.2	0	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14.1	0
bmei	0	45.9	0	0.3	0	0	0	0	-18.1	0.00	0	0.00	-80.2	0	0	10.7
bbiv	0.0	0.0	0.0	0.0	0	0	0	0	0	-5.1	0	-7.4	0	-109.8	7.4	1.8
bgas	0	3.4	0	0	0	0	0	0	0	-8.1	0	-8.0	0	-37.3	0	6.1
bann	0	0.0	0	0.0	0	18.1	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	1.8
bart	0	0.0	0	0.0	0	0.0	5.1	8.1	0.0	0	0	-17.01	0	0.00	0	1.3
cult	0.0	0	0.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	14.2	0
bjuv	0	0	0	0	0	0.0	7.4	8.0	0.0	17.0	0	0	0	0	0	0
bmul	0	31.1	0	0.0	0	80.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15.1
limi	0	0	0	0	0	0	109.8	37.3	0.0	0.0	0	0	0	0	0	0
pdet	0	0	-635.6	0	-14.1	0	-7.4	0	0	0	-14.2	0	0	0	0	-0.6
bdet	0	0	0	-2.4	0	-10.7	-1.8	-6.1	-1.8	-1.3	0	0	-15.1	0	0.6	0

Les valeurs « 0.00 » sont non nulles mais inférieures à 10^{-4} .

$[k_{ij}]$: coefficients à multiplier par la biomasse des compartiments d'origine dans le calcul de flux vers les détritus

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pdet	1.26	0	1155	0	103	0	0	0	0	0	0	7.33	0	0	0	0
bdet	0	31.7	0	13.4	0	164	22	37.4	23.1	22.4	35.4	0	89.2	69.3	0	0

$[\beta_i \text{ et } E_i]$: échanges avec l'extérieur. Les β_i sont des coefficients à multiplier par les biomasses, E_i sont des valeurs fixes

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
a) β	43.4	78.02	-1865	-36.3	-205	-192	-29.8	-47	-33	-28.9	-41.7	-36.6	-292	-347	-1200	-70.5
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3888	0
b) β	-1054	78.02	-2647	-36.3	-952	-192	-29.8	-47	-33	-28.9	-41.7	-36.6	-292	-347	-1200	-70.5
E	279.1	0	9.849	0	31.64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3888	0
c) β	-1117	-72.3	-2647	-36.3	-952	-192	-29.8	-47	-33	-28.9	-41.7	-36.6	-292	-347	-1200	-70.5
E	295.2	469.8	9.849	0	31.64	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3888	0

Les coefficients β positifs (conduisant à des instabilités) sont indiqués en caractères gras.

Matrice Jacobiennne

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pphy	-1117	-1.3	-0	0	-164	0	-0	0	0	0	-0	0	0	0	0	0
bphy	16.07	-72	0	-20	0	-144	0	-11	-0	-0	0	0	-97	0	0	0
pmic	0	0	-2647	0	-0	0	-0	0	0	0	0	0	0	0	7.999	0
bfor	0	17.1	0	-36	0	-0.8	0	0	-0	-0	0	0	0	0	0	6.48
pmes	27.33	0	0	0	-952	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.597	0
bmei	0	52.3	0	0.33	0	-192	0	0	-21	-0	0	0	-91	0	0	12.2
bbiv	0	-0	0	-0	0	0	-30	0	0	-14	0	-21	0	-305	20.5	5.04
bgas	0	3.81	0	0	0	0	0	-47	0	-8.9	0	-8.9	0	-41	0	6.73
bann	0	0	0	0	0	10.6	0	0	-33	0	0	0	0	0	0	1.07
bart	0	0	0	0	0	0	2.19	3.44	-0	-29	0	-7.3	0	0	0	0.56
cult	0	0	-0	0	0	0	0	0	0	0	-42	0	0	0	98.87	0
bjuv	0	0	0	0	0	-0	1.44	1.56	-0	3.31	0	-37	0	0	0	0
bmul	0	6.06	0	-0	0	15.6	0	0	0	0	0	0	-292	0	0	2.93
limi	0	0	0	0	0	0	0.68	0.23	-0	-0	0	0	0	-347	0	0
pdet	1.264	0	-710	0	61.4	0	-22	0	0	0	-42	7.33	0	0	-1200	-1.7
bdet	0	31.7	0	-3.2	0	90.5	9.57	-4.1	10.7	13.3	35.4	0	-14	69.3	3.952	-71

Valeurs propres et vecteurs propres

Valeurs propres																
Réelle	-2 643	-1 201	-1 083	-986	-346	-278	-131	-131	-75	-52	-32	-32	-45	-40	-34	-33
Im	0	0	0	0	0	0	48.2	-48	0	0	8.66	-8.7	0	0	0	0

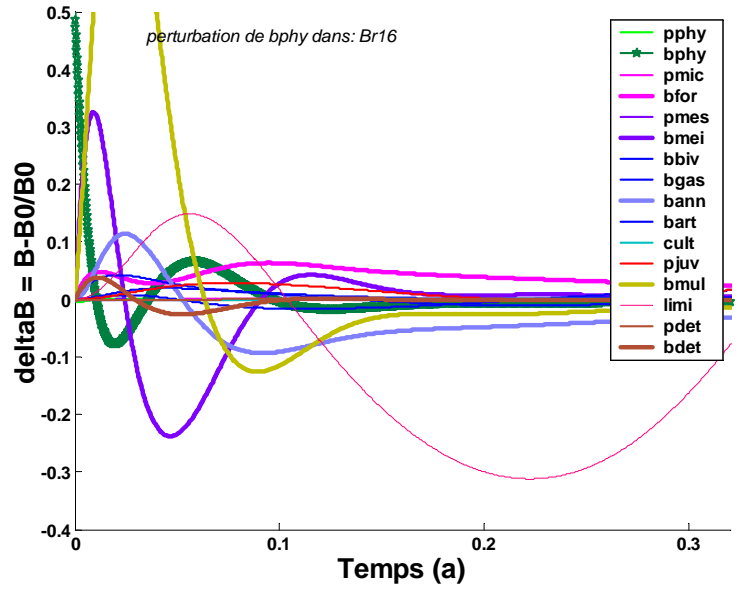
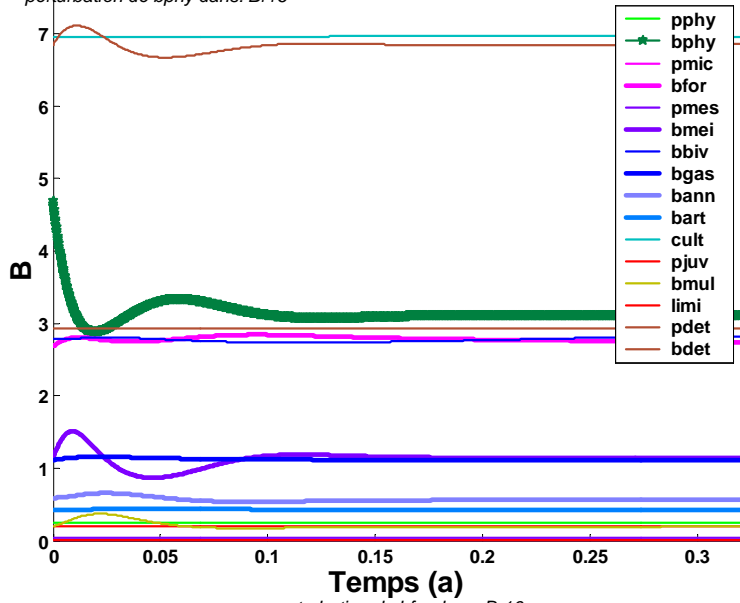
Vecteurs propres																
pphy	-0	0	-1.0	-0.8	0	-0	-0	-0	0	0	0	0	-0	0	0	-0
bphy	0	-0	0.02	0.01	-0	0.6	0.7	0.7	-0.2	-0.1	-0	-0	0.2	-0.1	-0.1	0.01
pmic	0.9	-0.01	0	0	0	0	0	0	0	-0	-0	-0	0	-0	0	0
bfor	0	-0	-0	-0	-0	-0	-0.1	-0.1	-0.1	0.3	-0	-0	-0.3	0.8	-0.5	-0.1
pmes	-0	0	0.2	0.6	0	-0	-0	-0	0	0	-0	-0	0	0	0	0
bmei	0	-0	-0	-0	-0	0.4	0.3	0.3	0.02	-0.1	0	0	0.05	-0.1	0.09	0
bbiv	-0	0.02	-0	-0	-0.7	0	0.02	0.02	-0.1	0.05	0.9	0.9	0.2	0.2	-0	-1
bgas	0	-0	-0	-0	-0.1	-0	0.01	0.01	-0.2	0.7	0.08	0.08	-0.7	-0.4	-0	0.02
bann	0	-0	0	0	-0	-0	-0	-0	-0	0.08	-0	-0	-0	0.1	-0.8	-0
bart	0	-0	0	0	0.01	0	0	0	0.01	-0.1	0.1	0.1	0.2	0.08	0.01	0.2
cult	-0.02	0.08	-0.01	-0.02	-0	-0	-0	-0	-0	0	-0.1	-0.1	-0.6	-0.1	0	0.1
bjuv	0	-0	0	0	0	-0	-0	-0	0.01	-0	0.02	0.02	0.04	-0	-0	-0.2
bmul	0	-0	-0	-0	-0	0.7	0.03	0.03	0.01	-0	0	0	0.01	-0	0	-0
limi	0	-0	0	0	-0.7	0	0	0	-0	0	0	0	-0	0	-0	-0
pdet	0.4	-1.0	0.1	0.2	0.02	0	0	0	0	-0	-0	-0	0.02	-0	0	0.01
bdet	-0	0	-0	-0	0.2	-0.2	-0.6	-0.6	1.0	-0.7	0.1	0.1	-0.1	-0.2	-0	-0.1

Certains comportements sont simples à prévoir à l'aide du tableau ci-dessus : ainsi, une perturbation du comportement pmic est très vite estompée (résultat non présenté), ce compartiment étant fortement associé à la valeur propre réelle -2 643, la plus grande en valeur absolue. De même, le retour à l'équilibre de la biomasse des foraminifères est lent. Certains autres compartiments supportent plus de vecteurs propres et leur comportement est plus imprévisible : c'est le cas par exemple de la méiofaune.

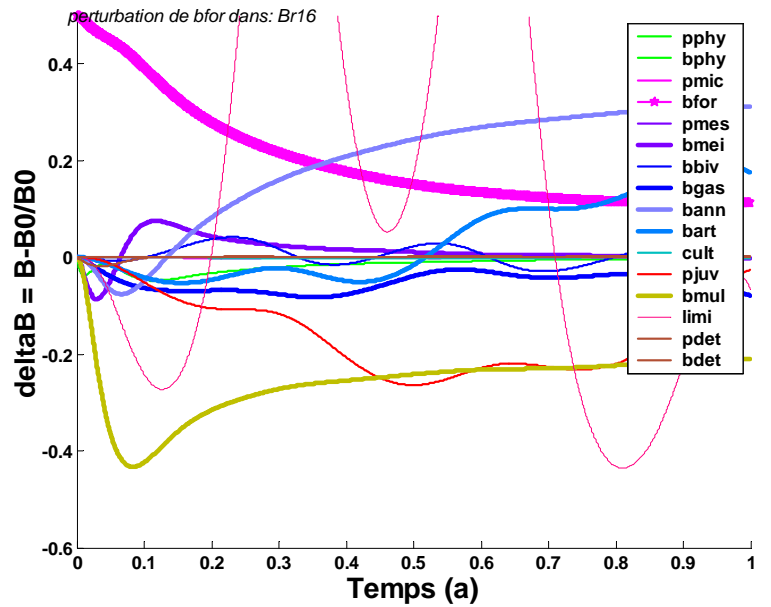
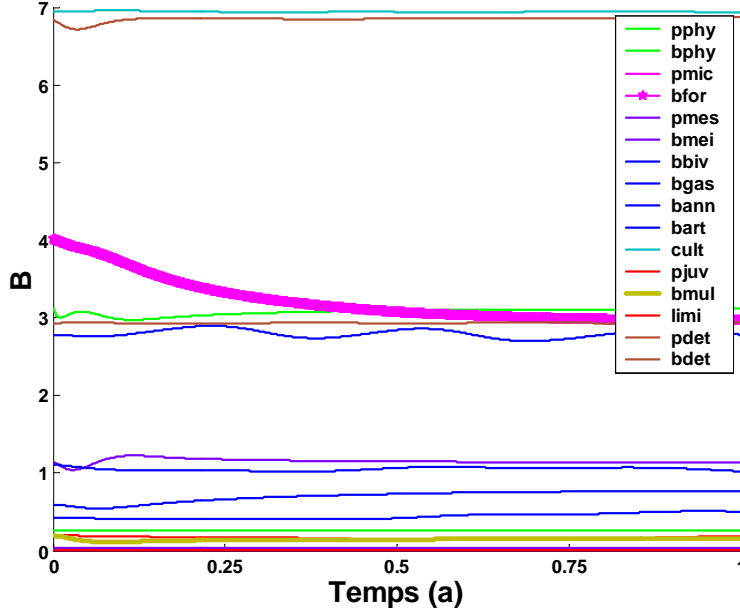
Quelques figures d'évolution : après perturbation d'un compartiment (biomasse de départ = biomasse d'équilibre + 50%). Evolution des biomasses et de leurs variations relatives.

Exemples des cas de perturbation de bphy, bfor, bmei, bbiv et bdet (abréviations du tableau IV.2)

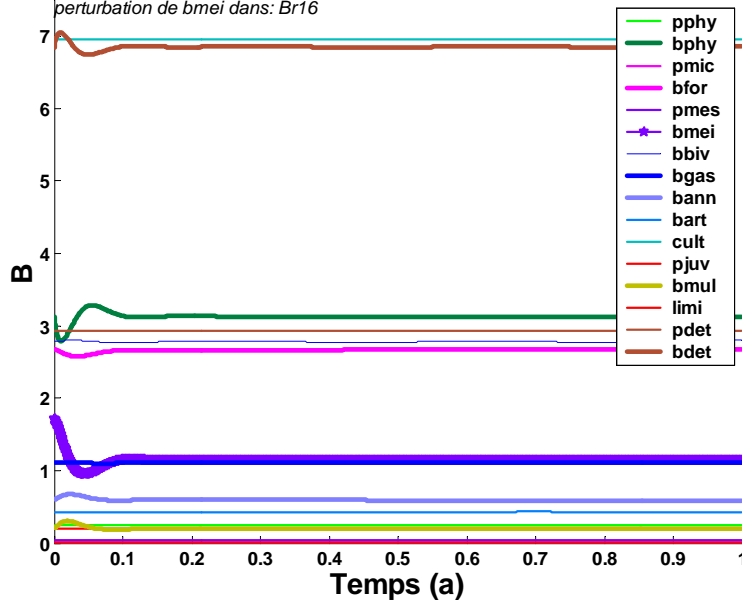
perturbation de bphy dans: Br16

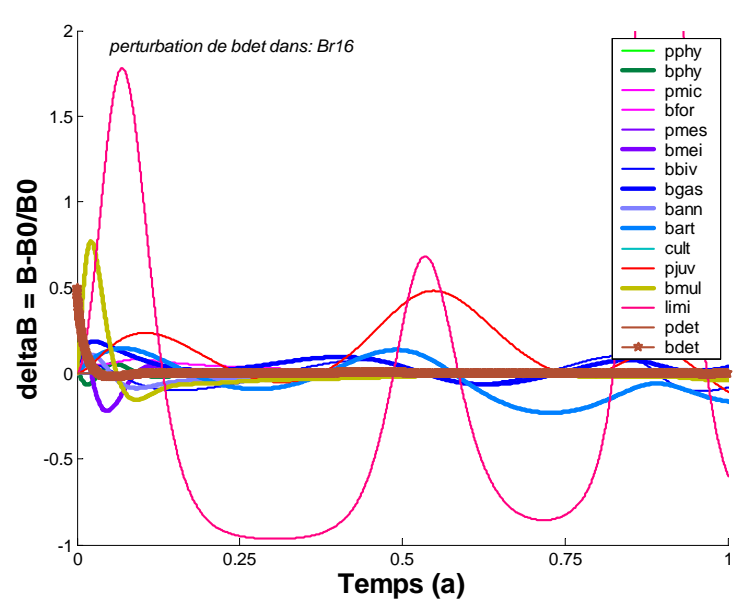
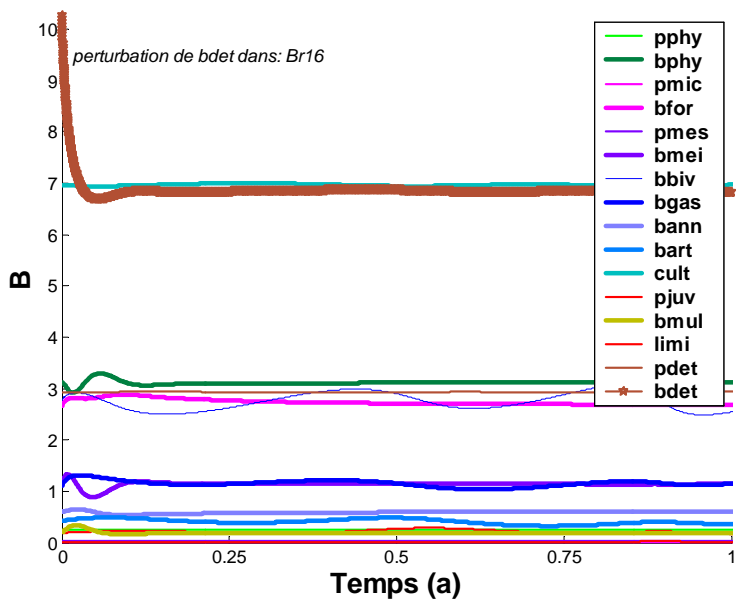
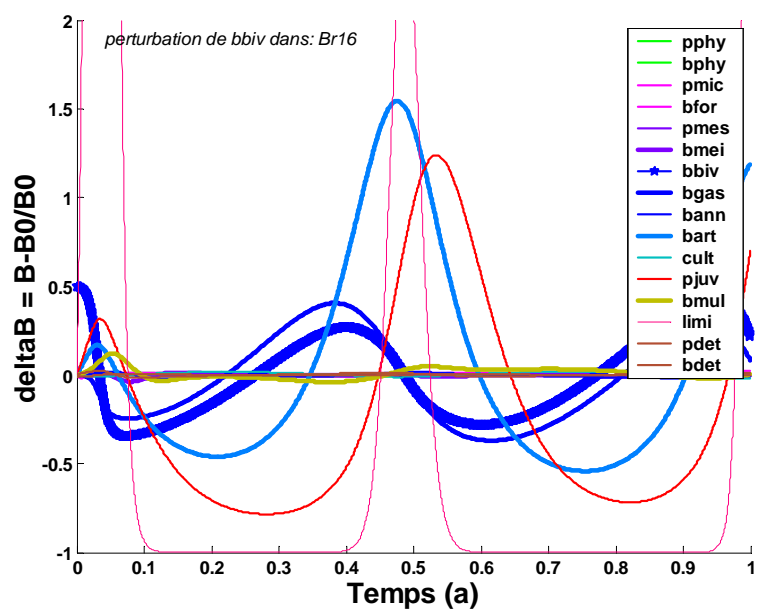
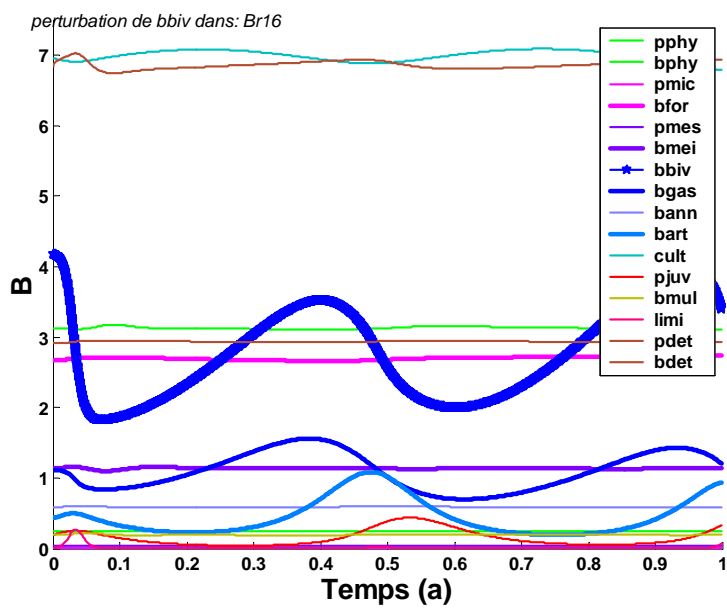
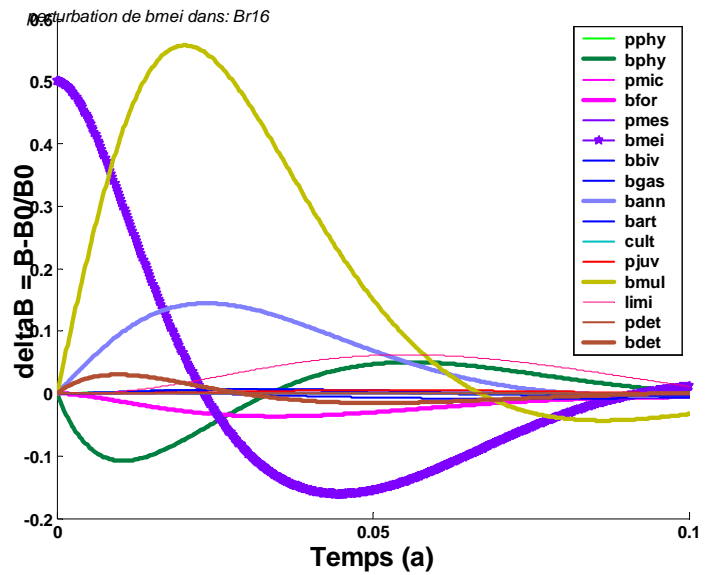
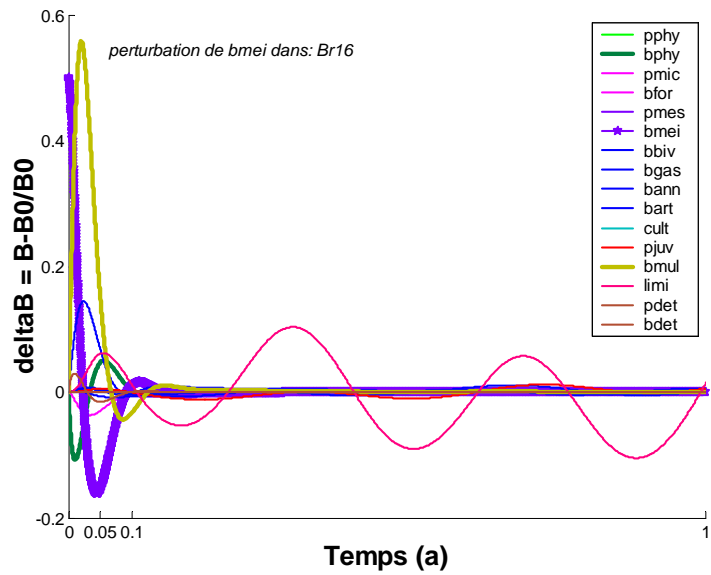


perturbation de bfor dans: Br16



perturbation de bmei dans: Br16





Annexe C3: Modèle Aig.

Coefficients des équations :

$[\alpha_{ij}]$: échanges trophiques entre compartiments (matrice antisymétrique)

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pphy	0	31.21	0.00	0	-133	0	0.00	0	0	0	-0	0	0	0	0	0
bphy	-31.2	0	0	-37.5	0	0.00	-1.42	-1.88	-7.08	-0	0	0	-7473	0	0	0
pmic	-0	0	0	0	0.00	0	0.00	0	0	0	-0	0	0	0	666	0
bfor	0	37.5	0	0	0	-0	-0	0	-9.87	-13.3	0	0	-0	0	0	10.45
pmes	133	0	-0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	22.3	0
bmei	0	-0	0	0	0	0	0	0	-23.3	-0	0	-0	-0	0	0	30.92
bbiv	-0	1.42	-0	0	0	0	0	0	-11.8	0	-27	0	-9.56	9.727	3.281	
bgas	0	1.88	0	0	0	0	0	0	-0.99	0	-0	0	-3.74	0	-0	
bann	0	7.08	0	9.87	0	23.3	0	0	0	-0	0	-0	0	-9.42	0	3.185
bart	0	0	0	13.3	0	0	11.8	0.99	0	0	-0	0	-3.6	0	8.967	
cult	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.52	0	
bjuv	0	0	0	0	0	0	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bmul	0	7473	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4785
limi	0	0	0	0	0	0	9.56	3.74	9.42	3.6	0	0	0	0	0	0
pdet	0	0	-666	0	-22.3	0	-9.73	0	0	0	-2.52	0	0	0	0	-24
bdet	0	0	0	-10.4	0	-30.9	-3.28	0	-3.19	-8.97	0	0	-4785	0	24	0

Les valeurs « 0.00 » sont non nulles mais inférieures à 10^{-4} .

$[k_{ij}]$: coefficients à multiplier par la biomasse des compartiments d'origine dans le calcul de flux vers les détritus

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pdet	0.00	0	2397	0	80.6	0	0	0	0	0	0	12.75	0	0	0	0
bdet	0	0.00	0	17.41	0	61.85	56.17	1.177	18.41	27.65	11.18	0	14240	8.204	0	0

$[\beta_i \text{ et } E_i]$: échanges avec l'extérieur. Les β_i sont des coefficients à multiplier par les biomasses, E_i sont des valeurs fixes

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
a) β	-87.3	96.21	-3330	-153	-173	-134	-62.5	-5.3	-68.1	-84.1	-12.6	-63.8	-47276	-41	-280	-107
E	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2154	0
b) β	-523	96.21	-5725	-153	-173	-134	-62.5	-5.3	-68.1	-84.1	-12.6	-63.8	-47276	-41	-280	-107
E	202.9	0	46.51	0	2E-07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2154	0
c) β	-541	-37.8	-5725	-153	-173	-134	-62.5	-5.3	-68.1	-84.1	-12.6	-63.8	-47276	-41	-280	-107
E	211.2	418.6	46.51	0	2E-07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2154	0

Les coefficients β positifs (conduisant à des instabilités) sont indiqués en caractères gras.

Matrice Jacobiennne

	pphy	bphy	pmic	bfor	pmes	bmei	bbiv	bgas	bann	bart	cult	bjuv	bmul	limi	pdet	bdet
pphy	-541	14.5	0	0	-62	0	0	0	0	0	-0	0	0	0	0	0
bphy	-97.5	-38	0	-117	0	0	-4.4	-5.9	-22	-0	0	0	23353	0	0	0
pmic	-0	0	-5725	0	0	0	0	0	0	0	-0	0	0	0	12.94	0
bfor	0	26.2	0	-153	0	-0	-0	0	-6.9	-9.3	0	0	0	0	0	7.31
pmes	10.2	0	-0	0	-173	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1.712	0
bmei	0	-0	0	0	0	-134	0	0	-23	-0	0	-0	0	0	0	30.7
bbiv	-0	3.35	-0	0	0	0	-63	0	0	-28	0	-64	0	-23	22.96	7.75
bgas	0	4.14	0	0	0	0	0	-5.3	0	-2.2	0	-0	0	-8.2	0	-0
bann	0	6.17	0	8.6	0	20.3	0	0	-68	-0	0	-0	0	-8.2	0	2.77
bart	0	0	0	7.6	0	0	6.69	0.56	0	-84	0	-0	0	-2.1	0	5.11
cult	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-13	0	0	0	3.424	0
bjuv	0	0	0	0	0	0	0.19	0	0	0	0	-64	0	0	0	0
bmul	0	41.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	47276	0	0	26.8
limi	0	0	0	0	0	0	0.07	0.03	0.07	0.03	0	0	0	-41	0	0
pdet	0	0	-933	0	-31	0	-49	0	0	0	-13	12.8	0	0	-280	-120
bdet	0	0	0	-35	0	-93	39.8	1.18	2.48	-17	11.2	0	-9683	8.2	120	-107

Valeurs propres et vecteurs propres

Valeurs propres

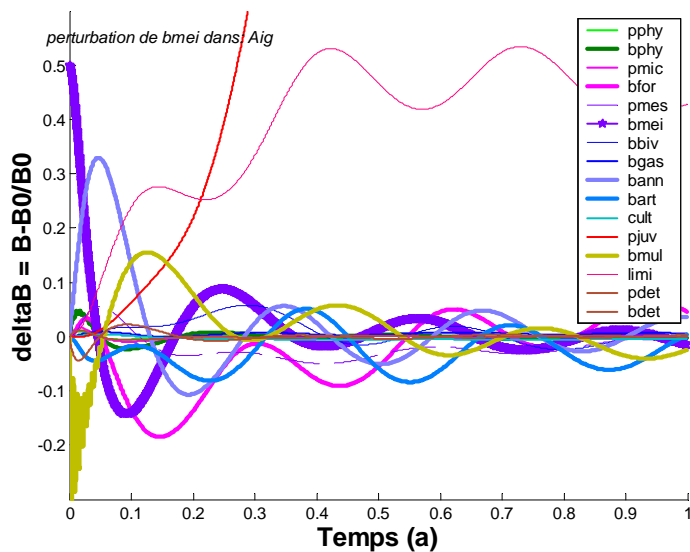
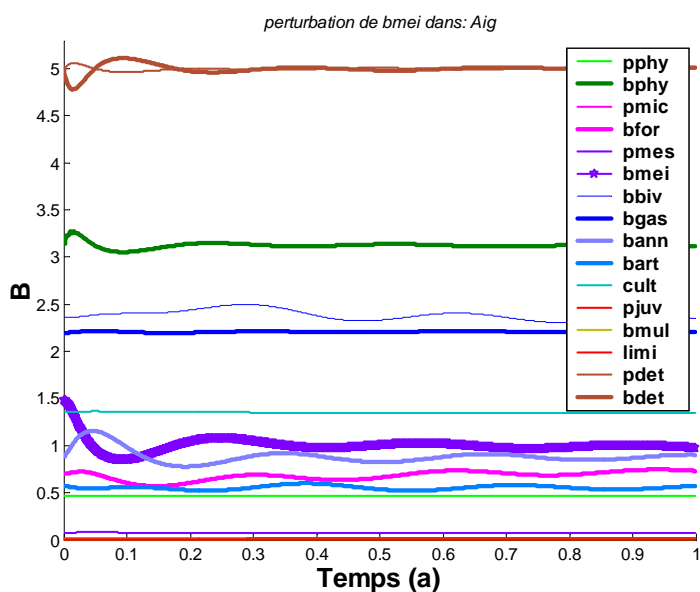
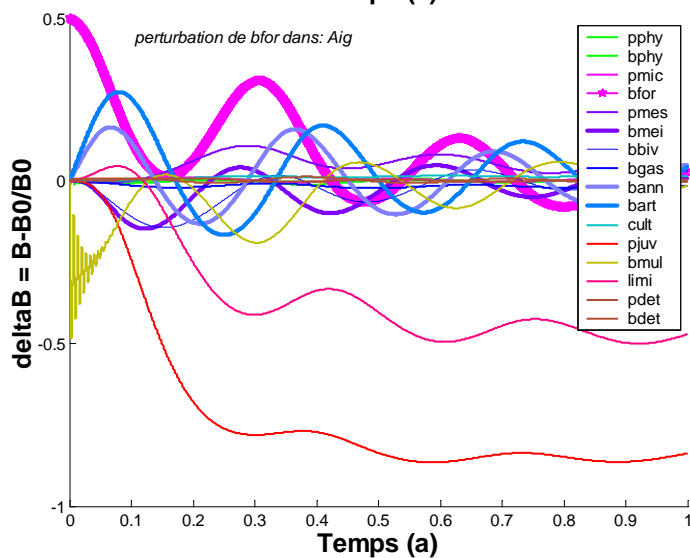
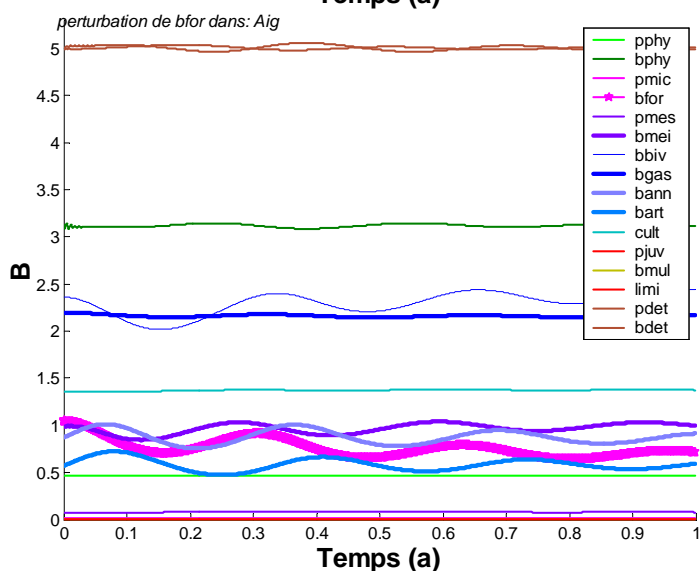
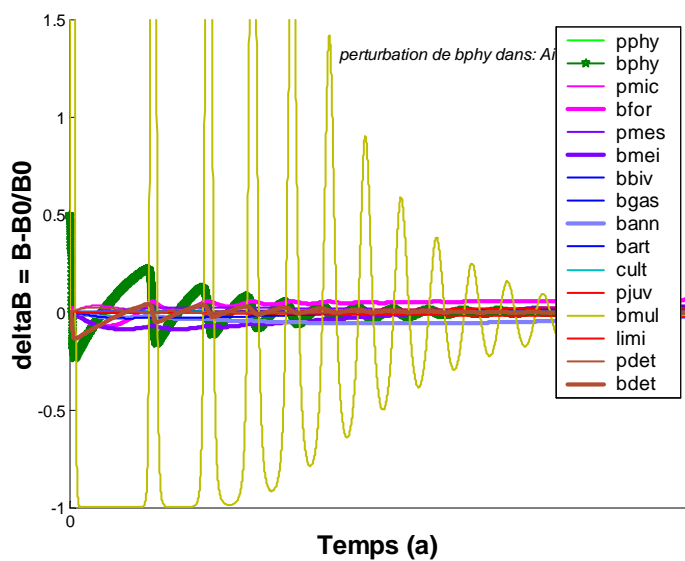
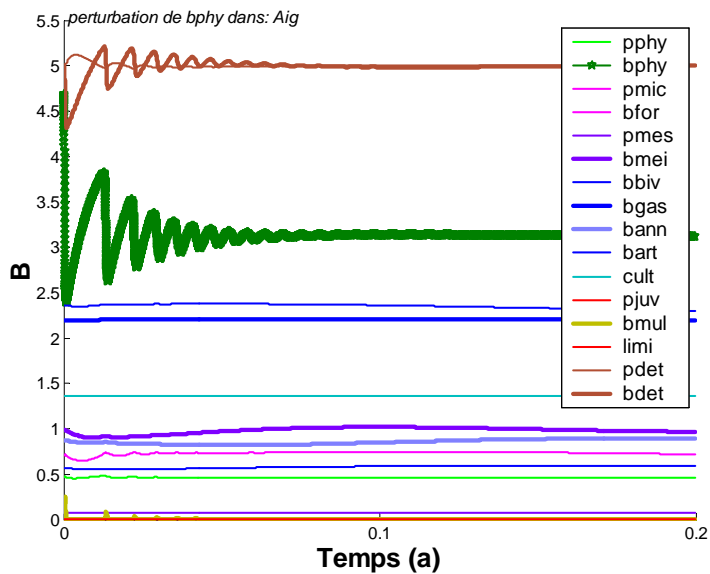
Réelle	-47249	-5723	-537	-173	-173	-175	-175	-5.6	-13	-102	-102	-41	-76	-76	-81	-65
Im	0	0	0	97.1	-97	6.43	-6.4	0	0	27.1	-27	0	10	-10	0	0

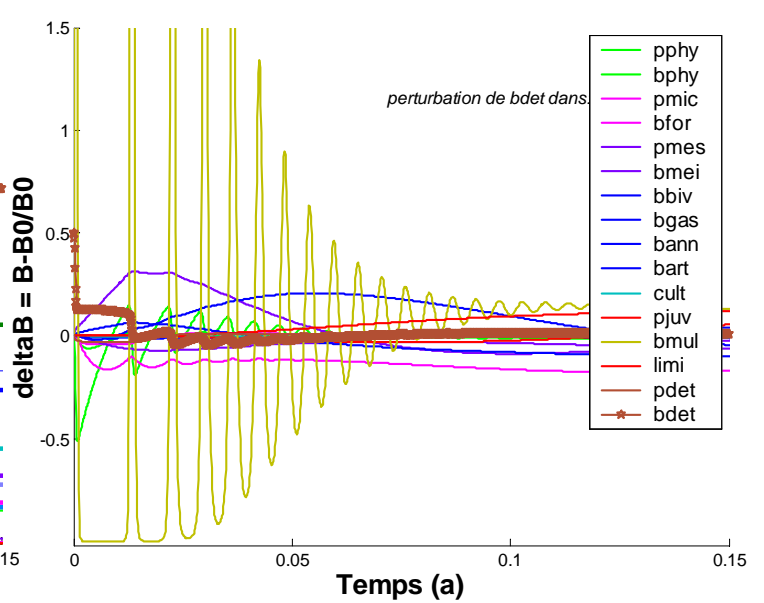
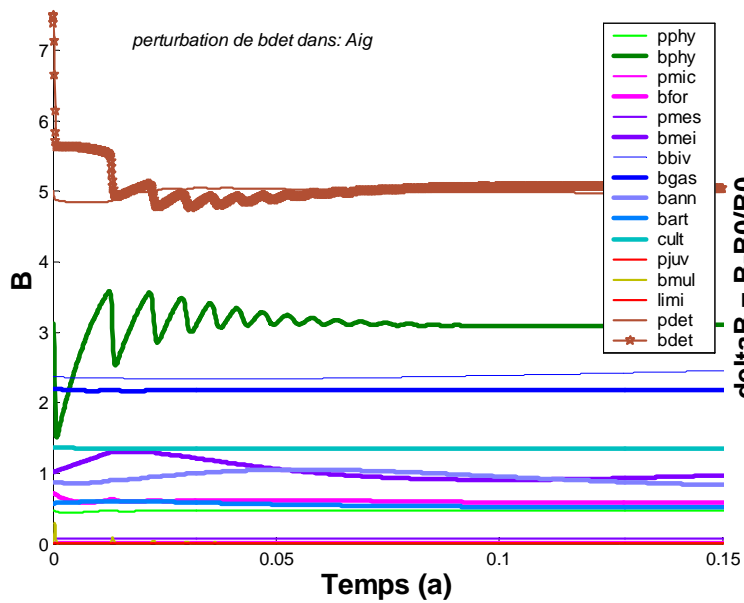
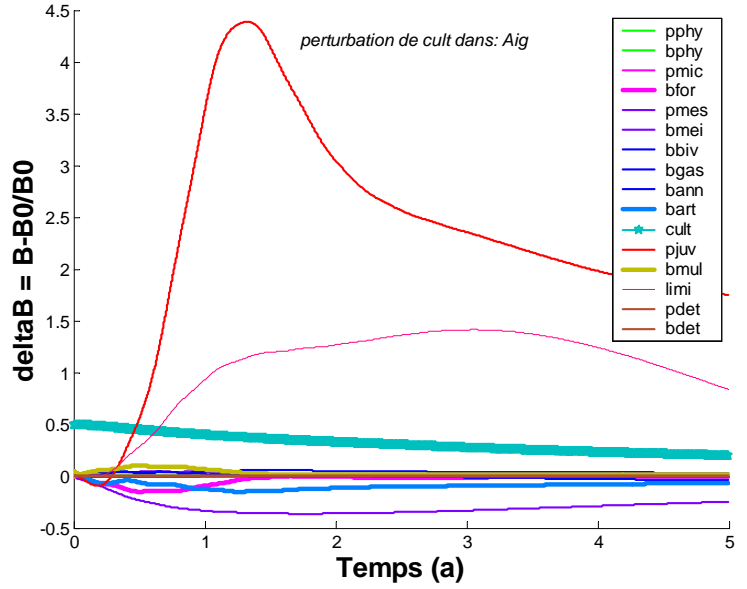
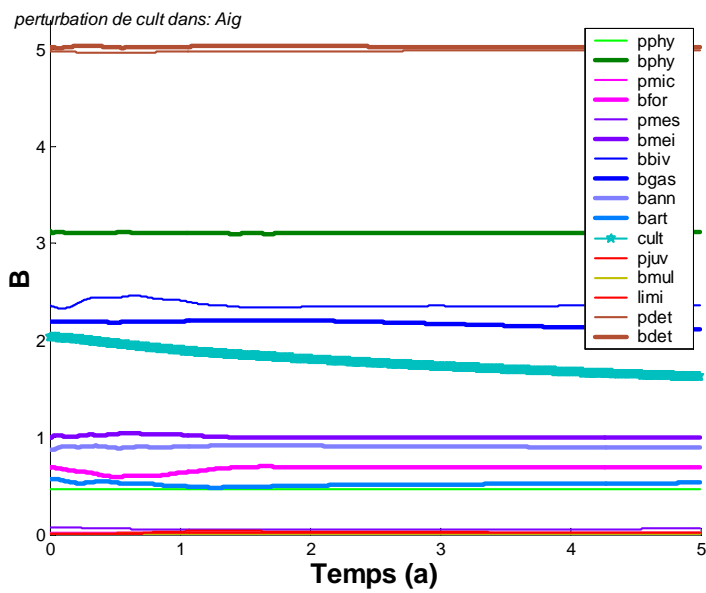
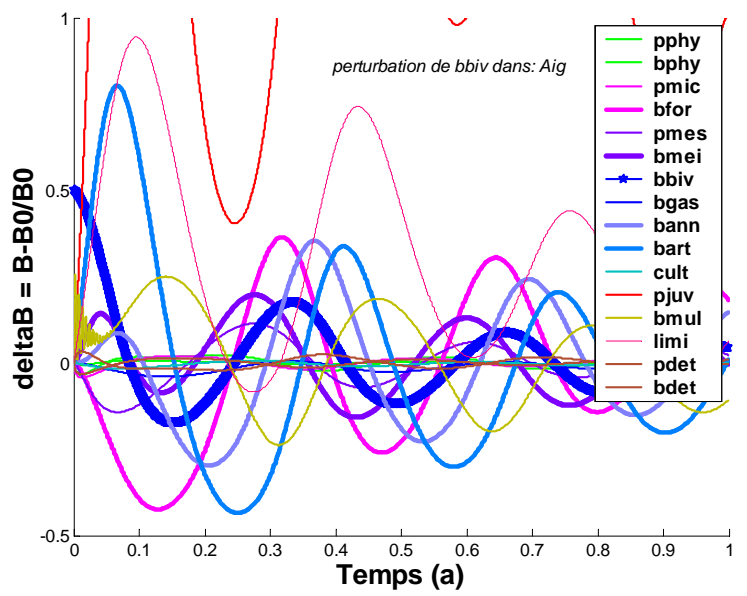
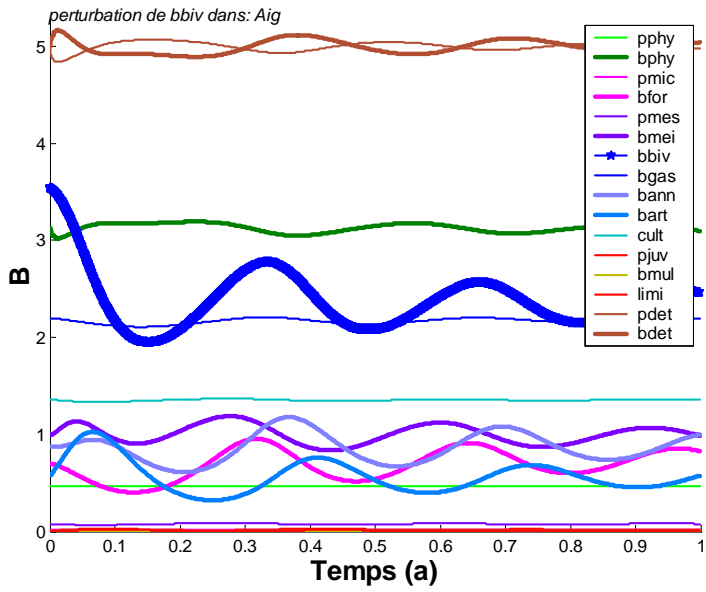
Vecteurs propres

pphy	0	-0	0.98	0	0	-0	-0	0	-0	-0	-0	0	-0	-0	-0	-0
bphy	-0.4	-0	0.2	0.08	0.08	0.05	0.05	0.08	-0	-0.9	-0.9	0.08	-0	-0	-0.7	-0
pmic	0	0.99	-0	-0	-0	0	0	0	-0	-0	-0	0	-0	-0	-0	-0
bfor	0	0	-0	-0	-0	0.13	0.13	0.01	-0	-0.3	-0.3	0.04	-0	-0	-0.3	-0
pmes	-0	-0	-0	0.01	0.01	0.01	0.01	0	-0	-0	-0	0	-0	-0	-0	-0
bmei	0	0	-0	-0.1	-0.1	0.4	0.4	-0	0.01	0.02	0.02	0.03	0.06	0.06	-0.1	0.02
bbiv	0	-0	-0	0.07	0.07	-0.1	-0.1	0.01	-0	0.1	0.1	-0.5	0.8	0.8	0.02	0.9
bgas	0	0	-0	-0	-0	-0	-0	-1	0	0.04	0.04	0.2	0.01	0.01	0.03	0.01
bann	0	0	-0	-0	-0	-0.1	-0.1	0.01	0	0.1	0.1	-0.2	-0.1	-0.1	0.6	-0
bart	0	0	0	-0	-0	0.03	0.03	-0	0	0.06	0.06	-0.1	0.3	0.3	-0.1	0.3
cult	0	-0	0	0.01	0.01	-0	-0	0	1	0.01	0.01	-0	0.01	0.01	0.01	0.02
pjuv	-0	0	0	-0	-0	0	0	0	-0	-0	-0	-0	-0	-0	-0	-0.2
bmul	-0.9	-0	0	0	0	-0	-0	0	0	-0	-0	0	-0	-0	-0	-0
limi	-0	0	0	-0	-0	0	0	-0	-0	-0	-0	0.8	-0	-0	-0	-0
pdet	-0	0.17	-0	-0.5	-0.5	0.7	0.7	0	-0.1	-0.2	-0.2	0.13	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2
bdet	-0.2	-0	0	0.7	0.7	-0.6	-0.6	-0	0.03	0.2	0.2	-0	0.01	0.01	0.27	0.04

Quelques figures d'évolution : après perturbation d'un compartiment (biomasse de départ = biomasse d'équilibre + 50%). Evolution des biomasses et de leurs variations relatives.

Exemples des cas de perturbation de bphy, bfor, bmei, bbiv, cult et bdet (abréviations du tableau IV.2)





Annexes D

*Résultats des ACP menées sur les matrices (sites,
indices de l'analyse des réseaux).*

<u>ANNEXE D1: MATRICES DE DEPART.</u>	<u>66</u>
<u>ANNEXE D2: MATRICES DES CORRELATIONS.</u>	<u>68</u>
<u>ANNEXE D3: MATRICES DES VECTEURS PROPRES.</u>	<u>71</u>
<u>ANNEXE D4: MATRICES SITES DANS LA BASE DES VECTEURS PROPRES</u>	<u>73</u>

Annexe D1: Matrices de départ.

Indices normalisés de l'analyse des réseaux pour différents sites

	BrS1	BrS2	BrAn	BaS1	BaS2	BaAn	AI S1	AI S2	AIG A	Peru	Beng	EmsE	Yt14	Yt12	BalS	BalP	BotB	BotS	Tak7	Tk10	Krom	Krm1	Krm2	Swar	Scif	SCrI	Ches	Mo11	Mor7	StBc	Brst	Bst+	Bst_
TST	12226	13601	12799	12310	13664	12874	9014	7282	8292	17677	1086	461	3473	2448	923	716	176	559	1134	3172	6489	15833	16713	6403	1091	4003	4085	1176	719	1268	463	690	238
Btt	30.2	28.0	29.1	26.1	24.6	29.3	23.7	21.8	22.8	92.8	6.9	5805.4	768.8	735.2	892.9	687.2	480.9	597.0	36.8	38.4	1846.4	2357.3	2443.1	2015.1	14.9	273.0	345.4	7.2	3.4	9.3	22.0	22.0	22.0
Bsd	21.8	18.9	20.3	20.9	18.1	19.5	13.7	11.8	12.8	55.5	4.2	6.7	131.1	125.9	8.3	7.2	0.9	7.0	1.0	2.3	213.9	562.6	648.4	398.1	3.1	185.3	10.2	4.8	3.3	6.8	12.0	12.0	12.0
Tti(%)	28.9	23.7	26.6	29.4	24.1	27.1	31.2	32.6	31.7	38.4	43.5	54.1	49.2	42.1	52.3	47.1	40.0	52.7	44.4	48.8	42.3	28.6	29.1	59.6	55.0	33.7	56.7	40.3	24.9	46.1	50.4	50.2	50.8
TTf(%)	64.5	61.8	63.3	64.8	62.0	63.5	65.9	65.7	65.9	69.2	71.8	77.0	74.6	71.0	76.1	73.6	70.0	76.3	72.2	74.4	71.2	64.3	64.6	79.8	78.5	66.8	78.3	70.2	62.5	73.1	75.2	75.1	75.4
Txp(%)	28.6	32.8	30.5	28.4	32.7	30.3	21.0	20.6	20.9	11.3	16.9	5.0	10.5	20.5	0.1	12.3	19.6	8.6	7.0	9.1	0.0	7.3	7.0	0.5	0.0	13.3	0.7	21.4	29.2	11.8	8.2	8.1	7.8
Tin(%)	31.2	35.0	32.9	31.0	34.9	32.7	29.6	27.9	29.0	0.0	7.7	0.0	0.7	3.2	0.6	0.7	11.9	1.1	0.0	7.6	3.1	0.0	0.1	6.2	0.0	33.2	7.0	9.4	37.5	25.9	24.4	24.6	23.7
NSP(%)	-2.6	-2.2	-2.4	-2.6	-2.2	-2.4	-8.6	-7.3	-8.1	11.3	9.1	5.0	9.8	17.3	-0.5	11.6	7.6	7.5	7.0	1.5	-3.1	7.2	6.9	-5.7	0.0	-19.8	-6.3	12.1	-8.3	-14.0	-16.2	-16.4	-15.9
Ten(%)	35.6	38.1	36.7	35.3	37.9	36.5	34.8	33.1	34.1	30.8	28.2	23.0	25.4	29.0	23.8	26.4	30.0	23.7	27.8	25.6	28.8	35.7	35.4	20.2	23.6	33.2	21.7	29.8	37.5	26.9	24.8	24.9	24.6
Trs(%)	6.9	5.4	6.2	6.8	5.4	6.2	13.0	13.7	13.3	19.6	11.4	17.9	14.9	8.5	23.7	14.1	10.4	15.1	20.8	16.5	28.8	28.4	28.5	19.7	21.5	19.8	21.0	8.4	8.3	15.1	16.6	16.7	16.8
Asc	24279	24505	23686	15583	18736	16434	12162	9648	10855	33141	2298	867	4965	5234	1649	1316	342	1054	1693	5761	8536	25945	27317	7559	2265	5820	6746	2249	920	1600	559	825	293
Asi	10259	9036	9244	3283	4704	3574	3275	2786	2916	15267	914	490	2317	2127	1023	690	132	599	735	2387	3152	9199	9727	3592	1003	2325	3631	791	200	556	218	323	115
DvC	56513	58042	58797	47120	46173	47653	38189	30764	35401	69253	4031	2123	14641	9004	4124	3074	769	2449	4522	15783	22564	53139	58765	22868	4520	12877	18245	4357	1916	3924	1603	2375	834
DCi	21829	20869	22436	21089	19176	20875	15717	12995	14748	33771	2043	1205	7547	4344	2488	1692	372	1421	2538	8653	10543	22332	25350	11811	2795	5632	10380	2061	859	2035	906	1342	472
Red	11569	11832	13192	17806	14471	17300	12442	10209	11832	18504	1129	715	5230	2216	1465	1002	240	821	1802	6266	7391	13133	15623	8219	1791	3307	6749	1270	659	1479	687	1019	357
AMI	1.986	1.802	1.851	1.266	1.371	1.277	1.349	1.325	1.309	1.875	2.116	1.882	1.430	2.138	1.787	1.839	1.946	1.886	1.493	1.816	1.316	1.639	1.634	1.181	2.076	1.454	1.651	1.912	1.280	1.262	1.205	1.197	1.232
Ali	0.839	0.664	0.722	0.267	0.344	0.278	0.363	0.383	0.352	0.864	0.841	1.063	0.667	0.869	1.109	0.964	0.751	1.073	0.649	0.753	0.486	0.581	0.582	0.561	0.920	0.581	0.889	0.672	0.278	0.438	0.471	0.469	0.482
Pow (%)	64.2	61.7	63.1	55.5	54.6	55.1	57.3	58.2	57.7	68.6	70.2	56.7	70.3	71.0	75.8	73.5	69.9	76.2	72.2	74.4	53.5	64.3	64.5	44.7	76.4	66.8	59.2	70.2	62.5	73.1	75.2	75.1	75.4
Nrm (%)	26.0	30.6	27.5	38.1	44.0	40.5	32.2	31.6	31.9	33.7	33.3	27.1	29.4	34.8	28.1	30.1	26.9	28.2	32.8	20.2	36.4	41.5	39.5	40.1	31.6	40.2	27.0	33.4	49.6	41.1	38.1	38.2	37.6
Cnt	0.258	0.250	0.287	0.321	0.304	0.338	0.304	0.288	0.313	0.350	0.354	0.300	0.330	0.303	0.286	0.394	0.379	0.394	0.667	0.633	0.267	0.174	0.175	0.305	0.714	0.700	0.333	0.355	0.667	0.690	0.467	0.467	0.467
Hom	0.600	0.621	0.649	0.651	0.689	0.682	0.704	0.633	0.682	0.666	0.749	0.869	0.579	0.607	0.599	0.634	0.711	0.604	0.542	0.675	0.643	0.568	0.559	0.725	0.455	0.528	0.689	0.588	0.612	0.540	0.548	0.548	0.543
Syn	0.560	0.563	0.562	0.622	0.581	0.607	0.556	0.556	0.567	0.526	0.468	0.652	0.634	0.644	0.612	0.584	0.541	0.622	0.548	0.602	0.593	0.567	0.568	0.700	0.588	0.596	0.694	0.497	0.585	0.626	0.647	0.645	0.647
FCI (%)	1.9	2.6	2.3	14.2	9.3	12.2	10.2	11.1	10.9	2.5	1.6	23.9	17.9	23.4	9.9	9.5	4.1	14.9	4.5	5.8	19.8	6.8	5.5	37.6	10.7	7.4	25.7	4.4	7.2	20.7	20.8	20.7	20.8
APL	1.813	1.624	1.726	1.833	1.636	1.742	1.898	1.987	1.929	2.244	2.543	3.354	2.933	2.454	3.193	2.783	2.331	3.227	2.599	2.907	2.467	1.801	1.821	3.949	3.333	2.016	3.617	2.351	1.663	2.711	3.029	3.020	3.066
Dvb	2.364	2.397	2.393	2.139	2.152	2.106	2.160	2.105	2.140	2.097	1.959	0.028	0.790	0.631	0.734	0.743	0.687	0.761	0.397	0.592	0.917	1.090	1.185	0.736	1.329	0.804	0.522	2.030	1.712	1.762	1.700	1.700	1.700
Dvf	3.204	2.958	3.184	2.653	2.342	2.566	2.937	2.929	2.959	2.716	2.573	3.194	2.922	2.549	3.097	2.977	3.036	3.039	2.764	3.449	2.410	2.326	2.437	2.476	2.872	2.230	3.096	2.568	1.847	2.145	2.397	2.387	2.430
Dfi	1.785	1.534	1.753	1.713	1.403	1.621	1.744	1.785	1.779	1.910	1.881	2.614	2.173	1.774	2.696	2.364	2.117	2.542	2.238	2.728	1.625	1.411	1.517	1.845	2.561	1.407	2.541	1.752	1.195	1.605	1.954	1.946	1.985
D/H	5.195	4.099	4.684	5.195	4.438	4.842	4.478	3.693	4.165	0.364	3.506	2.049	13.258	12.260	1.463	1.317	1.271	1.838	0.626	4.021	22.534	12.140	15.580	10.181	1.222	0.000	12.102	4.016	0.000	33.2	1251	1709	643.2
D/T (%)	49.8	60.7	54.6	35.2	38.0	36.5	34.1	34.3	34.1	40.2	28.2	46.8	53.0	29.0	30.5	26.4	30.0	23.7	27.8	25.6	62.0	52.1	51.4	69.6	21.5	19.8	51.8	29.8	8.3	15.1	16.6	16.7	16.8
NPB	12.6	12.7	12.8	19.2	16.4	18.4	24.8	22.5	24.2	47.2	37.9	8.4	4.7	5.0	16.7	18.9	25.9	13.4	201.4	115.6	3.9	3.3	3.1	1.6	73.7	0.0	24.8	45.8	0.0	1.7	0.2	0.2	0.2
GPR	0.641	0.561	0.610	0.641	0.561	0.610	0.396	0.375	0.388	1.576	1.806	1.281	1.656	3.045	0.980	1.820	1.732	1.500	1.334	1.092	0.892	1.254	1.242	0.712	1.098	0.000	0.701	2.433	0.000	0.071	0.026	0.018	0.051
Pef	1.149	1.609	1.326	0.784	1.302	0.962	0.929	1.097	0.990	0.784	0.238	0.976	0.082	0.066	0.714	0.465	0.469	0.517	0.809	0.491	0.086	0.057	0.047	0.396	0.737	0.000	0.407	0.114	0.000	0.906	0.054	0.059	0.054
Oin	0.608	0.520	0.580	0.306	0.138	0.240	0.234	0.284	0.271	0.171	0.044	0.229	0.196	0.232	0.077	0.082	0.166	0.076	0.000	0.342	0.113	0.232	0.253	0.323	0.000	0.000	0.223	0.055	0.077	0.158	0.155	0.153	0.157
Oxp	0.796	0.857	0.866	0.443	0.508	0.492	0.644	0.583	0.633	0.160	0.034	0.180	0.383	0.125	0.008	0.377	0.450	0.319	0.167	0.201	0.000	0.088	0.083	0.013	0.079	0.390	0.034	0.328	0.166	0.214	0.181	0.180	0.177
Ors	0.285	0.218	0.267	0.365	0.303	0.350	0.627	0.629	0.630	0.665	0.478	0.765	0.701	0.278	1.009	0.597	0.451	0.633	0.738	0.641	0.909	0.568	0.611	0.771	0.671	0.547	0.906	0.330	0.226	0.294	0.434	0.436	0.437
Are	43.0	42.2	40.3	33.1	40.6	34.5	31.8	31.4	30.7	47.9	57.0	40.8	33.9	58.1	40.0	42.8	44.4	43.0	37.4	36.5	37.8	48.8	46.5	33.1	50.1	45.2	37.0	51.6	48.0	40.8	34.8	34.8	35.1
ARI	47.0	43.3	41.2	15.6	24.5	17.1	20.8	21.4	19.8	45.2	44.7	40.6	30.7	49.0	41.1	40.8	35.5	42.2	29.0	27.6	29.9	41.2	38.4	30.4	35.9	41.3	35.0	38.4</					

Annexe D2: Matrices des corrélations.

Les corrélations sont indiquées, en pourcentage, en parties supérieures des tableaux. Les valeurs négatives sont en bleu, les termes supérieurs à 50% sont en caractères gras. Les abréviations sont explicitées en encart V.8.

Indices normalisés de l'analyse des réseaux pour différents sites

	TST	Btt	Bsd	TTi	TTf	Txp	TIn	NSP	Ten	Trs	Asc	Asi	DvC	DCi	Red	AMI	Ali	Pow	Nrm	Cnt	Hom	Syn	FCI	APL	Dvb	Dvf	Dfi	D/H	D/T	NPB	GPR	Pef	Oin	Oxp	Ors	Are	ARi	Mat	Ncp	Nfx	
TST	1	2	44	-70	-69	41	24	8	70	-6	98	89	99	98	96	-7	-30	-53	17	-56	12	-25	-33	-65	50	0	-51	-27	59	-15	-12	41	57	40	-18	-7	2	-49	78	83	
Btt		1	48	24	23	-42	-48	26	-24	46	1	4	-4	-2	-5	12	31	-30	-5	-36	43	28	35	27	-55	8	17	-14	44	-22	21	-12	2	-34	41	7	27	30	35	3	
Bsd			1	-13	-13	-31	-33	15	13	58	42	41	35	37	32	-10	-10	-27	35	-37	-14	8	11	-9	-23	-34	-35	-12	49	-25	11	-40	8	-33	20	16	20	-9	58	23	
TTi				1	100	-81	-62	3	-100	44	-66	-51	-70	-63	-65	10	52	38	-33	28	-2	53	62	99	-64	20	76	27	-14	14	19	-36	-39	-63	58	-8	12	73	-46	-63	
TTf					1	-81	-62	3	-100	44	-66	-51	-69	-63	-65	11	53	39	-33	29	-3	52	61	99	-63	20	77	27	-14	15	19	-36	-39	-63	57	-7	12	73	-46	-63	
Txp						1	74	-1	81	-88	38	24	45	37	42	0	-42	-29	15	-18	18	-41	-48	-80	70	-4	-57	-19	-3	-14	-10	49	45	78	-80	5	-15	-51	18	49	
TIn							1	-68	62	-64	19	5	29	21	29	-47	-68	-31	35	10	-2	-5	-16	-58	72	-24	-59	18	-19	-30	-70	38	38	67	-66	-33	-48	-23	-6	30	
NSP								1	-3	-2	14	19	7	10	3	70	55	15	-35	-34	22	-37	-29	-1	-30	32	26	-48	26	29	94	-4	-7	-13	10	55	55	-21	28	10	
Ten									1	-44	67	51	70	63	65	-9	-52	-38	33	-27	1	-53	-62	-99	64	-20	-76	-28	13	-14	-19	36	38	63	-58	9	-12	-73	45	63	
Trs										1	-5	4	-13	-6	-12	-9	22	12	3	3	-24	20	24	43	-56	-11	25	7	16	10	0	-46	-37	-69	76	-2	13	18	11	-25	
Asc											1	96	98	97	90	8	-16	-41	8	-54	7	-30	-41	-62	48	6	-46	-27	58	-12	-5	41	60	40	-20	4	18	-48	78	83	
Asi												1	91	91	78	20	3	-29	-3	-49	5	-28	-39	-48	38	12	-34	-25	59	-9	2	34	59	30	-11	13	36	-38	72	74	
DvC													1	99	96	-2	-26	-51	6	-56	14	-27	-36	-65	54	10	-46	-28	60	-12	-13	49	66	49	-20	-10	4	-47	77	87	
DCi														1	97	-4	-24	-51	7	-54	15	-23	-32	-58	49	9	-42	-29	60	-10	-10	44	60	40	-12	-11	3	-45	74	81	
Red															1	-17	-39	-60	12	-53	20	-18	-25	-60	51	7	-43	-29	55	-9	-16	46	56	42	-11	-24	-18	-46	70	79	
AMI																1	82	38	-59	-12	12	-40	-43	6	-20	51	40	-38	8	21	72	10	6	0	-1	73	83	2	14	11	
Ali																	1	45	-67	-7	11	0	-7	51	-52	58	72	-21	10	16	58	0	-8	-24	39	45	81	32	0	-12	
Pow																		1	-26	47	-58	-12	-24	29	-19	8	43	34	-64	26	25	-32	-39	-24	-5	35	31	1	-44	-47	
Nrm																			1	14	-26	9	18	-30	26	-95	-75	20	-20	-34	-36	-31	-31	-23	-35	9	-37	-18	-6	-16	
Cnt																				1	-44	9	-1	24	-18	-25	16	15	-71	42	-26	-18	-49	-23	-9	6	-21	9	-87	-71	
Hom																					1	-2	12	2	-8	35	13	-30	38	-9	15	31	26	11	15	-13	-1	10	28	28	
Syn																						1	87	60	-44	-5	27	32	7	-32	-29	-20	6	-31	24	-43	-23	74	-21	-31	
FCI																							1	67	-39	-18	19	31	12	-34	-14	-28	-8	-43	30	-37	-26	80	-22	-38	
APL																								1	-63	20	74	26	-6	10	13	-32	-32	-62	58	-12	10	77	-41	-58	
Dvb																									1	-17	-57	12	-4	-21	-38	44	39	60	-62	-9	-27	-42	25	54	
Dvf																										1	71	-27	29	32	27	48	42	36	34	-21	25	12	19	33	
Dfi																											1	2	-10	39	30	3	-17	-29	59	-12	19	45	-27	-31	
D/H																												1	-36	-19	-38	-33	-9	-16	-15	-26	-28	26	-24	-25	
D/T																													1	-16	14	27	57	16	27	-15	25	7	73	64	
NPB																														1	24	17	-21	-11	23	0	-5	-21	-30	-18	
GPR																															1	-21	-18	-23	11	61	58	-4	11	-11	
Pef																																1	52	68	-17	-28	-6	-18	24	58	
Oin																																	1	62	-32	-26	7	3	58	78	
Oxp																																		1	-51	-28	-9	-40	23	61	
Ors																																			1	-27	5	27	3	-21	
Are																																				1	73	-10	1	-13	
ARi																																					1	8	23	10	
Mat																																						1	-26	-34	
Ncp																																							1	87	
Nfx																																									1

Annexe D3: Matrices des vecteurs propres.

Indices normalisés

Val p	14.1	7.27	5.25	4	2.3	1.89	1.03	0.96	0.727	0.53	0.48	0.37	0.31	0.21	0.17
% cum	51%	66%	77%	84%	88%	91%	93%	95%	97%	97%	98%	99%	99%	99%	###
TST	0.24	0.10	0.11	0.06	-0.11	-0.06	-0.11	0.09	0.05	-0.05	-0.13	-0.01	0.00	-0.01	-0.02
Btt	-0.05	0.19	0.20	0.07	0.19	0.18	0.10	-0.33	-0.01	-0.48	-0.10	-0.29	-0.08	0.22	-0.33
Bsd	0.05	0.12	0.23	0.33	-0.01	-0.04	0.05	-0.09	-0.31	-0.02	0.16	0.01	0.12	0.28	0.17
TTi	-0.24	0.07	0.08	-0.09	-0.02	-0.09	-0.05	0.14	0.11	0.04	0.07	-0.02	-0.07	0.21	0.06
TTf	-0.24	0.07	0.08	-0.08	-0.02	-0.09	-0.06	0.14	0.11	0.05	0.07	-0.03	-0.05	0.21	0.03
Txp	0.20	-0.12	-0.18	-0.10	0.21	0.08	-0.03	0.08	-0.09	-0.03	-0.07	0.03	-0.02	-0.07	0.13
Tln	0.15	-0.27	-0.01	-0.15	0.09	-0.06	-0.03	-0.17	0.03	0.01	0.02	0.13	0.01	-0.10	0.06
NSP	0.00	0.27	-0.18	0.11	0.09	0.19	0.01	0.35	-0.15	-0.06	-0.10	-0.16	-0.04	0.07	0.04
Ten	0.24	-0.07	-0.09	0.09	0.02	0.09	0.04	-0.14	-0.10	-0.04	-0.07	0.01	0.09	-0.20	-0.09
Trs	-0.11	0.12	0.21	0.22	-0.30	-0.05	0.10	-0.24	0.05	0.02	0.05	-0.02	0.07	-0.06	-0.22
Asc	0.23	0.13	0.07	0.06	-0.10	-0.15	-0.13	0.05	0.06	-0.10	-0.10	0.03	-0.07	0.01	-0.03
Asi	0.19	0.17	0.05	0.07	-0.11	-0.24	-0.18	0.02	0.11	-0.08	-0.04	0.16	-0.25	0.08	-0.02
DvC	0.24	0.10	0.09	0.00	-0.11	-0.09	-0.12	0.08	0.04	-0.03	-0.09	0.04	-0.02	0.00	-0.07
DCi	0.23	0.11	0.11	0.02	-0.14	-0.07	-0.15	0.14	0.08	-0.03	-0.15	0.12	-0.02	0.04	-0.09
Red	0.23	0.07	0.13	-0.02	-0.15	0.03	-0.12	0.20	0.05	0.00	-0.20	0.09	0.12	0.01	-0.12
AMI	-0.02	0.26	-0.27	0.01	0.13	-0.12	-0.09	-0.07	0.08	-0.03	0.03	0.07	0.20	-0.09	-0.15
Ali	-0.12	0.27	-0.14	-0.06	0.06	-0.17	-0.06	-0.16	0.11	0.02	-0.18	-0.04	-0.10	-0.11	0.21
Pow	-0.14	-0.01	-0.25	0.07	-0.14	-0.35	0.18	0.05	-0.11	-0.09	-0.21	-0.10	0.08	0.17	0.09
Nrm	0.05	-0.22	0.13	0.31	0.10	0.07	-0.16	0.07	0.14	-0.06	-0.07	-0.25	-0.01	-0.04	0.27
Cnt	-0.13	-0.20	-0.14	0.03	-0.20	-0.02	-0.41	-0.19	-0.07	-0.19	0.04	0.14	0.01	0.28	-0.06
Hom	0.04	0.12	0.07	-0.20	0.24	0.40	0.07	0.00	0.40	-0.30	-0.01	0.40	-0.06	0.13	0.18
Syn	-0.12	-0.05	0.29	-0.13	0.13	-0.13	-0.23	0.04	-0.30	-0.08	-0.39	0.03	0.09	-0.23	0.18
FCI	-0.13	-0.04	0.31	-0.08	0.21	0.00	-0.17	0.20	-0.07	0.06	-0.05	-0.10	-0.03	-0.06	-0.21
APL	-0.23	0.07	0.12	-0.11	0.00	-0.09	-0.10	0.12	0.11	0.04	0.07	-0.04	-0.05	0.18	0.23
Dvb	0.19	-0.15	-0.07	-0.07	0.00	-0.17	0.06	0.21	0.38	0.18	0.18	-0.16	0.12	0.25	-0.22
Dvf	-0.01	0.22	-0.09	-0.36	-0.12	-0.01	0.13	-0.06	-0.14	0.01	-0.07	0.12	0.10	0.01	-0.13
Dfi	-0.18	0.16	-0.05	-0.23	-0.16	-0.02	0.06	0.04	0.02	-0.10	-0.23	-0.02	0.20	0.00	0.11
D/H	-0.07	-0.17	0.09	-0.02	0.00	-0.38	0.39	0.23	0.13	-0.47	0.08	0.00	-0.29	-0.33	-0.09
D/T	0.11	0.23	0.21	-0.05	0.07	0.05	-0.07	0.00	-0.12	0.20	0.38	-0.05	-0.33	-0.11	0.11
NPB	-0.05	0.05	-0.18	-0.05	-0.42	0.21	-0.22	0.16	-0.14	-0.37	0.43	-0.08	0.00	-0.28	0.11
GPR	-0.05	0.24	-0.19	0.12	0.16	0.14	0.01	0.39	-0.17	0.06	-0.02	-0.03	-0.08	-0.04	-0.27
Pef	0.14	0.04	-0.06	-0.32	-0.08	0.06	-0.24	-0.13	0.18	-0.06	-0.05	-0.64	-0.02	-0.03	0.06
Oin	0.17	0.09	0.08	-0.24	0.12	-0.22	-0.05	-0.03	-0.29	-0.17	0.26	0.17	0.11	0.20	0.02
Oxp	0.18	-0.05	-0.12	-0.26	0.05	-0.04	0.10	-0.14	-0.25	0.15	-0.04	-0.13	-0.35	0.13	-0.18
Ors	-0.13	0.17	0.18	-0.02	-0.29	0.18	0.11	-0.14	0.16	0.28	-0.09	0.09	-0.04	-0.26	-0.08
Are	-0.02	0.11	-0.24	0.30	0.24	-0.10	-0.20	-0.06	0.18	-0.04	0.08	0.04	0.20	-0.11	-0.08
ARi	-0.02	0.26	-0.15	0.12	0.18	-0.26	-0.12	-0.25	0.07	0.08	0.04	0.04	-0.33	-0.14	0.14
Mat	-0.17	0.03	0.18	-0.16	0.25	-0.17	-0.23	-0.01	0.03	0.01	0.23	0.00	0.31	-0.24	-0.29
Ncp	0.18	0.21	0.14	0.05	0.05	-0.06	0.29	0.00	0.02	-0.01	0.07	-0.13	0.30	-0.03	0.24
Nfx	0.22	0.13	0.05	-0.11	0.00	-0.10	0.15	-0.03	0.03	-0.01	0.15	-0.13	0.26	-0.05	0.22

Valeurs propres (« Val p ») et vecteurs propres correspondants dans le repère des indices utilisés. Seuls les premières valeurs propres, portant 99.6% de la variance, et leurs vecteurs propres associés sont ici reportés.

Indices quantitatifs

Val p	20.5	5.998	4.205	3.008	1.457	1.308	0.922	0.765	0.4862	0.308	0.286	0.233	0.171	0.14	0.09
% cum	51%	66%	77%	84%	88%	91%	93%	95%	97%	97%	98%	99%	99%	99%	100%
TST	0.22	0.00	0.02	-0.02	-0.03	0.00	-0.06	0.02	-0.03	0.07	-0.06	-0.04	-0.06	0.01	-0.01
Btt	0.00	0.23	-0.05	-0.30	0.34	0.13	0.01	-0.07	-0.60	-0.04	0.15	-0.05	0.05	0.30	-0.44
Bsd	0.10	0.26	0.19	-0.08	0.22	-0.05	-0.06	-0.41	0.06	-0.01	-0.03	-0.14	-0.08	-0.28	0.00
TTi	0.21	0.06	0.04	-0.09	-0.12	0.02	-0.15	0.11	0.13	-0.12	-0.09	0.07	-0.05	-0.03	-0.10
TTf	0.22	0.01	0.03	-0.03	-0.05	0.01	-0.08	0.04	0.01	0.03	-0.07	-0.01	-0.06	0.00	-0.04
Txp	0.17	-0.22	-0.09	0.03	0.05	-0.05	-0.07	0.08	-0.14	0.30	-0.16	-0.02	0.07	-0.08	-0.07
Tln	0.14	-0.30	-0.08	-0.03	0.11	-0.04	-0.10	-0.03	-0.05	0.20	-0.18	-0.04	-0.10	0.00	-0.08
NSP	0.06	0.32	0.02	0.15	-0.19	-0.02	0.14	0.30	-0.21	0.23	0.11	0.07	0.49	-0.21	0.05
Ten	0.22	-0.03	0.01	0.01	0.01	-0.01	-0.02	-0.02	-0.09	0.14	-0.05	-0.08	-0.07	0.02	0.02
Trs	0.17	0.23	0.13	-0.02	-0.05	0.06	0.05	-0.14	0.01	-0.13	0.12	-0.12	-0.21	0.14	0.13
Asc	0.22	0.03	-0.03	0.03	-0.06	-0.08	-0.05	0.03	-0.07	-0.07	-0.05	0.02	0.02	0.02	0.02
Asi	0.20	0.09	-0.07	0.05	-0.13	-0.15	-0.09	0.07	-0.06	-0.30	-0.05	0.19	0.07	-0.01	0.02
DvC	0.22	-0.03	-0.03	-0.02	-0.06	-0.03	-0.05	0.01	0.00	-0.05	-0.05	-0.01	0.04	0.06	-0.03
DCi	0.22	0.00	-0.01	-0.04	-0.12	0.01	-0.08	0.08	0.05	-0.04	-0.09	-0.02	0.03	0.05	-0.08
Red	0.21	-0.05	0.03	-0.09	-0.11	0.10	-0.06	0.08	0.11	0.12	-0.11	-0.15	0.00	0.09	-0.14
AMI	0.00	0.16	-0.39	0.21	0.06	-0.05	-0.01	0.08	0.10	0.08	-0.05	-0.32	0.02	0.16	0.05
Ali	-0.06	0.22	-0.37	0.01	-0.09	-0.11	-0.04	-0.01	-0.04	0.08	-0.06	0.19	-0.24	-0.04	-0.17
Pow	0.22	0.03	0.01	0.02	-0.06	-0.02	-0.04	0.02	-0.06	0.01	-0.05	-0.02	-0.01	0.06	0.00
Nrm	0.21	0.02	0.08	-0.02	0.02	0.05	-0.07	0.03	-0.07	0.28	-0.08	-0.10	-0.19	-0.10	0.00
Cnt	-0.13	-0.07	0.11	0.23	-0.27	0.08	-0.42	-0.09	-0.32	-0.33	-0.03	-0.39	0.00	-0.16	-0.03
Hom	0.03	-0.02	-0.18	-0.29	0.26	0.38	0.13	0.52	-0.02	-0.37	-0.23	-0.11	-0.05	-0.30	0.12
Syn	0.22	-0.01	0.03	-0.05	-0.01	0.00	-0.09	0.00	0.00	0.11	-0.10	-0.07	-0.04	-0.05	-0.04
FCI	-0.08	0.04	0.15	-0.42	0.07	-0.22	-0.27	0.19	0.10	0.20	0.02	0.16	0.18	0.14	0.10
APL	-0.15	0.14	-0.05	-0.27	-0.22	-0.18	-0.13	0.08	0.09	0.04	0.11	0.01	-0.21	-0.46	-0.27
Dvb	0.11	-0.24	0.05	0.17	-0.01	-0.20	0.18	0.31	0.18	-0.14	0.49	-0.09	-0.12	0.05	-0.49
Dvf	0.01	-0.02	-0.40	-0.17	-0.29	0.10	0.18	-0.20	0.11	-0.10	-0.11	-0.11	0.17	0.25	0.05
Dfi	-0.11	0.09	-0.27	-0.18	-0.40	0.06	0.09	-0.07	-0.03	0.22	-0.02	-0.22	-0.07	-0.07	-0.16
D/H	-0.06	-0.05	0.20	-0.06	-0.16	-0.52	0.46	0.16	-0.38	-0.07	-0.30	-0.12	-0.26	0.06	0.17
Det	0.21	0.04	0.00	-0.05	0.04	-0.11	-0.05	-0.09	-0.04	-0.05	0.03	0.05	0.06	-0.24	0.06
NPP	0.15	0.27	0.09	0.03	-0.15	0.05	0.00	0.16	0.04	0.01	0.07	0.10	0.11	0.14	0.04
GPP	0.15	0.28	0.11	0.04	-0.10	0.04	0.09	0.00	-0.06	-0.02	0.13	-0.07	0.02	0.03	0.11
Pef	0.09	-0.22	-0.25	-0.08	-0.11	0.10	-0.17	0.05	-0.33	0.09	0.54	0.14	-0.23	-0.05	0.46
Oin	0.19	-0.09	-0.13	-0.02	0.04	-0.24	-0.02	-0.18	-0.04	-0.25	0.03	-0.03	0.42	-0.17	-0.09
Oxp	0.16	-0.24	-0.15	0.01	0.05	-0.13	-0.03	-0.08	-0.08	-0.07	-0.04	0.12	0.12	0.09	-0.02
Ors	0.19	0.13	0.11	-0.08	-0.14	0.13	-0.02	0.05	0.15	-0.16	0.04	0.04	-0.25	0.26	0.03
Are	-0.01	0.20	-0.13	0.38	0.30	-0.10	-0.16	0.24	0.06	0.13	0.02	-0.31	-0.06	0.03	0.07
ARi	0.01	0.24	-0.30	0.18	0.17	-0.24	-0.13	-0.03	-0.02	-0.16	-0.14	0.38	-0.23	0.00	-0.01
Mat	-0.11	0.05	-0.06	-0.33	0.07	-0.40	-0.31	0.12	0.13	-0.09	0.10	-0.34	0.09	0.21	0.19
Ncp	0.18	0.10	-0.08	-0.14	0.20	-0.06	0.31	-0.14	0.13	0.09	0.18	-0.11	-0.03	-0.14	0.10
Nfx	0.19	-0.08	-0.15	-0.08	0.10	-0.10	0.21	-0.12	0.07	-0.08	0.17	-0.19	0.02	-0.16	0.10

Valeurs propres (« Val p ») et vecteurs propres correspondants dans le repère des indices utilisés. Seuls les premières valeurs propres, portant 99.6% de la variance, et leurs vecteurs propres associés sont ici reportés.

Annexe D4: Matrices sites dans la base des vecteurs propres

Indices normalisés

% cum	51%	66%	77%	84%	88%	91%	93%	95%	97%	97%	98%	99%	99%	99%	100%	100%	100%
vp	14.11	7.268	5.25	4	2.3	1.894	1.027	0.956	0.727	0.534	0.48	0.373	0.308	0.214	0.165	0.117	0.096
BrS1	1.02	0.36	-0.28	-0.41	0.12	-0.46	-0.05	-0.15	-0.07	0.01	0.11	0.04	-0.00	-0.01	-0.00	0.03	0.03
BrS2	1.22	0.17	-0.23	-0.36	0.17	-0.27	-0.09	-0.14	-0.06	0.01	0.12	-0.13	-0.10	-0.06	0.06	0.03	0.02
BrAn	1.12	0.25	-0.22	-0.46	0.10	-0.31	-0.04	-0.12	-0.07	-0.02	0.09	0.02	-0.03	0.02	0.01	0.01	0.03
BaS1	0.78	-0.37	0.21	-0.19	-0.02	0.21	-0.05	0.25	-0.08	-0.03	-0.14	0.02	0.11	0.01	-0.00	-0.02	0.06
BaS2	0.96	-0.40	0.01	0.01	0.13	0.25	-0.14	0.10	0.15	-0.04	-0.11	-0.14	-0.02	-0.11	0.08	-0.06	-0.01
BaAn	0.86	-0.40	0.15	-0.14	0.01	0.26	-0.07	0.20	-0.00	-0.05	-0.15	-0.02	0.06	-0.02	0.03	-0.05	0.04
AiS1	0.59	-0.24	0.11	-0.32	-0.16	0.24	0.16	-0.03	0.08	0.08	0.01	0.05	0.03	0.00	-0.10	-0.05	-0.08
AiS2	0.50	-0.25	0.09	-0.33	-0.17	0.18	0.18	-0.05	0.01	0.13	0.04	-0.07	0.04	0.00	-0.07	0.02	-0.06
AigA	0.56	-0.26	0.13	-0.35	-0.18	0.23	0.16	-0.03	0.02	0.09	0.00	0.01	0.04	0.02	-0.08	-0.01	-0.07
Peru	0.64	0.68	-0.16	0.33	-0.43	-0.19	-0.25	0.26	0.39	-0.07	-0.20	0.12	-0.20	0.07	-0.06	0.07	-0.02
Beng	-0.23	0.25	-0.64	0.27	0.27	0.13	0.15	0.07	0.41	0.03	0.26	0.09	0.12	0.02	0.10	-0.03	-0.02
EmsE	-0.77	0.74	0.36	-0.44	0.48	0.37	0.02	-0.33	0.15	-0.37	-0.09	-0.11	-0.04	0.04	-0.10	0.01	0.04
Yt14	-0.38	0.24	0.17	-0.07	0.00	0.04	0.13	0.20	-0.31	0.19	-0.07	0.00	-0.13	0.09	0.00	0.05	0.11
Yt12	-0.39	0.33	-0.34	0.33	0.71	-0.11	-0.23	0.27	-0.25	-0.02	-0.07	0.03	0.07	-0.17	-0.11	0.03	-0.12
BaS	-0.77	0.45	-0.03	-0.11	-0.22	-0.08	0.19	-0.18	0.14	0.17	-0.18	-0.10	0.08	-0.10	0.12	0.08	-0.01
BaS	-0.53	0.28	-0.39	-0.03	0.08	0.08	0.13	0.02	-0.07	0.06	-0.16	-0.05	-0.08	0.05	0.06	-0.02	-0.01
BotB	-0.24	0.13	-0.56	-0.10	0.17	0.25	0.24	-0.06	-0.10	-0.02	-0.01	0.11	-0.07	0.05	0.04	-0.03	-0.04
BotS	-0.74	0.32	-0.27	-0.14	0.07	-0.10	0.05	0.00	-0.04	0.11	-0.21	-0.08	-0.00	0.03	0.07	-0.05	-0.02
Tak7	-0.59	-0.04	-0.45	0.10	-0.72	0.38	-0.15	0.05	-0.20	-0.19	0.20	-0.16	-0.13	-0.13	0.07	0.04	-0.04
Tk10	-0.49	0.26	-0.28	-0.44	-0.44	0.04	-0.08	0.03	-0.19	-0.23	0.05	0.28	0.16	0.09	0.00	0.02	-0.01
Krom	-0.17	0.17	0.66	0.33	-0.07	0.26	0.09	-0.09	0.06	0.16	0.16	0.04	-0.07	-0.11	-0.14	0.10	0.05
Krm1	0.68	0.57	0.40	0.89	-0.08	-0.10	0.16	-0.09	-0.11	-0.09	0.01	-0.06	0.09	0.01	0.04	0.01	-0.02
Krm2	0.72	0.62	0.46	0.85	-0.17	-0.13	0.18	-0.06	-0.14	-0.10	-0.01	-0.03	0.13	0.06	0.01	-0.05	-0.01
Swar	-0.46	0.24	1.17	-0.08	0.25	0.14	-0.31	0.13	-0.01	0.07	0.22	0.02	-0.10	0.12	0.12	-0.08	-0.04
Scif	-0.90	0.11	-0.37	0.06	-0.34	-0.24	-0.32	-0.04	0.08	0.08	0.05	-0.18	0.18	0.01	-0.13	-0.12	0.11
SCri	-0.13	-0.61	-0.09	0.47	-0.09	-0.06	-0.17	-0.51	-0.08	0.11	-0.10	0.19	-0.17	-0.03	-0.03	-0.13	-0.03
Ches	-0.65	0.43	0.54	-0.40	-0.03	-0.08	-0.18	0.02	0.08	0.14	-0.01	0.19	0.09	-0.17	0.06	0.01	0.02
Mo11	-0.16	-0.01	-0.71	0.31	0.21	0.14	0.12	0.23	0.01	0.12	0.16	-0.03	-0.09	0.06	-0.08	-0.03	0.06
Mor7	0.13	-1.09	-0.27	0.49	0.27	0.26	-0.13	-0.19	0.01	-0.06	-0.04	0.13	0.07	-0.00	0.07	0.11	0.11
StBc	-0.39	-0.77	0.04	0.05	0.05	-0.15	-0.31	-0.11	0.03	0.04	0.00	-0.17	0.05	0.19	-0.02	0.12	-0.10
Brst	-0.59	-0.73	0.27	-0.04	0.00	-0.40	0.22	0.12	0.05	-0.13	0.02	0.00	-0.04	-0.02	-0.00	-0.00	0.00
Bst+	-0.60	-0.77	0.30	-0.04	-0.01	-0.48	0.30	0.17	0.08	-0.23	0.03	0.00	-0.11	-0.10	-0.02	-0.05	0.01
Bst-	-0.60	-0.66	0.24	-0.05	0.00	-0.30	0.11	0.05	0.01	0.01	0.00	-0.00	0.06	0.07	0.02	0.06	-0.00

Coordonnées des sites dans le repère des vecteurs propres associés aux valeurs propres « Val p ». Comme précédemment, seules les coordonnées selon les premiers vecteur propres sont ici reportées.

Indices quantitatifs

% cum	51%	66%	77%	84%	88%	91%	93%	95%	97%	97%	98%	99%	99%	99%	100%
vp	20.5	5.998	4.205	3.008	1.457	1.308	0.922	0.765	0.4862	0.308	0.286	0.233	0.171	0.14	0.09
BrS1	1.01	-0.33	-0.63	0.14	0.04	-0.35	-0.02	-0.12	0.03	-0.12	-0.01	0.02	0.04	0.03	-0.04
BrS2	1.17	-0.55	-0.51	0.14	0.14	-0.28	-0.06	-0.09	-0.11	-0.01	0.04	0.08	0.02	-0.06	0.05
BrAn	1.09	-0.48	-0.56	0.06	0.04	-0.24	-0.00	-0.09	-0.04	-0.11	-0.01	-0.00	0.07	-0.03	-0.01
BaS1	0.78	-0.57	0.24	-0.17	-0.05	0.14	-0.01	0.05	0.04	0.16	-0.07	-0.07	0.08	-0.00	-0.09
BaS2	0.90	-0.61	0.12	0.02	0.17	0.11	-0.12	0.18	-0.11	0.22	-0.05	-0.00	-0.12	-0.05	0.05
BaAn	0.84	-0.61	0.21	-0.13	0.01	0.17	-0.04	0.10	-0.03	0.17	-0.08	-0.07	0.02	-0.03	-0.04
AiS1	0.46	-0.50	0.08	-0.21	-0.02	0.21	0.10	0.01	0.12	-0.10	0.03	-0.02	-0.07	0.10	0.02
AiS2	0.28	-0.45	0.09	-0.15	-0.07	0.16	0.14	-0.07	0.10	-0.03	0.16	0.05	-0.02	0.08	0.05
AigA	0.39	-0.50	0.10	-0.21	-0.06	0.21	0.13	-0.03	0.11	-0.08	0.08	-0.00	-0.03	0.08	0.03
Peru	1.59	0.79	-0.04	0.33	-0.58	0.09	-0.08	0.50	-0.06	-0.09	-0.01	0.13	-0.01	0.02	-0.02
Beng	-0.50	0.16	-0.34	0.39	0.34	0.03	0.20	0.26	0.19	-0.09	0.05	-0.13	-0.10	-0.13	-0.01
EmsE	-0.75	0.41	-0.63	-0.71	0.35	0.21	0.01	0.16	-0.42	-0.05	0.05	-0.04	0.02	0.08	-0.06
Yt14	-0.30	0.19	0.09	-0.19	-0.14	0.03	0.07	-0.13	0.09	0.08	-0.04	0.12	0.17	-0.01	-0.06
Yt12	-0.48	0.47	-0.18	0.17	0.33	-0.25	-0.21	0.17	0.13	0.15	-0.11	-0.00	0.12	0.14	0.11
BalS	-0.64	0.22	-0.44	-0.08	-0.11	0.03	0.13	-0.13	0.03	0.14	0.06	0.12	-0.10	-0.02	-0.02
BalP	-0.66	0.17	-0.32	0.10	-0.02	0.11	0.10	-0.06	-0.00	0.05	-0.04	0.09	-0.02	-0.03	-0.01
BotB	-0.67	0.06	-0.29	0.19	0.10	0.29	0.23	-0.02	0.01	-0.03	-0.09	0.02	0.03	-0.04	0.09
BotS	-0.74	0.22	-0.39	-0.01	-0.08	-0.02	0.01	-0.07	0.04	0.11	0.00	0.07	-0.05	-0.03	-0.02
Tak7	-0.67	-0.05	0.05	0.25	-0.29	0.27	-0.07	-0.22	-0.18	0.02	0.00	0.08	0.03	-0.07	0.08
Tk10	-0.42	0.04	-0.29	-0.07	-0.42	0.24	-0.02	-0.09	0.00	-0.11	-0.14	-0.22	-0.08	-0.04	0.02
Krom	0.08	0.29	0.39	-0.28	0.18	0.08	-0.03	-0.04	0.09	-0.07	-0.00	0.06	-0.02	0.10	0.01
Krm1	1.41	0.96	0.37	0.11	0.19	-0.02	0.13	-0.19	-0.06	0.05	0.05	-0.05	-0.01	-0.02	0.04
Krm2	1.54	0.99	0.40	0.04	0.10	-0.01	0.14	-0.25	-0.04	0.03	0.05	-0.11	-0.00	-0.01	-0.00
Swar	-0.02	0.31	0.33	-0.81	0.14	-0.10	-0.32	0.03	0.13	-0.10	0.01	0.06	-0.02	-0.17	-0.03
ScIf	-0.77	0.15	-0.24	0.29	-0.31	-0.17	-0.32	-0.09	-0.01	0.11	0.16	-0.22	-0.06	0.06	-0.05
SCrI	-0.38	-0.06	0.33	0.43	0.15	0.07	-0.34	-0.25	-0.06	-0.13	-0.25	0.07	-0.16	0.07	-0.06
Ches	-0.33	0.22	-0.23	-0.52	-0.17	-0.09	-0.15	0.06	0.23	-0.03	-0.08	-0.04	-0.03	-0.00	0.07
Mo11	-0.54	0.06	-0.04	0.49	0.17	0.03	0.14	0.09	0.14	0.04	0.05	0.04	0.01	0.03	-0.11
Mor7	-0.64	-0.24	0.56	0.52	0.27	0.20	-0.08	0.10	-0.05	-0.13	0.03	-0.02	0.13	-0.04	-0.02
StBc	-0.68	-0.24	0.39	0.14	-0.01	-0.05	-0.32	0.05	-0.08	-0.03	0.26	0.03	0.02	-0.02	0.06
Brst	-0.79	-0.17	0.48	-0.09	-0.13	-0.37	0.23	0.07	-0.09	-0.01	-0.04	-0.01	-0.01	-0.00	0.00
Bst+	-0.78	-0.19	0.53	-0.11	-0.16	-0.48	0.32	0.10	-0.17	-0.03	-0.11	-0.04	-0.08	0.02	0.03
Bst-	-0.80	-0.15	0.40	-0.07	-0.09	-0.23	0.10	0.02	0.02	0.02	0.06	0.02	0.07	-0.02	-0.05

Coordonnées des sites dans le repère des vecteurs propres associés aux valeurs propres « Val p ». Comme précédemment, seules les coordonnées selon les premiers vecteur propres sont ici reportées.

Annexes E

*Traduction des données en équations pour le
modèle de la vase de Brouage
sur trois zones et deux saisons
Résultats obtenus*

<u>ANNEXE E1 : BIOMASSES DES COMPARTIMENTS</u>	<u>76</u>
<u>ANNEXE E2 : CONTRAINTES DU MODELE</u>	<u>78</u>
<u>ANNEXE E3 : RESULTATS DU MODELE</u>	<u>83</u>
<u>ANNEXE E4 : RESULTATS DU MODELE</u>	<u>87</u>

Annexe E1 : biomasses des compartiments

KgC.zone⁻¹

	zone 1: L: Lm + Lo								zone 2: M								zone 3: U							
	Bmars		Boct		<B1>		<B2>		Bmars		Boct		<B1>		<B2>		Bmars		Boct		<B1>		<B2>	
	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
bphy	2.205	4.18	2.205	4.18	3.42	4.18	2.205	2.695	4.41	8.36	4.41	8.36	6.84	8.36	4.41	5.39	2.205	4.18	2.205	4.18	3.42	4.18	2.205	2.695
pphy	0.604	0.738	0.531	0.649	0.674	0.824	0.402	0.491	0.191	0.234	0.168	0.206	0.214	0.261	0.127	0.156	0.002	0.003	0.002	0.002	0.002	0.003	0.001	0.002
bpro	0.202	0.274	11.69	12.2	5.263	5.475	3.535	3.723	0.224	0.295	2.866	3.742	3.914	4.223	1.794	2.105	0.203	0.25	5.419	5.76	7.392	7.73	1.795	1.936
ppro	0.019	0.04	0.019	0.04	0.019	0.04	0.019	0.04	0.006	0.013	0.006	0.013	0.006	0.013	0.006	0.013	6E-05	1E-04	6E-05	1E-04	6E-05	1E-04	6E-05	1E-04
bmei	0.919	2.25	0.336	0.573	0.437	1.096	1.18	2.261	1.046	3.334	2.431	3.33	1.554	3.534	2.423	3.118	1.469	1.844	0.388	0.522	0.571	0.829	0.549	0.69
pmes	0.043	0.071	0.043	0.071	0.077	0.129	0.008	0.013	0.014	0.023	0.014	0.023	0.025	0.041	0.002	0.004	1E-04	2E-04	1E-04	2E-04	3E-04	4E-04	3E-05	4E-05
bbiv	0.18	0.222	0.18	0.222	0.182	0.222	0.182	0.222	0.63	0.766	0.627	0.766	0.627	0.766	0.627	0.766	5.91	7.224	5.911	7.224	2.29	19.10	5.911	7.224
bgas	-	-	-	-	-	-	-	-	0.95	1.16	2.13	2.61	2.28	2.78	3.07	3.75	0.84	1.02	1.18	1.44	0.95	1.16	1.50	1.83
bann	0.12	0.152	0.124	0.152	0.124	0.152	0.124	0.152	0.12	0.143	0.117	0.143	0.117	0.143	0.117	0.143	0.26	0.32	0.262	0.32	0.262	0.32	0.262	0.32
bart	0.14	0.171	0.14	0.171	0.14	0.171	0.14	0.171	0.29	0.356	0.292	0.356	0.292	0.356	0.292	0.356	0.01	0.014	0.012	0.014	0.012	0.014	0.012	0.014
cult	183	274.5	183	274.5	183	274.5	183	274.5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
pjuv	0.007	0.709	0.007	0.709	0.002	0.709	0.007	0.709	0.002	0.223	0.002	0.223	0.002	0.223	0.002	0.223	2E-05	0.002	2E-05	0.002	2E-05	0.002	2E-05	0.002
pmul																								
blim	0.003	0.01	0.003	0.004	0.003	0.003	0.005	0.006	0.041	0.05	0.026	0.031	0.013	0.015	0.03	0.037	0.006	0.007	0.003	0.004	0.002	0.003	0.002	0.004
pvir					0.014		0.007						0.004		0.002					5E-05		3E-05		
bbac	0.253	2.284	0.253	2.284	0.253	2.284	0.25	2.284	0.338	3.045	0.338	3.045	0.338	3.045	0.338	3.045	0.169	1.522	0.169	1.522	0.169	1.522	0.169	1.522
pbac	0.168	1.178	0.511	0.624	0.455	1.722	0.275	0.336	0.053	0.374	0.162	0.198	0.144	0.546	0.087	0.107	6E-04	0.004	0.002	0.002	0.002	0.006	9E-04	0.001
bdoc	3.379	4.13	3.379	4.13	3.379	4.13	3.379	4.13	4.325	5.286	4.325	5.286	4.325	5.286	4.325	5.286	2.613	3.194	2.613	3.194	2.613	3.194	2.613	3.194
pdoc	3.347	4.091	4.45	5.439	3.787	4.628	4.407	5.386	1.062	1.298	1.411	1.725	1.201	1.468	1.398	1.708	0.011	0.014	0.015	0.018	0.013	0.016	0.015	0.018
bpoc	8.438	10.31	8.438	10.31	8.438	10.31	8.438	10.31	10.8	13.2	10.8	13.2	10.8	13.2	10.8	13.2	6.525	7.975	6.525	7.975	6.525	7.975	6.525	7.975
ppoc	7.785	9.515	6.697	8.185	2.535	3.098	4.468	5.461	2.469	3.018	2.124	2.596	0.804	0.983	1.417	1.732	0.026	0.032	0.023	0.028	0.009	0.011	0.015	0.019

Les abréviations des compartiments sont les suivantes :

- bphy : microphytobenthos
- pphy : phytoplancton
- bpro : protozoaires du sédiment (foraminifères)
- ppro : protozoaires de la colonne d'eau (cilés et flagellés)
- bmei : méiofaune
- pmes : mesozooplancton
- bbiv : bivalves
- bgas : gastéropodes
- bann : annélides
- bart : arthropodes
- cult : bivalves cultivés
- pjuv : poissons juvéniles
- pmul : mulets
- blim : oiseaux limicoles et Tadorne de belon
- pvir : viroplancton
- bbac : bactéries benthiques
- pbac : bactéries pélagiques
- bdoc : carbone organique dissout (COD) benthique
- pdoc COD pélagique
- bpoc : carbone organique particulaire (COP) benthique
- ppoc : COP pélagique

Les valeurs en gras sont issues des calculs présentés dans les annexes précédentes, les autres sont extrapolées à partir de ces dernières.

Bmars représente la biomasse moyenne au mois de mars (la biomasse initiale pour la saison 1 ou finale pour la saison 2), Boct la biomasse moyenne au mois d'octobre (initiale pour la saison 2 ou finale pour la saison 2), <B1> représente la biomasse moyenne pour la saison 1 (15 mars – 15 octobre) et <B2> la biomasse moyenne pour la saison 2 (15 octobre – 15 mars).

Les signes ‘-’ représentent l'absence d'un compartiment, les cases vides une absence de donnée.

Annexe E2 : contraintes du modèle

Le tableau suivant présente l'ensemble des encadrements utilisés pour le modèle « 3zones, 2 saisons » à Brouage. Les abréviations désignent les compartiments conformément au tableau précédent (annexe B1). Les zones sont désignées par leurs initiales : « L » pour « Lower » (zone de bas d'estran), « M » pour « middle » (zone de milieu d'estran) et « U » pour « upper » (zone de haut d'estran). Les autres abréviations utilisées sont les suivantes :

- Rssp pour « remise en suspension
- Import. Pour Importations
- Export. Pour exportation
- NPP pour production primaire nette
- U pour « uptake » (« consommation » des bactéries)
- P pour production
- C pour consommation
- R pour respiration
- AE pour l'efficacité d'assimilation (P+R/C : « Assimilation Efficiency »)
- GE pour l'efficacité de production (P/C : « growth efficiency »)
- PER pour le taux d'escrétion (sous forme de DOC) des producteurs primaires (« percent extracellular release »)
- « total » désigne la consommation totale d'un compartiment, pour l'expression de son régime alimentaire sous forme de la part d'un item dans la consommation totale

F et PSF désignent les fécès et pseudo fécès respectivement

Les lignes en gras représentent des équations dont on a utilisé les incertitudes (+/- 10% le cas échéant) afin de construire des inégalités.

Les valeurs en italique représentent :

- des taux annuels à multiplier par la biomasse pour obtenir un encadrement
- des valeurs qui n'ont pas été utilisées dans le modèle final (elles sont alors en noir et en police réduite)

		L				M				U									
		Ls1		Ls2		La		Ms1		Ms2		Ma		Us1		Us2		Ua	
Paramètres		min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max	min	max
	bphy	-1.98	1.98	-1.98	1.98			-3.95	3.95	-3.95	3.95			-1.98	1.98	-1.98	1.98		
	pphy	-0.21	0.05	-0.05	0.21			-0.07	0.01	-0.01	0.07			-0.001	0.0002	-0.0002	0.001		
	bpro	11.42	12.00	-12.00	-11.42			2.57	3.52	-3.52	-2.57			5.17	5.56	-5.56	-5.17		
	ppro	-0.02	0.02	-0.02	0.02			-0.01	0.01	-0.01	0.01			-0.0001	0.0001	-0.0001	0.0001		
	bmei	-1.91	-0.35	0.35	1.91			-0.90	2.28	-2.28	0.90			-1.46	-0.95	0.95	1.46		
	pmes	-0.03	0.03	-0.03	0.03			-0.01	0.01	-0.01	0.01			-0.0001	0.0001	-0.0001	0.0001		
	bbiv	-0.04	0.04	-0.04	0.04			-0.14	0.14	-0.14	0.14			-1.31	1.31	-1.31	1.31		
	bgas	-	-	-	-			0.97	1.66	-1.66	-0.97			0.16	0.60	-0.60	-0.16		
	bann	-0.03	0.03	-0.03	0.03			-0.03	0.03	-0.03	0.03			-0.06	0.06	-0.06	0.06		
	bart	-0.03	0.03	-0.03	0.03			-0.06	0.06	-0.06	0.06			-0.003	0.003	-0.003	0.003		
delatB	bcult	0	0	0	0			-	-	-	-			-	-	-	-		
	pjuv	0	0	0	0			0	0	0	0			0	0	0	0		
	bmul	0	0	0	0			0	0	0	0			0	0	0	0		
	blim	0	0	0	0			0	0	0	0			0	0	0	0		
	pvir	-0.014	0.014	-0.007	0.007			-0.004	0.004	-0.002	0.002			-4.8.10 ⁻⁵	4.8.10 ⁻⁵	-2.5.10 ⁻⁵	2.5.10 ⁻⁵		
	bbac	-2.03	2.03	-2.03	2.03			-2.71	2.71	-2.71	2.71			-1.35	1.35	-1.35	1.35		
	pbac	-0.67	0.46	-0.46	0.67			-0.21	0.14	-0.14	0.21			-0.002	0.002	-0.002	0.002		
	bdoc	-100	100	-100	100			-100	100	-100	100			-100	100	-100	100		
	pdoc	0.36	2.09	-2.09	-0.36			0.11	0.66	-0.66	-0.11			0.001	0.007	-0.007	-0.001		
	bpoc	-100	100	-100	100			-100	100	-100	100			-100	100	-100	100		
	ppoc	-2.82	0.40	-0.40	2.82			-0.89	0.13	-0.13	0.89			-0.010	0.001	-0.001	0.010		
Importations / Exportations																			
	pphy	670	819	261	320														
	pbac	402	491	191	233														
	pdoc	3 710	4 534	3 039	3 714														
Import.	ppoc	2 503	3 059	3 127	3 822														
	pvir	12.3	15.07	8.95	11														
	ppro	18.5	39.14		28														
	pmes	86.5	128.5		91.8														
Export.	pbac	1 191	1 638																
Sédimentation annuelle																			
(poc+doc+bac)																			
→ xpor						131	745					224	729					101	364

		Ls1		L Ls2		La	Ms1		M Ms2		Ma	Us1		U Us2		Ua	
Production primaire																	
NPP	pphy	26	31.8	4.8	5.9		20.6	25.2	4	4.9		4.2	5.2	0.95	1.05		
NPP	bphy	122.3	149.5	23.2	28.4		523.8	640.2	95.5	116.8		133.6	163.3	29.7	36.3		
Export. / rssp		Exportation > 50% de la remise en suspension					Remise en suspension = Production nette – consommations										
PER	-	2%	55%	2%	55%		2%	55%	2%	55%		2%	55%	2%	55%		
R/GPP	-	5%	30%	5%	30%		5%	30%	5%	30%		5%	30%	5%	30%		
Bactéries																	
Prod	Benth.	315.5	542.9	128.7	241.1		426.6	723.9	171.6	539.3		213.3	487	85.8	214.5		
R/U		10%	50%	10%	50%		10%	50%	10%	50%		10%	50%	10%	50%		
Prod	Pélag.	25.6	31.2	7.3	8.9		8.1	9.9	2.3	2.8		0.08	0.1	0.03	0.03		
R/U		10%	50%	10%	50%		10%	50%	10%	50%		10%	50%	10%	50%		
Pbac → ppro		0.28		4.40			0.09		1.40			0.00		0.02			
Virus → pbac		2.46	4.97	0.16	0.32		0.77	1.57	0.05	0.10		0.01	0.02	0.00	0.00		
Virus → pdoc		0.8		0.8			0.8		0.8			0.8		0.8			
Protozoaires pélagiques																	
production	<i>P/B annuel</i>			59.2	393	1.12	15.8					0.36	5.01			0.004	0.05
respiration	<i>R/B annuel</i>			98	293.5	1.86	11.8					0.59	3.74			0.01	0.04
consommation	<i>C/B annuel</i>			236.9	2450.8	4.50	98.5					1.43	31.2			0.02	0.33
Virus / total		0.2%	9%	0.2%	9%		0%	9%	0%	9%		0%	9%	0%	9%		
GE		10%	60%	10%	60%		10%	60%	10%	60%		10%	60%	10%	60%		
AE s/ vivant		50%	90%	50%	90%		50%	90%	50%	90%		50%	90%	50%	90%		
AE s/det		3%	10%	3%	10%		3%	10%	3%	10%		3%	10%	3%	10%		
Protozoaires benthiques																	
production	<i>P/B annuel</i>			2.86	22.9	12.6	105.2					8.61	72.4			13.14	110.6
GE		10%	30%	10%	30%			10%	30%	10%	30%	10%	30%	10%	30%		
R/P		25%		25%				25%		25%		25%		25%			

	Ls1		L Ls2		La	Ms1		M Ms2		Ma	Us1		U Us2		Ua		
Méiofaune																	
Broutage	27.6	166.5	16.3	95		55.3	332.9	32.6	189.9		27.7	166.5	16.3	94.9			
Broutage / conso totale	43%	47%	25%	26%		67%	73%	58%	60%		56%	66%	29%	32%			
Doc & bac / total	29%	48%	37%	56%		18%	22%	21%	24%		22%	27%	33%	39%			
mei & for / total	5%	8%	6%	9%		4%	7%	6%	10%		6%	9%	8%	12%			
POC / total	19%	36%	28%	51%		3%	5%	8%	12%		5%	7%	18%	28%			
AE	12%	60%	12%	60%		12%	60%	12%	60%		12%	60%	12%	60%			
R/C	10%	56%	10%	56%		10%	56%	10%	56%		10%	56%	10%	56%			
Zooplancton																	
production	6.10	9.65				1.92	3.04	-	-		0.02	0.03	0.01	0.03			
broutage	5.99	27.45	2.11	9.68		1.89	8.64	0.67	3.05		0.02	0.09	2	4			
F/Excr	4	6	4	6		4	6	4	6		4	6	10%	56%			
R/C	10%	56%	10%	56%		10%	56%	10%	56%		10%	56%	50.80%	95.30%			
AE s/ vivant	50.80%	95.30%	50.80%	95.30%		50.80%	95.30%	50.80%	95.30%		50.80%	95.30%	3%	10%			
AE s/det	3%	10%	3%	10%		3%	10%	3%	10%		3%	10%					
Pseason2 / Pseason1	10%		10%												10%		
Juveniles: inégalité pour les trois zones ensemble								L, M, U :									
Consommation annuelle										0.1	7.7						
s1/s2										2	4						
F/C										2%	17%	2%	17%				
P/C										30%	50%	30%	50%				
mulets																	
broutage	14.756	29.4	10.54	21		29.512	58.8	21.08	42		9.8	29.4	7.0	21			
bpoc/total	30%	70%	30%	70%		30%	70%	30%	70%		30%	70%	30%	70%			
mei+for/bphy	0.5	2	0.5	2		0.5	2	0.5	2		0.5	2	0.5	2			
F/C (LMU)										2%	17%	2%	17%				
P/C (LMU)										30%	50%	30%	50%				
oiseaux																	
consommation	0.43	1.06	0.61	1.46		1.42	4.51	2.96	10.25		0.35	0.80	0.49	1.16			
AE	80%	85%	80%	85%		80%	85%	80%	85%		80%	85%	80%	85%			

-	-	Ls1	Ls2	La	Ms1	Ms2	Ma	Us1	Us2	Ua						
Macrofaune																
Bivalves																
P+F (bbivU)								7.656232	47.08175	5.0191613	25.11087					
R/C (bbivU)								012	253	31	117					
Pel / total	43.44%	53.09%	43.44%	53.09%	7.76%	29.89%	7.76%	29.89%	20%	80%	20%	80%				
								0.04%	109.88%	0.04%	109.88%					
Broutage des gatéropodes					17.53	21.42	8.30	10.15	-	-	9.17	11.21	7.31	8.94		
Annélides & arthropodes																
det/total, ann	36.8%	44.9%	36.8%	44.9%	19.2%	23.5%	19.2%	23.5%	-	-	0.54%	0.66%	0.54%	0.66%		
det/total, art	10%	12.3%	10%	12.2%	34.1%	41.7%	34.1%	41.7%	-	-	31.5%	38.5%	31.5%	38.5%		
Productions																
bbiv			0.20	6.85	0.04	1.39		0.13	5.25							
bgas			0.33	5.94				0.46	19.4				0.40	8.87		
bann	<i>P/B annuels</i>		0.72	6.52	0.09	0.90		0.08	0.93				0.19	2.09		
bart			0.85	9.34	0.12	1.45		1.38	3.33				0.01	0.13		
Tous compartiments de macrofaune																
AE	50%	90%	50%	90%	-	-	50%	90%	50%	90%	-	-	50%	90%	50%	90%
GE	10%	30%	10%	30%	-	-	10%	30%	10%	30%	-	-	10%	30%	10%	30%
Bivalves cultivés																
consommation	4 981.26	6 088.21	1 674.59	2 046.72												
production	355.44	434.43	81.95	100.16												
respiration	2 339.63	2 859.54	790.75	966.47												
F+PSF	2 286.20	2 794.24	801.90	980.10												
C. de pmes	Au maximum ¼ de l'importation															
C. de pphy																
C. de pbac	Au maximum égale à l'importation															
C. de ppro																
PSF bphy	Valeur maximale : 50% de la consommation de microphytobenthos															
Equations de limitations																
F/Excr :	4		4		4		4		4		4		4		bmei, bmac, bcult, pjuv, bmul	
C de DOC / C de POC :	5		5		5		5		5		5		5		pmes, bmac, bcult	
C pendant s1 / C pendant s2, pmes					5	15					5	15			5	15
C pendant s1 / C pendant s2, ppro, bmac, pjuv					2	10					2	10			2	10

Annexe E3 : résultats du modèle

*Flux classés par compartiment d'arrivée
En KgC.zone⁻¹.an⁻¹*

Echanges physiques

		L		M		U				
		<i>n°f</i>	F1	F2	<i>n°f</i>	F1	F2	<i>n°f</i>	F1	F2
L'Amont	pphy	1	818.5	319.6	145	25.29	17.72	290	36.90	21.07
	ppro	2	39.14	27.96	146	0	0	291	4.00	1.01
	pmes	3	128.5	91.77	147	0	0	292	3.03	0.36
	pvir	4	15.07	10.93	148	0	0	293	0	0
	pbac	5	490.7	233.0	149	0	0	294	13.63	0
	pdoc	6	496.3	149.6	150	37.51	16.33	295	1.14	2.11
	ppoc	7	1363	482.3	151	95.25	105.1	296	41.28	39.40
	blim	152	0.33	0.33	297	0.73	1.15	310	0.67	1.08
	bphy	21	131.6	40.58	165	551.4	122.9	311	141	38.20
	pphy	22	45.41	8.40	166	26.48	5.12	312	5.47	1.11
	grpp									
	pphy	8	75.24	26.10	153	0	0	298	0	0
ppro	9	0	0	154	0	0	299	0	0	
pmes	10	0	0	155	0	0	300	0	0	
pvir	11	0	0	156	0	0	301	0	0	
pbac	vers	12	0	0	157	0	0	302	0	0.30
pdoc	L'Aval	13	0	0	158	0	0	303	0	0
ppoc		14	0	0	159	0	0	304	0	0
bcult		18	434.4	100.2	-	-	-	-	-	-
pjuv		19	2.50	0.32	160	0.63	0.32	305	1.03	0.52
bmul		20	52.26	0	161	26.12	0	306	0	0
bbac		15	51.38	59.41	162	186.6	104.9	307	87.61	38.51
bdoc	Accum	16	35.91	35.91	163	45.34	45.34	308	8.76	8.76
bpoc		17	132.3	132.3	164	107.1	107.1	309	44.11	44.11
bcult	bphy	122	409.3	159.8	-	-	-	-	-	-
pbac	bbac	123	0	0	268	0	1.77	414	11.87	0
ppoc	bpoc	124	0	0	269	87.05	77.20	415	40.01	32.03
bphy	pphy	125	150.5	52.20	270	16.19	0	416	0	0
bbac	pbac	126	222.1	21.09	271	4.75	0	417	0	0.28
bpoc	ppoc	127	1236	345.7	272	0	0	418	0	0

Echanges entre compartiments

bphy	23	197.0	98.72	167	105.8	11.20	313	22.13	0
bpro	24	2.10	18.55	168	0.62	6.85	314	3.18	8.80
bmei	25	7.00	5.06	169	0.69	12.61	315	6.14	15.79
bann	bpro 26	0.16	0	170	0.06	0.11	316	0.05	0.14
bbac	27	0	0	171	30.92	0.18	317	37.84	1.95
bdoc	28	0	0	172	0	0	318	0	0
bpoc	29	0	0	173	0	2.37	319	0	7.54
pphy	30	23.25	0	174	7.49	0	320	0	0
ppro	31	0	0	175	0	0	321	0	0
pvir	ppro 32	0.81	0.22	176	0.15	0.02	322	0	0
pbac	33	0.28	4.40	177	0.09	1.40	323	0	0.02
pdoc	34	379.1	106.2	178	26.93	10.74	324	0.72	0.50
ppoc	35	0	0	179	0	0	325	0	0
bphy	36	67.27	16.29	180	84.92	32.58	326	27.65	16.29
bpro	37	1.62	5.69	181	2.32	0	327	0	0
bmei	bmei 38	6.52	0	182	2.39	5.18	328	2.54	6.07
bbac	39	28.56	22.70	183	23.52	11.53	329	11.89	16.67
bdoc	40	13.09	0	184	0	0	330	0	0
bpoc	41	26.57	17.46	185	3.29	5.10	331	2.12	11.64
pphy	42	27.45	9.68	186	7.45	0.67	332	0.02	0.01
ppro	43	15.79	0	187	0	0	333	0	0
pmes	pmes 44	106.0	133.5	188	0	0	334	3.06	0.61
pbac	45	118.9	15.39	189	0	0	335	0	0
pdoc	46	0	0	190	0	0	336	0	0
ppoc	47	0	0	191	0	0	337	0	0
pphy	48	6.02	0	192	14.27	0.76	338	41.97	22.10
ppro	49	0	0	193	0	0	339	4.07	0.99
pbac	50	0	0	194	0	0	340	1.85	0
pdoc	51	0	0	195	0	0.67	341	0.64	1.63
ppoc	bbiv 52	0	0	196	0	0	342	3.22	8.14
bphy	53	7.83	0	197	33.46	0	343	0	0
bpro	54	0	0	198	0	0	344	0	0
bbac	55	0	0	199	0	0	345	0	0
bdoc	56	0	0	200	0	0	346	0	0
bpoc	57	0	0	201	0	3.35	347	0	0
bphy	-	-	-	202	21.42	8.30	348	9.17	7.31
bpro	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bbac	bgas -	-	-	203	17.93	0	349	1.06	0
bdoc	-	-	-	204	0	0	350	0	0
bpoc	-	-	-	205	0	0	351	0	0
bphy	58	4.05	0	206	0.66	0.05	352	0	0
bpro	59	0	0	207	0	0	353	0	0
bmei	60	4.97	0	208	1.40	0.23	354	0.36	0.26
bann	bann 61	0	0	209	0.76	0	355	0	0
bbac	62	0	0	210	0	0	356	0	0
bdoc	63	0	0	211	0	0	357	0	0
bpoc	64	0	0	212	0	0	358	0	0

bphy		65	1.15	0.63	213	11.87	0.97	359	0	0
bpro		66	0	0	214	0	0	360	0	0.18
bmei		67	7.19	4.51	215	0	0	361	0	0
bbiv		68	0.66	0	216	4.78	0.02	362	0	0
bgas	bart	-	-	-	217	8.73	1.86	363	0.54	0.38
bann		69	0.35	0	218	0	0	364	0	0
bart		70	0	0	219	3.11	0	365	0	0
bbac		71	0	0	220	0	0	366	0.25	0
bdoc		72	0	0	221	0	0	367	0	0
bpoc		73	0	0	222	0	0	368	0	0
pphy		74	818.5	319.6	-	-	-	-	-	-
ppro		75	39.14	27.96	-	-	-	-	-	-
pmes	bcult	76	32.12	22.94	-	-	-	-	-	-
pbac		77	490.7	233.0	-	-	-	-	-	-
pdoc		78	600.1	178.5	-	-	-	-	-	-
ppoc		79	3001	892.6	-	-	-	-	-	-
bmei		80	3.60	0	223	0	0	369	0	0
bbiv		81	0	0	224	0	0	370	0	0
bgas	pjuv	-	-	-	225	0	0	371	2.03	1.00
bann		82	0	0	226	0	0	372	0	0
bart		83	0.90	0	227	0	0	373	0.08	0.05
bphy		84	29.40	0	228	29.51	0	374	9.84	0
bpro		85	4.90	0	229	7.34	0	375	0.98	0
bmei		86	9.80	0	230	7.41	0	376	3.94	0
bgas	bmul	-	-	-	231	0	0	377	0	0
bbac		87	0	0	232	18.97	0	378	6.32	0
bdoc		88	0	0	233	0	0	379	0	0
bpoc		89	18.90	0	234	0	0	380	0	0
bbiv		90	0.68	0.04	235	0	0.45	381	0	0
bgas	blim	-	-	-	236	1.42	2.29	382	0.35	0.85
bann		91	0.37	0.03	237	0	0	383	0	0
bart		92	0	0.54	238	0	0.22	384	0	0
pbac	pvir	93	4.97	0.16	239	0.77	0.10	385	0.01	0
bdoc	bbac	94	350.6	143.0	240	474.0	190.7	386	237.0	95.35
pdoc	pbac	95	28.39	8.10	241	10.99	3.15	387	0.11	0.03

Excrétions, fécès, respirations

bphy	96	72.39	22.32	242	216	67.59	388	63.14	14.66
bpro	97	127.3	93.79	243	83.77	25.56	389	41.01	26.24
bmei	98	18.11	9.20	244	18.13	6.64	390	5.55	4.51
bbiv	99	1.39	0	245	4.77	0.48	391	8.02	5.52
bgas	-	-	-	246	3.94	0.83	392	1.02	0.73
bann	100	0.90	0	247	0.28	0.03	393	0.04	0.03
bart	101	0.93	0.51	248	2.85	0.28	394	0.08	0.06
bbac	102	15.46	23.49	249	141	59.52	395	78.85	29.75
pphy	103	24.97	4.62	250	0.53	0.10	396	0.11	0.02
ppro	104	0	0	251	0	0	397	0	0
pmes	105	18.85	11.15	252	0.52	0.04	398	0.22	0.03
bcult	106	359.6	124.8	-	-	-	-	-	-
pjuv	107	0.15	0	253	0	0	399	0	0
bmul	108	2.14	0	254	0	0	400	0	0
pbac	109	124.2	7.76	255	0	0	401	0	0
pvir	110	19.25	10.86	256	0.62	0.08	402	0.01	0
bpro	111	30.88	0	257	22.06	0	403	5.66	0
bmei	112	72.43	36.80	258	72.50	26.57	404	22.20	18.03
bbiv	113	5.54	0	259	19.09	1.91	405	32.07	22.08
bgas	-	-	-	260	15.74	3.32	406	4.09	2.92
bann	114	3.61	0	261	1.13	0.11	407	0.15	0.10
bart	115	3.74	2.06	262	11.40	1.14	408	0.31	0.22
bcult	116	1438	499.1	-	-	-	-	-	-
pjuv	117	0.61	0	263	0.36	0.18	409	0	0
bmul	118	8.57	0	264	11.01	0	410	0.10	0
blim	119	0.21	0.12	265	0.28	0.59	411	0.07	0.17
ppro	120	381.0	105.6	266	30.07	11.16	412	0.65	0.49
pmes	121	113.1	66.87	267	3.14	0.21	413	1.30	0.28
bpoc	128	96.38	96.38	273	61.71	61.71	419	35.35	35.35
ppoc	129	0	0	274	0	0	420	0	0
bphy	130	9.33	12.17	275	27.57	6.14	421	7.05	1.91
pphy	131	13.62	2.52	276	1.32	0.26	422	0.27	0.06
bpro	132	27.50	16.31	277	18.41	4.44	423	12.96	4.56
ppro	133	6.59	5.20	278	0.59	0	424	0	0.04
bmei	134	14.36	6.21	279	11.64	5.44	425	4.42	5.07
pmes	135	126.6	15.86	280	0.74	0.07	426	1.53	0.06
bbiv	136	5.54	0	281	19.09	1.91	427	10.35	6.57
bgas	-	-	-	282	7.87	1.66	428	2.05	1.58
bann	137	3.61	0	283	0.57	0.06	429	0.07	0.05
bart	138	3.74	2.06	284	11.20	1.14	430	0.31	0.22
bcult	139	2340	790.7	-	-	-	-	-	-
pjuv	140	1.87	0	285	0.04	0.02	431	1.07	0.54
bmul	141	26.14	0	286	26.12	0	432	20.98	0
blim	142	0.33	0.33	287	0.74	1.56	433	0.34	0.75
bbac	143	35.06	14.30	288	47.40	19.07	434	23.70	9.53
pbac	144	2.84	0.81	289	1.10	0.31	435	0.01	0

Annexe E4 : résultats du modèle

*Flux classés par compartiment de départ
En KgC.zone⁻¹.an⁻¹*

Production Primaire Brute, importations, transferts vers l'amont et devenir de la production primaire

		L			M			U		
		<i>n°f</i>	<i>s1</i>	<i>s2</i>	<i>n°f</i>	<i>s1</i>	<i>s2</i>	<i>n°f</i>	<i>s1</i>	<i>s2</i>
GRPP	bphy	21	131.6	40.58	165	551.4	122.9	311	141	38.20
	pphy	22	45.41	8.40	166	26.48	5.12	312	5.47	1.11
input	pphy	1	818.5	319.6	145	25.29	17.72	290	36.90	21.07
	ppro	2	39.14	27.96	146	0	0	291	4.00	1.01
	pmes	3	128.5	91.77	147	0	0	292	3.03	0.36
	pvir	4	15.07	10.93	148	0	0	293	0	0
	pbac	5	490.7	233.0	149	0	0	294	13.63	0
	pdoc	6	496.3	149.6	150	37.51	16.33	295	1.14	2.11
	ppoc	7	1363	482.3	151	95.25	105.1	296	41.28	39.40
bphy	bpro	23	197.0	98.72	167	105.8	11.20	313	22.13	0
	bmei	36	67.27	16.29	180	84.92	32.58	326	27.65	16.29
	bbiv	53	7.83	0	197	33.46	0	343	0	0
	bgas	-	-	-	202	21.42	8.30	348	9.17	7.31
	bann	58	4.05	0	206	0.66	0.05	352	0	0
	bart	65	1.15	0.63	213	11.87	0.97	359	0	0
	bmul	84	29.40	0	228	29.51	0	374	9.84	0
	bdoc	96	72.39	22.32	242	216	67.59	388	63.14	14.66
	pphy	125	150.5	52.20	270	16.19	0	416	0	0
	resp	130	9.33	12.17	275	27.57	6.14	421	7.05	1.91
pphy	xpor	8	75.24	26.10	153	0	0	298	0	0
	ppro	30	23.25	0	174	7.49	0	320	0	0
	pmes	42	27.45	9.68	186	7.45	0.67	332	0.02	0.01
	bbiv	48	6.02	0	192	14.27	0.76	338	41.97	22.10
	bcult	74	818.5	319.6	-	-	-	-	-	-
	pdoc	103	24.97	4.62	250	0.53	0.10	396	0.11	0.02
	resp	131	13.62	2.52	276	1.32	0.26	422	0.27	0.06

Protozoaires, bactéries, virus

bpro	bpro	24	2.10	18.55	168	0.62	6.85	314	3.18	8.80
	bmei	37	1.62	5.69	181	2.32	0	327	0	0
	bbiv	54	0	0	198	0	0	344	0	0
	bgas	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	bann	59	0	0	207	0	0	353	0	0
	bart	66	0	0	214	0	0	360	0	0.18
	bmul	85	4.90	0	229	7.34	0	375	0.98	0
	bdoc	97	127.3	93.79	243	83.77	25.56	389	41.01	26.24
	bpoc	111	30.88	0	257	22.06	0	403	5.66	0
	resp	132	27.50	16.31	277	18.41	4.44	423	12.96	4.56
ppro	xpor	9	0	0	154	0	0	299	0	0
	ppro	31	0	0	175	0	0	321	0	0
	pmes	43	15.79	0	187	0	0	333	0	0
	bbiv	49	0	0	193	0	0	339	4.07	0.99
	bcult	75	39.14	27.96	-	-	-	-	-	-
	pdoc	104	0	0	251	0	0	397	0	0
	ppoc	120	381.0	105.6	266	30.07	11.16	412	0.65	0.49
	resp	133	6.59	5.20	278	0.59	0	424	0	0.04
bbac	xpor	15	51.38	59.41	162	186.6	104.9	307	87.61	38.51
	bpro	27	0	0	171	30.92	0.18	317	37.84	1.95
	bmei	39	28.56	22.70	183	23.52	11.53	329	11.89	16.67
	bbiv	55	0	0	199	0	0	345	0	0
	bgas	-	-	-	203	17.93	0	349	1.06	0
	bann	62	0	0	210	0	0	356	0	0
	bart	71	0	0	220	0	0	366	0.25	0
	bmul	87	0	0	232	18.97	0	378	6.32	0
	bdoc	102	15.46	23.49	249	141	59.52	395	78.85	29.75
	pbac	126	222.1	21.09	271	4.75	0	417	0	0.28
resp	143	35.06	14.30	288	47.40	19.07	434	23.70	9.53	
pbac	xpor	12	0	0	157	0	0	302	0	0.30
	ppro	33	0.28	4.40	177	0.09	1.40	323	0	0.02
	pmes	45	118.9	15.39	189	0	0	335	0	0
	bbiv	50	0	0	194	0	0	340	1.85	0
	bcult	77	490.7	233.0	-	-	-	-	-	-
	pvir	93	4.97	0.16	239	0.77	0.10	385	0.01	0
	pdoc	109	124.2	7.76	255	0	0	401	0	0
	bbac	123	0	0	268	0	1.77	414	11.87	0
	resp	144	2.84	0.81	289	1.10	0.31	435	0.01	0
pvir	xpor	11	0	0	156	0	0	301	0	0
	ppro	32	0.81	0.22	176	0.15	0.02	322	0	0
	pdoc	110	19.25	10.86	256	0.62	0.08	402	0.01	0

Méiofaune et mesozooplancton

bmei	bpro	25	7.00	5.06	169	0.69	12.61	315	6.14	15.79
	bmei	38	6.52	0	182	2.39	5.18	328	2.54	6.07
	bann	60	4.97	0	208	1.40	0.23	354	0.36	0.26
	bart	67	7.19	4.51	215	0	0	361	0	0
	pjuv	80	3.60	0	223	0	0	369	0	0
	bmul	86	9.80	0	230	7.41	0	376	3.94	0
	bdoc	98	18.11	9.20	244	18.13	6.64	390	5.55	4.51
	bpoc	112	72.43	36.80	258	72.50	26.57	404	22.20	18.03
	resp	134	14.36	6.21	279	11.64	5.44	425	4.42	5.07
pmes	xpor	10	0	0	155	0	0	300	0	0
	pmes	44	106.0	133.5	188	0	0	334	3.06	0.61
	bcult	76	32.12	22.94	-	-	-	-	-	-
	pdoc	105	18.85	11.15	252	0.52	0.04	398	0.22	0.03
	ppoc	121	113.1	66.87	267	3.14	0.21	413	1.30	0.28
	resp	135	126.6	15.86	280	0.74	0.07	426	1.53	0.06

Compartiments détritiques

bdoc	xpor	16	35.91	35.91	163	45.34	45.34	308	8.76	8.76
	bpro	28	0	0	172	0	0	318	0	0
	bmei	40	13.09	0	184	0	0	330	0	0
	bbiv	56	0	0	200	0	0	346	0	0
	bgas	-	-	-	204	0	0	350	0	0
	bann	63	0	0	211	0	0	357	0	0
	bart	72	0	0	221	0	0	367	0	0
	bmul	88	0	0	233	0	0	379	0	0
	bbac	94	350.6	143.0	240	474.0	190.7	386	237.0	95.35
bpoc	xpor	17	132.3	132.3	164	107.1	107.1	309	44.11	44.11
	bpro	29	0	0	173	0	2.37	319	0	7.54
	bmei	41	26.57	17.46	185	3.29	5.10	331	2.12	11.64
	bbiv	57	0	0	201	0	3.35	347	0	0
	bgas	-	-	-	205	0	0	351	0	0
	bann	64	0	0	212	0	0	358	0	0
	bart	73	0	0	222	0	0	368	0	0
	bmul	89	18.90	0	234	0	0	380	0	0
	ppoc	127	1236	345.7	272	0	0	418	0	0
bdoc	128	96.38	96.38	273	61.71	61.71	419	35.35	35.35	
pdoc	xpor	13	0	0	158	0	0	303	0	0
	ppro	34	379.1	106.2	178	26.93	10.74	324	0.72	0.50
	pmes	46	0	0	190	0	0	336	0	0
	bbiv	51	0	0	195	0	0.67	341	0.64	1.63
	bcult	78	600.1	178.5	-	-	-	-	-	-
	pbac	95	28.39	8.10	241	10.99	3.15	387	0.11	0.03
ppoc	xpor	14	0	0	159	0	0	304	0	0
	ppro	35	0	0	179	0	0	325	0	0
	pmes	47	0	0	191	0	0	337	0	0
	bbiv	52	0	0	196	0	0	342	3.22	8.14
	bcult	79	3001	892.6	-	-	-	-	-	-
	bpoc	124	0	0	269	87.05	77.20	415	40.01	32.03
	pdoc	129	0	0	274	0	0	420	0	0

Macrofaune et vecteurs biotiques

bbiv	bart	68	0.66	0	216	4.78	0.02	362	0	0
	pjuv	81	0	0	224	0	0	370	0	0
	blim	90	0.68	0.04	235	0	0.45	381	0	0
	bdoc	99	1.39	0	245	4.77	0.48	391	8.02	5.52
	bpoc	113	5.54	0	259	19.09	1.91	405	32.07	22.08
	resp	136	5.54	0	281	19.09	1.91	427	10.35	6.57
bgas	bart	-	-	-	217	8.73	1.86	363	0.54	0.38
	pjuv	-	-	-	225	0	0	371	2.03	1.00
	bmul	-	-	-	231	0	0	377	0	0
	blim	-	-	-	236	1.42	2.29	382	0.35	0.85
	bdoc	-	-	-	246	3.94	0.83	392	1.02	0.73
	bpoc	-	-	-	260	15.74	3.32	406	4.09	2.92
	resp	-	-	-	282	7.87	1.66	428	2.05	1.58
bann	bpro	26	0.16	0	170	0.06	0.11	316	0.05	0.14
	bann	61	0	0	209	0.76	0	355	0	0
	bart	69	0.35	0	218	0	0	364	0	0
	pjuv	82	0	0	226	0	0	372	0	0
	blim	91	0.37	0.03	237	0	0	383	0	0
	bdoc	100	0.90	0	247	0.28	0.03	393	0.04	0.03
	bpoc	114	3.61	0	261	1.13	0.11	407	0.15	0.10
	resp	137	3.61	0	283	0.57	0.06	429	0.07	0.05
bart	bart	70	0	0	219	3.11	0	365	0	0
	pjuv	83	0.90	0	227	0	0	373	0.08	0.05
	blim	92	0	0.54	238	0	0.22	384	0	0
	bdoc	101	0.93	0.51	248	2.85	0.28	394	0.08	0.06
	bpoc	115	3.74	2.06	262	11.40	1.14	408	0.31	0.22
	resp	138	3.74	2.06	284	11.20	1.14	430	0.31	0.22
bcult	xpor	18	434.4	100.2	-	-	-	-	-	-
	pdoc	106	359.6	124.8	-	-	-	-	-	-
	bpoc	116	1438	499.1	-	-	-	-	-	-
	bphy	122	409.3	159.8	-	-	-	-	-	-
	resp	139	2340	790.7	-	-	-	-	-	-
pjuv	xpor	19	2.50	0.32	160	0.63	0.32	305	1.03	0.52
	pdoc	107	0.15	0	253	0	0	399	0	0
	bpoc	117	0.61	0	263	0.36	0.18	409	0	0
	resp	140	1.87	0	285	0.04	0.02	431	1.07	0.54
bmul	xpor	20	52.26	0	161	26.12	0	306	0	0
	pdoc	108	2.14	0	254	0	0	400	0	0
	bpoc	118	8.57	0	264	11.01	0	410	0.10	0
	resp	141	26.14	0	286	26.12	0	432	20.98	0
blim	bpoc	119	0.21	0.12	265	0.28	0.59	411	0.07	0.17
	resp	142	0.33	0.33	287	0.74	1.56	433	0.34	0.75
	xpor	152	0.33	0.33	297	0.73	1.15	310	0.67	1.08

Annexes F

Articles parus et soumis, Liste de communications

<u>PUBLICATIONS</u>	92
<i>Marine Ecology - Progress Series, Vol. 246: 17-37, 2003</i>	93
<i>Marine Ecology – Progress Series, Vol 273: 147-162, 2004</i>	115
<i>Soumis à Marine Ecology – Progress Series, 2004, en cours de correction</i>	136
<i>Accepté par Ecological Modelling, 2005</i>	201
<u>PARTICIPATION A DES FORMATIONS/WORKSHOPS (LISTE)</u>	254
<u>COMMUNICATIONS/POSTERS (TITRES)</u>	255

Publications

Marine Ecology - Progress Series, Vol. 246: 17-37, 2003

Numerical Analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France.

Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Nicolas BOILEAU, Jadwiga RZEZNIK, Pierre-Guy SAURIAU, Olivier LE MOINE, Cédric BACHER.

Marine Ecology – Progress Series, Vol 273: 147-162, 2004

Modelling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France).

Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Aurélie PETIAU, Alain BODOY.

Soumis à Marine Ecology – Progress Series, 2004, en cours de correction

Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France).

Delphine LEGUERRIER, Delphine DEGRÉ, Eric ARMYNOT DU CHATELET, Jadwiga RZEZNIK, Jean-Christophe AUGUET, Christine DUPUY, Elise MARQUIS, Denis FICHET, Caroline STRUSKI, Emmanuel JOYEUX, Pierre-Guy SAURIAU, Nathalie NIQUIL.

Accepté par Ecological Modelling, 2005

Synthetic indices on compartmental networks: a probabilistic approach based on Markov chains

Delphine LEGUERRIER, Cédric BACHER, Eric BENOIT, Nathalie NIQUIL.

Participation à des formations/workshops (liste)

École de printemps COREV, Berder, 27-31 mai 2002

(F) optimisation stochastique: 7h30

(C) exemples de modèles : 7h30

(C) exposés divers : 9h

XXIIème séminaire de la Société Française de Biologie Théorique. Saint Flour, 10-12 juin 2002

Thématiques :

Interaction physique-biologie

Rôle des interfaces

Biodiversité, succession d'espèces

Ecole-chercheurs INRA : Le Croisic 24-28 mars 2003

Modélisation appliquée à l'écologie des populations et des communautés

Comité d'organisation : Comité scientifique : Alain Franc, Bruno Goffinet, Maurice Hullé, Marc Jarry, Christian Lannou. / Ingénierie de formation : Sandra Arrault et Cécile Tournu (formasciences@paris.inra.fr)

MEP Workshop : Workshop, 3-4 avril 2003, Unité de Bioclimatologie, INRA Bordeaux-Aquitaine, France

Communications/posters (titres)

(C)

(P)

Journées de l'Ecologie Fonctionnelle, Gourdon, 5-8 mars 2002 :

Communication orale : « modélisation par l'analyse inverse et étude par l'analyse des réseaux du réseau trophique d'une vasière intertidale (Brouage, Marennes-Oléron, France) ».

Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL.

École de printemps COREV, Berder, 27-31 mai 2002

(C) Communication orale : « Modèle de réseau trophique obtenu par analyse inverse: l'exemple de la vasière de Brouage. »

Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Cédric BACHER

XXIIème séminaire de la Société Française de Biologie Théorique. Saint Flour, 10-12 juin 2002

(C) Communication orale : « Couplage d'un modèle dynamique 1D et d'un modèle de réseau trophique obtenu par analyse inverse: l'exemple de la vasière de Brouage (Marennes-Oléron, France) ».

Delphine LEGUERRIER, Cédric BACHER, Nathalie NIQUIL

Colloque du Défi Golfe de Gascogne, Brest, 11-13 décembre 2002

(C) Communication orale : « modélisation des flux de matière dans un réseau trophique : cas de Marennes-Oléron. »

Cédric BACHER, Caroline STRUSKI, Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Jean-Marc GUARINI, Pierre RICHARD

5e Congrès International de Limnologie - Océanographie (CILO), Paris Institut Océanographique, 9-12 septembre

5ème Congrès International de Limnologie (ICLO)

"Impact des perturbations locales ou planétaires, naturelles ou anthropiques, sur les réseaux aquatiques". Organisé par UOF (Union des Océanographes de France) et AFL (Association Française de Limnologie).

(P) Poster :

« Impact des cultures d'huîtres sur le réseau trophique d'une vasière intertidale (Brouage, Bassin de Marennes-Oléron) »

Nathalie NIQUIL, Aurélie PETIAU, Delphine LEGUERRIER, Alain BODOY

Vèmes journées de l'Ecologie Fonctionnelle, Nancy (CNFF-ONF), 12-14 Mars

(C) Communication :

Rôle des huîtres cultivées dans le fonctionnement écologique d'une vasière intertidale (bassin de Marennes-Oléron) : étude du réseau trophique par analyse inverse.

Nathalie NIQUIL, Delphine LEGUERRIER, Aurélie PETIAU, Alain BODOY

MEP Workshop : Workshop held on 3-4 April 2003 at the Bioclimatology Unit, INRA Bordeaux-Aquitaine, France

(C) Communication:

Trophic webs and MEP ?

Alain FRANC, Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Roderick DEWAR

Estuaries on the Edge, Convergence of Ocean, Land and Culture: ERF 2003, 17th biennial conference of the Estuarine Research Federation, Seattle, September, 14-18th, 2003.

(C) Food web modeling of an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay (France): combination of transport and trophic fluxes.

Leguerrier, D., Niquil, N., Pouvreau, N., Brenon, I., Bacher, C.

Leguerrier D., Niquil N., Pouvreau N., Brenon I., Guarini J.M., Rzeznik J., Dupuy C., Marquis E., Sauriau P.G., Lemoine O., Boileau N., Corre N., Bacher C.

Second student award

Journées de l'écologie Marine – Nantes – 23&24 juin 2004 – SFE, AFH, UOF

(C) Modélisation par l'analyse inverse du réseau trophique de l'anse de l'Aiguillon

Modélisation des réseaux trophiques par l'analyse inverse. Exemples de la Baie de l'Aiguillon et de la vasière de Brouage.

Delphine LEGUERRIER, Delphine DEGREGRE, Nathalie NIQUIL, Pierre-Guy SAURIAU

Congrès Zones Ateliers PEVS/INSU Baie du Mont Saint Michel et ses bassins versants, Vasière de Brouage : Fonctionnement Ecologique des vasières Littorales et Sociétés Humaines – La Rochelle – 3 & 4 novembre 2004

(C) Modélisation par analyse inverse du réseau trophique de la vasière intertidale de Brouage prise en compte des variabilités spatiale et temporelle

Delphine LEGUERRIER, Nathalie NIQUIL, Cédric BACHER, Jean-Christophe AUGUET, Valérie HUET, Hélène MONTANIE, Daniel DELMAS, Christine DUPUY, Jean-Marc GUARINI, Pierre RICHARD

Séminaires LBEM

6 juin 2002 : « modélisation d'un réseau trophique : la vasière de Brouage (Marennes-Oléron, France) » Delphine Leguerrier, Nathalie Niquil, Cédric Bacher.

19 décembre 2002 : « Modélisation et étude des réseaux trophiques. Application à l'étude d'une anthropisation particulière: l'ostréiculture. Cas d'une vasière intertidale »

25 septembre 2003 : « Food web modeling of an intertidal mudflat in Marennes-Oléron Bay (France): combination of transport and trophic fluxes. » (reprise de la présentation de l'ERF)

13 novembre 2003 (présentation pour le EDA EDEL): « un exemple d'application de l'analyse inverse : modélisation de la vasière de Brouage ».

Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France

Delphine Leguerrier¹, Nathalie Niquil^{1,*}, Nicolas Boileau², Jadwiga Rzeznik^{1,3,4},
Pierre-Guy Sauriau⁵, Olivier Le Moine⁶, Cédric Bacher⁵

¹Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de La Rochelle, Pôle Sciences et Technologie, avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France

²Ligue pour la Protection des Oiseaux (LPO), Réserve Naturelle de Moëze-Oléron, Plaisance, 17708 Saint-Froult, France

³ESA 8044 CNRS-BIM, Muséum National d'Histoire Naturelle, 57 rue Cuvier 75231 Paris, France

⁴University of Gdansk, Institute of Oceanography, Marine Biology and Ecology Department, Al. Pilsudskiego 46, 81-378 Gdynia, Poland

⁵Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA/UMR10 CNRS-IFREMER), BP 5, 17137 L'Houmeau, France

⁶Laboratoire Conchylicole Poitou-Charentes (LCPC), IFREMER, BP 133, 17390 La Tremblade, France

ABSTRACT: Food web modelling is an ideal way to describe ecosystems, because it accounts for the totality of the relationships between its various components. One difficulty of such an approach, however, lies in the lack of data and information about some ecological relationships, resulting in under-defined systems. Inverse analysis can serve to complete steady-state food webs where the number of direct flow measurements is insufficient relative to the actual number of flows. We applied this method to the intertidal mudflat ecosystem of Brouage (eastern Marennes-Oléron Bay, SW France) and estimated the annual average carbon flows between the compartments of a coupled benthic and pelagic trophic food web from primary producers (microphytobenthos and phytoplankton) to top predators (fish and birds). The resulting network was very sensitive to the primary production of the microphytobenthos which was the most important flow in the system. Sensitivity analyses demonstrated the need for additional data on the nekton, pelagic protozoa, and bacterial compartments. The resulting network showed high bacterial activity, but indices resulting from network analysis showed low cycling in comparison with other ecosystems. The meiofauna had a small biomass, but constituted a very active compartment compared to the macrofauna. Bird production was limited by macrofaunal production. Macrofaunal production reached the maximum allowed by the analysis. The intertidal mudflat ecosystem at Brouage is dominated by benthic production (including benthic primary producers, secondary producers, and predators) with an input of phytoplankton primary production.

KEY WORDS: Carbon flow · Inverse analysis · Food web · Network analysis

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

Marennes-Oléron Bay (MOB) is situated between the French Atlantic mainland and Oléron Island. It is the most important site for oyster production in Europe (Gouletquer & Héral 1996) and it harbors a variety of other commercial activities, including fisheries and tourism. MOB is a macrotidal system, with a tidal

range of 6 m during spring tides. It is influenced by continental inputs, mainly from the rivers Charente (Ravail et al. 1988, Soletchnik et al. 1998) and Gironde (Dechambenoy et al. 1977). A sector of MOB constitutes a bird reserve that has become since 1995 the major French landing site for shorebirds, with 45 000 to 65 000 birds in winter, and maybe 200 000 ind. yr⁻¹ (Deceunink 1997, Deceunink & Maheo 1998; see also

*Corresponding author. Email: nniquil@univ-lr.fr

www.lpo-birdlife.asso.fr/etudes/wetlands/biblio.htm). According to Héral et al. (1989), the maximum carrying capacity of MOB (corresponding to an oyster production of $42\,500\text{ t yr}^{-1}$) has been attained; a shellfish culture has reached its carrying capacity when total bivalve biomass ceases to increase (Odum 1983 in Dame & Prins 1998).

In the past, most ecological studies focussed on the oysters in MOB (Héral et al. 1989). Since the emergence of ecosystem management concepts such as sustainable development and nature conservation, research in the Bay has been extended to consider the entire ecosystem. The Brouage mudflat is situated on the eastern part of the bay along the mainland shore (Fig. 1). It is an important experimental site due to its exceptional morpho-sedimentological features (Bassoullet et al. 2000) and high primary productivity (Guarini et al. 1998), and it has become the best-studied mudflat of MOB. Pelagic and benthic habitats interact through physical processes such as sedimentation and resuspension which influence the behaviour of the organisms (Blanchard et al. 1998) and the trophic relationships between benthic and pelagic fauna. Nearly all the components of the Brouage ecosystem have been studied and, while not all of the communities have been formally described at the ecosystem level, usable information exists on most of the benthic and pelagic communities. However, no synthesis has been made between them to date, and there is no overall description of ecosystem functioning.

An ideal way to describe such an ecosystem is by simulating its trophic network to create an overview of its functioning. The functioning of an ecosystem can be investigated with the help of dynamic models (which are often limited by the need for *a priori* knowledge and by mathematical problems in solving large systems of differential equations) and of static models (which have the disadvantage of ignoring fluctuations over time). The technique of inverse analysis used in this study is designed to compensate for insufficiency of data on the ecosystem (Mercier 1986, Vézina & Platt 1988, Vézina & Pace 1994). It estimates unknown flows by assuming a steady state, and it incorporates various data such as measured flows, physiological rates and biomasses into the model.

We studied the average annual state of the Brouage intertidal mudflat ecosystem assuming that the system is in a steady state (i.e. there is no organic matter accumulation or loss in any compartment) using the inverse analysis method. To facilitate comparisons with other sites, we chose carbon as the unit of exchange between

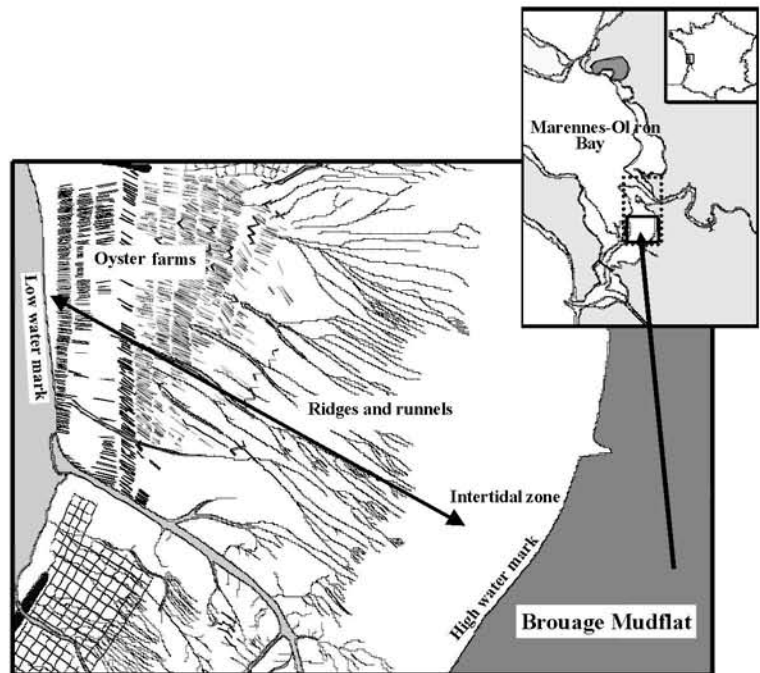


Fig. 1. Marennes-Oléron Basin on the French Atlantic Coast. Dotted line indicates Brouage mudflat. The study site includes areas of shell fish culture (map: P. Richard)

compartments and we normalized calculated values to unit benthic surface area. Interpretation of the complex trophic network calculated by inverse analysis is based on techniques from network analysis and uses indices as defined in Ulanowicz (1986, 1997).

MATERIALS AND METHODS

Study site. The eastern part of MOB is divided into 2 large intertidal sectors. the southern one is the Brouage mudflat (Fig. 1) characterised by a gradual slope (1:1000) and a very large tidal area covered with prominent surface structures described as 'ridges and runnels' (Gouleau et al. 2000). Current speeds in the bay vary from 0.2 to 0.6 m s^{-1} (Bassoullet et al. 2000, Le Hir et al. 2000). Residual currents from river inputs flow from north to south in the bay (Bacher 1989).

Data and parameters. Results of local studies on the Brouage mudflat or the MOB were used whenever available. When no data were available, values from similar ecosystems (e.g. Wadden Sea and English Channel) were used as estimates. The compartments, associated data, and parameters of the model are compiled in Tables 1 to 4.

Primary production: Microphytobenthic production rates were estimated on the basis of both experiments and models (Blanchard et al. 1997, Guarini et al. 1999).

During daytime emersion periods the microalgae migrate to the surface of the sediment and only this surface biofilm is responsible for the primary production (Guarini et al. 1999). The seasonal rate P_{\max} (net production) used in the model (Table 2, Eq. 17) was measured on site (Blanchard et al. 1997). Between 30 and 70 % of the biofilm biomass (137 to $319 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$; Guarini pers. comm.) is resuspended during high tide, and the remainder sinks back into the sediment (Guarini et al. 2000) (Table 3, inequalities [Ineqs.] 1 & 2).

In the water column, the average chl *a* concentration is equivalent to 0.66 mg C l^{-1} (Sautour & Castel 1993a, 1998). Turbidity is high in MOB, so light penetration is reduced and phytoplankton production quickly decreases with increasing depth (Cloern 1987, Haney &

Jackson 1996). However, low levels of light penetration do not preclude photosynthesis in the water column (Joint & Pomroy 1981, 1993, Fichez et al. 1992, Shaw & Purdie 2001). The net primary production was forced on the basis of values from the English Channel where the production/biomass rate (P/B) ranges from 30 to 40 yr^{-1} (Ménesguen & Hoch 1997; see Table 3, Ineqs. 3 & 4). We assumed that 5 to 30 % of the net primary production is lost to respiration (Vézina & Platt 1988; see Table 3, Ineqs. 5 to 8).

Benthic and pelagic bacteria: Garet (1996) estimated that the carbon biomass of benthic bacteria was 51 % of the microphytobenthic biomass, and that it remained constant during the year. Benthic bacterial production varied from 41 to 51 yr^{-1} (Table 3, Ineq. 14 & 15). Res-

Table 1. Compartments of the Brouage food web. Biomass values were measured outside of the oyster farms, except for data on the 'cultivated oysters' compartment. Biomass data taken from other ecosystems are in parentheses; nd: not determined

Compartment	Abbr.	Description	Biomass (g C m^{-2})
Terrestrial			
Birds	pbd	Shorebirds + common shelducks	nd
Benthic			
Cultivated oysters	bco	Oyster farms cover 18 % of the study site, biomass was measured at the farms	21.1
Microphytobenthos	bph	Benthic primary producers	3.8
Benthic detritus	bdt	Particulate organic matter	nd
Benthic bacteria	bbc	Free or attached bacteria	1.94
Meiofauna	bmi	Benthic organisms ($63 \mu\text{m} - 1 \text{ mm}$)	0.37
Predators	bpr	Omnivorous and carnivorous benthic macrofauna	0.24
Facultative suspension feeders	bfs	Benthic macrofauna ($>1 \text{ mm}$) classified according to their feeding habits	0.85
Deposit feeders	bdp		0.68
Suspension feeders	bff		0.08
Pelagic			
Phytoplankton	pph	Pelagic primary producers and resuspended microphytobenthos	2.54
Suspended detritus	pdt		nd
Pelagic bacteria	pbac		(0.10)
Pelagic protozoa	ppz	Heterotrophic flagellates, dinoflagellates, ciliates ($5-100 \mu\text{m}$) and microzooplankton ($<50 \mu\text{m}$)	(0.11)
Zooplankton	pzp	Microplankton ($50 \mu\text{m} - 1 \text{ mm}$) and mesoplankton ($1-5 \text{ mm}$)	0.16
Nekton	pnk	Fishes, pelagic decapods and molluscs $>5 \text{ mm}$	nd

Table 2. Characteristics of linear equations used in inverse analysis of the Brouage food web. Eqs. (1) to (16) represent the system at equilibrium: in each compartment, total input equals total output. Eqs. (20) to (23) describe linear combinations of flows with null results. BM: Brouage Mudflat; MOB: Marennes-Oléron Bay; EC: English Channel; Pe: preliminary estimate

Equation no.	Compartment	Equation	Source
1 to 16	All	Mass equilibrium	
17	Microphytobenthos	Production = $372 \text{ g C m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$	BM
18	Zooplankton	Production = biomass $\cdot 56 \text{ (yr}^{-1}\text{)}$	MOB
19	Zooplankton	Respiration = $B \times 112 \text{ (yr}^{-1}\text{)}$	EC
20	Pelagic bacteria	Production = consumption $\times 0.31$	EC
21	Facultative suspension feeders	Pelagic consumption = benthic consumption	Pe
22	Benthic predators	Consumption of oysters = 1 % of oyster production	BM
23	Birds	Assimilation efficiency = 85 %	Literature

Table 3. Inequalities used in inverse analysis of the Brouage food web. C = consumption, M = mortality, NPP = net primary production, P = production, R = respiration. BM: Brouage Mudflat; EC: English Channel; MOB: Marennes-Oléron Bay; WS: Wadden Sea

Compartment	Ineq. no.	Rate / flow	Min	Max	Units	Site	Source	
Microphytobenthos	1 & 2	Resuspension	137	319	$\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$	BM	1	
Phytoplankton	3 & 4	Net production / biomass	30	40	yr^{-1}	Biomass on BM, rates in EC	2, 3, 4, 5	
Primary producers	5 & 6 7 & 8	Respiration / NPP	0.05	0.3	%	General data on primary producers	6	
Meiofauna	9	C on microphytobenthos		189	mgC d^{-1}	BM	7	
	22	C on microphytobenthos / total C	40		%	BM	10	
	23	C on bacteria / total C	20		%	Biomass of BM	10, 11, 12, 13, 14, 15, 16	
	24 & 25	Production / biomass	3	31	yr^{-1}	Rates from literature		
	26 & 27	Respiration / biomass	40	54	yr^{-1}			
Protozoa	10 & 11	Ingestion / biomass	1.4	8.5	d^{-1}	Biomasses and rates in EC	8	
	12 & 13	Production / biomass	0.34	2.95	d^{-1}			
Benthic bacteria	14 & 15	Production / biomass	41	51	yr^{-1}			
	16 & 17	Respiration / biomass	40	195	yr^{-1}	Biomass and P in Brouage, R and M in EC (bays of Pierre Noire and Saint Brieuc)	8, 9	
	18 & 19	Mortality	11	128	yr^{-1}			
Pelagic bacteria	20 & 21	Production / biomass	1.08	2.2	d^{-1}	Biomass and rates in EC	8	
Deposit feeders	28 & 29	Respiration / biomass	1.09	9.5	yr^{-1}		13, 14, 17, 18	
	30 & 31	Production / biomass	2.5	6.6	yr^{-1}		14	
Suspension feeders	32 & 33	Production / biomass	1.2	3.5	yr^{-1}	Biomasses of BM	14, 17, 19, 20, 21	
	34 & 35	Faeces production / biomass	0.6	20	yr^{-1}	Rates from literature	13, 14, 22	
	36	Respiration / biomass		10	yr^{-1}	(BM, WS, EC and others)		
Facultative suspension feeders	37 & 38	Production / biomass	0.6	5.7	yr^{-1}		17, 18	
	39	Respiration / biomass		10	yr^{-1}			
Benthic predators	40	C on microphytobenthos / total C		20	%	Assuming 50% of omnivore consumption is PP		
	41 & 42	Respiration / biomass	2.6	7.3	yr^{-1}		14	
	43 & 44	Production / biomass	1.5	1.9	yr^{-1}	Biomasses of BM	14, 16, 17	
	45	Consumption / biomass		73	yr^{-1}	Rates from literature	12	
Oysters	46 & 47	Production / biomass	0.37	0.89	yr^{-1}	Biomass of BM; Rates from literature (S) and MOB		
	48 & 49	Assimilation	55	90	%		24	
	50 & 51	Production + respiration	100	600	$\text{J d}^{-1} \text{ind}^{-1}$			
Macrofauna	52–59	Assimilation	55	90	%	Rate from literature	23	
Birds	60 & 61	Consumption	1.1	7.8	$\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$	Populations of BM, rates from literature	25, 26, 27, 28, 29, 30, 31	
	62	C on nekton / total C		3	%	Assumption for the study site		
Macrofauna consumers	63–92	Diet	Proportional to prey availability					3

(1) Guarini unpubl., (2) Guarini et al. 1998, (3) Sorin et al. 1987, (4) Riera & Richard 1997, (5) Ménesguen & Hoch 1997, (6) Vézina & Platt 1988, (7) Montagna et al. 1995, (8) Garet 1996, (9) Newell & Linley 1984, (10) Rzezniak & Fichet unpubl., (11) Giere 1993, (12) Pace et al. 1984, (13) Dame & Patten 1981, (14) Chardy et al. 1993, (15) Gerlach 1971, (16) Chardy & Dauvin 1992, (17) Asmus 1987, (18) Banse & Mosher 1980, (19) Sukhotin 1992, (20) Rosenberg & Loo 1983, (21) Bayne et al. 1993, (22) Beukema & Cadée 1991, (23) Soletchnik et al. 1996, (24) Barillé et al. 1997, (25) Boileau & Corre unpubl., (26) Le Dréan Quénech'hdou & Mahéo 1997, (27) Turpie & Hockey 1996, (28) Desholm 2000, (29) Goss-Custard et al. 1997, (30) Moreira 1996, (31) Piersma 1994, (32) Vézina & Pace 1994

piration rates for benthic bacteria have been evaluated in the Bay of Saint-Brieuc, (France) (Chardy et al. 1993) and at the Pierre Noire station in the English Channel (Chardy & Dauvin 1992) (Table 3, Ineqs. 16 to 19).

Pelagic bacterial production/consumption (P/C) rates have been measured in the English Channel (0.31; Newell & Linley 1984); estimates of the P/B rate vary from 1.08 to 2.2 d⁻¹ (Linley et al. 1983, Newell & Field 1983, Fuhrman & Azam 1982) (Table 3, Ineq. 20 & 21).

Pelagic secondary producers (protozoa and zooplankton): Heterotrophic protozoa are a trophic intermediary between bacteria and oysters but have not been studied quantitatively in MOB (Le Gall et al. 1997,

Dupuy et al. 1999, 2000). Thus, concentration data measured in the English Channel (Newell & Linley 1984) are used instead. The ingestion/biomass rates for the protozoa were measured for *Noctiluca miliaris* (Dewey 1976 in Newell & Linley 1984) (Table 3, Ineq. 10 & 11) and P/B rates were from heterotrophic bacterivorous flagellates (Newell & Linley 1984) (Table 3, Ineq. 12 & 13).

Euterpina acutifrons is the major component of the zooplankton community in MOB; zooplankton production values were averaged after Sautour & Castel (1993a,b, 1998; Table 2, Eq. 18). Respiratory rates (Table 2, Eq. 19) were from values calculated for the English Channel (Newell & Linley 1984).

Meiofauna: Of the intertidal benthic meiofauna on the Brouage mudflat 95% are nematodes, among which *Metachromadoroides*, *Ptycholaimellus*, *Sabatieria* and *Tershellia* make up 57% of the total (Rzeznik et al. unpubl.). Observations from a study on the influence of oyster beds on species assemblages in Arcachon Bay, France (Castel et al. 1989) were used to estimate the meiofauna biomass per m² under oyster beds. The meiofauna consisted of 20% strict bacterivores and 45% strict herbivores (Rzeznik et al. unpubl.), and these feeding habits were used as forcing functions (Table 3, Ineqs. 22 & 23). Consumption of microphytobenthos by meiofauna at Brouage ranges from 58 to 189 mgC m⁻² d⁻¹ during springtime (Montagna et al. 1995), when it is probably at a maximum (Table 3, Ineq. 9). P/B rates vary in the literature from 3 to 31 yr⁻¹ for muddy substrates (Giere 1993) (Table 3, Ineqs. 24 & 25). Respiration/biomass rates vary from 40 to 54 yr⁻¹ (Dame & Patten 1981, Pace et al. 1984, Chardy & Dauvin 1992, Chardy et al. 1993, Giere 1993) (Table 3, Ineqs. 26 & 27).

Benthic macrofauna: Macrofauna were divided into 4 compartments according to trophic regime (Table 4). The gastropod *Hydrobia ulvae* and the bivalves *Scrobicularia plana*, *Abra nitida*, and *Macoma balthica* are the most abundant species on the mudflats. The non-cultivated macrofaunal biomass was evaluated in MOB in 1985 (Sauriau 1987, Sauriau et al. 1989), and again in 1995 on the Brouage mudflat outside the oyster

Table 4. Biomass of the wild macrofauna compartments, and principal species on the Brouage mudflat. Corr. farms = multiplicative correction factor for biomass values on oyster cultures (Sauriau 1989)

Compartment and species	Total biomass (mgC m ⁻²) ^a	Biomass fraction (%)	Corr. farms	Source
Suspension feeders (bff)	75	(4.7)	0.9	1–7, 11, 15,
<i>Cerastoderma edule</i>		1.87		19–21,
<i>Tapes philippinarum</i>		1.20		23, 24
<i>Parvicardium ovale</i>		0.27		
Facultative suspension feeders (bfs)	696	(44.0)	0.006	8, 9, 22
<i>Macoma balthica</i>		23.3		
<i>Scobicularia plana</i>		20.6		
Deposit feeders (bdp)	576	(36.4)	0.18	6, 4, 10–13,
<i>Hydrobia ulvae</i>		16		15, 25
<i>Abra nitida</i>		6.90		
<i>Sternopsis scutata</i>		4.96		
<i>Abra tenuis</i>		2.54		
<i>Euclymene oers</i>		1.33		
<i>Pseudopolydora antennata</i>		1.27		
<i>Corophium volutator</i>		1.18		
<i>Clymenura trcirrata</i>		0.79		
Predators (omnivore and carnivore) (bpr)	234	(14.8)	0.8	4, 6, 14–18
<i>Hediste diversicolor</i> (omnivore)		2.35		
<i>Carcinus maenas</i> (omnivore)		2.32		
<i>Nephtys hombergii</i>		3.18		
<i>Nemerts</i> sp.		2.75		
<i>Glycera</i> sp.		2.02		
<i>Ocenebra erinacea</i>		0.72		
Sum (19 species)		95–96		
Total	1581	100		

^aData on total biomass from Kang (1999), converted from mg AFDW m⁻² using C/AFDW = 0.4 (Steele 1974 in Kang 1999).

(1) Cranford et al. 1985, (2) Bachelet 1982, (3) Sukhotin 1992, (4) Chardy et al. 1993, (5) Asmus 1987, (6) Dame & Patten 1981, (7) Guillou et al. 1990, (8) Banse & Mosher 1980, (9) Chambers & Milne 1975, (10) Asmus & Asmus 1993, (11) Blanchard et al. 2000, (12) Franchesch & Lopez Jamar 1991, (13) Gerdol & Hughes 1994, (14) Pace et al. 1984, (15) Warwick & Price 1975, (16) Medernach & Grémare 1999, (17) Raffaelli et al. 1989, (18) Riisgard 1991, (19) Deslous-Paoli et al. 1983, 1990, (20) Bayne et al. 1987, (21) Bayne & Worall 1980, (22) Beukema & Cadée 1991, (23) Langdon & Newell 1990, (24) A. J. S. Hawkins et al. 1990, 1996, 1998, (25) C. M. Hawkins 1985

cultures (Kang 1999, Table 4). A correction was applied to the latter values to calculate a weighted mean biomass per average m^2 taking into account that 16% of the surface is occupied by oyster farms. At steady state, consumption equals pseudo-faeces production plus faeces production plus respiration plus tissue production. Pseudo-faeces production does not appear in the present model because it does not participate in the carrying capacity, so we only take ingestion into account in the present model.

Nekton: The main species on the Brouage mudflat are: *Solea vulgaris* (405 t sold in 2001 in La Cotinière Harbour), *Crangon crangon* (30 t), *Merlangius merlangus* (180 t), *Dicentrarchus labrax* (181 t), *Sepia officinalis* (441 t), *Mullus surmuletus* (76 t), *Alloteuthis* and *Liza ramada* (33 t) (Nadeau pers. comm.). There are few quantitative biomass and production data on the pelagic macrofauna. The only numerical values are from local reports (on the 'Pertuis d'Antioche', Guérault et al. 1996; and on coastal nurseries, Guérault & Désaunay 2001) and cannot be extrapolated to the Brouage mudflat, particularly in the case of juvenile fish.

Birds: Shorebirds consume large portions of a region's annual macrofauna production (Baird & Milne 1981, Baird et al. 1985) and may negatively impact local invertebrate populations. At Brouage they have become increasingly numerous since the establishment of a bird sanctuary. The main species on the mudflat are dunlins *Calidris alpina*, and knots *C. canutus*; these 2 species represent 68% of the total number of birds feeding on the mudflat. Their food consumption was evaluated on the basis of physiological rates found in the literature (Piersma & Davidson 1992a,b, Moreira 1996, Turpie & Hockey 1996) (Table 3, Ineqs. 60 & 61).

Inverse analysis and flow estimates. Trophic-web inverse analysis (Vézina & Platt 1988, Vézina 1989) is a numerical method for developing complete, steady-state food-web models. The method uses field estimates and other data sources as input to a network of equations and inequalities in order to build the best estimates of food-web flows. The solution selected is the minimum of a norm ('parsimony principle'). Descriptions of the method and the equations used are given in Appendix 1. The algorithm of resolution from Vézina & Platt (1988) was programmed by G. A. Jackson using the software Matlab®.

Benthic and pelagic systems are strongly coupled in intertidal ecosystems such as the Brouage mudflats, and with our approach the inverse analysis method can be applied to both systems in the same model. The conceptual model consists of 16 compartments (Table 1): 2 non-living factors (benthic and suspended detritus), and 14 categories of organisms. The choice of aggregation level for the compartments was based on

size class, habitat (benthic/pelagic), and feeding behaviour. In this study, the term 'detritus' refers to dissolved and particulate organic carbon, aggregated into a single compartment in each compartment (benthic or pelagic).

Inputs (Table 5) consist of 2 types of primary production (phytoplanktonic and microphytobenthic) plus the suspended detritus supplied by rivers and tidal currents. Carbon exports (Table 5) included: respiratory losses, material exports (human consumption of oysters, fish and bird production, advection of suspended detritus), and burial. The quantitatively non-negligible flows linking the compartments are determined on the basis of the animals' biology, feeding habits, and habitats (Table 6). The flow values for the Brouage mudflat are reported in Tables 5 & 6.

Sensitivity analysis. Sensitivity analyses were conducted to assess the robustness of the solution to changes in the data and to constraints. Biomass and other data (including results of equations and inequalities) were varied by $\pm 10\%$ and the inverse analysis

Table 5. Inputs and outputs in the coupled benthic-pelagic system of the Brouage food web (numerical results of inverse analysis). *A priori* flows are indicated by flow numbers corresponding to the sensitivity analyses (see Figs. 4 & 5)

	Flow no.	Flow values ($g\ C\ m^{-2}\ yr^{-1}$)
Inputs		
Microphytobenthos	1	391
Phytoplankton	2	75
Suspended detritus	3	0
Total		466
Exports		
Phytoplankton	76	63
Benthic detritus	77	26
Suspended detritus	78	17
Cultured oysters	79	3.3
Nekton	80	46
Birds	81	1.3
Total		156.6
Respiration		
Microphytobenthos	82	18.6
Phytoplankton	83	3.6
Benthic bacteria	84	79.0
Pelagic bacteria	85	53.7
Meiofauna	86	29.7
Pelagic protozoa	87	31.4
Zooplankton	88	18
Deposit feeders	89	5.5
Facultative suspension feeders	90	7
Suspension feeders	91	0.8
Cultured oysters	92	12.8
Benthic predators	93	1.8
Nekton	94	45.9
Birds	95	1.3
Total		309.1

was recalculated. We evaluated the equations for microphytobenthic production, zooplankton production, and zooplankton respiration, as the remaining equations were combinations of flows with a null result. The sensitivity of the results to elevated biomasses were also investigated. The most influential biomasses, equations, and inequalities were determined on the basis of the scope (number of varied flows), and intensity (average variation of flows) of their influence.

Network analysis. The 'Netwrk 4.2'® program (Ulanowicz 1999: www.cbl.umces.edu/~ulan/) was used for calculation of network analysis indices of the food web derived from inverse analysis. The vector of every flow

is composed of 4 parts: input, export, respiration, and internal flows. The flux of matter through a compartment is its individual throughput. Since the system is at equilibrium, throughput is either equal to the sum of inputs to a compartment or the sum of the outputs from a compartment. The throughput quantifies the relative activity of each compartment in the system, and the Total System Throughput (TST), i.e. the sum of all flows, is an indicator of ecosystem activity (Ulanowicz 1986). The cycling throughput of each compartment is the quantity of carbon that cycles through the individual compartments and is a measure of its participation in the cycling of carbon through the ecosystem. The cycling activity of a compartment is defined as the fraction of its throughput involved in cycling (Fasham 1985) and is considered to be a measure of its dependence on the carbon cycling in the ecosystem. The Finn cycling index (FCI) (Finn 1976) represents the proportion of the carbon flows involved in cycling for the whole system.

Coupling the benthic and pelagic systems. Separate pelagic and benthic food webs were constructed to assess the linking of the benthic and pelagic systems in the same inverse analysis computation and to test the usefulness of having a food web model on one particular zone of the MOB. We constructed the benthic and pelagic subsystems in 2 ways: (1) we extracted the expected values of hypothetical benthic and pelagic subsystems from the 'coupled' result, and (2) we computed an inverse analysis on 2 systems separated *a priori*. The benthic conceptual model consisted of 10 compartments (microphytobenthos, benthic detritus, benthic bacteria, meiofauna, deposit feeders, facultative suspension feeders, suspension feeders, cultured oysters, benthic predators, and birds) and 55 *a priori* flows linked by 24 equations and 51 inequalities. The pelagic conceptual model consisted of 7 compartments (phytoplankton, suspended detritus, pelagic bacteria, pelagic protozoa, zooplankton, nekton and birds) and 34 *a priori* flows linked by 12 equations and 13 inequalities. The network analysis was repeated on each of the 4 food webs (2 from the 'coupled result' and 2 from *a priori* separated systems) for comparison.

Table 6. Numerical results of inverse analysis of the Brouage food web (internal flows in gC m⁻² yr⁻¹). From = compartment of origin; To = destination compartment; Flow no. = *a priori* flows from sensitivity analyses in Figs. 4 & 5. See Table 1 for abbreviations

From	To	Flow no.	From	To	Flow no.		
bph 391	pph	136.88	bmi 100	bdp	53.53		
	bdp	101.03		bpr	0.00		
	bmi	47.51		pnk	17.04		
	pph 211	bdp	4.16	ppz 58	pdt	13.90	
		bfs	1.64		pzp	13.10	
		bpr	0.00		bfs	0.00	
		pnk	81.24		bff	0.00	
		pdt	45.06		bco	0.00	
		bdt 205	ppz	31.17	pzp 43	pdt	15.58
			bbc	170.43		bfs	0.00
bmi			0.00	bff		0.00	
bdp			0.00	bco		3.63	
bfs			0.00	bpr		0.00	
pdt 148	pnk		0.00	bdp 14	pnk	5.37	
	bco		14.90		bdp	6.10	
	pnk		16.64		bpr	0.93	
	pdt		8.63		pnk	0.00	
	bbc		170.43		pbd	1.07	
	bbc 170	bmi	0.00	bfs 17	bdp	7.67	
		bdp	0.00		bpr	1.12	
		bfs	0.00		pnk	0.00	
		bff	0.00		pbd	1.30	
		bco	0.00		bff 1.8	bdp	0.83
pnk		0.00	bpr	0.12			
bmi		52.75	pnk	0.00			
bdp		9.40	pbd	0.14			
bfs		6.88	bco 29.45	bdp		13.25	
bpr		0.32		bpr	0.03		
pdt	36.24	bpr		0.25			
ppz	27.20	pnk		0.00			
bfs	2.28	pbd		0.44			
pbc 130	bff	0.00	pnk 120	pbd	0.09		
	bco	10.93		pdt	28.42		
	bmi	52.75		pbd 3.0	bdp	0.46	
	bdp	9.40					
	bfs	6.88					

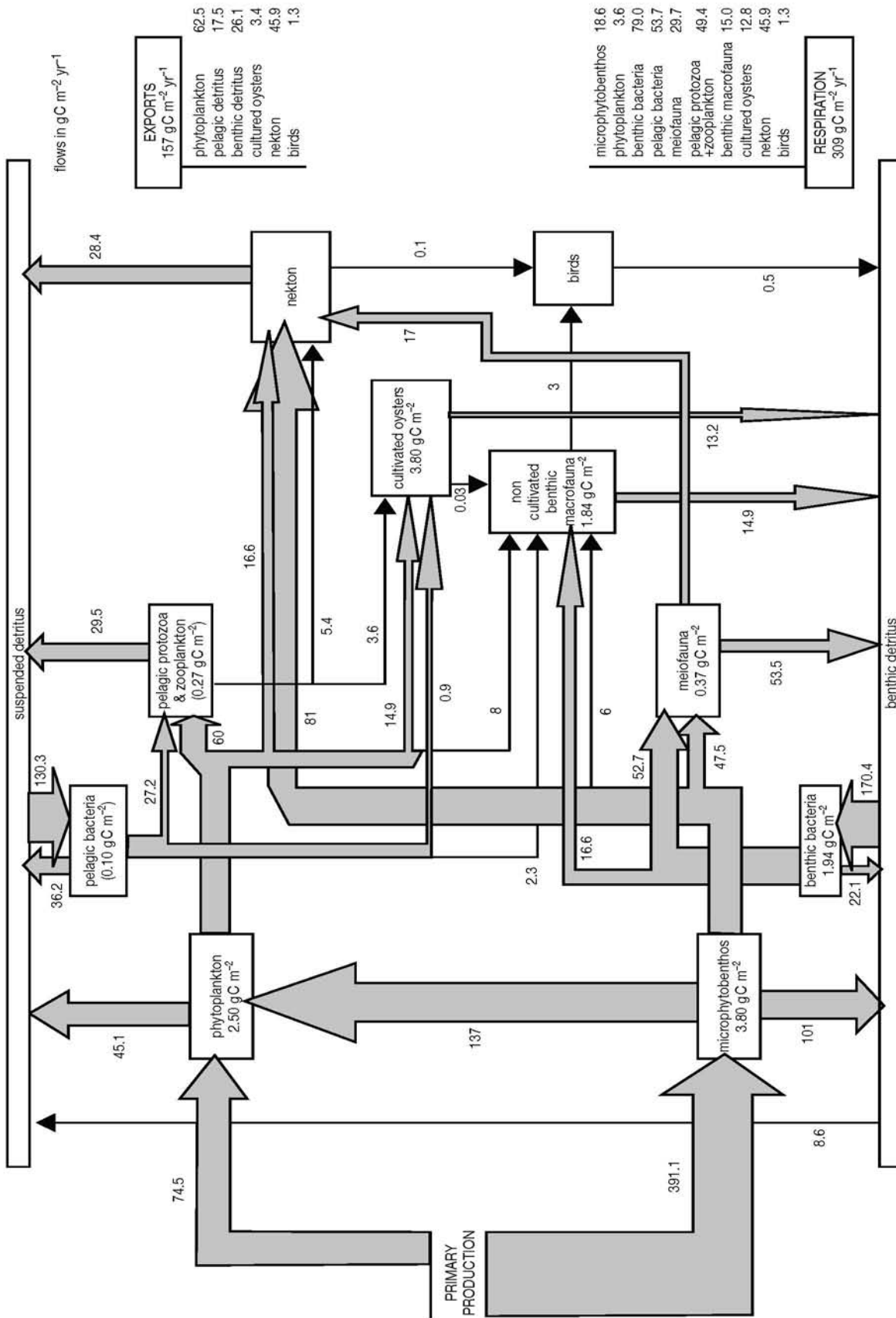


Fig. 2. Food web obtained by inverse analysis of the coupled benthic and pelagic systems on the Brouage mudflat. The following compartments were aggregated: non-cultivated macrofauna (suspension-feeders, mixotrophic feeders, deposit feeders, predators); and pelagic protozoa with zooplankton. Boxes depict measured biomasses (details in Table 1). Flows are in gC m⁻² yr⁻¹ (details in Tables 5 & 6)

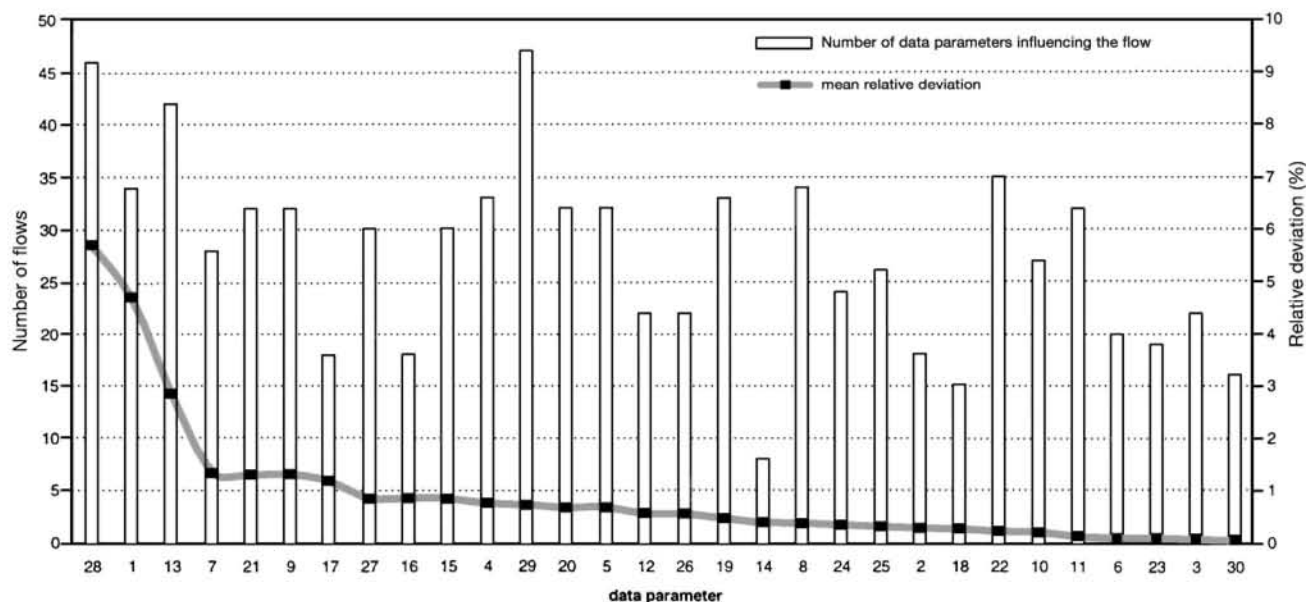


Fig. 3. Influence of a 10% variation in the data on the result of inverse analysis of the Brouage food web (number of flows influenced, and mean deviation induced). Equation parameters: (1) production of microphytobenthos, (2) production of zooplankton, (3) respiration of zooplankton. Inequality parameters: (4) minimal resuspension of microphytobenthos, (5) minimal production of phytoplankton, (6) minimal production of pelagic protozoa, (7) minimal production of benthic bacteria, (8) minimal respiration of benthic bacteria, (9) minimal production of pelagic bacteria, (10) maximum production of meiofauna, (11) maximum respiration of meiofauna, (12) maximum respiration of deposit feeders, (13) maximum production of suspension feeders, (14) maximum respiration of suspension feeders, (15) maximum respiration of facultative suspension feeders, (16) maximum respiration of predators, (17) maximum production of predators, (18) maximum production of oysters, (19) maximum metabolism of oysters. Biomass parameters: (20) phytoplankton, (21) pelagic bacteria, (22) benthic bacteria, (23) pelagic protozoa, (24) zooplankton, (25) meiofauna, (26) deposit feeders, (27) facultative suspension feeders, (28) suspension feeders, (29) oysters, (30) predators

RESULTS

Annual food web model

The modelled trophic network had a total primary production of $466 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, of which 84% was by microphytobenthos and 16% by phytoplankton (Fig. 2, Table 5). There was no import of detritus. The exports amounted to $157 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, which was 34% of the total output. The most important exports were those of phytoplankton and suspended microphytobenthos (40% of exports), nekton (29%) and the burial of benthic detritus (17%). The export of material via suspended detritus was less (11%). The exported oyster and bird production were relatively small (2 and 0.8%, respectively). The total respiratory loss of the system was twice as high as the material exports (Table 5).

The internal flows were all associated with consumption, detritus formation, or resuspension (Table 6). The 9 largest flows were: benthic and planktonic bacteria consuming detritus (170 and $130 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, respectively), resuspension of microphytobenthos ($136 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), microphytobenthos created benthic detritus ($101 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), nekton consuming microphytobenthos ($81 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), benthic and pelagic bacterial

respiration (79 and $54 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), and meiofauna consumption of benthic bacteria ($53 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) and egestion to detritus ($54 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$).

Of the allowed 95 flows in the conceptual model, 25 equalled zero. Although detritus utilization by organisms other than bacteria (protozoa, zooplankton, macrofauna, nekton, meiofauna) was allowed, it did not occur in this system. According to the model, suspension feeders did not ingest protozoa, bacteria, or zooplankton, but ingested exclusively phytoplankton and microphytobenthos. Nekton did not feed on benthic macrofauna in the final result.

Sensitivity analyses

Among the most influential parameters (Fig. 3), in terms of relative amount of variation produced, were the suspension feeders (biomass and production, nos. 28 and 13), the microphytobenthos production (no. 1), the minimal benthic bacterial production (no. 7), the minimal pelagic bacterial production (no. 9) and the pelagic bacterial biomass (no. 21). Some of the most affected flows (Fig. 4) were those linked to: nekton consumption of primary producers and of zooplankton,

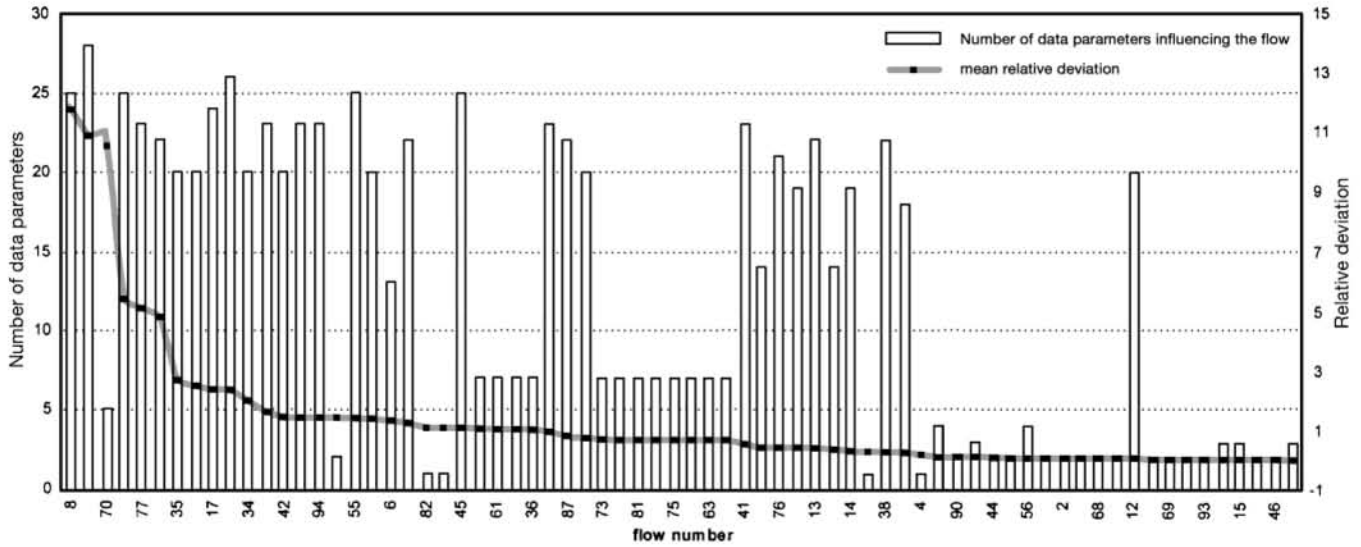


Fig. 4. Flows impacted by a 10% variation in the data for sensitivity analysis of the Brouage food web (number of data influencing each flow by more than 10%, and mean deviation induced). Flow numbers are listed in Tables 5 & 6

exportation of material and respiration (nos. 10, 17, 55, 80 & 94), diet of facultative deposit feeders (nos. 8, 35 & 39), consumption of microphytobenthos (nos. 5 to 10), and flows involving benthic and suspended detritus (nos. 18, 70, 77, 78, 50, 42 & 5).

In absolute values, nekton production was the most sensitive of the 3 types of production in the system (Fig. 5). The flows in the nekton compartment were not constrained by data or direct inequalities. Bird production was influenced by data on filter feeders and benthic predators. Oyster production was only influenced by the variables that described them directly (oyster biomass and maximal production).

Sensitivity analysis showed that enhancing zooplankton respiration or production had very weak consequences for the system, in comparison to the effect of a 10% increase in microphytobenthic production. This increase had no influence on macrofaunal production (nos. 56 to 72), even though their diet would have changed. As a whole, 23 flows were changed, i.e. 33% of the non-null flows.

Sensitivity analysis of the inequalities showed that the most influential ones were: microphytobenthos resuspension (parameter 4) and maximal metabolism of cultivated oysters (no. 19) (Fig. 3). The maximal respiration and production of predators (nos. 16 & 17) and

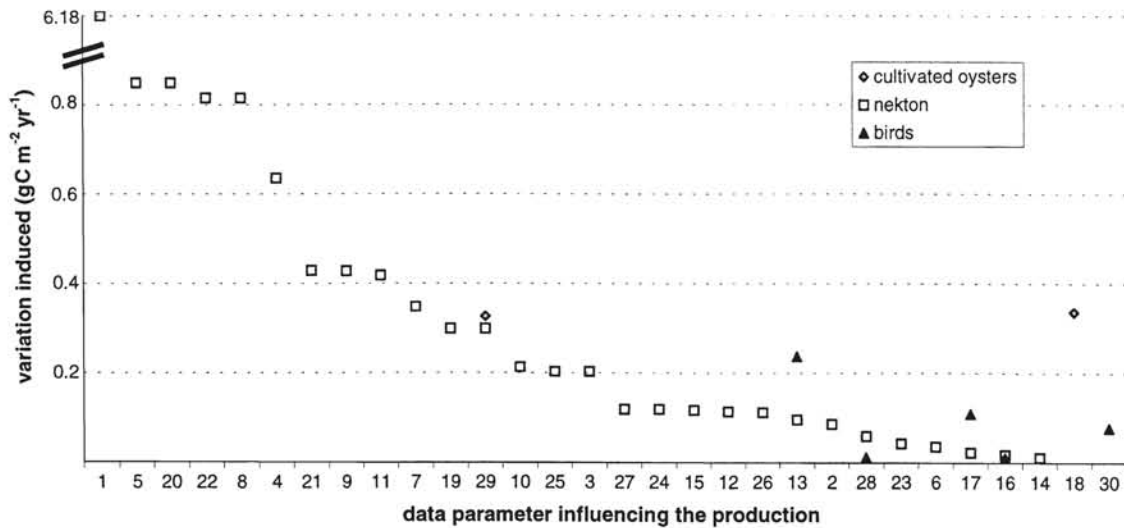


Fig. 5. Influence of data parameters on the variation of exports of C from the compartments for cultivated oysters, nekton, and birds in the Brouage food web. Parameters are the same as in Fig. 3

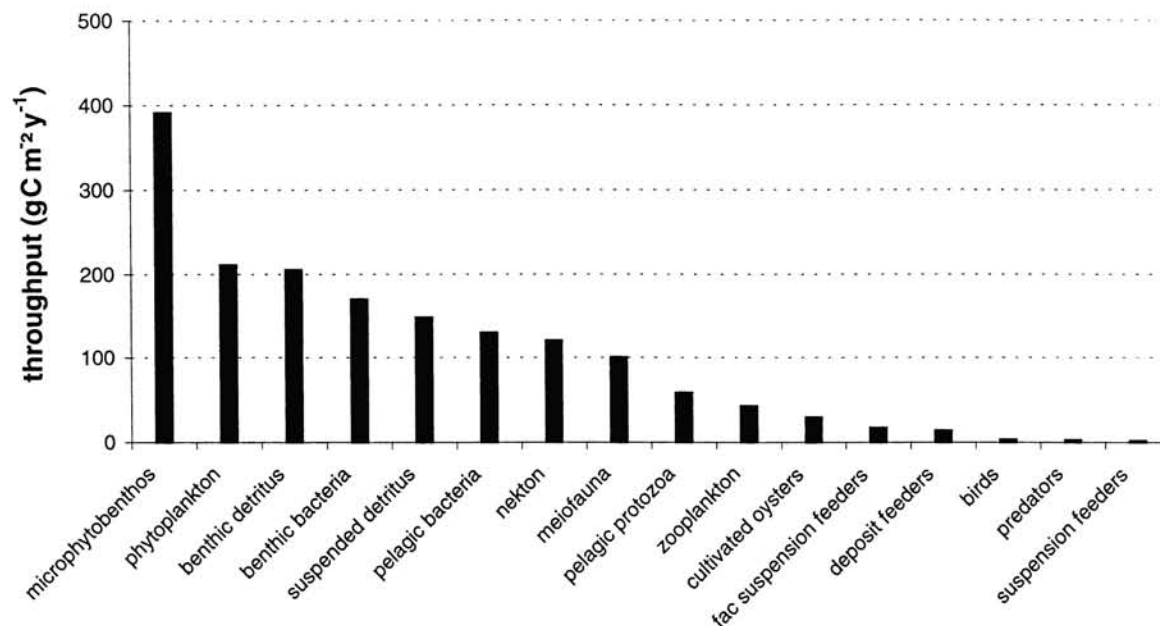


Fig. 6. Compartmental throughputs in the Brouage food web (amount of material entering or exiting the compartment during one year). Data from Table 5

the maximal production of suspension feeders (parameter 13) had an influence on macrofauna, nekton and bird productions (Fig. 5). In contrast, the flows most subject to influences were: consumption of microphytobenthos by the meiofauna (no. 6), resuspension of benthic detritus (no. 18), flows linked to the nekton (production of detritus, export and respiration) (nos. 10, 17, 55, 74, 80 & 94) and advection or sedimentation of detritus (nos. 77 & 78), which were influenced by all inequalities (results not shown).

The flows that were influenced most by biomasses were: resuspension of benthic detritus (no. 4), export of detritus (nos. 77 & 78), all flows linked to the nekton (nos. 10, 17, 55, 74, 80 & 94), consumption of zooplankton by oysters (no. 53), and consumption of microphytobenthos by facultative deposit feeders (no. 8).

Network analysis

The total system throughput was $2111 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. Primary producers had the most important throughput (Fig. 6), with a predominance of benthic over pelagic primary producers. Benthic detritus and benthic bacteria had a greater throughput than suspended detritus and pelagic bacteria. Meiofauna and nekton made an important contribution, higher than protozoa or zooplankton. The total macrofauna (cultivated or uncultivated) throughput was $65 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$.

Among the 37 pathways of carbon cycling, 20 involved both benthic and suspended detritus, 4 involved sus-

pended detritus only, and 13 involved benthic detritus only. Carbon cycled mainly through the benthic and suspended detritus, benthic and pelagic bacteria, meiofauna, protozoa, and zooplankton (Fig. 7). Nearly one-third (29%) of the benthic detritus and bacterial throughputs were involved in cycling: 58 and $48 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, respectively. For the suspended detritus and bacterial throughputs, 31% of the throughputs (46 and $40 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) were involved in cycling. The cycling activity of the cultivated oysters and nekton was 0.4% and 0.3% of their throughputs, respectively. Of the total flows of carbon through the food web, 21% (Finn Cycling Index) participated in cycling pathways (Table 7).

Coupling the benthic and pelagic systems

Out of 33 possible flows for the pelagic system, 7 were zero in the non-coupled computation (instead of 3 expected from the coupled computation), 21 flows were smaller than expected and 11 were greater, with a mean 172% decrease. Among the 55 possible flows for the benthic system, 12 were null and 1 flow expected to be null was positive; 20 flows were smaller than expected and 14 greater, with a mean 15.5% decrease. All the expected cycles were obtained with separated computations (Table 7). Both benthic and pelagic FCI were higher than expected from the coupled system (19 and 38 vs 18 and 17%). The values for the inputs and outflows of the coupled systems were greater than values obtained by modelling each

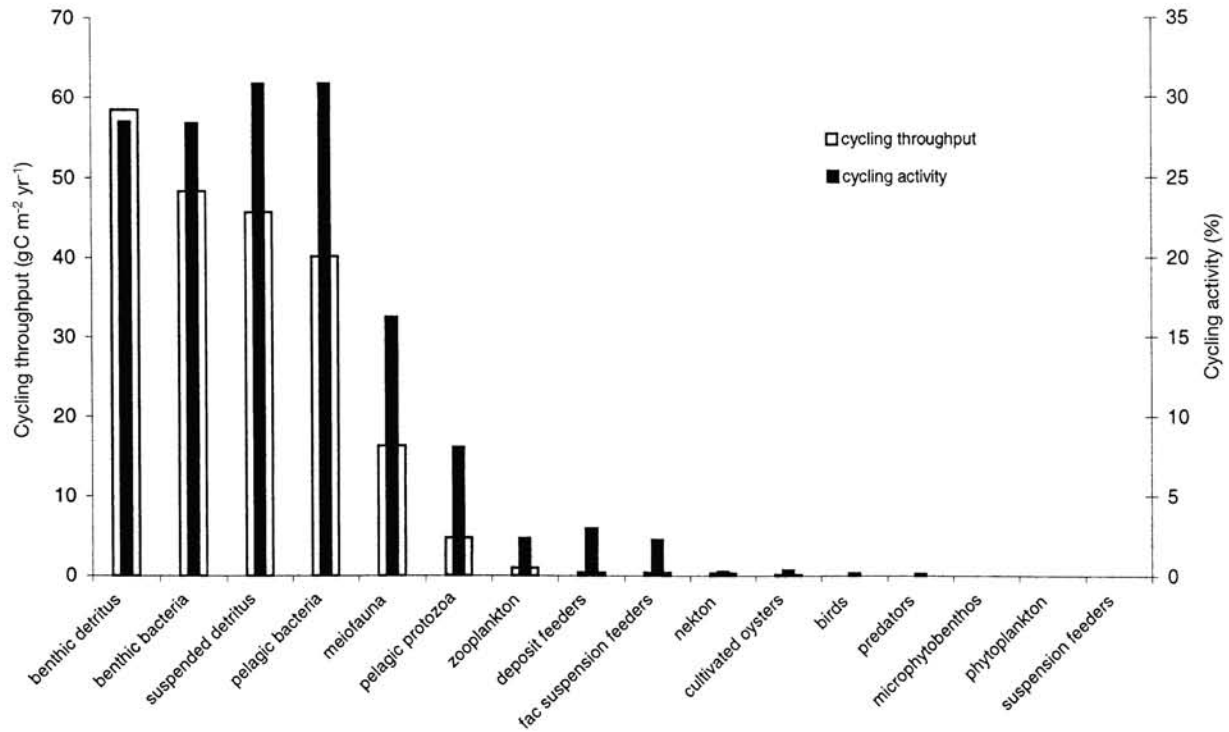


Fig. 7. Cycling throughput (contribution of the compartment to the cycling activity of the entire system) and cycling activity (fraction of the compartment throughput involved) for each compartment in the Brouage food web. Cycling throughput represents the importance of the compartment for the cycling in the system, and the cycling activity represents the importance of cycling for the compartment

system separately. This difference was greater for the pelagic system (Table 7).

DISCUSSION

We characterized the properties and functioning of the Brouage Mudflat ecosystem by computing an inverse analysis using a consistent and unified approach based on all the available compartmental information.

Methodological choices

We describe the trophic network over a whole year, because such a time period averages seasonal blooms and most populations have the same patterns year after year (Hily 1976, Sauriau 1987, Sauriau et al. 1989, Sauriau & Bacher 1991, Kang, 1999). Studies in other European estuaries have shown that some species decline or increase in abundance over the course of a year (Desprez et al. 1991, Essink et al. 1991); however, the small

variations are balanced over the course of an average year. Therefore, we assume that the system is at equilibrium. The 2 most important invasive species in MOB (*Crepidula fornicata*: Deslous-Paoli et al. 1983, Sauriau et al. 1998; and *Ocenebrellus inornatus*: Pigeot et al. 2000) were poorly represented on the Brouage mudflat; only small patches exist under oyster beds in the south-western part.

Our second assumption was the parsimony principle, a mathematical criterion (here, the least squares condi-

Table 7. Network analyses of the benthic and pelagic systems of the Brouage food web. Coupled: calculation based on the coupled system (far right column); non coupled: results of inverse analysis of the separate systems. Coupled system flows are shown in Tables 5 & 6

Estimates	— Benthic —		— Pelagic —		Total coupled
	Coupled	Non-coupled	Coupled	Non-coupled	
Total inputs (gC m ⁻² yr ⁻¹)	431	404	321	93	466
Total exports (gC m ⁻² yr ⁻¹)	275	261	167	29	157
Total respiration (gC m ⁻² yr ⁻¹)	156	143	154	64	309
Total throughput (gC m ⁻² yr ⁻¹)	1365	1350	1035	520	2111
Number of cycles	12	12	4	4	37
Finn Cycling Index (%)	18	19	17	38	21

tion). It has a theoretical basis: the Ockham razor, 'multiplicity ought not to be posited without necessity' (Legendre & Legendre 1998). The principal consequences of this approach are: (1) the shortest pathway of carbon from one compartment to another is favoured; (2) when several pathways are of the same length, the solution is the most evenly distributed; (3) when an element is not required to satisfy the constraints of the system (through the equations and inequalities), it will disappear from the system (Niquil 1998). In practical terms this means that many flows can be underestimated or overestimated (those that exit the system quickly). Even if inverse analysis is an ideal means for obtaining new information about poorly defined systems, it still requires a good set of constraints. The substitution of data from other ecosystems to define some constraints can be an acceptable alternative to a lack of data. Sensitivity analyses then highlight the less reliable results and help to avoid unreasonable conclusions.

Despite the added constraints, some flows are still zero in the result of inverse analysis. This is due to the lack of data: when a flow is not necessary for the system of equations and inequalities, it is set to zero. For example, in our system there is no minimal constraint on the detritus input; thus, the method would have led to a positive inflow of material only if there had not been sufficient primary production to sustain the production in downstream flows. In addition, many of those downstream flows have reached the maximum values allowed by the constraints. Thus, the flows of detrital materials towards organisms other than bacteria was null. This was an unexpected result, as it had been assumed previously that detrital materials are consumed by macrofauna in non-negligible amounts (McLusky 1989, Mees & Hamerlynck 1992, Azeitero & Marques 1999, Mucha & Costa 1999). In our system, each intermediate step between primary producers and predators is circumvented.

The network obtained here does not show pseudo-faeces production; the results presented in this study are ingestion flows, and not consumption flows. Particle uptake and release as pseudo-faeces only slightly alters the particle composition, so that particles remain available to the other components of the ecosystem (Feuillet-Girard et al. 1994). The released fraction of consumed energy comprises between 62 and 92% (Héral et al. 1983, Deslous-Paoli et al. 1987, 1992, Soletchnik et al. 1996), of which 50 to 90% are pseudo-faeces (Deslous-Paoli et al. 1992, Soletchnik et al. 1993). However, these particles can enrich benthic exchanges in comparison to the pelagic ones. Pseudo-faeces production by oysters has been evaluated in Feuillet-Girard et al. (1994). An inverse analysis computed with this data showed that an inclusion of the

pseudo-faeces production obscures most of the other processes. Moreover, suspension feeders use pseudo-faeces to enrich the organic fraction of their diet (Deslous-Paoli et al. 1992, Iglesias et al. 1992, Bayne et al. 1993, Barillé et al. 1997) and suspension feeding is a 'highly selective' process (Shumway et al. 1985, Graf & Rosenberg 1997). For example, *Crassostrea gigas* feeds selectively upon the microphytobenthic food supply (Cognie et al. 2001) and the pearl oyster *Pinctada margaritifera* selects its prey on both size and taxonomic criteria (Loret et al. 2000). Considering that filter feeders may actively select living material for ingestion, the limited uptake of detritus in our results should be realistic.

The coupling between benthic and pelagic systems is strong in coastal habitats (Zeitzschel 1980, Niquil et al. 2001). Hydrodynamic processes play an important role in the MOB food web of molluscan assemblages (Sauriau et al. 1989, Gouleau et al. 2000). However, the Brouage mudflat is mainly a benthic system with regular tidal imports and exports of material to and from the water column. The small difference between the 2 benthic simulations obtained (Table 7) is largely due to the availability of reliable data on the ecosystem.

Coupling the benthic and pelagic subsystems means that the mudflat dynamics can be incorporated into models of the entire MOB. The Brouage system can be represented as a 'heart' that promotes the cycling of carbon (Fig. 8). External forcing provides for the supply of raw materials and the removal of detritus.

Ecological properties

Flows calculated by the model cannot be validated directly, but sensitivity analyses highlight the most responsive flows, and comparisons with other systems can be used to evaluate whether the order of magnitude of a computation is reasonable (Chardy & Dauvin 1992).

Microphytobenthos dominates primary production

The microphytobenthos is the most important compartment of the system, in terms of activity (throughputs) and influence (sensitivity analyses), and its relative importance may be even higher, because phytoplankton production may have been overestimated in our study. The microphytobenthos influences the entire system as a determinant input from the bottom of the food web. This is a particularity of the Brouage ecosystem.

At Peck's Cove (Bay of Fundy, New Brunswick, Canada), Schwinghamer et al. (1986) calculated that

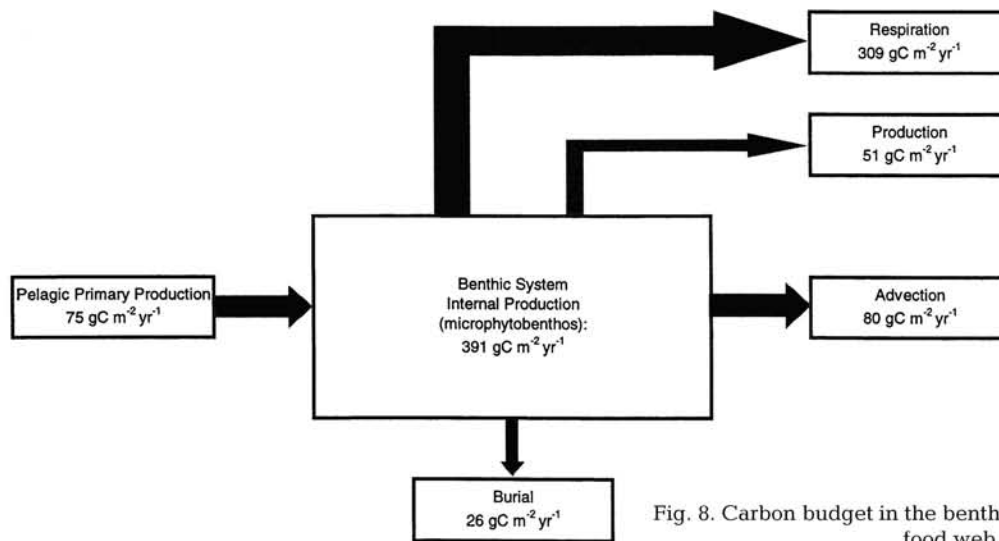


Fig. 8. Carbon budget in the benthic system of the Brouage food web

the microalgal production of $778 \text{ kcal m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ ($58.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, Vollenveider 1965 in Rosenberg & Loo 1983) was not sufficient to support the downstream production by other benthic organisms. An additional source of carbon was available from the fringing *Spartina alterniflora* in the Peck's Cove ecosystem. In comparison, on the mid-Atlantic coast of the US at Narragansett, Delaware, and Chesapeake Bay, Monaco & Ulanowicz (1997) reported a net primary production of 403, 381, and $333 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, respectively. Production is mostly phytoplankton; the Chesapeake Bay production is supplemented by the import of detrital material. In the western Wadden Sea an evaluation of primary production found that pelagic primary production dominated (microphytobenthic production was $118 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), whether evaluated with model calculations (Baretta & Ruardij 1989) or field measurements (deWilde & Beukema 1984 in Baretta & Ruardij 1989). In the Bay of Saint Briec (France), primary production of the benthic system was estimated at $12 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ with a biomass of 1.6 gC m^{-2} (Chardy et al. 1993) using a non-linear inverse model by Mercier 1986); the supply of detritus to the benthic system of Saint Briec Bay was $328 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, mostly through imports and pelagic primary production, raising the total food supply to $350 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, similar to that contributed by the microphytobenthos on the Brouage mudflat. In the Bay of Morlaix, France, Chardy & Dauvin (1992) assessed phytoplankton production at 209, import of POC at 110, and microphytobenthic production at $10 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$. The benthic systems of the bays of Saint Briec and Morlaix are typical detritus-dominated systems. The Brouage ecosystem, however, is microphytobenthos-dominated; this is consistent with a comparison between Marennes-Oléron

Bay and 10 other coastal and estuarine ecosystems (Dame & Prins 1998).

High throughput and cycling activity of meiofauna

Meiofauna represents 10% of total macrofaunal biomass, but its throughput is 1.6 times higher and its production is twice the macrofaunal production (including oysters); a similar observation has been made in other ecosystems. A 1967 study at Long Island showed that the metabolism of macrofauna accounted for only a small part of the oxygen uptake, and meiofauna and bacteria utilized the major portion of the energy consumed by the bottom ecosystem (Carey 1967 in Kuipers et al. 1981). In the western Wadden Sea, Kuipers et al. (1981) reported that a nematode had a weight specific metabolic rate 21 times higher than a macrobenthic individual. In the Bay of Saint Briec, Chardy et al. (1993) obtained an annual P/B rate of 11 yr^{-1} for the meiofauna, lower than our P/B rate of 31 yr^{-1} . In the Bay of Saint Briec, meiofauna and macrofauna production are equal, although the meiofauna is only 8% of the macrofauna biomass. In Morlaix Bay, Chardy & Dauvin (1992) obtained a P/B rate of 13.4 yr^{-1} , and a meiofauna production equivalent to the macrofauna production with 18% of its biomass.

The meiofauna in Brouage was initially thought to consist mostly of carnivorous species, thus constituting an isolated compartment. However, recent studies (Rzeznik pers. comm.) have shown that the fraction of carnivorous meiofauna is only 5%, which implies that this compartment exchanges material with other compartments and the meiofauna have a role in system functioning.

High throughput and cycling activities of bacteria

The biomass of pelagic bacteria at Brouage is unknown. Since the flows linked to this compartment have a significant influence on the result of the present computations, the model cannot be validated without additional measurements. Nonetheless, the relative activities of the benthic and pelagic bacterial compartments can be examined.

On the Brouage mudflat, benthic bacterial production is temperature dependent, and a wide range of values has been reported (Garet 1996). For example, benthic bacterial production can attain $3 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in summer, compared to only $0.19 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ in winter (the lower boundary in our computations). *In situ* measurements of bacterial production are based on indirect measurements, and therefore values of bacterial production depend on the method and conversion factors used (Ducklow 2000 in Anderson & Ducklow 2001). Thus, while benthic and pelagic bacteria were among the most active compartments, our model may still underestimate benthic bacterial activity on the mudflat.

The bacterial production/net primary production ratio (BP/NPP) is a normalized value of bacterial activity that can be compared with other ecosystems. In our system, the average value for BP/NPP was 38 %, higher than the values of 20 to 30 % reported for pelagic systems (Cole et al. 1988 in Anderson & Ducklow 2001). Schwingamer et al. (1986) found a BP/NPP ratio ranging from 25.5 to 257 %, depending on the number of active bacteria in the system, and Newell & Linley 1984 gave a value of 19 % for the English Channel.

In Saint Brieuc Bay the value of BP/benthic NPP obtained for the benthic system is 700 % (calculated from Chardy et al. 1993), but there is also an input of phytoplankton and detritus from the water column, decreasing the adjusted value of BP/(imports+benthic PP) to 12 %. Our value of 37 % in the pelagic system is higher and is consistent with an important cycling of carbon in the bacterial compartment (Fig. 7).

Low cycling for an estuarine ecosystem

Baird et al. (1991) compared 6 marine ecosystems modelled as food webs with the same level of aggregation as we did on Brouage mudflat, and this allows a comparison of the 2 ecosystems (Wulff & Ulanowicz 1989). The number of cycling pathways assessed for the Brouage system is high (37) compared to other estuaries and bays with 14 to 25 assessed pathways: Swarctops Estuary, 14; Ems estuary, 25; Chesapeake Bay, 20; Baltic Sea, 22. In upwelling systems, the

number ranges from 1 (Benguela) to 15 (Peru) (Baird et al. 1991).

The Brouage system is less dependent upon recycling than other estuaries or bays, in spite of possessing various cycling pathways. The Finn Cycling Index (FCI = 21 %, Table 7) is lower than in other estuaries or bays: Swarctops Estuary, 43.8; Ems Estuary, 28 (Baird et al. 1991); Delaware Bay, 37.3; Narragansett Bay, 48.2 (Monaco & Ulanowicz 1997). The Brouage FCI value is higher in comparison to upwelling systems where the arrival of nutrients in large quantities makes recycling unimportant (0.01 % in Benguela, 3.2 % in Peru). It is closer to those obtained in the Baltic Sea (FCI = 22 %, Baird et al. 1991) and Chesapeake Bay (FCI = 24.1 %, Monaco & Ulanowicz 1997).

The 3 US mid-Atlantic estuaries compared by Monaco & Ulanowicz (1997), Delaware Bay, Narragansett Bay, and Chesapeake Bay, were phytoplankton-dominated, whereas the Brouage system is microphytobenthos dominated and the export of microphytobenthos to the water column is important. At Brouage the 'outwelling hypothesis' (Odum 1980) applies, i.e. the nutrients are not utilized *in situ* but exported to the surrounding region. In other words, the mudflat produces more material than can be degraded or stored within the system, and the surplus is exported to the Marennes-Oléron Bay and beyond.

Production of the system

The exports can be divided into 3 categories: unused primary production, detrital export, and secondary production. The system's production is characterized by material exported through the compartments: oyster commercial production, birds, and fish that exit the system.

The throughput of oysters is of the same order of magnitude as that of non-cultivated macrofauna, but the oyster compartment has more than twice the biomass (Fig. 2). Each of these compartments reaches maximal metabolic rates (the maximum rates allowed by the inequalities, Table 3), suggesting that they are not food limited. Competition for food resources between oysters and other macrofauna appears negligible in Brouage. The main competitors of oysters at Marennes-Oléron are *Cerastoderma edule*, *Crepidula fornicata* and *Mytilus edulis* (Sauriau 1987, Sauriau et al. 1989), all of which are rare at Brouage. However, oyster throughput represents 6.6 % of the total primary production at Brouage, versus 7.9 % for the rest of the macrofauna. The total macrofaunal activity (16 % of the total primary production) is not negligible. On Takapoto Atoll, where the pearl oyster *Pinctada mar-*

garitifera is cultured, Niquil et al. (2001) evaluated this rate at 4.1% and thus considered that oyster farming was not food limited.

When evaluating the carrying capacity of the system, one must consider both phytoplanktonic and microphytobenthic production values. The primary production turnover time was computed to be 4.6 d at Brouage. This is still greater than the upper limit for productive ecosystems (4 d) suggested by Dame & Prins (1998), but it is much smaller than the biomass/throughput rates of oyster farms (47 d). The water residence time is short in MOB (<10 d; Bacher 1989, Bacher et al. 1998), which allows a constant renewal of pelagic resources. Hence, for the Brouage system we assume that the flow arriving with each tide is renewed every 10 d on average, and consequently there is no food limitation for oysters or competition for food among the benthic macrofauna.

This result is paradoxical, since most earlier studies on carrying capacities (Héral et al. 1989, Bacher 1989, 1991, Raillard et al. 1993, Raillard & Ménesguen 1994) showed an important density-dependence of oyster growth. Moreover, growth decreased in MOB when the biomass of trophic competitors of oysters was estimated to be 20% of oyster stocks (Sauriau 1987, Héral et al. 1989, Bacher 1991, Sauriau & Bacher 1991, Sauriau et al. 1998). Thus the functioning of the entire MOB (of which Brouage is only a part), needs to be investigated to determine how fast food is exported from the mudflat, since the microphytobenthos contributes to the microalgal community in other parts of the Bay (Zurburg et al. 1994).

The major problem encountered in the evaluation of fish-related flows is methodological: it is very difficult to assess a moving population. At Brouage, the turbidity of the water does not permit visual detection, fish species live both on and off the mudflat, and the access area is too wide to allow interception-type studies, similar to those done in narrower channels, like in Mont Saint Michel (Lefeuvre et al. 1999).

As quantitative data on nekton uptake or production were not available for the Brouage mudflat, the nekton compartment has not been explicitly constrained. Our result appears high: the total throughput of nekton was $120 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, i.e. one quarter of the entire primary production. The main contributor to the nekton throughput was the microphytobenthos ($81 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$). Nekton consumption and production can be overestimated, because it is 1 of the 3 shortest exit pathways for microphytobenthos (the other 2 are phytoplankton and benthic detritus). One of the main nektonic species that feeds on microphytobenthos is the grey mullet *Liza ramada*, and its predation on the ecosystem has not, to our knowledge, been evaluated anywhere on

the East Atlantic coast. In the US mid-Atlantic estuaries studied by Monaco & Ulanowicz (1997), the fish compartment was divided into carnivorous and planktivorous fish, and grazing of benthic algae was not permitted.

Lafaille et al. (1998) estimated the contribution of fish communities to organic matter outflows from salt marshes into adjacent marine coastal waters at 0 to 10% in the Bay of Mont Saint Michel (France), far lower than our result of 29%. One factor contributing to the difference between flow estimates is that the Mont Saint Michel Bay study site was accessible to the fish on 43% of the tidal cycles only. At Brouage the fish compartment is the next largest heterotrophic compartment after bacteria in terms of throughputs (Fig. 6); thus, validation of our estimate is crucial. Nonetheless, this flow does not have a significant influence on the values of flows that precede it (sensitivity analysis; data not shown); the material would just follow other pathways if we constrained it artificially. The flow from the nekton is another outflow of 'non-used microphytobenthos', such as the outflows from the phytoplankton and suspended detritus compartments. This is consistent with the outwelling concept (Odum 1980) evoked above.

Birds did not achieve the maximum consumption allowed by the model, although their prey did. The tight link between estuarine ecosystems and shorebirds (Baird & Milne 1981) is confirmed here. The consumption efficiency of birds on the benthic macrofauna (consumption of birds/production of macrofauna) is 58%. That is nearly 5 times higher than the value calculated in the Tagus Estuary (Portugal) where sea gulls were the most important predators (Moreira 1997). At the Brouage mudflat, gulls do not feed on the mudflat; this role is played by knots (*Calidris canutus*) and dunlins (*C. alpina*), which make up 68% of the total number of birds that forage on the mudflat. Moreira (1997) suggested that uptake of invertebrates by gulls in the Tagus estuary may have been overestimated because of their opportunistic diet, even though gulls do consume a significant percentage of invertebrates (Vernon 1972, Mudge & Ferrus 1982, Curtis et al. 1985). In addition, gulls nip off the siphons of bivalves (Moreira 1997), reducing the impact on bivalve mortality because bivalves regenerate their siphons quickly (Hodgson 1982). In contrast to gulls, knots and dunlins consume *M. balthica* and other bivalves and snails whole (Zwarts & Blomert 1992 and references therein). They prefer *Macoma balthica*, *Nereis diversicolor* and *Corophium volutator*, all of which are abundant on the Brouage mudflat (Kang 1999). Thus, the bird compartment is important in the Brouage mudflat food web.

CONCLUSIONS

The Brouage mudflat sustains a high primary production dominated by microphytobenthos, and low carbon cycling. The competition for food is low at the herbivore level, but there is a risk of food depletion at higher predator level (nekton and birds), despite high meio- and macrofauna production. Validation of the model cannot be completed without further field investigations of the nekton population, pelagic bacterial and protozoan populations and metabolism, and pelagic primary production.

Coupling benthic and pelagic systems into the same computation yielded interesting results for the Brouage ecosystem, where the 2 systems are closely linked. This is a first step; the influence of the water column on the benthic system should be addressed on the scale of the entire bay to evaluate the impact of hydrodynamic phenomena on carbon flows and trophic level cycling in the ecosystem.

Appendix 1. Method of inverse analysis

The method is composed of 4 steps (Vézina & Platt 1988): (1) *Construct a conceptual model.* Identify the groups of organisms (compartments) and specify the allowable flows of matter between them:

$$\mathbf{F} = [\mathbf{f}_1 \dots \mathbf{f}_i \dots \mathbf{f}_N] \quad (1)$$

where \mathbf{F} is the vector resulting from all possible flows; \mathbf{f} is the vector of a single flow; and N is the number of all possible flows.

(2) *Construct a linear system of equations that describes the relationships between flows.* The following criteria must be met: (a) the flows into each compartment must balance the flows out of the compartment, because of the steady state assumption, and (b) measured flows provide complementary equations. The system of linear equations obtained can then be formulated as a matrix:

$$[\mathbf{A}]_{b,N} [\mathbf{F}]_{N,1} = [\mathbf{B}]_{b,1} \quad (2)$$

where \mathbf{A} is the matrix of linear equations; b is the number of equations, characterised by $b < N$; and \mathbf{B} is the matrix of solutions to the linear equations.

(3) *Construct a set of constraints (h, inequalities).* These ensure that all flows are positive, and constrain the assimilation efficiencies between observed minimal and maximal values, or any other rates used with observed biomasses (respiration, ingestion...).

$$[\mathbf{G}]_{h,N} [\mathbf{F}]_{N,1} > [\mathbf{H}]_{h,1} \quad (3)$$

where \mathbf{G} is the matrix of linear inequalities; h is the number of inequalities, characterised by $b + h < N$; and \mathbf{B} is the bounds of linear combinations of flows defined by \mathbf{G} .

(4) *Impose the parsimony principle.* This final condition ensures a unique solution; in other words, the chosen solution is the minimum of a norm.

$$\text{Norm}(\mathbf{F}) \text{ is minimal} \quad (4)$$

For more details on the solution of the equations see Vézina & Platt (1988) and Vézina (1989).

Acknowledgements. This work was supported by a grant from IFREMER on fisheries and bivalve culture interactions under the scientific responsibility of N.N. We thank G. Blanchard, C. Dupuy and D. Fichet (LBEM La Rochelle), G. Boucher (UMR CNRS/MNHN), A. Bodoy, G. Claireaux, D. Degré, J. M. Guarini, P. Lafaille, F. Lagardère and P. Richard (CREMA l'Houmeau), A. Burd, G. A. Jackson and T. Richardson (Texas A&M University), P. Chardy (LOB Arcachon), F. Corre (LPO Moëze), M. Héral and A. Nadeau (IFREMER), and F. E. Vauchez for data, ideas, criticism and advice. We also thank the anonymous reviewers for useful comments and suggestions.

LITERATURE CITED

- Anderson TR, Ducklow HW (2001) Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquat Microb Ecol* 26:37–49
- Asmus H (1987) Secondary production of an intertidal mussel bed community related to its storage and turnover compartments. *Mar Ecol Prog Ser* 39:251–266
- Asmus H, Asmus RM (1993) Phytoplankton-mussel bed interactions in intertidal ecosystems. *NATO Adv Sci Series Vol G33*
- Azeitero UMM, Marques JC (1999) Temporal and spatial structure in the suprabenthic community of a shallow estuary (western Portugal: Mondego River estuary). *Acta Oecol Int J Ecol* 20(4):333–342
- Bachelet G (1982) Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanol Acta* 5(4):421–431
- Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat Living Resour* 48:199–214
- Bacher C (1991) Etude de l'impact du stock d'huîtres et des mollusques compétiteurs sur les performances de croissance de *Crassostrea gigas*, à l'aide d'un modèle de croissance. *ICES Mar Sci Symp* 192:41–47
- Bacher C, Duarte P, Ferreira JG, 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
- Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuar Coast Shelf Sci* 13: 455–472
- Baird D, Evans PR, Milne H, Pienkowski MW (1985) Utilization by shorebirds of benthic invertebrate production in intertidal areas. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 23: 573–597
- Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Phil Trans R Soc Lond* 333:15–29
- Banase K, Mosher S (1980) Adult body mass and annual Production/biomass relationships of field populations. *Ecol Monogr* 50(3):355–379
- Baretta JW, Ruardij P (1989) Carbon flow in the western Wadden Sea: model calculations. In: Ros JD (ed) Topics in marine biology. *Sci Mar* 53(2-3):523–529
- Barillé L, Héral M, Barillé-Boyer AL (1997) Modélisation de l'écophysiologie de l'huître *Crassostrea gigas* dans un environnement estuarien. *Aquat Living Resour* 10:31–48
- Bassoullet P, Le Hir P, Goulet D, Robert S (2000) Sediment transport over an intertidal mudflat: field investigations and estimation of fluxes within the 'Baie de Marennes-Oléron' (France). *Cont Shelf Res* 20:1635–1653

- Bayne BL, Worrall CM (1980) Growth and production of mussels *Mytilus edulis* from two populations. *Mar Ecol Prog Ser* 3:317–328
- Bayne BL, Hawkins AJS, Navarro E (1987) Feeding and digestion by the mussel *Mytilus edulis* L. (bivalvia: mollusca) in mixtures of silt and algal cells at low concentrations. *J Exp Mar Biol Ecol* 111:1–22
- Bayne BL, Iglesias JIP, Hawkins AJS, Navarro E, Héral M, Deslous-Paoli JM (1993) Feeding behaviour of the mussel, *Mytilus edulis*: responses to variations in quantity and organic content. *J Mar Biol Assoc UK* 73:813–829
- Beukema JJ, Cadée GC (1991) Growth rates of the bivalve *Macoma balthica* in the Wadden Sea during a period of eutrophication: relationships with concentrations of pelagic diatoms and flagellates. *Mar Ecol Prog Ser* 68: 249–256
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *J Phycol* 33:723–728
- Blanchard GF, Guarini JM, Bacher C, Huet V (1998) Contrôle de la dynamique à court terme du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. *CR Acad Sci Paris* 321:501–508
- Blanchard GF, Guarini JM, Provot L, Richard P, Sauriau PG (2000) Measurement of ingestion rate of *Hydrobia ulvae* (Pennant) on intertidal epipellic microalgae: the effect of mud snail density. *J Exp Mar Biol* 255:247–260
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I, Garcia ME (1989) Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuar Coast Shelf Sci* 28:71–85
- Chambers MR, Milne H (1975) The production of *Macoma balthica* (L.) in the Ythan estuary. *Estuar Coast Mar Sci* 3: 443–455
- Chardy P, Dauvin JC (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the western English Channel: a simulation analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 81:147–161
- Chardy P, Gros P, Mercier H, Monbet Y (1993) Benthic carbon budget for the Bay of Saint Brieuc (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanol Acta* 16:687–694
- Cloern J (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. *Cont Shelf Res* 7: 1367–1381
- Cognie B, Barillé L, Rincé Y (2001) Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. *Estuaries* 24(1):126–131
- Cranford PJ, Peer DL, Gordon DC (1985) Population dynamics and production of *Macoma balthica* in Cumberland Basin and Shepody Bay, Bay of Fundy. *Neth J Sea Res* 19: 135–146
- Curtis DJ, Galbraith CG, Smyth JC, Thompson DBA (1985) Seasonal variations in prey selection by estuarine Black-headed gulls. *Estuar Coast Shelf Sci* 21:75–89
- Dame RF, Patten BC (1981) Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. *Mar Ecol Prog Ser* 5:115–124
- Dame RF, Prins TC (1998) Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. *Aquat Ecol* 31:409–421
- Deceunink B (1997) Plus de 2400 000 oiseaux d'eau hivernants dénombrés en France à la mi-janvier 1996! *Ornithos* 5(1):12–17
- Deceunink B, Mahéo R (1998) Limicoles de l'enquête nationale 1995–1996 et évolution des populations sur 12 ans. *Ornithos* 5:97–117
- Dechambenoy CL, Pontier F, Sirou F, Vouvé J (1977) Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente-Seudre-Anse de l'Aiguillon). *CR Acad Sci Paris Sér D* 284:1269–1272
- Desholm M (2000) The relationship between the number of staging dunlins *Calidris alpina* and the abundance of their benthic prey: the effect of severe winters. *Dan Ornitol Foren Tidsskr* 94:19–28
- Deslous-Paoli JM, Héral M, Masse H (1983) Bilan énergétique d'une population naturelle de *Crepidula fornicata* (L.) dans le bassin de Marennes-Oléron. In: IFREMER et CNRS Pirocéan (eds) Bases biologiques de l'aquaculture. Actes de colloques, Vol 1. IFREMER, Montpellier, p 109–124
- Deslous-Paoli JM, Sornin JM, Héral M (1987) Variations saisonnières *in situ* de la production et de la composition de trois mollusques estuariens (*Mytilus edulis*, *Crassostrea gigas*, *Crepidula fornicata*). *Haliotis* 16 :223–245
- Deslous-Paoli JM, Boromthanarat S, Héral M, Boromthanarat W, Razet D (1990) Energy budget of a *Mytilus edulis* L. population during its first year on bouchots in the Bay of Marennes-Oléron. *Aquaculture* 91:49–63
- Deslous-Paoli JM, Lannou AM, Geairon P, Bougrier S, Riallard O, Héral M (1992) Effect of the feeding behaviour of *Crassostrea gigas* on biodegradation of natural particulate matter. *Hydrobiologia* 231:85–91
- Desprez M, Bachelet G, Beukema JJ, Ducrottoy JP and 5 others (1991) Dynamique des populations de *Macoma balthica* (L.) dans les estuaires du Nord-ouest de l'Europe: Première synthèse. In: Elliott M, Ducrottoy JP (eds) Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons. Olsen & Olsen Int Symp Ser, Fredensborg, p 159–166
- Dupuy C, Bel Hassen M, Le Gall S (1999) Protists as a trophic link between picocyanobacteria and the filter-feeding bivalve *Crassostrea gigas*. *Bull Inst Océanogr* 19:533–540
- Dupuy C, Pastoureaux A, Ryckaert M, Sauriau PG, Montanié H (2000) Impact of the oyster *Crassostrea gigas* on a microbial community in Atlantic coastal ponds near La Rochelle. *Aquat Microb Ecol* 22:227–242
- Essink K, Beukema JJ, Coosen J, Craeymeersch JA, Ducrottoy JP, Michaelis H (1991) Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* da Costa: comparisons in time and space. In: Elliott M, Ducrottoy JP (eds) Estuaries and coasts: spatial and temporal intercomparisons Olsen & Olsen Int Symp Ser, Fredensborg, p 167–172
- Fasham MJR (1985) Flow analysis of material in the marine euphotic zone. In: Ulanowicz RE, Platt T (eds) Ecosystem theory for biological oceanography. *Can Bull Fish Aquat Sci* 213:139–162
- Feuillet-Girard M, Héral M, Abrioux MF, Fontugne M (1994) Carbone organique dissous et particulaire de la colonne d'eau et de l'interface eau-sédiment du bassin de Marennes-Oléron: influence des huitres. *Oceanol Acta* 17(3):271–284
- Fichez R, Jickells TD, Edmunds HM (1992) Algal blooms in high turbidity, a result of the conflicting consequences of turbulence on nutrient cycling in a shallow water estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 35:577–592
- Finn J (1976) Measure of ecosystem structure and function derived from the analysis of flows. *J Theor Biol* 56:363–380
- Francesch O, Lopez Jamar E (1991) Dynamics, growth and production of *Abra Alba* and *Abra Nitida* from the La Coruna, NW of Spain. *Bol Inst Esp Oceanogr* 7(2):101–113
- Fuhrman JA, Azham F (1982) Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar Biol* 66:109–120
- Garet MJ (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments côtiers. Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques bactériennes. PhD thesis, University of Bordeaux II

- Gerdol V, Hughes RG (1994) Feeding behaviour and diet of *Corophium volutator* in an estuary in south eastern England. *Mar Ecol Prog Ser* 114:103–108
- Gerlach SA (1971) On the importance of meiofauna for benthos communities. *Oecologia* 6:176–190
- Giere O (1993) Meiobenthology, the microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin
- Goss-Custard JD, Jones RE, Newbery PE (1977) The ecology of the Wash I. Distribution and diet of wading birds (Charadrii). *J Appl Ecol* 14:681–700
- Gouleau D, Jouanneau JM, Weber O, Sauriau PG (2000) Short- and long-term sedimentation on Montportail-Brouage intertidal mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. *Cont Shelf Res* 20:1513–1530
- Gouletquer P, Héral M (1997) Marine Molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. In: Mackenzie CL, Hobart W, Kennedy V (eds) The history, present condition and future of the molluscan fisheries of North and Central America and Europe. NOAA Tech Rep NMFS 129:137–164
- Graf G, Rosenberg R (1997) Bioesuspension and Biodeposition, a review. *J Mar Syst* 11:269–278
- Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P and 5 others (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 166:131–141
- Guarini JM, Gros P, Blanchard GF, Bacher C (1999) La dynamique à court terme de la biomasse du microphytobenthos intertidal. Formalisation mathématique. *CR Acad Sci Paris* 322:363–373
- Guarini JM, Blanchard GF, Gros P, Gouleau D, Bacher C (2000) Dynamic model of the short-term variability of microphytobenthic biomass on temperate intertidal mudflats. *Mar Ecol Prog Ser* 195:291–303
- Guérault D, Désaunay Y (2001) Peuplement halieutique et nourricerie dans les secteurs d'expérimentation de l'ostréiculture en eau profonde dans le pertuis d'Antioche. *Revue Interne, DRV/RV/ECOHAL, Direction des Ressources Vivantes, IFREMER, Nantes*
- Guérault D, Dorel D, Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons du Golfe de Gascogne. MAPA MAP, IFREMER, Nantes
- Guillou J, Bachelet G, Desprez M, Ducrotoy JP and 6 others (1990) Les modalités de la reproduction de la coque (*Cerastoderma edule*) sur le littoral français de la Manche et de l'Atlantique. *Aquat Living Resour* 3:29–41
- Haney J, Jackson G (1996) Modelling phytoplankton growth rates. *J Plankton Res* 18:63–85
- Hawkins AJS, Navarro E, Iglesias JIP (1990) Comparative allometries of gut-passage time, gut content and metabolic faecal loss in *Mytilus edulis* and *Cerastoderma edule*. *Mar Biol* 105:197–204
- Hawkins AJS, Smith RFM, Bayne BL, Héral M (1996) Novel observations underlying the fast growth of suspension-feeding shellfish in turbid environments: *Mytilus edulis*. *Mar Ecol Prog Ser* 131:179–190
- Hawkins AJS, Bayne BL, Bougrier S, Héral M, Iglesias JIP, Navarro E, Smith RFM, Urrutia MB (1998) Some general relationships in comparing the feeding physiology of suspension-feeding bivalve molluscs. *J Exp Mar Biol Ecol* 219:87–103
- Hawkins CM (1985) Population carbon budgets and the importance of the amphipode *Corophium volutator* in the carbon transfer on a Cumberland basin mudflat, upper Bay of Fundy, Canada. *Neth J Sea Res* 19(2):165–176
- Héral M, Deslous-Paoli JM, Sornin JM (1983) Transferts énergétiques entre l'huître *Crassostrea gigas* et la nourriture potentielle disponible dans un bassin ostréicole: premières approches. *Oceanis* 9(3):169–194
- Héral M, Bacher C, Deslous-Paoli JM (1989) La capacité trophique des bassins ostréicoles. In: Troadec JP (ed) L'homme et les ressources halieutiques. IFREMER, Brest, p 225–259
- Hily C (1976) Peuplement benthique des Pertuis Charentais. PhD thesis, University of Western Brittany, Brest
- Hodgson AN (1982) Studies on wound healing, and an estimation of the rate of regeneration, of the siphon of *Scrobicularia plana* (da Costa). *J Exp Mar Biol Ecol* 62:117–128
- Iglesias JIP, Navarro E, Alvarez Jorna P, Armentina I (1992) Feeding particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J Exp Mar Biol Ecol* 162:177–198
- Joint I, Pomroy A (1981) Primary production in a turbid estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 13:303–316
- Joint I, Pomroy A (1993) Phytoplankton biomass and production in the southern North Sea. *Mar Ecol Prog Ser* 99:169–182
- Kang CK (1999) Structures trophiques et production secondaire dans les réseaux benthiques intertidaux du bassin de Marennes-Oléron: utilisation du traçage isotopique naturel. PhD thesis, University of Nantes
- Kuipers BR, de Wilde PAWJ, Creuzberg F (1981) Energy flow in a tidal flat ecosystem. *Mar Ecol Prog Ser* 5:215–221
- Lafaille P, Brosse S, Feunteun E, Baisez A, Lefeuvre JC (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. *Hydrobiologia* 373/374:121–133
- Langdon CJ, Newell RIE (1990) Utilization of detritus and bacteria by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demissa*. *Mar Ecol Prog Ser* 58:299–310
- Le Dréan-Quénech'hdu S, Mahéo R (1997) Les limicoles séjournant dans les traicts du Croisic (presqu'île guérandaise, Loire-Atlantique): régime alimentaire et impact sur les populations de mollusques bivalves. *Alauda* 65(2):131–149
- Lefeuvre JC, Lafaille P, Feunteun E (1999) Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? *Aquat Ecol* 33:293–299
- Le Gall S, Bel Hassen M, Le Gall P (1997) Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension feeders. *Mar Ecol Prog Ser* 152:301–306
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology, 2nd edn. Elsevier, Oxford
- Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoullet P, Bacher C (2000) Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Cont Shelf Res* 20:1433–1459
- Linley EAS, Newell RC, Lucas MI (1983) Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters. *Mar Ecol Prog Ser* 12:77–89
- Loret P, Pastoureaud A, Bacher C, Delesalle B (2000) Phytoplankton composition and selective feeding of the pearl oyster *Pinctada margaritifera* in the Takapoto lagoon (French Polynesia): *in situ* study using optical microscopy and HPLC pigment analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 199:55–67
- McLusky DS (1989) The estuarine ecosystem, 2nd edn. Chapman & Hall, New York
- Medernach L, Grémare A (1999) Comparaison de méthodes

- d'évaluation de la production secondaire d'une population de l'annélide polychète *Ditrupea arietina* (O. F. Muller). *Oceanol Acta* 22(3):337–352
- Mees J, Hamerlynck O (1992) Spatial community structure of the winter hyperbenthos of the Schelde-estuary, The Netherlands, and adjacent coastal waters. *Neth J Sea Res* 29:357–370
- Ménesguen A, Hoch T (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermohaline stratification. *Mar Ecol Prog Ser* 146:173–188
- Mercier H (1986) Determining the general circulation of the ocean: a non linear inverse problem. *J Geophys Res* 91: 5103–5109
- Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US mid-Atlantic estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 161:239–254
- Montagna PA, Blanchard GF, Dinét A (1995) Effects of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *J Exp Mar Biol Ecol* 185:149–165
- Moreira F (1996) Diet and feeding behaviour of grey plovers *Pluvialis squatarola* and redshanks *Tringa totanus* in a southern European estuary. *Ardeola* 43(2):145–156
- Moreira F (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south European estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 44:67–78
- Mucha AP, Costa MH (1999) Macrozoobenthic community structure in two Portuguese estuaries: relationship with organic enrichment and nutrient gradients. *Acta Oecol Int J Ecol* 20(4):363–376
- Mudge GP, Ferrus PN (1982) The feeding ecology of five species of gulls (aves: Larini) in the inner Bristol Channel. *J Zool Lond* 197:497–510
- Newell RC, Field JG (1983) The contribution of bacteria and detritus to carbon and nitrogen flow in a benthic community. *Mar Biol Lett* 4:23–36
- Newell RC, Linley EAS (1984) Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton: estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. *Mar Ecol Prog Ser* 16:105–119
- Niquil N (1998) Etude par la modélisation du fonctionnement et de la stabilité du réseau trophique planctonique d'un lagon d'atoll (Takapoto, Polynésie Française). PhD thesis, University of Perpignan
- Niquil N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Addessi L, LeBorgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquat Living Resour* 14: 165–174
- Odum EP (1980) The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh estuaries: tidal subsidy, outwelling and detritus-based food chains. In: Kennedy VS (ed) *Estuarine perspectives*. Academic Press, London, p 485–495
- Pace ML, Glasser JE, Pomeroy LR (1984) A simulation analysis of continental shelf food webs. *Mar Biol* 82:47–63
- Piersma T, Davidson NC (1992a) The migration of knots. *Water Study Group Bull* 64(Suppl):1–29
- Piersma T, Davidson NC (1992b) The migration and annual cycles of five subspecies of knots in perspective. *Water Study Group Bull* 64(Suppl):187–197
- Pigeot J, Miramand P, Garcia-Meunier P, Guyot T, Séguignes M (2000) Présence d'un nouveau prédateur de l'huître creuse, *Ocenebrellus inornatus* (Récluz, 1851), dans le bassin conchylicole de Marennes-Oléron. *CR Acad Sci Paris* 323:697–703
- Raffaelli D, Conacher A, McLahan H, Emes C (1989) The role of epibenthic crustacean predators in an estuarine food web. *Estuar Coast Shelf Sci* 28:149–160
- 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
- Raillard O, Deslous-Paoli JM, Héral M, Razet D (1993) Modelling growth and feeding of the Japanese oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France). *Oceanol Acta* 16:73–82
- Ravail B, Héral M, Maestrini S, Robert JM (1988) Incidence de la Charente sur la capacité trophique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *J Rech Océanogr* 13(1-2):48–52
- Riera P, Richard P (1997) Temporal variations of $\delta^{13}\text{C}$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France): effect of freshwater inflow. *Mar Ecol Prog Ser* 147:105–115
- Riisgard HU (1991) Suspension feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*. *Mar Ecol Prog Ser* 70:29–37
- Rosenberg R, Loo LO (1983) Energy-flow in a *Mytilus edulis* culture in western Sweden. *Aquaculture* 35:151–161
- Sauriau PG (1987) Les mollusques noncultivés du bassin de Marennes-Oléron: quantification et répartition géographique des stocks. *Haliotis* 16:527–541
- Sauriau PG, Bacher C (1991) Cartographie krigée des mollusques suspensivores compétiteurs trophiques des huîtres du bassin de Marennes-Oléron: implications pour la planification de l'échantillonnage. *J Rech Océanogr* 16(1-2):1–4
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé JP (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol Acta* 12(2): 193–204
- Sauriau PG, Pichocki-Seyfried C, Walker P, De Montaudouin X, Palud C, Héral M (1998) *Crepidula fornicata* L. (mollusque, gastéropode) en baie de Marennes-Oléron: cartographie des fonds par sonar à balayage latéral et estimation du stock. *Oceanol Acta* 21(2):353–362
- Sautour B, Castel J (1993a) Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanol Acta* 16(3):279–290
- Sautour B, Castel J (1993b) Feeding behaviour of the coastal copepod *Euterpina acutifrons* on small particles. *Cah Biol Mar* 34:239–251
- Sautour B, Castel J (1998) Importance of microzooplanktonic crustaceans in the coastal food chain: Bay of Marennes-Oléron, France. *Oceanol Acta* 21(1):105–112
- Schwinghamer P, Hargrave B, Peer D, Hawkins CM (1986) Partitioning of production and respiration among size groups of organisms in an intertidal benthic community. *Mar Ecol Prog Ser* 31:131–142
- Shaw P, Purdie DA (2001) Phytoplankton photosynthesis-irradiance parameters in the near-shore UK coastal waters of the North Sea: temporal variation and environmental control. *Mar Ecol Prog Ser* 216:83–94
- Shumway SE, Cucci TL, Newell RC, Yentsch CM (1985) Particle selection, ingestion, and absorption in filter feeding bivalves. *J Exp Mar Biol Ecol* 91:77–92
- Soletchnik P, Héral M, Razet D, Bougrier S, Geairon P (1993) Bilan énergétique de l'huître creuse (*Crassostrea gigas*) durant la période de forte croissance en baie de Marennes-Oléron, France. *Int Council Explor Sea C.M.* 1993/K:40
- Soletchnik P, Gouletquer P, Héral M, Razet D, Geairon P (1996) Evaluation du bilan énergétique de l'huître creuse *Crassostrea gigas*, en baie de Marennes-Oléron (France). *Aquat Living Resour* 9:65–73
- Soletchnik P, Faury N, Razet D, Gouletquer P (1998) Hydro-

- biology of the Marennes-Oléron Bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia* 386:131–146
- Sornin JM, Delmas D, Deslous-Paoli JM (1987) Evolutions quantitatives et qualitatives du seston dans une claire à huîtres : relation avec la sédimentation et la biodéposition. *Océanis* 13(4-5):531–541
- Sukhotin AA (1992) Respiration and energetics in mussels (*Mytilus edulis* L.) in the White Sea. *Aquaculture* 101: 41–57
- Turpie JK, Hockey PAR (1996) Foraging ecology and seasonal energy budgets of estuarine grey plovers *Pluvialis squatarola* and whimbrels *Numenius phaeopus* at the southern tip of Africa. *Adea* 84 (1/2):57–74
- Ulanowicz RE (1986) Growth and development. Springer-Verlag, New York
- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendant perspective. In: Allen TFH, Roberts DW (eds) Complexity in ecological system series. Columbia University Press, New York
- Vernon JDR (1972) Feeding habitats and food of the Black-headed and common gulls. Part 2—food. *Bird study* 19: 173–184
- Vézina AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Coastal and marine studies, Vol 32. Springer-Verlag, Berlin, p 62–81
- Vézina AF, Pace ML (1994) An inverse model analysis of planktonic food webs in experimental lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 51:2034–2044
- Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best estimates using inverse methods. *Mar Ecol Prog Ser* 42:269–287
- Warwick RM, Price R (1975) Macrofauna production in an estuarine mudflat. *J Mar Biol Assoc UK* 55:1–18
- Wulff F, Ulanowicz RE (1989) A comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake Bay ecosystems. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Coastal and marine studies, Vol 32. Springer-Verlag, Berlin, p 232–256
- Zeitzschel B (1980) Sediment-water interactions in nutrient dynamics. In: Coull TC, Tenore KR (ed) Marine benthic dynamics. University of South Carolina Press, Columbia, SC, p 195–218
- Zurburg W, Smaal A, Héral M, Dankers N (1994) Seston dynamics and bivalve feeding in the Bay of Marennes-Oléron (France). *Neth J Aquat Ecol* 26(3-4):459–466
- Zwarts L, Blomert AM (1992) Why knots *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are available. *Mar Ecol Prog Ser* 83:113–128

Editorial responsibility: Otto Kinne (Editor), Oldendorf/Luhe, Germany

*Submitted: April 3, 2002; Accepted: July 26, 2002
Proofs received from author(s): December 9, 2002*

Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France)

Delphine Leguerrier¹, Nathalie Niquil^{1,*}, Aurélie Petiau¹, Alain Bodoy²

¹Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de la Rochelle, Pôle Sciences et Technologie, av. Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France

²Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA / Unité Mixte de Recherche 10, CNRS-IFREMER), BP 5, 17137 L'Houmeau, France

Corresponding author. Email: nniquil@univ-lr.fr

Marine Ecology Progress Series 273:147–162, 2004

Appendix 1. Details on macrofauna groups outside the oyster tables. Ninety-eight % of the total macrofauna was taken into account and divided into 4 categories according to their class (data from P.G. Sauriau, used in Leguerrier et al. 2003). Diets are given according to the following abbreviations: ssd = facultative suspension feeders, dep = deposit-feeders, sus = suspension feeders (filter feeders), car = carnivores, omn = omnivores

Compartment and species			Biomass mgC m ⁻²	% of total macrofauna	Diet
Bivalves: bbiv			1111.81	57.6%	
<i>Macoma balthica</i>	Mollusca	Bivalvia	450.68	23 %	ssd
<i>Scrobicularia plana</i> (= <i>S. piperata</i>)	Mollusca	Bivalvia	397.36	21 %	ssd
<i>Abra nitida</i>	Mollusca	Bivalvia	133.18	7 %	dep
<i>Abra tenuis</i>	Mollusca	Bivalvia	48.95	2.5 %	dep
<i>Cerastoderma</i> (= <i>Cardium</i>) <i>edule</i>	Mollusca	Bivalvia	36.10	1.9 %	sus
<i>Tapes philippinarum</i>	Mollusca	Bivalvia	23.13	1.2 %	sus
<i>Mytilus edulis</i>	Mollusca	Bivalvia	17.16	0.9 %	sus
<i>Parvicardium ovale</i>	Mollusca	Bivalvia	5.25	0.3 %	sus
Annelids and nemerteans: bann			385.54	20 %	
<i>Sternaspis scutata</i>	Annelida	Polychaeta	95.85	5 %	dep
<i>Nephtys hombergii</i>	Annelida	Polychaeta	61.47	3.2 %	car
<i>Nemertes</i>	nemertes		53.13	2.8 %	car
<i>Hediste</i> (= <i>Nereis</i>) <i>diversicolor</i>	Annelida	Polychaeta	45.32	2.4 %	omn
<i>Glycera</i> sp.	Annelida	Polychaeta	39.07	2 %	car
<i>Euclymene</i> (= <i>Clymene</i>) <i>oerstedii</i>	Annelida	Polychaeta	25.60	1.3 %	dep
<i>Pseudopolydora antennata</i>	Annelida	Polychaeta	24.51	1.3 %	dep
<i>Clymenura tricirrata</i>	Annelida	Polychaeta	15.20	0.8 %	dep
<i>Ampharete acutifrons</i> (= <i>A. grubei</i>)	Annelida	Polychaeta	5.72	0.30 %	car
<i>Diopatra neapolitana</i>	Annelida	Polychaeta	5.47	0.28 %	car
<i>Heteromastus filiformis</i>	Annelida	Polychaeta	5.10	0.26 %	dep
<i>Neanthes</i> (= <i>Nereis</i>) <i>succinea</i>	Annelida	Polychaeta	4.90	0.25 %	dep
<i>Terebellides stroemi</i>	Annelida	Polychaeta	4.21	0.22 %	car
Gastropods: bgas			321.82	16.7%	
<i>Hydrobia ulvae</i> (<i>Peringia ulvae</i>)	Mollusca	Gastropoda	308.90	16 %	dep
<i>Ocenebra erinacea</i>	Mollusca	Gastropoda	12.92	0.67 %	car
Arthropods: bart			67.52	3.5%	
<i>Carcinus maenas</i>	Arthropoda	Eumalacostraca	44.77	2.3 %	omn
<i>Corophium volutator</i>	Arthropoda	Eumalacostraca	22.74	1.2 %	dep
Total macrofauna			1886.68	98 %	

Appendix 2. Data used for the inverse analysis as equations (=) or constraints (min/max values). Compartments are referred to by their abbreviations given in Table 1, mic = microfauna, bac = bacteria, n c mac = non cultivated macrofauna. Other abbreviations: B = biomass, C = consumption, F = feces, I = ingestion, M = mortality, P = production, R = respiration, Excr = excretion, NPP = net primary production, GPP = gross primary production, AE = assimilation efficiency ((P+R)/C), GE = growth efficiency (P/C), and \propto = is proportional to

Compart.	Flow	Min value	Max value	Unit	Source	Remarks
bphy	NPP	188	307	$g C m^{-2} yr^{-1}$	Blanchard et al. (1996), Blanchard et al. (1997), Guarini et al. (1998) Vézina & Platt (1988) Guarini (pers. comm.) Baines & Pace (1991), Vézina et al. (1997)	Calculus: Max Productivity \times Biofilm concentration \times Exondation time
	R / GPP	5%	30%			
	Resuspension/NPP	30%	50%			
	Excr/ NPP	2%	55%			
pphy	P/B	28.6	37.4	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Ménesguen & Hoch (1997) Vézina & Platt (1988) Baines & Pace (1991), Vézina et al. (1997)	
	R/GPP	5%	30%			
	Excr/NPP	2%	55%			
bbac	bbac P	296	502.5	$g C m^{-2} yr^{-1}$	Garet (1996)	
	bbac R	176	300	$g C m^{-2} yr^{-1}$		
pbac	P/B	=	392	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Newell & Linley (1984)	
	R/B	=	873	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
bmic	Excr	10% of I	R		Vézina et al. (1997)	
pmic	Excr	10% of I	R		Vézina et al. (1997)	
	C/B	236	451	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Newell & Linley (1984)	
	P/B	59	158	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	R/B	97	293	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
bmei	P/B	2.7	31	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Giere (1993)	
	Herbivore	=	44.6%		Rzeznik (pers. comm.)	
	Carnivore	=	0.20			
pmes	Grazing	3.6	16.7	$g C m^{-2} yr^{-1}$	Sautour & Castel (1993) Anderson & Ducklow (2001)	
	F / Excr	=	5			
birds	C	5.05	6	$g C m^{-2} yr^{-1}$	Turpie & Hockey (1996), Triplet et al. (1999), Pienkowski et al. (1984)	Biomasses: Boileau (pers. comm.)
	Shelduck C on bgas (<i>Hydrobia ulvae</i>), bphy, & bmic		0.35	$g C m^{-2} yr^{-1}$		
bbiv	P/B	0.1	8.9	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	R/B	0.64	15.7	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	F/B	1.48	7.3	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	Diet: benthic / pelagic C	30%	70%			
	Diet in the pelagic layer	\propto biomass				
bgas	P/B	0.33	6.58	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Biomass and diets: Kang (pers. comm.)	No selection No specific R/B found Range of R/B bivalves taken
	R/B					
	Carnivores	=	96%			
bann	P/B	0.2	6.55	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Rates: literature (reviewed in Leguerrier et al. 2003)	
	R/B	3.9		$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	Carnivores	=	50%			
bart	P/B	1.08	8.25	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		No specific R/B found Range of R/B bivalves taken
	R/B					
	Carnivores	=	58%			
bcoy	Commercial P/B	0.27	0.44	$g C g C^{-1} yr^{-1}$	Details given in Table 2b	Shell of dead oysters + commercial P: exported F + flesh of dead oysters Go to bPOC
	R/B	3.1	6.6	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	(F + M)/B	11.5 + 9%	51.6 + 18%	$g C g C^{-1} yr^{-1}$		
	Pred by bgas / commercial P	=	1%			
	Diet in the pelagic layer	\propto biomass (no selection)				
	Living particles sedimenting	=	70	$g C m^{-2} yr^{-1}$		In simulation B
General	GE	10%	60%		Vézina et al. (1997)	Bacteria, microfauna
	GE	10%	30%		Savenkoff et al. (2001)	Bmei, pmes, n c mac & nekton
	AE (all cpt except bac & mci)	50%	90%			

Appendix 3. Details on data and calculations concerning oysters. Values are given for Simulation B (16 % of mudflat area covered by oyster tables)

Abbrev.	Name	Value	Source
Biomass on oyster tables			
TW	Total weight	4.39 kg m ⁻²	} Le Moine (pers. comm.)
WW	Wet weight (tissues)	WW/TW = 0.12	
DW	Dry weight (tissues)	DW / WW = 0.15	Bernard (1974)
AFDW	Ash free dry weight (tissues)	AFDW / DW = 0.9	} Jean & Thouzeau (1995)
CW	Carbon weight (tissues)	CW / AFDW = 0.4	
SW	Shell total weight	SW = TW - WW	
OMSW	Shell organic matter weight	OMSW = 33 % (SW)	Razet et al. (1990)
CSW	Shell carbon weight	CSW = 3 % (OMSW) = 1 % (SW)	Pouvreau (pers. comm.)
Average Brouage square meter			
	Surface of oyster beds	2731 ha	} Le Moine (pers. comm.)
	Surface of MOB	17 000 ha	
SB	Shell average biomass	6.2 g C m ⁻²	
TB	Tissue average biomass	4.6 g C m ⁻²	
Feces production			
Fmin	Feces production minimum	0.01 g h ⁻¹ g DW ⁻¹	} Razet et al. (1990)
Fmax	Feces production maximum	0.045 g h ⁻¹ g DW ⁻¹	
FC%	Fraction of carbon in feces	4.72 %	
C Fmin	Feces production minimum , in C	11.5 g C yr ⁻¹ g C ⁻¹	
C Fmax	Feces production maximum , in C	51.7 g C yr ⁻¹ g C ⁻¹	
Commercial production			
P min	110 000 tons produces 30 000 tons	0.27 yr ⁻¹	} Bacher (1989)
P max	90 000 tons produces 40 000 tons	0.4 yr ⁻¹	
P/B	Average production rate	0.36 yr ⁻¹	
Pseudofeces production			
Fil	Filtration rate	4-7 l h ⁻¹ g DW ⁻¹	Smaal & Zurburg (1997)
[SES]	Seston concentration	0.025-0.17 g l ⁻¹	} Razet et al. (1990)
[SES] C%	Fraction of carbon in seston	4.03 %	
SRi	Specific rejection rate for seston concentration i	SR25 = 50 %; SR170 = 83 %	} Barillé et al. (1997)
<PSF>	Mean pseudofeces production	254.4 g C yr ⁻¹ g C ⁻¹	
Respiration			
R O ₂	Respiration rate (T: temperature)	R O ₂ = (-0.432 + 0.613 T ^{1.042}) DW ^{0.8}	Bougrier et al. (1995)
NRJ/O ₂	Conversion rate : energetic equivalent of O ₂	1 mg O ₂ = 1/0.7/20.08 J	Barillé et al. (1995)
Tmin	Temperature minimums per season (Winter-Spring-Summer-Autumn)	1 - 6 - 15 - 16 °C	} Blanchard et al. (1996)
Tmax	Temperature maximums per season (Winter-Spring-Summer-Autumn)	11 - 19 - 29 - 25 °C	
R J	Respiration rate (energetic value)	62 - 133 J yr ⁻¹ g DW ⁻¹	
C/NRJ	Conversion rate: energetic value of carbon	1 mg C = 55.67 J	
C Rmin	Respiration rate minimum	3.1 g C yr ⁻¹ g C ⁻¹	
C Rmax	Respiration rate maximum	6.6 g C yr ⁻¹ g C ⁻¹	
Mortality			
M min	Natural mortality rate minimum	9 % of the production	} Soletchnik et al. (1999)
M max	Natural mortality rate maximum	18 % of the production	

Appendix 4. Biomass variations due to oyster tables in the Eastern MOB mudflat. The macrofaunal biomass is reduced under oyster tables. The contributions of bivalves, gastropods, annelids and arthropods (given in parentheses) vary under the tables to the benefit of annelids and arthropods at the expense of the bivalves (Sauriau et al. 1989). The meiofaunal biomass is enhanced under oyster tables (Castel et al. 1989). The third column gives the weighted average: (1 - % area in culture) × biomass outside oyster tables + % area in culture × biomass under oyster tables. These data were used to calculate the biomasses under oyster tables from the knowledge of the biomasses outside them

Biomass (g C m ⁻²)	Outside oyster tables	Under oyster tables	Mean m ² with 16 % oyster tables (Simulation B)
Meiofauna:	0.44	1.61	0.62
Total macrofauna:	1.9	0.424	1.66
Bivalves	1.11 (58 %)	0.111 (26 %)	0.95 (57 %)
Annelids	0.39 (20 %)	0.199 (47 %)	0.36 (21.5 %)
Gastropods	0.32 (17 %)	0.067 (16 %)	0.28 (17 %)
Arthropods	0.08 (4 %)	0.047 (11 %)	0.07 (4.5 %)

LITERATURE CITED

- Anderson TR, Ducklow HW (2001) Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquat Microb Ecol* 26:37–49
- Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat Living Resour* 48:199–214 (in French with English abstract)
- Baines SB, Pace ML (1991) The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: patterns across marine and freshwater systems. *Limnol Oceanogr* 36:1078–1090
- Barillé L, Heral M, Barillé-Boyer AL (1997) Application d'un modèle écophysologique à l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat Living Resour* 10(1):31–48 (in French with English abstract)
- Bernard FR (1974) Annual biodeposition and gross energy budget of mature Pacific oysters, *Crassostrea gigas*. *J Fish Res Board Can* 31:185–190
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P, Mornet F (1996) Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Mar Ecol Prog Ser* 134:309–313
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *J Phycol* 33:723–728
- Bougrier S, Geairon P, Deslous-Paoli JM, Bacher C, Jonquières G (1995) Allometric relationships and effects of temperature on clearance and oxygen consumption rates of *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture* 134:143–154
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I, Garcia M (1989) Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuar Coast Shelf Sci* 28:71–85
- Garet MJ (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments côtiers. Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques bactériennes. Thèse de doctorat, Université de Bordeaux II
- Giere O (1993) Meiobenthology, the microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin
- Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P and 5 others (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay (France). *Mar Ecol Prog Ser* 166:131–141
- Jean F, Thouzeau G (1995) Estimation des variables d'état d'un modèle de réseau trophique benthique en rade de Brest. *CR Acad Sci Paris* 318:145–154
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau PG, Le Moine O, Bacher C (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Mar Ecol Prog Ser* 246:17–37
- Ménesguen A, Hoch T (1997) Modelling the biogeochemical cycles of elements limiting primary production in the English Channel. I. Role of thermohaline stratification. *Mar Ecol Prog Ser* 146:173–188
- Newell RC, Linley EAS (1984) Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton: estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. *Mar Ecol Prog Ser* 16:105–119
- Pienkowski MW, Ferns PN, Davidson NC, Worrall DH (1984) Balancing the budget: measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. In: Evans PR, Gross Custard JD, Hales WG (eds) *Coastal waders and wildfowl in winter*, Cambridge University Press, Cambridge, p 30–54
- Razet D, Héral M, Prou J, Legrand J, Sornin JM (1990) Variations des productions de biodépôts (féces et pseudoféces) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: baie de Marennes-Oléron. *Halietis* 10:143–161 (in French with English abstract)
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol Acta* 12:193–204
- Sautour B, Castel J (1993) Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanol Acta* 16:279–290
- Savenkoff C, Vézina AF, Smith PC, Han G (2001) Summer transports of nutrients in the gulf of St. Lawrence estimated by inverse modelling. *Estuar Coast Shelf Sci* 52:565–587
- Smaal A, Zurburg W (1997) The uptake and release of suspended and dissolved material by oysters and mussels in Marennes-Oléron Bay. *Aquat Living Resour* 10:23–30
- Soletchnik P, Le Moine O, Fauray N, Razet D, Geairon P, Goulletquer P (1999) Summer mortality of the oyster in the Bay Marennes-Oléron: spatial variability of environment and biology using a geographical information system (GIS). *Aquat Living Resour* 12:131–143
- Triplet P, Sueur F, Fagot C, Oget E, Desprez M (1999) Réponses de l'huître-pie *Haematopus ostralegus* à une diminution de sa ressource alimentaire principale en baie de Somme : la coque *Cerastoderma edule*. *Alauda* 67:145–153
- Turpie JK, Hockey PAR (1996) Foraging ecology and seasonal energy budgets of estuarine grey plovers *Pluvialis squatarola* and whimbrels *Numenius phaeopus* at the southern tip of Africa. *Ardea* 84:57–74
- Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best estimates using inverse methods. *Mar Ecol Prog Ser* 42:269–287
- Vézina AF, Alain F, Demers S, Laurion I, Sime-Ngando T, Junipers SK, Devine L (1997) Carbon flows through the microbial food web of first year ice in Resolute Passage (Canadian High Arctic). *J Mar Syst* 11(1/2):173–189

Modeling the impact of oyster culture on a mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France)

Delphine Leguerrier¹, Nathalie Niquil^{1,*}, Aurélie Petiau¹, Alain Bodoy²

¹Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, FRE-CNRS 2727, Université de la Rochelle, Pôle Sciences et Technologie, av. Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France

²Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA / Unité Mixte de Recherche 10, CNRS-IFREMER), BP 5, 17137 L'Houmeau, France

ABSTRACT: We used a carbon-based food web model to investigate the effects of oyster cultivation on the ecosystem of an intertidal mudflat. A previously published food web model of a mudflat in Marennes-Oléron Bay, France, was updated with revised parameters, and a realistic surface area and density of existing oyster cultures on the mudflat. We developed 2 hypothetical scenarios to estimate the impact of oyster cultivation on the food web structure of the ecosystem: one with no oysters, the other with a doubled area devoted to cultivated oysters in the bay. Oysters are direct trophic competitors of other filter feeders, and their presence modifies benthic–pelagic coupling by forcing a shift from pelagic consumers to benthic consumers. Increasing the surface area of cultivated oysters caused secondary production to increase, providing food for top predators (in particular juvenile nekton), reinforcing the nursery role of the mudflat in the ecosystem, and altering the species composition available to the top predators.

KEY WORDS: Carbon flux · Inverse analysis · Food web · Network analysis · Bivalve culture

Resale or republication not permitted without written consent of the publisher

INTRODUCTION

The impact of human activity on the functioning of coastal and estuarine ecosystems is central to modern ecology studies (French 1997). Humans impact ecosystems in numerous ways, e.g. by habitat transformation, introduction of organisms, resource depletion, or food web modifications (Botsford et al. 1997). Thus, humans must be considered a component of ecosystems (Boydén 1993), in which they frequently act as predators (Castilla 1999, de Boer & Prins 2002). In studies of exploited marine resources, e.g. the effect of oyster cultivation on the functioning of marine coastal environments, various tools have been used, e.g. the assessment of the carrying capacity of the ecosystem in terms of sustainable marketable production (Héral et al. 1986, Héral 1991, Dame 1996, Bacher et al. 1998).

Some 60 mollusc species are consumed in France, 10 of which are grown commercially. Of the total grounds leased in France for the culture of molluscs (20 000 ha),

72% is for the culture of the oyster *Crassostrea gigas* (Gouletquer & Héral 1997). The Marennes-Oléron Basin (MOB) on the Atlantic coast of France is the major European site for oyster culture and produces 30 000 to 45 000 t of oysters per year (Héral et al. 1989, Bacher et al. 1998). MOB is also one of the few ecosystems in which oysters have, on 2 occasions, been overstocked (Dame & Prins 1998), leading to poor growth, and high mortality (Héral et al. 1989).

Oyster farming impacts the mudflat ecosystem both biologically and mechanically. Biological mechanisms include the oysters' food uptake and release of dissolved material into the water column, competition with indigenous species (Sauriau et al. 1989), depletion of the plankton in the water column (Dame & Prins 1998, Gangnery et al. 2001), and enhancement of phytoplankton productivity through nutrient replenishment (Ball et al. 1997). Mechanical impact occurs by production and deposition of pseudofeces, and the modification of current patterns by oyster racks in the

*Corresponding author. Email: nniquil@univ-lr.fr

cultivation areas (Nugues et al. 1996), which enhance the accumulation of organic biodeposits (Escaravage et al. 1989).

The present study evaluates the impact of oyster cultivation on the functioning of an intertidal mudflat food web. Our goal was to evaluate energy/mass flows on the community scale. Many models can be used to achieve this, e.g. predator–prey (Wiegert 1981, in Héral 1991) or input–output flow (Dame & Patten 1981) models. However, in the modeling of any system, it is important to choose a level of complexity compatible with the available data (Dame & Patten 1981). Predator–prey models require sufficient time-series data and a precise knowledge of the interactions between the various compartments, information that is often incomplete or unavailable for a number of compartments. Inverse analysis (Vézina & Platt 1988) may compensate for inadequate data sets. Its principal advantage is the instantaneous evaluation of trophic exchanges between the various components of an ecosystem, thereby integrating all the existing knowledge on the ecosystem (Vézina & Platt 1988).

We have added recent data from the mudflat ecosystem along the eastern side of the MOB into a previous model of the mudflat created by the inverse analysis method (Leguerrier et al. 2003). As 16% of the MOB area is devoted to oyster culture (O. Lemoine pers. comm.), we used this percent as a basis for constructing a mudflat food web representative of the present-day situation in the MOB. We constructed 2 hypothetical scenarios: one representing a system with no oyster cultivation, the second assuming a system with twice the actual area of oyster cultivation at the same oyster density per m². The results of the 3 scenarios ('no oysters', 'realistic', and 'doubled cultivation') were compared to determine the role of oyster cultivation in the functioning of the MOB mudflat ecosystem.

MATERIALS AND METHODS

Study site. The Marennes-Oléron Bay (Fig. 1), situated between the French Atlantic coast and Oléron Island, covers 116 km², of which 18 km² are used for oyster culture (O. Lemoine pers. comm.). It is a macrotidal system, with a tidal range of up to 6 m during spring tides. Residual currents from inputs from the Charente River (Ravail et al. 1988, Soletchnik et al. 1998) and the Gironde River (Dechambenoy et al. 1977) flow from north to south (Bacher 1989). The MOB contains various types of habitats, including rocky shores and mudflats. The eastern mudflat covers a total area of 40 km² (Gouleau et al. 2000) (Fig. 1). It has a relatively flat bottom (slope 1:1000) and a very large tidal area covered with prominent surface struc-

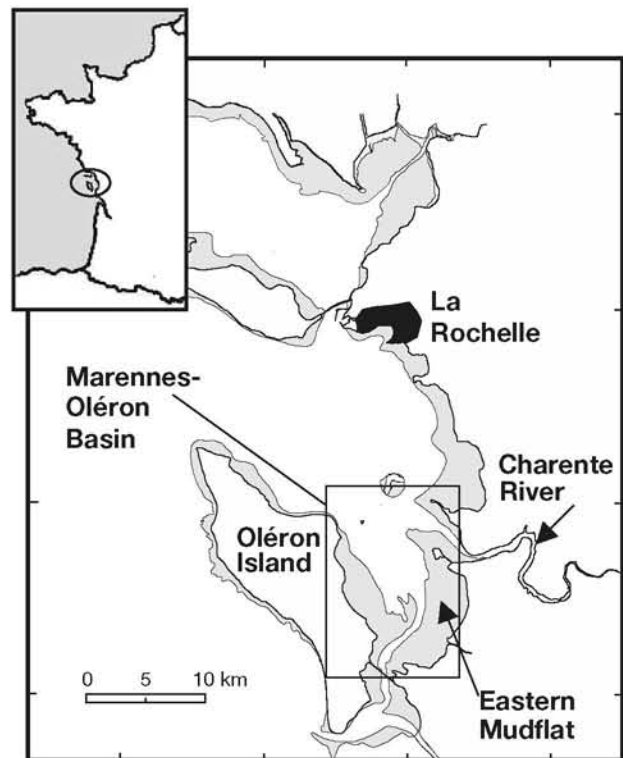


Fig. 1. Study site: Marennes-Oléron Bay, west coast of France. The intertidal mudflats are situated on the eastern side of the bay

tures described as 'ridges and runnels' by Gouleau et al. (2000). Current speeds can vary from 0.2 to 0.6 m s⁻¹ (Bassoullet et al. 2000, Le Hir et al. 2000). Half of the lower part of this intertidal zone is covered by oysters from an abandoned oyster farm; the other half is still being used for oyster culture.

In MOB, oysters are grown on trestle tables. The oysters are grown in sacks of plastic netting that are secured horizontally to the frames (i.e. the sacks of oysters become the 'table top') 0.5 m above the ground (Gouletquer & Héral 1997).

Inverse analysis and application. Inverse analysis method: Inverse methods were developed to solve the problem of the lack of available data when modeling various systems (Parker 1942). In food web modeling, the number of known parameters is generally far less than the number of unknown parameters. Inverse analysis, as developed by Vézina & Platt (1988), seeks to include all existing knowledge about a system in order to achieve the best estimates of food web fluxes. The method requires that the compartments and the possible fluxes linking them be defined (in an *a priori* or conceptual model). Simple mass-balance rules are translated into equations so that the system is in steady state. All available data for the known ecosystem and biological parameters are expressed as linear con-

Table 1. Compartments of the trophic network. The name of each compartment and its respective habitat (B: benthic or P: pelagic) is listed on the left. Non-living compartments are indicated by grey shading

Habitat	Compartment name	Description	Biomass (gC m ⁻²)	Abbreviation	
B	Microphytobenthos	Benthic primary producers	3.13	bphy	
	Benthic bacteria	Free or attached bacteria	0.71	bbac	
	Benthic microfauna	Size range 5 to 100 µm	Unknown	bmic	
	Benthic meiofauna	Size range 100 µm to 1 mm	0.44	bmei	
	Bivalves	Non-cultivated macrofauna (size > 1 mm) classified according to their taxonomic group	1.11	bbiv	
	Gastropods		0.32	bgas	
	Annelids		0.39	bann	
	Arthropods		0.08	bart	
	Cultivated oysters	Biomass of shell (57.6 %) + tissue (42.4 %) on oyster racks (200 oysters m ⁻²)	67.08	bcoy	
		Benthic particulate organic carbon	Unknown	bpoc	
	Benthic dissolved organic carbon	Unknown	bdoc		
P	Phytoplankton	Phytoplankton, resuspended microphytobenthos, autotrophic protists	1.61	pphy	
	Pelagic bacteria	Free or attached bacteria	0.012	pbac	
	Microzooplankton	Heterotrophic flagellates, dinoflagellates, ciliates <100 µm ; metazoa <100 µm	Unknown	pmic	
	Mesozooplankton	Heterotrophic plankton 100 µm–5 mm	0.073	pmes	
	Juvenile nekton	Mainly juvenile soles (carnivorous)	Unknown	pjuv	
	Adult nekton	Mainly adult mullets (benthic feeders)	Unknown	pnek	
		Pelagic particulate organic carbon	11.86	ppoc	
		Pelagic dissolved organic carbon	Unknown	pdoc	
		Birds	Shorebirds + common shellduck	0.0016	bird

straints on the flows or combinations of flows with minimal and maximal values. These may include biomass—which, along with production/biomass (P/B), respiration/biomass (R/B), or other flux/biomass (F/B) values, leads to equations on fluxes—and growth and assimilation efficiencies, or biological rates; these data may be determined in the field or taken from the literature. Application of constraints reduces the possible solutions but does not result in a unique solution. To arrive at 1 solution (the solution vector), the inverse technique uses the principle of parsimony in that the least-square solution (that with the smallest Euclidian norm) is the ‘best’ solution.

Mudflat model: In Leguerrier et al. (2003), we constructed a carbon-based food web for an average square meter in an average year in the eastern mudflat. The *a priori* model was composed of 16 compartments: 2 non-living (benthic and suspended detritus) and 14 living (Table 1). The present study is based on a modified version of this model for the simulations of the 3 scenarios.

Adaptation of the *a priori* model: The *a priori* model was derived from a previous model (Leguerrier et al. 2003) with the following modifications: The treatment of recycling mechanisms was improved by dividing benthic and pelagic detritus into particulate and dissolved organic carbon compartments (POC and DOC). Macrofauna were sorted into their respective taxo-

nomic groups (bivalves, annelids [mainly polychaetes], arthropods, and gastropods). The composition of their diets was also defined by constraints on their ingestion flows to share them out between their favourite items. Experiments have shown that, despite their small size, bacteria constitute a food source for bivalves (Amouroux 1986, Prieur et al. 1990), but they result in a lower assimilation efficiency (McHenry & Birkbeck 1985 in Prieur et al. 1990, Amouroux 1986), and thus their ingestion by macrofauna has been included in the conceptual food web model. Benthic microfauna were added to properly characterize the exchanges with microzooplankton, which is deposited with the pseudofeces. Nekton were divided into juveniles – mainly carnivorous fishes such as juvenile sea bass *Dicentrarchus labrax* (Laffaille et al. 2000) and flatfish *Solea solea* (Lagardère 1987)—and adults—principally adult mullets *Liza ramada*, which are benthic grazers (P. Richard & X. Fizzala pers. comm.). Details on the macrofauna groups are given in Appendix 1¹.

Some general assumptions about biological rates, based on data from recent studies, were incorporated into the model, and new boundaries (constraints) were added because of the modifications made to the *a priori* model (see Appendix 2¹). The new biological para-

¹Available as MEPS Supplementary Material at: www.int-res.com/journals/suppl/leguerrier_appendices.pdf

meters used were: (1) An estimated ratio of 5 for egestion/excretion of mesozooplankton (Anderson & Ducklow 2001), which was applied to any organism >1 mm. (2) For DOC excretion of microorganisms, we assumed 10% of their ingestion as lower limit and 100% of their respiration as upper limit (Vézina & Platt 1988). (3) DOC excretion of primary producers was taken from Vézina & Platt (1988). (4) Growth and assimilation efficiencies were derived from data of Savenkoff et al. (2001). (5) Data on pelagic bacteria were refined with countings from Héral & Prou (1980). Additional data on the biology of oysters in MOB were also included (Appendix 3¹).

Oyster cultivation: Oysters can absorb dissolved molecules such as amino acids, carbohydrates and fatty acids, and they can filter particulate matter through their gills. Filtered particles are usually between 5 and 100 μ in diameter (Dupuy et al. 1999), and consist of bacteria attached to detritus ('attached bacteria'), detritus, 'phytoplankton' (including suspended microphytobenthos) and microzooplankton (Le Gall et al. 1997). We assumed that oyster consumption of the 3 live compartments was non-selective, and thus consumption was proportional to the compartments' biomass in the water column. However, the oysters were assumed to ingest live carbon preferentially over detritus (Pastoureaud et al. 1996, Lefebvre et al. 2000).

Since respiration increases with temperature, the range of the respiration rate was calculated according to the minimum and maximum temperatures observed each season in MOB (Blanchard et al. 1996, 1997).

In situ oyster mortalities are common at MOB each year (Soletchnik et al. 1999). The shells of dead oysters represent unusable carbon, whether they are physically removed from the trestle tables or become buried in the sediments; therefore, shell carbon was added to the export term. The soft tissues of dead oysters decompose completely, and these were therefore added to the feces in the flux to the benthic carbon.

The fate of feces differed from that of pseudofeces (PSF). Feces are decomposed by digestion and were thus assigned to the detrital pool. Conversely, PSF are assumed not to have been digested, as active primary production has been measured in sampled PSF (Barillé & Cognie 2000). As it is surrounded with mucus, the living part of PSF (microalgae, bacteria, microfauna) may be less available or have a less activity than 'free' material. For example, dead or moribund crustaceans surrounded with mucus are found in mussel PSF (Davenport et al. 2000). In the present model, both phytoplankton and bacteria were considered alive and active in PSF. Also, although PSF particles sink, they are easily resuspended in the water column (Razet et al. 1990, Pastoureaud et al. 1996) by the

strong tidal currents on the mudflats (Bassoullet et al. 2000, Le Hir et al. 2000). As no data were available to quantify *in situ* sedimentation and resuspension under the oyster tables, PSF sedimentation was arbitrarily set at 50% of the total PSF, and the remainder was considered to return unchanged to the water column. The composition of organic material in PSF was identical to that of organic seston (Barillé & Cognie 2000). Thus, PSF were represented as fluxes from the pelagic live compartments to the corresponding benthic compartments (phytoplankton to microphytobenthos, microzooplankton to benthic microfauna, and pelagic bacteria to benthic ones), bypassing the oyster compartment.

Sedimentation of POC from PSF is not a trophic flux and was not included in the inverse analysis because too few data were available to calculate the natural sedimentation of POC (which cannot be distinguished from the PSF in the inverse analysis calculation). This decision was reinforced by the results of the sensitivity analyses (see 'Results of the sensitivity analyses'). As the aim of the study was to estimate the impact of oysters on trophic fluxes, we chose to focus on biological, rather than physical, fluxes. Since its components have not been digested, PSF sedimentation can be considered a physical flux. As its live component has a direct impact on biological fluxes, this was taken into account in the inverse analysis calculation.

Simulations: In the following, Simulation A refers to the 'no oysters' model, Simulation B to the Simulation with 16% of the area covered by oyster cultivation (present situation), and Simulation C to the Simulation with twice the present cultivation (32% of the area). The 'no oysters' simulation (A) is a hypothetical model, in which the benthic community occupying the surfaces of the oyster tables has been replaced by the community outside the tables. The macrofauna and meiofauna biomass underneath and surrounding the oyster tables was inferred from the data of Sauriau et al. (1989) and Castel et al. (1989) (Appendix 4¹). To our knowledge, there is no data in the literature on other benthic compartments (microphytobenthos, microfauna, bacteria) underneath and surrounding the oyster tables, so we used the same production rates in all the simulations.

Each simulation was based on a weighted average of the oyster, macrofauna and meiofauna biomass. The linked constraints are adapted to those changes, maintaining the ranges of productivity, respiratory, and other rates.

Network analysis. Network analysis indices synthesize the main characteristics of a network. We used the Netwrk 4.2[®] Program (Ulanowicz 2002: Robert Ulanowicz homepage: <http://cbl.umces.edu/~ulan/>; link to download program:

umces.edu/~ulan/ntwk/network.htm) to calculate indices for the network obtained by inverse analysis. The individual activity (or throughput, A_i) of a compartment (i) is the total material passing through this compartment. Since the system is in equilibrium, A_i represents the sum of all inputs to, or the sum of all exports from, the compartment in question. The total system throughput (TST) is the sum of all fluxes in the system (Hannon 1973, Baird & Ulanowicz 1989, Ulanowicz 1997), and is an indicator of the biocenosis activity that is used to normalize most of the indices discussed below.

The cycling coefficient (Cc_i) of each compartment (i) represents the fraction of its activity that returns to the specific compartment due to cycling within the whole system. The cycling activity (Ac_i) of a compartment (i) equals the cycling coefficient multiplied by its activity A_i , and represents the total amount of material that cycles through the compartment. The Finn Cycling Index (FCI) (Finn 1976, Baird & Ulanowicz 1989) is the sum of all those cycling activities (total system cycling throughput) normalised by the TST. It represents the proportion of the carbon fluxes involved in cycling for the whole system.

Sensitivity analyses. The result of Simulation B was used as the reference for the sensitivity analyses. We tested individually the following inputs: (1) primary production; (2) nekton consumption; (3) pelagic bacterial biomass; (4) pelagic microzooplankton biomass; (5) macrofauna distribution by taxonomic group; and (6) all the data related to cultivated oysters. We tested the inputs of the simulation individually. For each tested datum, a constraint was changed from Simulation B. A new value was assigned to the datum, imposing a value to the constraint successively from the minimum to the maximum (or further in the case of nekton grazing, where we removed the constraints). Then, an inverse analysis was run with the new set of equations and constraints. Finally, the result of this simulation was compared to the unaltered Simulation B. This comparison highlighted which fluxes were the most strongly linked to the input datum tested and how they were correlated to the values tested. We then assessed (1) the robustness of our conclusions, (2) the impact of some fluxes on the system behaviour, and (3) poorly constrained results that may require further investigation in the ecosystem.

RESULTS

Inverse solution for Models A, B, and C are given in Table 2. The fluxes for Simulation B are represented in Fig. 2.

Food web simulations

The total inputs of matter to the system increased from Simulation A through C. While the microphytobenthic production value did not change, the relative contribution of this compartment decreased from 59 % of the total inputs in Simulation A to 56 % in Simulation B and 50 % in Simulation C. The contribution of phytoplankton remained around 17 %. Inputs showing the greatest relative changes were pelagic particulate carbon (+45 % from Simulation A to B) and phytoplankton and particulate carbon inputs (+25 % from Simulation B to C).

Total outputs from the system were mainly dissipative (through respiration pathways). They were more than 96 % of the total in each of the 3 models. Total respiration was mostly attributed to benthic bacteria (>50 % of the total).

From Simulation A to Simulation B (introduction of oysters), 28 % of the 174 fluxes decreased (e.g. micro- and mesozooplankton-related fluxes), 36 % increased (e.g. consumption of primary producers deposited as PSF), and 37 % remained the same. Some fluxes disappeared (e.g. export of phytoplankton from the system, ingestion of phytoplankton by adult and juvenile nekton, of mesozooplankton by adult nekton, and of annelids by birds). Other fluxes appeared in Simulation B that were initially zero in Simulation A (e.g. grazing of microphytobenthos by annelids and arthropods, predation of nektonic juveniles on benthic microfauna, benthic microfauna and bivalve POC consumption, and resuspension of benthic POC).

From Simulation B to Simulation C (increase in the surface devoted to oyster culture), fluxes that disappeared included consumption of benthic bacteria by annelids and arthropods. No new fluxes appeared. The export of nekton increased.

Figs. 3, 4 & 5 show the contribution of each compartment to the diets of macrofauna, oysters and nekton in Simulations A, B and C. As the surface area of oyster culture was increased in the simulations, the total consumption of bivalves and arthropods decreased due to their reduced biomass, whereas consumption by nekton increased. The diets of nekton and bivalves contained less planktonic and more benthic material.

Indices of network analysis

The TST increased from 2.3 kgC m⁻² yr⁻² in Simulation A, to 2.5 kgC m⁻² yr⁻² and 2.9 kgC m⁻² yr⁻² in Simulations B and C, respectively. The FCI varied slightly: it increased from 37 % (A) to 40 % (B) and 41 % (C).

The activities (A_i) of benthic bacteria and DOC were the same in the 3 simulations, and also remained the

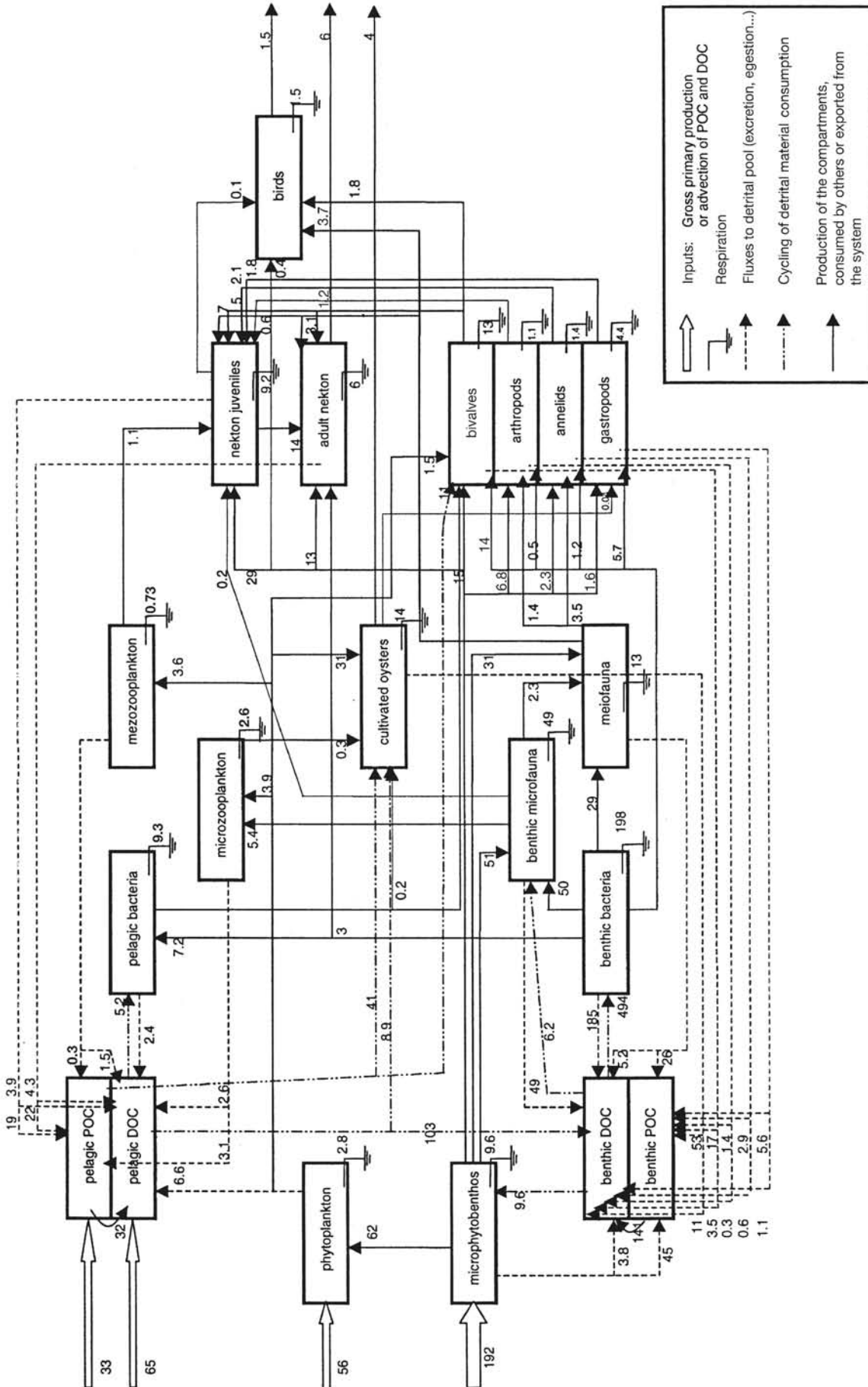


Fig. 2. Food web model, for an average square meter over an average year, of an intertidal mudflat with 16% of the area devoted to oyster cultivation on tables. Fluxes are given in $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, between the 20 compartments. Dashed lines represent the flows linked to detrital carbon

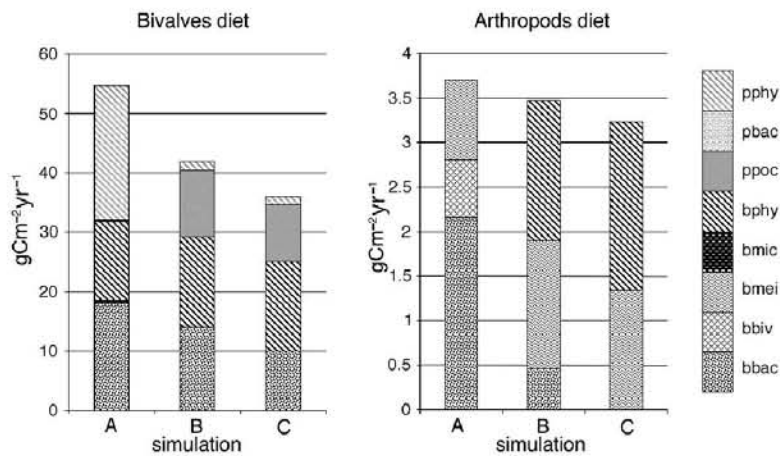


Fig. 3. Bivalve and arthropod diets in Simulations A (without oyster cultivation), B (with 16% of area devoted to oyster cultivation) and C (with a doubled population of oysters). Food ingestion is given in $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$

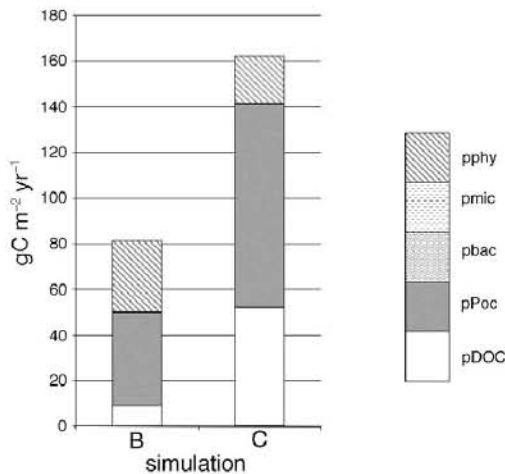


Fig. 4. Oysters' diet in Simulations B and C

most important ones in the system. The introduction and intensification of oyster cultivation changed the order of compartments according to their activities (A_i) (Fig. 6). Most activities increased, except for the activities of benthic non-cultivated macrofauna and mesozooplankton, where production approached its maximum limit in Simulation A, and stayed at its lower limit in Simulations B and C. Pelagic DOC and microzooplankton activities decreased from Simulation A to Simulation B and increased from Simulation B to Simulation C.

The total benthic activity (sum of the fluxes linking benthic compartments, e.g. consumption by deposit feeders) increased with the cultivated surface area, while the total pelagic activity (sum of the fluxes

linking pelagic compartments, e.g. zooplankton grazing on phytoplankton) was slightly lower (Fig. 7). In Simulation A, transfers from the pelagic to the benthic layer were more important than transfers from the benthic to the pelagic layer, but the situation was reversed after the introduction of oysters (Simulations B and C). Exchange between the benthic and pelagic sectors is due to resuspension and deposition processes (e.g. the resuspension of microphytobenthos), and consumption of the pelagic component by benthic organisms (e.g. by filter feeders) and viceversa (e.g. mullets grazing on microphytobenthos).

Sensitivity analyses

Sensitivity analyses were conducted on microphytobenthic and phytoplanktonic production. Microphytobenthos net primary production was raised from the minimal boundary ($188 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, reached in the inverse analysis result) to the maximal boundary ($306 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$), and similarly phytoplankton net production was raised from 46 to $60 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. The results showed that microphytobenthos production had a higher impact on the system. New export fluxes appeared when microphytobenthos production increased, whereas an increase in phytoplankton production only increased its own export. Each of these primary productions influenced bivalve diet and predation of nektonic juveniles on benthic microfauna.

Adult nekton grazing was tested too. It has been imposed its minimal value ($3 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$), and the constraint has been removed. In the second case, the result

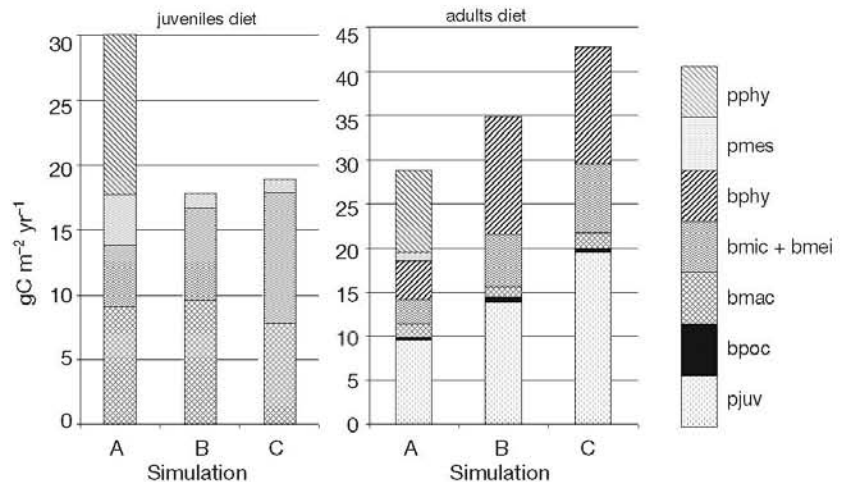


Fig. 5. Juvenile and adult nekton diets in simulations A (without oyster cultivation), B (with 16% of area devoted to oyster cultivation), and C (with a doubled population of oysters). Food ingestion is given in $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$

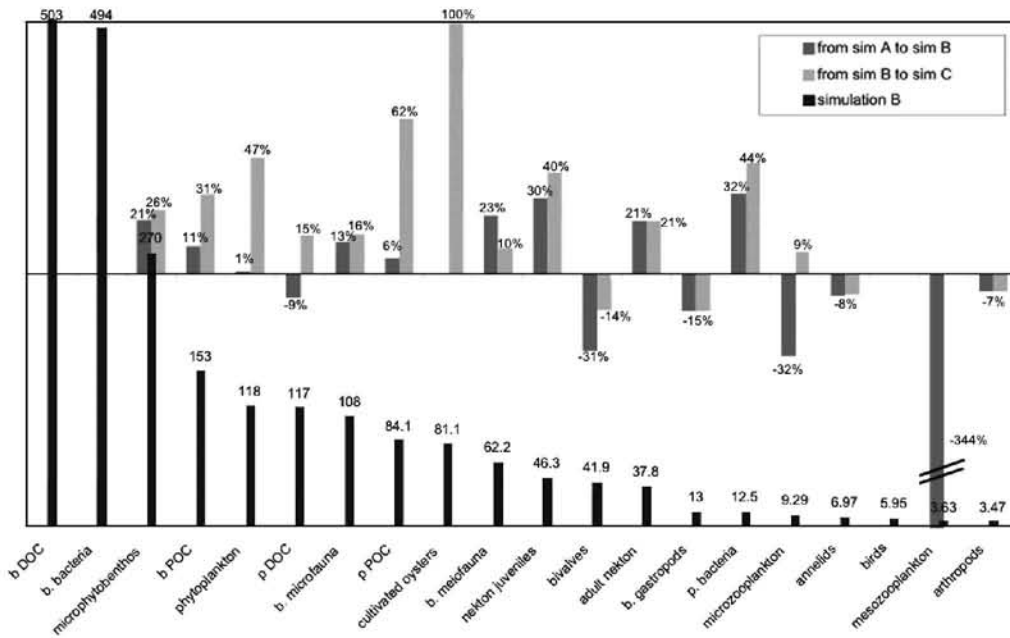


Fig. 6. Compartment activities, in $\text{gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$. Compartments are classified by decreasing activity in Simulation (sim) B (16% of area devoted to oyster cultivation, black histograms). The dark and light grey histograms represent the variation of activity of each compartment between sim A (without oysters) and sim B, and between sim B and sim C (with a doubled population of oysters), respectively. b: benthic; p: pelagic

for this flux was $19.6 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, which is 48% higher than in Simulation B ($12 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$, the maximal boundary). It influenced all nekton, benthic macrofauna and meiofauna diets. This compartment is poorly understood and must be studied further. The mathematical result of $19.6 \text{ gC m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ should be realistic.

Meiofauna biomass was also tested: it was not enhanced under the oyster tables, more predation

occurred within the macrofauna compartment and the consumption of microfauna and bacteria increased. Nekton, birds, and juveniles consumed less meiofauna and macrofauna under these conditions. This showed that the meiofauna enhancement by the oyster cultures played a key role in carbon transfer.

The uncertainties of fluxes linked to the oyster data were tested. Respiration, feces, production and mortal-

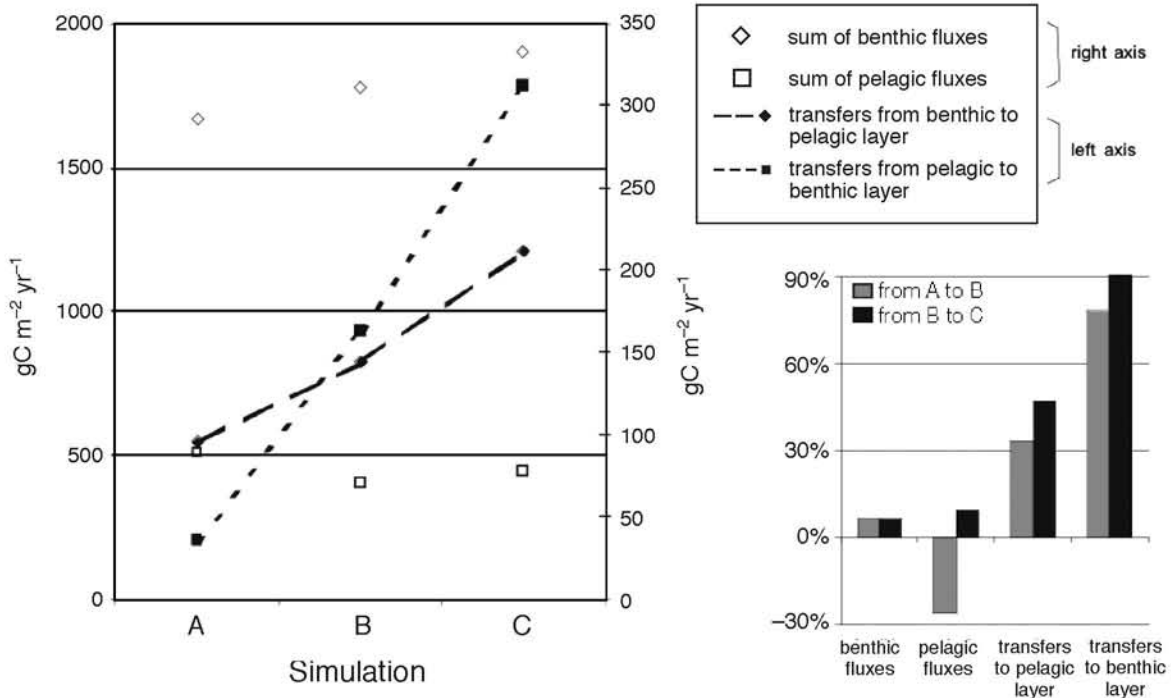


Fig. 7. Evolution of benthic and pelagic fluxes and exchanges. Left: total carbon fluxes transferred between or exchanged within the pelagic and benthic layers. Right: relative variations of those quantities

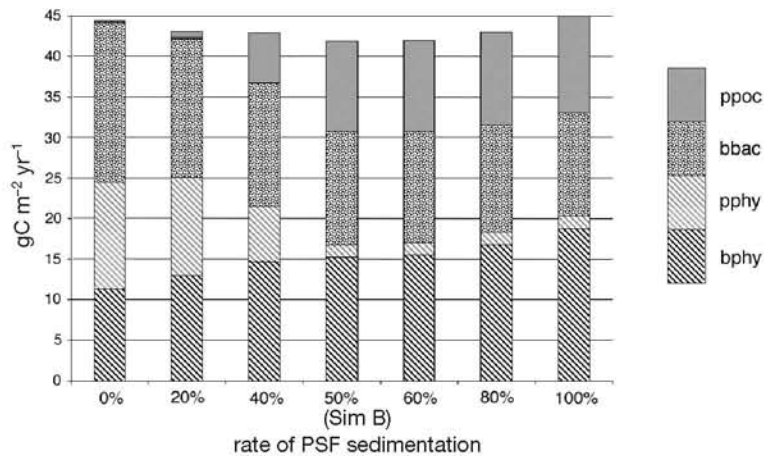


Fig. 8. Result of the sensitivity analysis: effect of the fraction of pseudo feces (PSF) sedimenting on bivalves' diet. The fraction was raised from 0 to 100% of total living PSF, the mean value (50%) being the one imposed for Simulation B

ity rates have been imposed successively their minimal or maximal possible values (the bounds of the constraints), and intermediate values.

Increased or decreased oyster production (by imposing a P/B of $\pm 24\%$ of the imposed mean value) led to variations of less than 10%. The consumption of microfauna by nekton juveniles was most affected, and was inversely correlated with the oyster production rate. The mortality was set to its minimal value in the result of inverse analysis (8%). We have imposed a raise to its upper limit: 18% of oyster production. In general, doubling the mortality rate led to a less than 1% variation in flows, except for the 8% increase in the consumption of benthic macrofauna by juvenile nekton and the 2% increase of DOC assimilation by oysters. Hence, although an increase in the amount of oysters should diminish their production and increase their mortality rate (Héral et al. 1986, Fréchette et al. 1996), we maintained oyster mortality between the same limits in both Simulations B and C.

The egestion and respiration fluxes reached their minima in the result of inverse analysis. Their maximal values were progressively imposed in the sensitivity analyses. Apart from the flows directly linked to oysters, the most impacted flows were: juvenile nekton consumption of benthic microfauna, resuspension of POC, ingestion of bacteria by arthropods, and consumption of bivalves by adult nekton. The microfauna compartments (benthic and pelagic), poorly known and hence poorly constrained, were the most easily impacted. Additional data on these compartments would greatly improve the model.

Sensitivity analyses were also conducted on the sedimentation rate of PSF (i.e. PSF production). The rate

was varied from 0% (no PSF production/sedimentation) to 100% (all production sedimented, or elevated PSF production). PSF production/resuspension had an impact on benthic macrofaunal diets and on the total consumption or production rates of bivalves. Fig. 8 shows the variations of bivalve consumption and diet at increased PSF sedimentation rate. Increase in PSF production reduced the fraction of bacteria and phytoplankton consumed by macrofauna, and increased consumption of microphytobenthos. Under these conditions, bivalves consumed no benthic POC (bPOC), less phytoplankton and more pelagic POC (pPOC), in addition to the microphytobenthos.

A new simulation including the sedimentation of pPOC due to PSF was run: since POC constitutes 88% of the PSF, we imposed a value of $509 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ for pPOC-bPOC. The result, compared with the result of Simulation B (results not presented here) was that (1) benthic grazing on microphytobenthos was reduced (-39% on average) to the benefit of detritus consumption in the benthic layer (bPOC consumption increased 50), (2) resuspension of bPOC increased (38% of the sedimented POC was resuspended), (3) less detritus was produced by live organisms (-41% on average), and (4) the other affected fluxes were linked to poorly known compartments, such as benthic microfauna, the production of which increased. The inverse analysis method (and in particular the parsimony principle: Leguerrier et al. 2003) forced a redistribution of bPOC throughout the food web. Instead of simply an increase of accumulation in the benthic layer, organisms that are supposed to select qualitative food seem to ingest more detritus. Further study of the actual flux of sedimented POC, accumulation of bPOC after consumption by organisms, and bPOC integration into the microbial loop will be required to model this flux. The addition of such a physical flow strongly impacts the trophic web, but only through a mathematical bias.

DISCUSSION

General properties of the ecosystem (Simulation B)

Simulation B synthesised the current state of knowledge about the eastern mudflat of the Marennes-Oléron Basin. Differences between the current and the earlier version of the model (Leguerrier et al. 2003) increased the TST. This is partly linked to the different level of aggregation (Kay et al. 1989), but can also be due to enhanced recycling, as shown by the high FCI value (Ulanowicz 1997). The FCI attained 40%

(whereas it was 21% in the former model), because oyster PSF and assimilation of DOC by many organisms were taken into account. Baird et al. (1991) and Monaco & Ulanowicz (1997) found similar or lower values in other estuaries or bays (48% in Narragansett Bay, 44% in Swarctops Estuary, 37% in Delaware Bay, 30% in Chesapeake Bay, 28% in the Ems Estuary, and 23% in the Baltic Sea).

Microphytobenthic production was the most important carbon input and had the strongest impact on the functioning of the system. Imports of both DOC and POC were observed; as these were not constrained, they were also considered non-limiting. DOC and POC could enter the system via pelagic imports, demonstrating the system's demand for extra carbon. Microphytobenthic production is a key process for benthic pelagic coupling in the Marennes-Oléron mudflat system (Guarini et al. in press). Resuspended microphytobenthos organisms are food to many filter feeders, such as cockles and oysters (Swanberg 1991, Riera & Richard 1996, Urrutia et al. 1996, Riera 1998, Cognie et al. 2001), while phytoplankton production is limited by high turbidity in the water column (Cloern 1987).

Meiofauna was an important compartment in the system. Meiofaunal activity ($62.2 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$) was comparable to the total activity of macrofauna ($65.34 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$), although meiofauna biomass was 3 times lower. Hence, meiofauna had a P/B ratio of 30 yr^{-1} , whereas the macrofauna P/B ratio was 7.8 yr^{-1} , which is consistent with observations from other tidal flats (Kuipers et al. 1981 in Giere 1993). According to Schmid-Araya et al. (2002), the meiofauna also has a key position in the food web, as it increases the complexity of the web and represents an important intermediate step in trophic patterns.

The non-dissipative exports of the system in Simulation B were largely due to the export of carbon to the nekton (52%) and birds (13%), as well as to oyster production (35%). Nekton production was reduced in the present model (using an estimate of consumption by mullet, P. Richard pers. comm.), and accounted for the lowered total production of the system ($11.5 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$, instead of $51 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ in the Leguerrier 2003 model). However, nekton production remained an important export from the system, suggesting that fishes exert important pressure on the ecosystem. Fishes also export matter from salt marshes to marine waters (Lafaille et al. 1998, Lefeuvre et al. 1999), and predation by sole juveniles may regulate the meiofauna in lagoons and coastal marshes (Castel & Lasserre 1982).

Predation by birds may have been underestimated, as they had consumption efficiencies of 6.3% and 3.9% of the meiofauna and macrofauna production, respectively. These efficiencies are low in comparison to other estu-

aries. For example, Baird & Milne (1981) found an efficiency of 54% in the Ythan Estuary, and Moreira (1997) found 12% in the Tagus Estuary. It is also low in comparison to the nekton, whose consumption efficiency was 18% of the meiofauna and 23% of the macrofauna. These differences suggest there is competition for food resources between fishes and birds in the mudflat ecosystem. Studies on food resources and consumption by birds on the mudflat in the coming winters (P. Bocher pers. comm.) may clarify this point in the future.

Variations between the scenarios

Feedback effects between oyster cultivation and adjacent ecosystems have been reviewed by Prins et al. (1998) and Dame (1996). Oyster culture may modify the cycling of nutrients and cause food depletion (a negative impact on the growth of other bivalves), through top-down control of phytoplankton biomass and growth, change in phytoplankton composition, and changes in carrying capacity. Not all of these effects destabilize the system; suspension feeders may also stabilize the ecosystem, since it is the balance between positive and negative feedbacks that determines overall productivity (Dame 1996). The functional and structural sustainability of ecosystems can be enhanced through the nutrient cycling mechanism. Hence, bivalve cultivation may affect phytoplankton biomass both negatively (Cloern 1982) and positively through nutrient cycling (Dame 1996), and deplete other ecological components (Davenport et al. 2000). These phenomena should only have limited impacts on the ecosystems (Spencer et al. 1998). When aquaculture causes serious organic pollution of an ecosystem (Kusuki 1977, Dählback & Gunnarsson 1981), the benthic macrofauna and biogeochemistry of the sediment may reach an unstable equilibrium that is easily disrupted (Karakassis et al. 1999). In the simulations presented and discussed here, oyster culture indirectly impacted the diets of many ecosystem components and the overall properties of the system. The system remained stable, suggesting that oyster culture has a small impact on the stability of the ecosystem, or, rather, that the ecosystem has long been adapted to oyster culture.

Considering all 3 Simulations A, B and C, TST and the FCI increased, and the detritus compartments also increased in importance to the system. The benthic layer became more important relative to the pelagic one after the introduction of oyster cultivation. Decreased pelagic activity resulted from food source depletion in the water column. The rise in the TST from Simulation A to Simulation B ($+130\%$, $[\text{TST}(\text{B}) - \text{TST}(\text{A})] / \text{TST}(\text{A})$) and from Simulation B to Simulation

C (+98%), was due to flows linked directly to oysters (consumption + production + respiration + PSF production). The activities of 7 compartments were lowered between Simulation A and Simulation B (macrofauna, pelagic DOC and micro- and mesozooplankton activities), and the activities of 9 compartments increased (primary producers, benthic and pelagic POC, benthic microfauna and nekton) (Fig. 6). These changes in the compartment activities illustrate how severely the macrofauna and zooplankton were negatively impacted by the introduction of oyster cultivation into the system, whereas bacteria, microfauna, and meiofauna were positively impacted. Primary production was also raised by the introduction and intensification of oyster cultivation in the model.

Food quality and competition in the pelagic layer

The disappearance of phytoplankton export between Simulations A and B suggests that oysters filter all of the resuspended microphytobenthos and phytoplankton from the water column. Oysters generally consume phytoplankton, microzooplankton, pelagic bacteria, and pelagic POC (Prieur et al. 1990, Pastoureaud et al. 1996, Dupuy et al. 1999). Water column filtration by the oysters (total ingestion + sedimented live PSF) could exceed the total primary production of the system (it represented 65% of the total primary production in Simulation B and 121% in Simulation C). The evolution of the oysters' diet between Simulations B and C (Fig. 4) suggests that an increase in oyster cultivation area will decrease the quantity of food available to the oysters. However, microphytobenthic production might have been underestimated (it reached the imposed minimum in Simulation A). The increase in primary production is a mathematical result of the model: it results from a higher demand, which can be fulfilled within the boundaries imposed. However, other studies have described a positive feedback of bivalve culture on primary production, as well as a reduction of the biomass of primary producers (Rodhouse & Roden 1987, Dame & Libes 1993, Prins et al. 1998). On the other hand, oyster cultivation increases water turbidity, which may lower pelagic primary production by reducing the penetration of light (Cloern 1987). However, no excess food is left for export when oysters are added: a part of the phytoplankton sinks with the PSF, and the low supply of valuable food is completed by a high demand for detritus.

Oysters compete with other species, in particular with other filter feeders, and with filter-feeding juveniles and plankton-feeding adult nekton (Fr chet te & Bourget 1985). Benthic filter feeders *sensu strictu* are very rare on the mudflat of Marennes-Ol ron, to the

benefit of more opportunistic feeders (Sauriau et al. 1989) such as *Macoma balthica* and *Scrobicularia plana* (both facultative suspension feeders). In the model these benthic animals adapted their trophic behaviour: 42% of the food they ingested came from the pelagic layer in Simulation A, and only 30% in Simulations B and C. Hence, trophic competition was not as dramatic as expected, given the amount of material removed from the water column by the oysters. However, doubling the oyster population would increase competition for food resources.

Availability of food to the benthos and to biotic vectors

By concentrating and modifying organic matter from the water column, oyster cultivation may result in increased flux of organic matter to the benthic layer, increased biomass of meiofauna, and more active trophic fluxes towards biotic vectors (birds and nektonic fishes) (Marchand 1991 in Amara & Bodin 1995). The presence of oysters raises the turbidity through increased sedimentation (production of PSF and the presence of the oyster tables which reduce the current speeds) and increased turbulence (also due to the tables). The higher turbidity may also enhance the nursery role of estuaries by improving the survival of early life history stages through reduced predation (Chesney et al. 2000, Jones et al. 2002). The negative influence of oyster culture on macrofauna is mainly due to geochemical changes in the sediment (Castel et al. 1989, Hayakawa et al. 2001). The biodeposits in the model provided food to benthic layer organisms, removing food from the water column. Hence, the presence of oysters provided more organic matter for all deposit feeders or benthic grazers, including nekton and birds. Bivalve facultative filter feeder diets shifted towards deposit feeding. The strong influence of biodeposits on sediment structure and trophic resources also augmented meiofauna biomass (Castel et al. 1989).

The diets of biotic vectors were unconstrained in the model. Phytoplankton consumption by juvenile and adult nekton was allowed, but was possibly overestimated in Simulation A, as it also represented an exit for overproduction by phytoplankton (Leguerrier et al. 2003). This consumption disappeared when the oysters were introduced in Simulations B and C, while consumption rose in other compartments, in particular the consumption of meiofauna and macrofauna by juveniles and the consumption of microphytobenthos, benthic bacteria and juveniles by adult nekton.

Sensitivity analyses showed that the oysters' positive influence on meiofauna biomass resulted in a positive impact on the food supply to the 2 biotic vectors: birds

and fishes. Meiofauna consumption by birds may have been overestimated, as birds prefer small macrofauna (Zwarts & Blomert 1992); this preference is not accounted for in the present approach. Preferential uptake by birds of polychaetes (*Nereis diversicolor*, *Nephtys hombergii*) and molluscs (*Macoma balthica*, *Scrobicularia plana*, *Hydrobia ulvae* and *Corophium* sp.) has been observed on the MOB eastern mudflat (Boileau et al. 2002). Fishes also adapt to food availability (Roblin & Bruslé 1984, Dauvin 1988), and meiofauna is a potential food source for juvenile and adult nekton (Marinelli & Coull 1987). The function of the eastern intertidal mudflat of MOB as a nursery for various nekton species (*Solea solea*, *Merlangius merlangus*, *Dicentrarchus labrax*, *Mullus barbatus*; Guérault & Desaunay 2001) is consistent with the availability of meiofauna (Roblin & Bruslé 1984). Hence, in terms of organic matter fluxes, oyster tables could increase the food supply for top predators (Baird & Milne 1981, Moreira 1997, Lafaille et al. 1998).

Oyster cultivation can also represent an obstacle to birds. The presence of trestle tables and of other structures may divide the mudflat into areas preferred by fishes (under the tables) and areas preferred by birds (the upper part of the mudflat). However, changes in foraging area for birds are thought to be rapidly adapted to (Dumbauld et al. 2001). Moreover, the biological rhythms of bird and fish species divide the mean equilibrated year into 2 main seasons. Birds are more numerous on the mudflats in winter (Deceunink 1998), and juvenile fish growth stops in early autumn, in spite of favourable temperatures (P. Laffargue pers. comm.), but there is no evidence that food availability is the forcing factor.

CONCLUSIONS

On the MOB mudflats, where oyster cultivation is extensive and tidal exchange is high, 3 modeling scenarios show that primary production can be enhanced by the introduction and intensification of oyster cultivation. Oysters compete directly with other filter feeders on the mudflat, depleting the water column of food, by ingestion and PSF production. The high densities of oysters in aquaculture installations modify benthic pelagic coupling, inducing a shift from pelagic to benthic consumers. However, additional information is needed on the fluxes and feedbacks between the benthic and pelagic compartments.

Doubling the surface area of oyster culture caused secondary production to increase, providing food for top predators (in particular juvenile nekton), reinforcing the nursery role of the mudflat and altering the species composition available to top predators.

Acknowledgements. We thank, for their data, criticism and advice: C. Bacher, L. Barillé (ISOMer), J.-M. Guarini, P. Laffargue, F. Lagardère, P. Richard, P.G. Sauriau (CREMA L'Hommeau), O. Lemoine (IFREMER La Tremblade), N. Boileau (LPO), E. Feunteun (LBEM), S. Pouvreau (IFREMER), G.A. Jackson and T. Richardson (Texas A&M University), and 3 anonymous reviewers.

LITERATURE CITED

- Amara R, Bodin P (1995) L'environnement trophique méio-benthique en dehors des nourriceries côtières est-il favorable à l'installation de jeunes soles? *Oceanol Acta* 18: 583–590 (in French with English abstract)
- Amouroux JM (1986) Comparative study of the carbon cycle in *Venus verrucosa* fed on bacteria and phytoplankton. I. consumption of bacteria. *Mar Biol* 90:237–241
- Anderson TR, Ducklow HW (2001) Microbial loop carbon cycling in ocean environments studied using a simple steady-state model. *Aquat Microb Ecol* 26:37–49
- Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea gigas*. *Aquat Living Resour* 48:199–214 (in French with English abstract)
- Bacher C, Duarte P, Ferreira JG, 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
- Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Estuar Coast Shelf Sci* 13: 455–472
- Baird D, Ulanowicz RE (1989) The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol Monogr* 59:329–364
- Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine ecosystems. *Philos Trans R Soc Lond B* 333:15–29
- Ball B, Raine R, Douglas D (1997) Phytoplankton and particulate matter in Carlingford Lough, Ireland. An assessment of food availability and the impact of bivalve culture. *Estuaries* 20:430–440
- Barillé L, Cognie B (2000) Revival capacity of diatoms in bivalve pseudofeces and feces. *Diatom Research* 15:11–17
- Bassoullet P, Le Hir P, Gouleau D, Robert S (2000) Sediment transport over an intertidal mudflat: field investigations and estimation of fluxes within the Baie de Marennes-Oléron (France). *Cont Shelf Res* 20:1635–1653
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P, Mornet F (1996) Quantifying the short-term temperature effect on light-saturated photosynthesis of intertidal microphytobenthos. *Mar Ecol Prog Ser* 134:309–313
- Blanchard GF, Guarini JM, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature. *J Phycol* 33:723–728
- Boileau N, Corre F, Delaporte P, Saillard G (2002) Feeding ecology of the curlew *Numenius arquata* in winter in the bay of Marennes-Oléron (Western France). *Wader Study Group Bull* 99:13
- Botsford LW, Castilla JC, Peterson CH (1997) The management of fisheries and marine ecosystems. *Science* 277: 509–515
- Boyden S (1993) The human components of ecosystems. In: McDonnell MJ, Pickett STA (eds) *Humans as components of ecosystems*. Springer-Verlag, p 72–77

- Castel J, Lasserre P (1982) Régulation biologique du méio-benthos d'un écosystème lagunaire par un élevage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). In: SCOR/IABO/UNESCO (eds) Symposium international sur les lagunes côtières. Oceanol Acta, Bordeaux, p 243–251 (in French with English abstract)
- Castel J, Labourg PJ, Escaravage V, Auby I, Garcia M (1989) Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. Estuar Coast Shelf Sci 28:71–85
- Castilla JC (1999) Coastal marine communities: trends and perspectives from human-exclusion experiments. Trends Ecol Evol 14:280–283
- Chesney EJ, Baltz DM, Thomas RG (2000) Louisiana estuarine and coastal fisheries and habitats: perspectives from a fish's eye view. Ecol Appl 10:350–366
- Cloern JE (1982) Does the benthos control phytoplankton biomass in south San Francisco Bay? Mar Ecol Prog Ser 9:191–202
- Cloern J (1987) Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. Cont Shelf Res 7:1367–1381
- Cognie B, Barillé L, Rincé Y (2001) Selective feeding of the oyster *Crassostrea gigas* fed on a natural microphytobenthos assemblage. Estuaries 24:126–131
- Dählback B, Gunnarsson LAH (1981) Sedimentation and sulfate reduction under a mussel culture. Mar Biol 63:269–275
- Dame FR (1996) Ecology of marine bivalves: an ecosystem approach. CRC Press, Boca Raton, FL
- Dame R, Libes S (1993) Oyster reefs and nutrient retention in tidal creeks. J Exp Mar Biol Ecol 171:251–258
- Dame RF, Patten BC (1981) Analysis of energy flows in an intertidal oyster reef. Mar Ecol Prog Ser 5:115–124
- Dame RF, Prins TC (1998) Bivalve carrying capacity in coastal ecosystems. Aquat Ecol 31:409–421
- Dauvin JC (1988) Rôle du macrobenthos dans l'alimentation des poissons démersaux vivant sur les fonds de sédiments fins de la Manche Occidentale. Cah Biol Mar 29:445–467 (in French with English abstract)
- Davenport J, Smith RJJW, Packer M (2000) Mussels *Mytilus edulis*: significant consumers and destroyers of mesozooplankton. Mar Ecol Prog Ser 198:131–137
- de Boer WF, Prins HHT (2002) Human exploitation and benthic community structure on a tropical intertidal flat. J Sea Res 48:225–240
- Deceunink B (1998) Plus de 2400000 oiseaux d'eau hivernants dénombrés en France à la mi-janvier 1996! Ornithos 5:12–17 (in French with English abstract)
- Dechambenoy CL, Pontier F, Sirou F, Vouvé J (1977) Apport de la thermographie infrarouge aéroportée à la connaissance de la dynamique superficielle des estuaires (système Charente-Seudre-Anse de l'Aiguillon). CR Acad Sci Paris 284:1269–1272 (in French with English abstract)
- Dumbauld BR, Brooks KM, Posey MH (2001) Response of an estuarine benthic community to application of the pesticide carbaryl and cultivation of pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in Willapa Bay, Washington. Mar Pollut Bull 42:826–844
- Dupuy C, Bel Hassen M, Le Gall S (1999) Protists as a trophic link between picocyanobacteria and the filter-feeding bivalve *Crassostrea gigas*. Charpy L, Larkum AWD (eds) Marine cyanobacteria. Bull Inst Océanographique de Monaco, spec issue 19:533–540
- Escaravage V, Garcia ME, Castel J (1989) The distribution of meiofauna and its contribution to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). In: Ros JD (ed) Topics in marine biology. Sci Mar 53:551–559
- Finn JT (1976) Measures of ecosystem and function derived from analysis of flows. J Theor Biol 56:363–6380
- Fréchette M, Bourget E (1985) Energy flow between the pelagic and benthic zones: factors controlling particulate organic matter available to an intertidal mussel bed. Can J Fish Aquat Sci 42:1158–1165
- Fréchette M, Bergeron P, Gagnon P (1996) On the use of self-thinning relationships in stocking experiments. Aquaculture 145:91–112
- French PW (1997) Coastal and estuarine management. Routledge, London
- Gangnery A, Bacher C, Buestel D (2001) Assessing the production and the impact of cultivated oysters in the thau lagoon (Méditerranée, France) with a population dynamics model. Can J Fish Aquat Sci 58:1012–1020
- Giere O (1993) Meiobenthology, the microscopic fauna in aquatic sediments. Springer-Verlag, Berlin
- Gouleau D, Jouanneau JM, Weber O, Sauriau PG (2000) Short- and long-term sedimentation on Montportail-Brouage intertidal mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. Cont Shelf Res 20:1513–1530
- Gouletquer P, Héral M (1997) Marine molluscan production trends in France: from fisheries to aquaculture. Report No. NMFS 129, U.S. Dep. Commer., NOAA
- Guarini JM, Gros P, Blanchard GF, Richard P, Fillon A (in press) Benthic contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). Eur J Phycol
- Hannon (1973) The structure of ecosystems. J Theor Biol 41:535–546
- Hayakawa Y, Kobayashi M, Izawa M (2001) Sedimentation flux from mariculture of oyster (*Crassostrea gigas*) in Ofunato estuary, Japan. ICES J Mar Sci 58:435–444
- Héral M (1991) Approche de la capacité trophique des écosystèmes conchylicoles: synthèse bibliographique. ICES Mar Sci Symp 192:48–62 (in French with English abstract)
- Héral M, Deslous-Paoli JM, Prou J (1986) Dynamique des productions et des biomasses des huîtres creuses cultivées (*Crassostrea angulata* et *Crassostrea gigas*) dans le bassin de Marennes-Oléron depuis un siècle. CM 1986/F:14 (in French with English abstract)
- Héral M, Bacher C, Deslous-Paoli JM (1989) La capacité trophique des bassins ostréicoles. In: Troadec JP (ed) L'homme et les ressources halieutiques. Ifremer, Brest, p 225–259
- Jones RF, Baltz DM, Allen RL (2002) Patterns of resource use by fishes and macroinvertebrates in Barataria Bay, Louisiana. Mar Ecol Prog Ser 237:271–289
- Karakassis I, Hatziyanni E, Tsapakis M, Plaiti W (1999) Benthic recovery following cessation of fish farming: a series of successes and catastrophes. Mar Ecol Prog Ser 184:205–218.
- Kay J, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology. Methods and applications. Springer-Verlag, Berlin, p 15–61
- Kusuki Y (1977) Fundamental studies on the deterioration of oyster grazing grounds. II Organic content of fecal material. Bull Jpn Soc Sci Fish 43:167–171
- Laffaille P, Brosse S, Feunteun E, Baisez A, Lefeuvre JC (1998) Role of fish communities in particulate organic matter fluxes between salt marshes and coastal marine waters in the Mont Saint-Michel Bay. Hydrobiologia 373/374:121–133

- Laffaille P, Feunteun E, Lefeuvre J-C (2000) Composition of fish communities in a European macrotidal salt marsh (the Mont Saint-Michel Bay, France). *Estuar Coast Shelf Sci* 51: 429–438
- Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea vulgaris*, Quensel, juveniles on the French Atlantic Coast. *J Fish Biol* 30:91–104
- Le Gall S, Hassen MB, Le Gall P (1997) Ingestion of a bacterivorous ciliate by the oyster *Crassostrea gigas*: protozoa as a trophic link between picoplankton and benthic suspension-feeders. *Mar Ecol Prog Ser* 152:301–306
- Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoulet P, Bacher C (2000) Characterization of intertidal flat hydrodynamics. *Cont Shelf Res* 20:1433–1459
- Lefeuvre JC, Laffaille P, Feunteun E (1999) Do fish communities function as biotic vectors of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? *Aquat Ecol* 33: 293–299
- Lefeuvre S, Barille L, Clerc M (2000) Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) feeding responses to a fish-farm effluent. *Aquaculture* 187:185–198
- Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau PG, Le Moine O, Bacher C (2003) Numerical analysis of the food web of an intertidal mudflat ecosystem on the Atlantic coast of France. *Mar Ecol Prog Ser* 246:17–37
- Marinelli RL, Coull BC (1987) Structural complexity and juvenile fish predation on meiobenthos: an experimental approach. *J Exp Mar Biol Ecol* 108:67–81
- Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US mid-Atlantic estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 161:239–254
- Moreira F (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south European estuary. *Estuar Coast Shelf Sci* 44:67–78
- Nugues MM, Kaiser MJ, Spencer BE, Edwards DB (1996) Benthic community changes associated with intertidal oyster cultivation. *Aquac Res* 27:913–924
- Parker RL (1942) Geophysical inverse theory. Princeton University Press, Princeton, NJ
- Pastoureaud A, Héral M, Prou J, Razet D, Russu P (1996) Particle selection in the oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg) studied by pigment HPLC analysis under natural food conditions. *Oceanol Acta* 19:79–88
- Prieur D, Mével G, Nicolas JL, Plusquellec A, Vigneulle M (1990) Interactions between bivalve molluscs and bacteria in the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 28:277–352
- Prins TC, Smaal A, Dame FR (1998) A review of the feedbacks between bivalve grazing and ecosystem processes. *Aquat Ecol* 31:349–359.
- Ravail B, Héral M, Maestrini S, Robert JM (1988) Incidence de la Charente sur la capacité trophique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *J Res Oceanogr* 13:48–52 (in French with English abstract)
- Razet D, Héral M, Prou J, Legrand J, Sornin JM (1990) Variations des productions de biodépôts (fécès et pseudofécès) de l'huître *Crassostrea gigas* dans un estuaire macrotidal: baie de Marennes-Oléron. *Haliotis* 10:143–161 (in French with English abstract)
- Riera P (1998) $d^{15}N$ of organic matter sources and benthic invertebrates along an estuarine gradient in Marennes-Oléron Bay (France): implications for the study of trophic structure. *Mar Ecol Prog Ser* 166:143–150
- Riera P, Richard P (1996) Isotopic determination of food sources of *Crassostrea gigas* along a trophic gradient in the estuarine bay of Marennes-Oléron. *Estuar Coast Shelf Sci* 42:347–360
- Roblin C, Bruslé J (1984) Le régime alimentaire des alevins et juvéniles de loup (*Dicentrarchus labrax* L.) des lagunes littorales du Golfe du Lion (étangs roussillonnais, France). *Vie Milieu* 34:195–207 (in French with English abstract)
- Rodhouse PG, Roden CM (1987) Carbon budget for a coastal inlet in relation to intensive cultivation of suspension-feeding bivalve molluscs. *Mar Ecol Prog Ser* 36: 225–236
- Sauriau PG, Mouret V, Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol Acta* 12:193–204
- Savenkoff C, Vézina AF, Bundy A (2001) Inverse analysis of the structure and dynamics of the Newfoundland-Labrador Shelf ecosystem. *Can Tech Rep Fish Aquat Sci* 2354 viii +56p
- Schmid-Araya JM, Hildrew AG, Robertson A, Schmid PE, Winterbottom J (2002) The importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology* 83: 1271–1285
- Soletchnik P, Faury N, Razet D, Gouletquer P (1998) Hydrobiology of the Marennes-Oléron Bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia* 386:131–146
- Soletchnik P, Le Moine O, Faury N, Razet D, Geairon P, Gouletquer P (1999) Summer mortality of the oyster in the Bay Marennes-Oléron: spatial variability of environment and biology using a geographical information system (GIS). *Aquat Living Resour* 12:131–143
- Spencer BE, Kaiser MJ, Edwards DB (1998) Intertidal clam harvesting: benthic community change and recovery. *Aquac Res* 29:429–437
- Swanberg IL (1991) The influence of the filter-feeding bivalve *Cerastoderma edule* L. on microphytobenthos: a laboratory study. *J Exp Mar Biol Ecol* 151:93–111
- Ulanowicz RE (1997) Ecology, the ascendant perspective. Columbia University Press, New York
- Urrutia MB, Iglesias JIP, Navarro E, Prou J (1996) Feeding and absorption in *Cerastoderma edule* under environmental conditions in the bay of Marennes-Oléron (Western France). *J Mar Biol Assoc UK* 76:431–450
- Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I. Best estimates using inverse methods. *Mar Ecol Prog Ser* 42:269–287
- Zwarts L, Blomert AM (1992) Why knots *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma balthica* when six prey species are

available Mar Ecol Prog Ser 83:113–128

1

2

Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats

3

during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and

4

Brouage Mudflat (France)

5

6

7 **Delphine Leguerrier¹⁻², Delphine Degré^{1-2-3-@}, Eric Armynot du Chatelet²⁻⁴, Jadwiga Rzeznik¹,**

8 **Jean-Christophe Auguet¹, Christine Dupuy¹, Elise Marquis¹, Denis Fichet¹, Caroline Struski¹⁻²,**

9

Emmanuel Joyeux³, Pierre-Guy Sauriau², Nathalie Niquil¹

10

11

12

13

¹ Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de La Rochelle, Pôle Sciences et

14

Technologie, avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France

15

² Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA, UMR10 CNRS-IFREMER), BP 5, 17137

16

L'Houmeau, France

17

³Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, Réserve Naturelle de la Baie de l'Aiguillon, Ferme de la Prée

18

Mizottière, 85450 Sainte-Radegonde des Noyers, France

19

⁴Université d'Angers, UPRES EA 2644, Faculté des Sciences, 2 Bd Lavoisier, 49045 Angers Cedex, France

20

[@]Corresponding author: delphine.degre@ifremer.fr

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30

Abstract:

Inverse and network analyses have been used to model and display the properties of the food webs of two intertidal mudflat ecosystems: the Aiguillon Cove (AC) and Brouage Mudflat (BM) (S.W. Atlantic coast, France). The aim of the present study was, on the basis of such constructions and their inter-comparison and comparison with other coastal food-webs, to enlighten the emergent properties and describe the functioning of the two ecosystems. The method of inverse analysis has been adapted in order to couple two seasons: spring/summer (mid-March to mid-October) and autumn/winter (the rest of the year). Gathering all available data on the two sites, we identified the most important lacks of knowledge with the help of sensitivity analyses: they concerned mainly the exports of material by grazing fish (such as mullets *Liza ramada*), resuspension of microphytobenthos, and fluxes linked to microfauna which is poorly known on the two systems. The two sites presented the same overall type of functioning (net import of detritus, export of higher quality organic material and higher faunal activity during spring/summer). In both ecosystems, primary production was dominated by the microphytobenthic production, of which a great part was exported *via* the water column advection and biotic vectors (grazing fish), while many secondary producers used also detritus as food resources. Nematofauna appeared as a structuring compartment for the systems. Both systems also had each their own characteristics, one (BM) being much more seasonally driven than the other (AC). The AC system imported more material than the BM one, and exported also more quality. Comparisons with other similarly modelled ecosystems, with the help of network analysis indices, allowed to go further in their overall characterization. AC is the most immature of those two juvenile systems, and both systems presented a large diversity of resources and a great dependency towards external factors.

Key words: food web, ecosystem comparison, inverse analysis, network analysis, intertidal mudflat, sensitivity analysis Atlantic coast,.

Short title: model of two intertidal mudflats food webs.

1 **Introduction**

2 The European intertidal mudflats are considered as amongst the most productive areas in the
3 world (Mc Lusky 1989). Along the French Atlantic coast, the Aiguillon Cove (AC) and the
4 Brouage Mudflat (BM) are known both for their shellfish cultures (Gouletquer & Héral 1997,
5 Gouletquer & Le Moine 2002), nursery role within the Bay of Biscay (Laffargue *et al.* 2003,
6 Le Pape *et al.* 2003a,b), and shelter capacity for birds (Triplet *et al.* 2001). Each of those two
7 areas is mainly composed of intertidal mudflats (Verger 1968; Gouletquer *et al.* 2000) and
8 protected by a natural reserve status due to their importance as feeding grounds for shorebirds
9 (Joyeux 2001, Deceunink & Maheo 2000, Deceunink 1998, 2001, see also
10 http://www.lpo.fr/etudes/wetlands/limi_hivernant/limi_hivernant78-99.shtml). Those two
11 mudflats have not been studied with the same intensity during the past years (de Montaudouin
12 & Sauriau 2000). The Brouage Mudflat has already been modelled (Legurrier *et al.* 2003,
13 2004). We propose here to go further by using the latest data obtained on the field and
14 improving the modelling method. The Aiguillon Cove has never been the subject of a model
15 and has been studied during a shorter time but many data can today be gathered on its
16 populations densities and dynamics, from primary producers to top predators.

17 In coastal management, it is necessary to have an overview of the ecosystem functioning and
18 the relative importance of its various components, which is necessarily done through a holistic
19 description (Jørgensen & Müller 2000a). A good way to gather all the information on an
20 ecosystem's biocenosis and assess the relationships between its various components is to
21 build its food web (Winemiller & Polis 1996). Inverse analysis (Vézina & Platt 1988) allows
22 to reconstruct complete food-webs from often too sparse ecological data. From such a
23 construction, emergent properties of the system are described by means of integrating indices
24 (Kay *et al.* 1989). However these models generally describe balanced food webs and all
25 temporal variations are erased by an annual average. It is a drawback in European mudflats,
26 which are known to vary seasonally. The wintering season, when migratory shorebirds are
27 more numerous (Yésou 1992), is characterised by a lower primary production (Cariou-Le Gall
28 & Blanchard 1995, Blanchard *et al.* 1997, Guarini *et al.* 1998) and a slowed secondary production
29 (Bachelet 1982, Essink *et al.*, 1991). One solution to represent such seasonal changes is to
30 model separately the mean food web of each season, and then compare the functioning of the
31 various periods (Baird & Ulanowicz 1989, Donali *et al.* 1999). The problem of such a method
32 is that the seasons are totally independent one from the other, and we want to allow a
33 variation of the compartments' biomass between the two seasons, even though the system will

1 be at steady-state at the annual scale. Compute one season with a possible imbalance, and
2 then use it to constrain the other one is not a satisfying solution either, because then, the
3 computation of the first season takes the lead over the second one. We then chose to compute
4 both seasons in the same calculation. We adapted inverse analysis to couple two seasons in an
5 annual-balanced model which would gather all the current knowledge on the two sites. The
6 implicit hypothesis generally done in mean food web modelling is that the object of the
7 computation (the ecosystem) has reached a steady state. Then, the models would represent a
8 mean annual functioning.

9

10 The purpose of the present paper is, on the basis of our model results, to describe and
11 compare the functioning of two close intertidal areas, asking the questions of their similarities
12 and differences and of their seasonal dynamics. The inverse analysis modelling allows to
13 confirm which relationships between the trophic components are dominant, to evaluate fluxes
14 between the less informed components and to point out with the help of sensitivity analyses
15 which aspects are the most important to peer at. The network analysis aims at describing the
16 obtained network with synthetic indices, in order to emphasize the emergent properties of the
17 systems. Few *a priori* assumptions on the general trophic functioning could be made on the
18 basis of preliminary knowledge. First, we suppose that those two systems are dominated by
19 microphytobenthic production and are more productive during summer than during winter.
20 Second, we hypothesize that numerous exchanges between benthos and pelagos occur *via*
21 physical (resuspension and deposition) and trophic (filtration) fluxes. Third, we suppose that
22 the two systems export, notably *via* the water column, shorebirds and fishes, more than they
23 import.

24 In a first overview of the obtained systems, we will focus on peculiar compartments and
25 wonder how such an understanding could be improved and taken into account in an
26 integrative management of the natural reserve mudflats. Then we will employ synthetic
27 indices to further characterize the modelled ecosystems and let emerge subtle similarities and
28 differences that may not be superficially recognizable (Baird & Ulanowicz 1993). Various
29 indices describe the functioning of an ecosystem, the aims being to quantify the cumulative
30 structure of the ecosystem, and assess both direct and indirect relationship between
31 compartments (Szyrmer & Ulanowicz 1987). A goal function is supposed to tend to an
32 optimum as the system evolves (Bendoricchio & Jørgensen 1997), but if there is a preferred
33 state or goal for the ecosystem, it is usually unclear what it is (Fath 2004). Various hypotheses
34 have been proposed, such as a maximizing Power output (Lotka 1924 *in* Bendoricchio &

1 Jørgensen 1997, Odum & Pinkerton 1955), Ascendency (Ulanowicz 1986), Emergy (Odum
2 1988), Exergy (stored, Jørgensen 1999 or dissipated, Schneider & Kay 1994), ratio of
3 Emergy/Exergy (Bastianoni & Marchettini 1997). Many properties of the ecosystems, in
4 terms of energy utilization, organisation, synergism, or homogenization due to indirect effects
5 have also been quoted (Higashi *et al.* 1993, Patten 1995, Fath & Patten 1998, 1999). Exergy,
6 Emergy, Power, Ascendency and indirect effects seem to present a common basis (Patten
7 1995). Even though they cannot be unified in one single theory (Jørgensen & Müller (2000b),
8 they are mutually consistent (Fath *et al.* 2001). They can then be used to compare ecosystems
9 and describe their relative evolutions. Indeed, considering that the mean ecosystems
10 computed as static food web represent stabilized systems under certain constraints, it is
11 possible to compute some indices on the basis of some goal functions (adapted originally to
12 study the evolution of simulation models or evaluating systems, e.g. Exergy – Marques *et al.*
13 1997, Fath *et al.* 2004). Baird *et al.* (1991) have shown the interest of ecosystem comparison
14 based on network analysis indices to better characterize the ecosystems. The use of those goal
15 functions to describe their relative evolutions and to quantify their maturity has long been
16 questioned, from Odum (1969) to Perez-España & Arregun-Sanchez (2001).

17 To compare ecosystems, one needs ideally models obtained with the same method, the
18 most important point being the aggregation level of the conceptual models (Baird *et al.* 1991).
19 Then, the choice of indices will be linked to the comparison objective. Here, we will focus on
20 total system throughput (Ulanowicz 1986), net system production, net system quality
21 production defined on the basis of emergy simplified computations (Jørgensen *et al.* 1995),
22 Finn cycling index (Finn 1976), trophic levels (Lindeman 1942), and synthetic indices of
23 network analysis such as Ascendency, development Capacity, internal Ascendency and
24 activities of the compartments (Odum 1969, Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Norden 1990,
25 Ulanowicz & Abarca-Arenas 1997). On this basis, we will determine the relative maturity of
26 our systems, characterize their dependency towards external factors, and compare the
27 functioning of the two modelled seasons.

28 **Material and Methods**

29 **Study sites and sampling**

30 Located on the south-western French Atlantic coast, the Charentais Sounds are situated
31 between the latitudes N 45°50' and N 46°20' and the longitudes W 1°00' and W 1°30'
32 (Figure1). The Charentais Sound are delimited from the North to the South by the Vendée

1 coasts and the Ré Island (Breton Sound), by the Charente-Maritime coasts and the Oléron
2 Island (Antioche Sound) and by the Pointe Espagnole (resulting from sedimentary dynamics
3 between the Maumusson Sound and the Gironde estuary). The Aiguillon Cove (AC) and the
4 Montportail-Brouage Mudflat (BM) are the most protected ones from the oceanic
5 hydrodynamism and the most influenced ones by estuarine transports. These extended
6 mudflats are characteristic of those systems of semi-closed macrotidal bays. They are
7 important international areas for wintering shorebirds, have been declared as natural reserves
8 since the 1990's, and are managed by the ONCFS (Office National de la Chasse et de la
9 Faune Sauvage) and the LPO (Ligue pour la Protection des Oiseaux) (Joyeux 2001).

10 *Aiguillon Cove*

11 The Aiguillon Cove is a large wadden, receiving oceanic inputs *via* the Pertuis Breton and
12 freshwater mainly from the "Sèvre Niortaise" River and also from a dense network of small
13 channels, which drain the neighbouring salt-marshes and agricultural areas of the Marais
14 Poitevin (Figure 2). The cove is a semi-circular sedimentation basin for silts and clays mainly
15 trapped in its landwards parts (Verger 1968). It has a gentler bottom slope and a larger
16 mudflat on the Charente-Maritime part than on the Vendée part (1.5:1000 vs. 1.8:1000 and
17 3.5 vs. 3 km respectively). A large ring of salt marshes is divided in an upper salt marsh and a
18 lower salt marsh. The intertidal mudflat is separated by the "rivière de Marans" which is the
19 continuation of the "Sèvre Niortaise".

20 Two systematic samplings were performed on the intertidal mudflats, the lower salt marsh,
21 the subtidal Marans River and the Sèvre Niortaise estuary of the Aiguillon Cove in March and
22 October 2002 (Figure 2). On the 91 regularly spaced stations (every 750 m, and every 250 m
23 on two areas of the Cove), only the 71 ones located on the intertidal mudflats were used as
24 Carbon biomass information for the model (Table 1). At each station, two grab sediment
25 samples (with a Smith-McIntyre grab of 0.1 m²) were sieved through a 1 mm mesh. The
26 retained macrofauna was fixed and stored in buffered formalin/seawater solution (4%) for
27 determination and weighting (Ash-free dry weight measured after 48h 50°C drying and 4h
28 450°C ignition). Sediment cores (0.0025 m²) were also sampled to measure the concentrations
29 of Chlorophyll *a* on the first centimetre of mud according to the fluorometric method of
30 Lorenzen (1966), and to estimate the abundance of nematofauna and foraminifera.

31 Use of geographical information system (GIS, ArcView 2.0) together with information on
32 shellfisheries (Goullequer & Lemoine 2002) let us determine that, of the 34 km² considered in
33 the study, 0.405 km² are occupied by cultivated oysters on tables, and 0.68 km² by cultivated

1 mussels reared on “bouchots”, both near the mouth of the cove. Hence, we represented a
2 mean square meter composed of 97% of “free” mudflat, 2% of “bouchots” and 1% of oyster
3 racks.

4 Population dynamics of bivalves’ compartment have been also studied on two stations from
5 January 2002 to April 2003 in order to evaluate the secondary production and elimination on
6 this heavier macrobenthic compartment on the AC. Importations and exportations fluxes have
7 been calculated by multiplying Chlorophyll *a* concentrations in the Breton Sound (results
8 from the REPHY database: Gailhard et al. 2002) or in the Sèvre Niortaise River (DDE-
9 Vendée, CQEL database) and the tidal movement estimations (based on a hydrodynamic
10 computations) or the Sèvre output. Finally, shorebirds consumption has been evaluated on the
11 basis of Wolff et al. (1975) equation and the monthly numbering on the AC by the managers
12 of the natural reserve.

13 ***Brouage Mudflat***

14 The Marennes-Oléron Bay (MOB) is situated between the French Atlantic coast and Oléron
15 Island (Figure 2). It covers 170 km² of which 60 km² are constituted of mudflats (Galois *et al.*
16 2000). The most extended one is the Montportail-Brouage mudflat, situated on the eastern
17 part of the bay that covers c.a. 40 km² (Gouleau *et al.* 2000). It has a relatively flat bottom
18 slope (1:1000) and a very large tidal area (4.5 km) of which the middle part is covered with
19 prominent bedforms described as ‘ridges and runnels’ (Gouleau *et al.* 2000). Current speeds
20 can vary from 0.2 to 0.6 m.s⁻¹ (Bassoulet *et al.* 2000, Le Hir *et al.* 2000). Half of the lower
21 part of the intertidal zone is covered by oysters from abandoned oyster parks; the other half is
22 still being used for oyster culture. Here, we represent a mean square meter composed of 84%
23 of “free” mudflat, and 16% is covered with exploited oyster racks, which is the amount
24 encountered for the whole basin (Lemoine, pers. comm.).

25 This second area has been studied by scientists for a longer time than the Aiguillon Cove
26 (Sauriau et al. 1989, Cariou-Le Gall & Blanchard 1995), and numerous data are available on
27 its benthic ecology. Two previous models have been constructed (Leguerrier *et al.* 2003,
28 2004) to describe its functioning. The second model derived from the first one, and integrated
29 new data, which are the ones cited below (for formerly used –and included in the present
30 mode- data, refer to Leguerrier et al. 2003, 2004). Here, we based our conceptual model on
31 this second one, with the splitting into two seasons and the addition of the most recent data.
32 The abundance of foraminifera has been evaluated in March, June, October 2003 and
33 February 2004, for 3 stations. The density of meiofauna (mainly nematodes) has also been

1 assessed on 3 stations, in April, July, October 2000 and January 2001 (Rzeznik-Orignac *et al.*
2 2003). The observation of their morphology (Rzeznik-Orignac *et al.* 2003) gave indices of
3 their diet during the two seasons according to classification of Wieser (1953 *in* Rzeznik-
4 Orignac *et al.* 2003). The two main macrobenthic species, i.e. *Scrobicularia plana* and
5 *Hydrobia ulvae*, have been studied (Degré unpub. data, Hautbois 2002). A simple physical
6 model was used to compute the water inflow to and outflow from the system due to tidal
7 movements. Knowing the concentrations of material in the MOB (phytoplankton & POC:
8 RAZLEC database: Soletchnik *et al.* 1998), DOC & bacteria, microzooplankton from data in
9 the Bay of Biscay (Table 1), it was possible to assess the inputs to the system from the MOB
10 (Table 2). Measures on the water column above the intertidal mudflat of Brouage are scarce.
11 The pelagic bacteria have been counted just before low tide in summer, which allowed an
12 evaluation of pelagic bacteria exportation during this season.

13

14 **Combining the assessment of knowledge**

15 ***The conceptual models***

16 We have constructed conceptual (also called *a priori*) models on the basis of the knowledge
17 described above. The chosen two seasons were: 1) “summer”: from March 15th to October
18 14th and 2) “winter”: from October 15th to March 14th. Hence, there was one season of 7
19 months and the other one of 5 months. This partition has been chosen to take into account the
20 ecological parameters which are: 1) the wintering of migratory birds (which arrive in October
21 and have all left in March); 2) the gastropoda which have been more precisely studied
22 (*Hydrobia ulvae*, Hautbois *et al.* 2002, 2004), begin to reproduce in March; 3) the nematodes,
23 which are more numerous in winter (Rzeznik-Orignac *et al.* 2003); and 4) the
24 microphytobenthos which begins to produce with more intensity sometimes even in February,
25 but March can be taken as a good approximation (Hautbois, 2003). In the following, the two
26 seasons will be referred to with the abbreviation s1 for the summer season, s2 for the winter
27 season, and A for the annual model. Hence, the abbreviations BMA, BMs1, BMs2, ACA,
28 ACs1 and ACs2 will refer to Brouage mudflat annual (A), and seasonal (s1 and s2) and
29 Aiguillon Cove annual and seasonal models, respectively. AC and BM will be used when the
30 two seasonal and annual results had the same behaviour.

31

1 The conceptual models (compartments Table 1 and *a priori* fluxes Figure 4) were slightly
2 different for the computation because more data were available on BM than on AC
3 concerning the bacteria and detritus. Hence, the detritus compartments (benthic and pelagic)
4 were divided in the computation of inverse analysis for BM into bacteria dissolved organic
5 Carbon (DOC) and particulate organic Carbon (POC). But the results will be given for both
6 models with a unique detritus/bacteria compartment (Figure 4). This common level of
7 aggregation has its importance for the comparison of the two systems, as it has been shown in
8 various studies dealing with ecosystem structure (Kay *et al.* 1989, Martinez 1993, Abarca-
9 Arenas & Ulanowicz 2002), and their comparison (Wulff & Ulanowicz 1989) even though
10 contradicted by some studies based on other indices (Suhigara *et al.* 1989, 1997) that have
11 been discussed as incomplete (Martinez 1993) or will not be the ones we will use. Hence, the
12 models that will be presented count each 16 equivalent compartments, which were: the
13 benthic and pelagic primary producers (microphytobenthos on the sediment and, in the water
14 column, 'real' phytoplankton and resuspended microphytobenthos), the benthic foraminifers,
15 nematodes, bivalves (mainly *Scrobicularia plana*, *Macoma balthica*), annelids (mainly
16 *Hediste diversicolor*, *Neanthes succinea* and *Nephtys hombergii*), gastropods (mainly
17 *Hydrobia ulvae*), arthropods, and shellfish cultures (*Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis* for
18 AC, and *Crassostrea gigas* for BM), and the pelagic microzooplankton (ciliates and
19 flagellates), mesozooplankton (mainly copepods), fish juveniles (mainly carnivorous fishes
20 the juvenile flat fish *Solea solea*), adult grazing fish (mainly mullets *Liza ramada*), and
21 shorebirds (mainly Dunlins *Calidris alpina* and Knot *Calidris canutus*), and benthic and
22 pelagic detritus, which also include the free and attached bacteria. The 106 *a priori* fluxes
23 between those compartments have been determined on the basis of current biological
24 knowledge.

25

26 ***Writing of data as equations and inequalities***

27 The local knowledge is translated into equations and inequalities between the fluxes of the
28 conceptual model. The seasonal biomass variations, when not known, were limited by the
29 biomass of the compartments. The inequalities on the biomass variations concerned one
30 season only, because equalities on the annual equilibrium were added. The net primary
31 production (NPP) computed for the microphytobenthos was based on observations of the
32 biomass changes between the beginning and the end of day-time emersion (Blanchard *et al.*
33 1998, 2002), and hence is supposed to be the Gross Primary Production (GPP) without

1 respiration, grazing, natural mortality and ER (extracellular release) during this period
2 (Guarini *et al.* 2000, Blanchard *et al.* 2001). We have supposed that the gastropod
3 compartment, mainly *Hydrobia ulvae*, accomplished 50% of its grazing during day-time
4 emersion (because they were more likely to graze on the biofilm (Haubois 2003), and that
5 25% of the other fluxes occurred during this period. Hence, the equation of NPP for
6 microphytobenthos is (using the abbreviations given in Table 1 and the convention: flux from
7 compartment (i) to compartment (j) is written: abbreviation of compartment (i) TO
8 abbreviation of compartment (j)):

9 $NPP = 1 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1} = GPP - 50\% \cdot (\text{bphy TO bgas}) - 25\% \cdot \text{bphy TO (other living}$
10 $\text{compartments} + \text{bdet} + \text{Resp}).$

11 The value of $1 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ is a mean computed for the whole year and we supposed a
12 production of $1.1 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ and $0.9 \text{ gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ for seasons 1 and 2, respectively (Guarini pers.
13 comm.). Complementary boundaries are not shown in the table: they are the ones used in the
14 previous models (Leguerrier *et al.* 2003, 2004). All the data used for the computations were
15 the ones that had been used previously (Leguerrier *et al.* 2003, 2004) enlarged by those cited
16 in Table 2.

17

18 **Inverse analysis**

19 ***The method of inverse analysis***

20 Inverse methods have been developed to solve the problem of the lack of available data when
21 modelling various systems (Parker 1942). In food-web modelling, the number of known
22 parameters is generally far less than the number of unknown parameters. Inverse analysis, as
23 developed by Vézina & Platt (1988) and detailed by Vézina (1989), seeks to include all
24 existing knowledge about a system in order to achieve the best estimates of food-web fluxes.
25 The method requires that both compartments and the possible fluxes linking them to be
26 defined in an *a priori* or conceptual model. Simple mass-balance rules are translated into
27 linear equations between fluxes so that the system is in steady state. All available data for the
28 ecosystem and biological knowns are used to build a system of linear equations and a system
29 of linear inequalities on the fluxes. Such available data could be local measurements, which
30 lead to equalities on the fluxes or data from similar sites and /or literature, which lead to the
31 building of inequalities. Application of constraints reduces the space of possible solutions but
32 does not result in a unique solution. To arrive at one solution (the solution vector), the inverse

1 technique uses the principle of parsimony in that the least-square solution (that with the
2 smallest Euclidian norm) is the “best” solution.
3 This linear problem can be written in a matricial form posing F as the vector of unknown
4 fluxes, A the matrix of equalities coefficients and b the solution vector of the equalities so that
5 $A \cdot F = b$, G the matrix of inequalities coefficients and h the boundaries vector of inequalities so
6 that $G \cdot F > h$ (Vézina 1989).

8 ***Coupling two seasons***

9 The idea we developed here was to couple the computation of the two seasonal food webs in
10 the same calculation. Hence, a meta-food-web vector F was constructed, which contained the
11 two seasonal vectors F_1 and F_2 (Figure 3). The equations and inequalities matrices A_1 , A_2 , G_1
12 and G_2 were juxtaposed in order to construct the global matrices A_{12} and G_{12} that will be used
13 in a classical inverse computation (note that A_1 and G_1 , respectively A_2 and G_2 , involved only
14 elements of the global vector F that belonged to the first, respectively second, season model).
15 The annual equilibrium was imposed by adding an equilibrium matrix A_e to the matrix A_{12} of
16 seasonal equations: it linked the net balance of season 1 with the one of season 2, and hence
17 involved elements of the vector F which belonged to both seasonal models. Some annual data
18 were added by the construction of global matrices A_g and G_g which involved also elements of
19 the whole vector F .

21 **Synthetic Indices**

22 ***Units and conversion***

23 A preliminary condition for ecosystem comparison is to express fluxes in the same unit or
24 currency (Baird *et al.* 1991). As biomass and carbon content can be assumed to represent
25 energy, we could use biomass-based models, and in this case (e.g., from Ortiz & Wolff 2002
26 and Heymans *et al.* 2004), values have been converted into gC with the assumption that 1
27 gww = 0.04 gC.

29 ***Throughput and production indices***

30 We defined here the Activity of each compartment as their entering Throughput (the
31 Throughput of a compartment is defined as the sum of its entering or exiting flows, which are

1 equal in the case of a steady-state system, Ulanowicz 1986): as each season was unbalanced,
2 and as we want to focus on trophic exchanges, we chose to define the Activity of a
3 compartment as the sum of all biological inflow (excluding the physical ones). Concerning
4 the primary producers, it was the gross primary production (GPP). Concerning the detritus, it
5 was the bacterial activity, i.e. the flux from the detritus compartment to itself. Hence we count
6 in the meantime the bacterial uptake, the DOC release and the mortality by viral lysis (which
7 is the main mortality cause), and the transformation of POC into DOC by bacterial action.
8 Concerning all other compartments, the Activity was the overall consumption of each
9 compartment. The total System Throughput (TST) of an ecosystem is the sum of all its fluxes
10 and hence depends on the aggregation level chosen for its representation (Kay *et al.* 1989).
11 Here, we computed a pelagic and a benthic internal TST (iTSTp and iTSTb), which were the
12 sum of all fluxes within each layer. Total resuspension and deposition were also calculated
13 between the two layers. The Net System Production (NSP: $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$) is the sum of all
14 migratory (i.e. not the GPP) inputs to the system minus all the exports of the system
15 (respiratory losses included) (Rybarczyk & Elkaïm 2003). Based on Exergy and Power goal
16 functions, we constructed an index that defines the qualitative assessment of exchanges with
17 the outside of the systems. We called it Net System Quality Production (NSQP: energy unit).
18 It was computed by multiplying each of those exchange fluxes by a coefficient representing
19 the quality of the material involved in Exergy computation (Jørgensen *et al.* 1995). The
20 Detritivory/Herbivory (D/H) ratio was also computed.

21 ***Cycling and trophic indices***

22 Other indices aim at integrating all the possible pathways between compartments, and hence
23 are based on the calculation of the integral interaction matrix which accounts for both direct
24 and indirect relations between compartments: the Leontief matrix (Szyrmer & Ulanowicz
25 1987). Based on this matrix, various indices can be computed, among which average Trophic
26 Levels (TL), Trophic Efficiencies (TE), Average Path Length (APL) and the Finn Cycling
27 Index (FCI). The Lindeman representation of a food web aims to visualize it as a food chain
28 (Lindeman 1942), with primary producers and detritus at the first level. According to their
29 diets, compartments are given an index which represents their average Trophic Level (TL),
30 and also are dispatched amongst $N(\text{TL})$ (number of integer Trophic Levels) between which
31 Transfer Efficiencies (TE) can be computed (Ulanowicz 1986). The APL (Finn 1976)
32 represents the mean number of steps that a particle entering the system will follow before
33 exiting. Originally, the Finn Cycling Index (Finn 1976) gave the proportion of cycling

1 material in the system versus straightforward flows that do not cycle. It has been reformulated
2 by Ulanowicz (1986) who chose to normalize it by the TST and computed it by removing one
3 by one the cycling elements of the networks, hence calculating also the number of cycles
4 (Ncyc) and their average length (<Length>).

5 ***Energy flowing indices***

6 Finally, the use of thermodynamic functions allowed the quantification of energy flowing
7 thorough ecosystems, of which we have used Ascendancy (A) and its maximal bound
8 Development capacity (C) (Ulanowicz 1986). Relative Ascendancy
9 (Ascendancy/Development Capacity: A/C), Relative Redundancy (Redundance normalized
10 by the Development Capacity: R/C) and internal Relative Ascendancy
11 (Ascendancy/internal Development: Ai/Ci) were also calculated.

12 ***Aggregation level***

13 Many network analysis indices can be linked to the aggregation level of the networks. It is
14 clear as dimensional indices are concerned (Kay *et al.* 1989), but it is also true about other
15 non-dimensional indices. According to Christensen (1995), this condition is less important
16 when the question addressed concerns the behaviour of whole systems. For example, the
17 influence of aggregation on Ascendancy has been questioned by Christensen (1994) who
18 found it rather low as soon as the systems included at least 7-8 boxes, but, on the contrary,
19 Abarca-Arenas & Ulanowicz (2002) have found the taxonomic aggregation to have a great
20 influence on internal Ascendancy. Then, when the aggregation levels are not exactly the
21 same, it is difficult to compare directly dimensioned indices such as TST or Ascendancy (Kay
22 *et al.* 1989).

23 ***Inter-sites comparisons***

24 Here, in order to characterize the obtained two systems, we will use comparisons based on
25 similarly constructed models of ecosystems, i.e. food webs modelled with similar numbers of
26 compartments (12 to 20) and level of aggregation, describing an average year of the
27 ecosystems with the steady state assumption, and which couple benthic and pelagic layers. It
28 is the case for the Ythan Estuary model (Baird & Milne 1981), the Baltic Sea, Chesapeake
29 Bay, Benguela and Peru models (Baird *et al.* 1991), the Ems and Swartkops Estuaries models
30 (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993), Ythan and Kromme Estuaries models (Baird &
31 Ulanowicz 1993), the Chesapeake, Delaware and Narragansett Bays models (Monaco &

1 Ulanowicz 1997), 3 Baltic Sea regions (Baltic Proper, Bothnian Bay, Bothnian Sea) models
2 (Sanberg *et al.* 2000), 4 sub regions of Tongoy Bay (Chile) models (Ortiz & Wolff 2002), the
3 Seine Estuary model (Rybarczyk & Elkaim 2003), the Orbetello lagoon (Italy) models of two
4 successive years (Brando *et al.* 2004), and the Northern Benguela system models of three
5 decades (Heymans *et al.* 2004).

6 We chose to compare 2 dimensional indices (for their sign): NSP and NSQP, and mainly non-
7 dimensional indices: FCI, D/H, Primary Production Efficiency (PP eff: net primary
8 production / herbivory), fluxes to Detritus / Total System Throughput (FtoD/TST), A/C, R/C,
9 A_i/C_i , Net Primary Production / total Biomass (without detritus) (NPP/B), Gross Primary
10 Production / total System Respiration (GPP/R), Net Primary Production / non-primary
11 producers Respiration (NPP/R), APL and N(TL). When possible, indices have been computed
12 on the basis of the results presented in the articles, either using Ulanowicz's program
13 ntwrk.exe[©] (concerning the counting of cycles within the food webs) or by direct calculation
14 from the presented indices when they were recorded or fluxes-diagram results when they were
15 precise enough (on the basis of Ulanowicz & Norden (1990) recording).

16 **Sensitivity analyses**

17 The sensitivity analyses were conducted with a double purpose: to assess the robustness of the
18 result towards variations in the data, and to identify the effects of variations in the most
19 sensible data (Saltelli *et al.* 2000). Those variations can come from uncertainties or inter-
20 annual variability of the data. The principle is to make the data vary one by one and compute
21 the corresponding new inverse analysis result (Jackson & Eldridge 1992, Niquil *et al.* 1998,
22 Vézina & Savenkoff 1999). Instead of only varying each data by +/- 10% in the original
23 equations – inequality system, we based our method on replacing all the equations by
24 constraints with boundaries equal to the limits of the concerned parameters, and to impose one
25 equation: the one concerning the tested parameter. Then the inverse analysis solution to the
26 new system was computed for various values of the parameter (5 from its reference value to
27 its lowest, 5 from the reference to the highest), and for each tested parameter. We have tested
28 this way the influence of the total inputs, of the primary productions and of the resuspension
29 of microphytobenthos, of the bivalves' production, of the gastropods' and fish grazing on
30 microphytobenthos, and of the juvenile nekton and birds' consumptions. The resuspension of
31 microphytobenthos was added as an annual equation, and we made it vary between 0 and
32 100% of the net primary production. To test the grazing fish consumption in AC, we added an
33 equation and varied its results between 0 and the value observed in the result of the

1 computation. In all other cases, we made all the values vary in the confidence interval of the
 2 constraints.

3 As the data were varied with various intensities due to their different uncertainties, it was
 4 necessary to create a homogeneous index to compare the effect of each data on the result. We
 5 have chosen to compute the relative variation in the resulting flux or network index
 6 normalized by the relative variation of the datum. We called it here the Sensitivity Analysis
 7 Index, SAI. In the computation of those relative variations, the reference taken was the result
 8 obtained for the middle value of the datum (which was the one taken to build the
 9 corresponding equation in the food web model). Hence, the computation of the index is the
 10 following:

11

$$12 \quad SAI(P,R) = \left\langle \frac{\frac{R(s) - R_{ref}}{R_{ref}}}{\frac{P(s) - P_{ref}}{P_{ref}}} \right\rangle_s$$

13

14 where "P" stands for "parameter": the value that is varied in the sensitivity analysis, and "R"
 15 stands for "result": the result that is looked at (a flux, a network analysis index...). "ref" stands
 16 for "reference" and "s" for "simulation": for one parameter and one result, the SAI was the
 17 mean obtained over all simulations, which is symbolized by $\langle \rangle_s$. Basing ourselves on the
 18 computation of a "global tuning importance" of a parameter on more than one variable as the
 19 sum of all "tuning importance" of this parameter to each of the variables (Solidoro *et al.*
 20 2003), we computed two overall indices. The sum of SAI over all results R for one parameter
 21 P gave the overall influence of this parameter on the results SAI (P), and the sum of SAI over
 22 all parameters P for one result R gave the overall sensitivity of this result to the tested
 23 constraints SAI(R):

$$SAI(P) = \sum_R SAI(P,R)$$

24

$$SAI(R) = \sum_P SAI(P,R);$$

1 **Results**

2 **Fluxes**

3 To enable comparison between the functioning of the two seasons, flux values (Tables 3&4)
4 are given in $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$, i.e. the results of inverse analysis were divided by 7 for the first
5 season (s1) and by 5 for the second season (s2).

6 During s1, 33 fluxes were set to zero in the AC model, 25 in the BM model (Tables 3&4).
7 Those fluxes were the zooplankton inputs to AC, the zooplankton consumption on
8 zooplankton, the nematodes consumption on living material in AC, the non-detrital
9 consumption of bivalves, the arthropods consumption on microphytobenthos, nematodes and
10 annelids, the juvenile fish consumption on other compartments than bivalves in AC and on
11 annelids and nematodes in BM, and the grazing fish consumption on foraminifers and
12 nematodes. During s2, 35 fluxes were set to zero in the AC model, 29 in the BM model. The
13 fluxes that collapsed from s1 to s2 concerned the microzooplankton, which had no activity
14 during s2 in neither of the models, and the consumption of foraminifers by nematodes and of
15 annelids by annelids in the BM model. Most of the fluxes were greater in s1 than in s2: only
16 11 fluxes were more important in s2 than in s1 for AC model, and 28 for BM model. Those
17 fluxes concerned in particular the shorebirds, which were more numerous in winter, the
18 shellfish cultures, and, in BM, the grazing fish and arthropods compartments.

19 **Compartments**

20 The most active compartments for the two systems were the two detritus compartments
21 (benthic and pelagic), the microphytobenthos and the meiofauna, with various relative
22 importances (Figure 5). The shellfish culture had a greater activity in BM than in AC, and it
23 was the contrary for the grazing fish. The other activities were of the same order of magnitude
24 in the two systems. The differences between the two seasons were in most cases showing a
25 decrease in activity from s1 to s2, except for the shorebirds activities in both systems (which
26 was raised of 139% in AC and 198% in BM), shellfish cultures activities in both systems (+
27 19% and + 218% in AC and BM respectively), and, in BM only, the nematodes and benthic
28 detritus activities (raises of 25% and 7% were observed, respectively). Shorebird's activities,
29 despite their big raise, stayed the lowest activities of both systems.

1 Net systems exportations

2 As the systems were annually in equilibrium, the importations (including gross primary
3 production) and exportations (including respiration) were balanced over the year. Yet, slight
4 differences can appear seasonally (Figure 6): the two systems tended to globally import
5 material during s1 and to export during s2. However, the net importation of material from the
6 water column must be noted for the two sites and during the two seasons. The quality of this
7 material is quoted on the figure: in proportion, the exportations were enriched in living
8 material when compared to the importations. And, in absolute value, the output of living
9 material (phyto- and zoo-plankton) was greater than the input for AC during s1 (living
10 outputs: 33.7 vs inputs: 23 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$), and for BM during both seasons (35.2 vs 34.4
11 and 17 vs 16 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$ during s1 and s2 respectively).

12 Network analysis

13 Network analysis indices allow further comparisons to be made between the two models
14 (Table 5). The total system throughput (TST, sum of all fluxes) was greater, for both seasons,
15 in BM than in AC, but, during each season, the pelagic internal TST (iTSTp, sum of all fluxes
16 within the pelagic layer) was greater in AC than in BM. For each ecosystem and each season,
17 the resuspension was smaller than the deposition: there was a net deposition in each system.
18 The Finn Cycling Index (FCI) was constant around 14% for AC, but was in s1 twice its value
19 in s2 for BM (23 % in s1 and 11.3 % in s2). Globally, over the year, BM had a bigger FCI
20 than AC. The number of trophic levels was 4 in each system, except for BM during s2, where
21 there were only 3. The effective trophic levels of pelagic microfauna, benthic foraminifers,
22 mesozooplankton, meiofauna, bivalves, gastropods and cultivated species was 2 in each
23 system. During s1 and over the year, the trophic efficiencies are higher in BM than in AC for
24 the highest trophic levels, while they are for both seasons higher in AC than in BM between
25 the first trophic levels.

26 We compared also the two annual systems ACA and BMA with other published ecosystems,
27 on which we made complementary computations (Table 6). Such comparisons aimed at
28 pointed the specificities of the two sites amongst a great variety of ecosystems. In terms of
29 NSP, the AC and BM systems were both globally importing material: 673 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$ for ACA
30 and 264 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$ for BMA. Other systems are globally importers of material: the
31 Chesapeake Bay, Swartkops and Kromme estuaries, and the sand subpart of Tongoy Bay
32 systems globally import material from the outside. The computed FCI in BMA and ACA
33 were greater than those observed for Tongoy Bay, Orbetello lagoon, Benguela during the 70's

1 and 90's, and Peru upwelling systems. It was of the same order of magnitude for ACA and
2 Bothnian Sea, lower than in other estuaries and bays. For BMA, it was higher, comparable to
3 the FCI of the Baltic Proper, but still lower than the one of other estuaries and bays. The
4 number of cycles was also greater than the average observed in other systems, and BMA
5 presented nearly twice as many cycles as ACA. The high number of cycles in Narragansett
6 and Delaware bays is also associated with a high FCI, which was not the case for ACA and
7 BMA. The value of NPP/B ratio was in the average observed for other ecosystems, with
8 higher values obtained for Chesapeake Bay, Narragansett Bay, Delaware Bay, the Benguela
9 and Peru upwellings, the Bothnian Bay in Baltic Sea, and the Seine estuary, and lower values
10 than in the Ythan estuary, Swartkops estuary, Ems estuary, Kromme estuary, Bothnian sea
11 and Benguela during the 90's. It can be compared to the Baltic proper (it is just higher in
12 BMA) and Benguela during the 80's. The value of GPP/R is less than 1, and closer to 1 for
13 BMA than for ACA.

14 **Sensitivity analyses**

15 In both systems, the bivalves' production was very influent on the results (Figure 7 for BM, in
16 appendix for AC), but it was the oceanic inputs in AC and the shellfish culture in BM, that
17 were the most influential. The total data (which included all data concerning this
18 compartment: pseudo faeces, respiration and production) concerning this compartment were
19 twice as influential as production alone. The difference between those two impacts (the one of
20 total data and the one of production alone) represented then the influence of respiration and
21 pseudo faeces, which mostly positively impacted fluxes during s1 and negatively during s2,
22 and globally more influential during s2. In AC, the most influential parameter was the oceanic
23 inputs, which influenced positively and during the two seasons nearly all the fluxes linked to
24 detritus, except the activity of bivalves, which was negatively influenced during s2. The net
25 primary production was very influential on AC system, a little less in BM, and it had a
26 positive global impact, more important during s1 than during s2. The birds consumption was
27 of very low influence in the two systems, and influenced only the fish juvenile diets (all other
28 fluxes were changed for less than 1% for a 10 times increase in the birds consumption).

29 We can also describe the influence on fluxes in each system with the index SAI (F) (results in
30 appendix). Globally, AC system seemed more influenced during s2 than during s1, and it was
31 the contrary for BM. In both systems, the microphytobenthos resuspension was much
32 influenced (the most one in BM, the second most in AC), but it was above all by directly
33 linked parameters (the resuspension rate, and primary production), but also by the rivers

1 inputs (negatively) in AC, and bivalves production in both systems. Fluxes linked to annelids
2 were also influenced in the two systems, particularly by the oceanic inputs in AC, and by the
3 shellfish culture activity, microphytobenthos resuspension, and fish grazing in BM. The
4 foraminifers and nematodes compartments must be quoted also as well as the predation of
5 gastropods by fish juveniles and shorebirds (but only in BM model for those latest two
6 fluxes). Grazing fish and fish juveniles were more impacted in BM than in AC.

7 **Discussion**

8 The various hypotheses and assumptions made to build the models must be kept in mind
9 when discussing the results. Some of the results can be artefacts due to the method itself, in
10 particular in view of the parsimony principle (Vézina 1989) which, combined with too poorly
11 constrained fluxes, lead to results open to criticism (Niquil *et al.* 1998, Leguerrier *et al.* 2003).
12 Hence, the results concerning the microzooplankton will not be discussed here because it is a
13 mathematical artefact that the consumption of this compartment occurred only during s1.
14 Indeed, for lack of data, this compartment was only annually constrained. The same thing
15 happens with diets of too poorly constrained compartments: they reveal in fact the
16 availability of their prey items (Leguerrier *et al.* 2004). As every available data was
17 incorporated into the inverse analysis model, it is not possible to assess directly its validity,
18 and the results must be considered with some caution. However, the comparison of our model
19 results with literature data let us ascertain whether their order of magnitude was consistent
20 with reality (Chardy & Dauvin 1992), and sensitivity analyses helped us to point at the most
21 missing data, and eventually lead forthcoming measurements.

22 **System production from a compartmental point of view**

23 ***Debatable importance of grazing fish***

24 The grazing fish seemed to be a very important compartment in terms of activity, but, without
25 any available data, they were nearly totally unconstrained in the model (except for their
26 grazing which had been evaluated in BM (Fizzala & Richard pers. comm.), and hence were a
27 privileged exit pathway for locally produced microphytobenthos and benthic detritus: in the
28 result, they fed half on microphytobenthos and half on benthic detritus, thus using around
29 40% of the benthic net primary production (46% during s1 and 38% during s2) and consisting
30 of 14% of the benthic detritus output (including burial). However, the results concerning this
31 compartment can be discussed and are interesting for the comprehension of the two

1 ecosystems. Indeed, in both models, sensitivity analyses have shown that the grazing of this
2 compartment had an impact on microphytobenthos resuspension, on the annelids
3 compartment, and on the nematodes grazing on microphytobenthos. Grazing fish entered in
4 competition with foraminifers and nematodes for the microphytobenthic resource, leading to a
5 depletion of those items for annelids. Moreover, according to Bruslé (1981) and Almeida
6 (2003), we considered in the conceptual model that grazing fish also prey on nematodes and
7 foraminifers: hence, they can enter in competition with annelids, which occurred during s2 in
8 BM, when grazing fish prey on nematodes. Almeida (2003) considered, in the Tagus estuary,
9 that the predation on nematodes and foraminifers was accidental, but they also identified a
10 large range of particle-size selection and other studies have also underlined the presence of
11 nematodes in mullets diet (Lafaille *et al.* 2002). The obtained values for grazing fish'
12 consumption are mathematical values, except for the grazing on microphytobenthos which
13 has been constrained in BM (Fizzala & Richard, pers comm.). The mathematical results might
14 be overestimated. Almeida (2003) evaluated that one *Liza ramada* of a standard length of
15 200mm can plough annually an area of 4 m² of intertidal sediment, which, in the present case,
16 would represent individual consumptions of around 26 gC.m⁻².y⁻¹ of microphytobenthos, 1.4
17 gC.m⁻².y⁻¹ of foraminifers and 4 gC.m⁻².y⁻¹ of nematodes in AC, and around 13 gC.m⁻².y⁻¹ of
18 microphytobenthos, 11.5 gC.m⁻².y⁻¹ of foraminifers and 4.4 gC.m⁻².y⁻¹ of nematodes in BM.
19 Almeida (2003) observed that no significant correlation can be assessed between the
20 concentration of microalgae and particulate organic matter (POM) in mullets stomach, but
21 found that an average of 20% of the consumption was composed of POM. With these rough
22 figures, we amount to an annual consumption of 34 (in BM) to 38 (in AC) gC per mullet,
23 which would mean a density of 1.5 grazing fish (in BM) to 5 grazing fish (in AC) per square
24 meter. Lafaille *et al.* (2002) measured that mullets exported, during each tide where they can
25 reach the salt marsh creeks of Mont Saint-Michel bay (43% of the tides), 8% of their fresh
26 body weight, of which 31% is organic matter. In the present case, and even considering that
27 they feed equally during day and night (Morrison *et al.* 2002), i.e. that each day counts two
28 feedings, that would mean a grazing fish concentration of 364 g fresh weight.m⁻² in AC and
29 78 g fresh weight.m⁻² in BM (with the conversion that, roughly, 1 g fresh weight = 0.04 gC).
30 These two results are completely unrealistic. Indeed, although no evaluation has been made of
31 the grazing fish populations on the two mudflats, one could expect a density of a few
32 hundreds of ind.ha⁻¹ (Parlier pers comm.). Hence, it could be interesting to assess: (1) the
33 actual mullet densities on each mudflat, (2) their grazing on microphytobenthos over the
34 whole year (the experiments in Brouage were conducted from March to June and

1 extrapolation were made on the basis of general observations), (3) their actual diets and
2 effective preying on meiofauna, for example by means of gut contents observations, as has
3 been done for juveniles of other mullets (Albertini-Berhault 1973) or in Mont-Saint-Michel
4 Bay for *Liza ramada* (Lafaille *et al.* 2002). However, the results showed that more food was
5 available for this group in AC than in BM, as only the microphytobenthic consumption was
6 constrained in BM, and the total consumption of grazing fish was lower. Hence, the
7 hypothesis of a better quality production in AC can be confirmed on the basis of the present
8 results.

9 ***Importance of microphytobenthos resuspension***

10 The microphytobenthos resuspension appeared to be a very influential parameter on the
11 system (Figure 7). It was also the most influenced flux, being impacted by nearly all the tested
12 parameters (details not presented here). These influences can be understood if one considers
13 that they either force this flux directly *via* production (the microphytobenthic production) or
14 consumption (the grazings of grazing fish and nematofauna) or indirectly *via* phytoplanktonic
15 consumption (shellfish production). The value of $1 \text{ gC.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ on mudflats has been
16 observed on the basis of the accumulation of biomass during one day-time emersion
17 (Blanchard *et al.* 1998, 2002). Hence, it represents the gross primary production minus
18 respiration, exudation, natural mortality and predation during this time, or, given the mass
19 conservation, the resuspension, respiration, exudation, natural mortality and predation during
20 the night and during periods of immersion (Guarini pers comm). In the following, we will
21 define the net primary production (NPP) as the gross primary production (GPP) minus
22 Respiration (R). The results show low rates of resuspension (compared to NPP) during s1,
23 only 6.3% and 3.4% in AC and BM respectively, and high ones during s2, with 30% and 29%
24 respectively. This is consistent with the fact that winter might be a more perturbed season in
25 terms of meteorological conditions and hence of potential resuspension, and the observation
26 that microphytobenthos contribution to pelagic communities increases from 1% to 50%
27 during winter (Guarini *et al.* 2004). Considering a biofilm concentration of $25 \text{ mg Chl}_a.\text{m}^{-2}$,
28 i.e. 1.25 gC.m^{-2} (Guarini *et al.* 2000), these values represented a resuspension of 1.4 and 5.2
29 biofilms per month in ACs1 and ACs2, and 0.9 and 5.6 biofilms in BM, i.e., if the whole
30 biofilm is taken during a resuspension event, approximately one resuspension event per month
31 during summer, and 5 during winter. However, other factors influence microphytobenthos
32 resuspension, e.g. grazing fish might lower the direct exportation to the benefit of exportation
33 *via* this biotic vector (Lefeuvre *et al.* 1999). Yet, the computed grazing values for the two

1 sites ($84 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ and $45 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-2}$ in AC, $11 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ and $8 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-2}$ in BM) are
2 still much lower than the resuspension values computed on the basis of 1 biofilm per day
3 during the most producing months ($153 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ and $113 \text{ gC.m}^{-2}.\text{s}^{-2}$). Bioturbation by
4 benthic macrofauna e.g. *Hydrobia ulvae* (Orvain *et al.* 2003) and *Scrobicularia plana* (Orvain
5 *et al.* 2004a) can also enhance resuspension in general, and resuspension of consolidated
6 biofilm in particular (Orvain *et al.* 2004b).

7 ***Difficulties in evaluation of macrofauna production***

8 The macrofauna compartments are preyed upon by shorebirds and fish juveniles, and it would
9 be interesting to assess their production, which is, more than their biomass, revealing the
10 amount of food available for the predators. The problem is that, as the flux from macrofauna
11 compartment to detritus merged faeces and natural mortality, it is difficult to ascertain from
12 the results the exact value of macrofauna production, which includes natural mortality. In the
13 literature, most P/B values do not include all the effective production of macrofauna (Bachelet
14 1982) and apart for the bivalves which have been studied on the two mudflats at the
15 population dynamic level, the effective production of the other compartments might have
16 been underestimated, as, in the present food-web definition of “production”, the elimination
17 term E should be included (Bachelet 1982). It is not clear what is really taken into account in
18 many of the assessments of P/B ratios, but we fear that the annual averages might have erased
19 all small scaled variations, and above all the elimination term, which might not be a
20 production value for the population itself, but is transferred to the trophic web. Another
21 problem is the variability of P/B rates: they may cover a large range of values according to
22 habitat, number of age classes and, above all, the relative importance of each cohort (Bachelet
23 1982). We have tried to avoid this latest problem by imposing only inequalities on the
24 macrofauna compartment, obtained with the widest possible range of data taken from the
25 literature, but maximal values are reached by the arthropod production in AC and annelids
26 production in BM and hence should be clarified on the field.

27 ***Weak control by top predators***

28 In each ecosystem, the ***higher levels*** (shorebirds and fish juveniles) seemed at first sight to
29 have little or no impact on the ecosystem functioning: their activities (in terms of
30 compartmental Throughputs, Ulanowicz 1986) were the lowest ones. Yet, they are at the
31 highest trophic level, and hence their activity might not be the most revealing index to describe
32 their position in the ecosystem, as advanced by Meire *et al.* (1994) who observed in the

1 Oosterschelde Estuary that even though the role of birds in the Carbon balance of the estuary
2 was rather small, their impact on the population may however be important. The main activity
3 of shorebirds on mudflats is their feeding (Burger *et al.* 1996), and various studies have
4 shown that they might have a substantial impact on their invertebrate prey (Daborn *et al.*
5 1993, Masero *et al.* 1999, Dierschke *et al.* 1999a, b, Zharikov & Skilleter 2003), or even that
6 intertidal habitat might not provide enough resources to sustain their populations (Smart &
7 Gill 2003). On BM, shorebirds have been observed to ingest smaller and smaller annelids as
8 they depleted the stock of bigger ones (Boileau & Corre, 2003). However, it has also been
9 already argued that the shorebirds populations might not systematically control benthic prey
10 populations (Wilson & Parker 1996).

11 *Birds absolute consumption*

12 The computed values for birds consumptions in AC and BM are highly uncertain as,
13 depending on the methods used for the computation (biomasses in Zwarts *et al.* 1990, Basal
14 Metabolic Rates in Wolff *et al.* 1975 or Kersten & Pierma 1987, correcting factor in Wolff *et*
15 *al.* 1975 or Pienkowski *et al.* 1984) they lead to values that can vary of a multiplying factor of
16 1 to 10. However, sensitivity analyses have shown that in the computed range this
17 consumption had little or no impact on the other fluxes during the inverse analysis
18 computation, except for fish juveniles, of which consumption balanced bird predation in
19 sensitivity analyses. However, compared to values found in the literature, computed values
20 for AC and BM fall under the range observed in other estuaries: Meire *et al.* (1994) measured
21 a predation of $1.8 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in the Oosterschelde Estuary; we calculated from the review by
22 Moreira (1997) assuming 0.021 gC.kJ^{-1} (Moreira 1997, Meire *et al.* 1994) a consumption of
23 $2.15 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in the Wadden Sea, $1.48 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in the Grevelingen Estuary, $18.14 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$
24 in the Ythan Estuary, $7.62 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in the Tees Estuary, $2.94 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in Langebaan
25 Lagoon, $6.04 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in Banc d'Arguin, and $2.14 \text{ gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ in the Tagus Estuary.

26 *Impact of birds on invertebrate populations*

27 Two types of data are necessary to assess the impact of bird predation on prey populations, :
28 the intake of prey by birds, and also the production of the prey population (Moreira 1997). As
29 we discussed above, the difficulty in assessing the real production of the total invertebrate
30 production, and although Predation/Production would be a better index, we will calculate the
31 predation pressure in AC and BM as a percentage of the macrofauna standing stock, as
32 defined by Meire *et al.* (1994). The rates obtained in AC and BM, taking the great variability

1 of the evaluations into account, averaged, per season 4% for ACs1, 7% for ACs2, 6.5% for
2 BMs1 and 13% for BMs2, leading to a mean amount of 11.5% in AC and 12% in BM. These
3 values were much lower than the ones obtained by Meire *et al.* (1994) during two periods in
4 the Oosterschelde Estuary (30 and 37% for the whole population without oystercatchers and
5 their preys). Moreira (1997) estimated that 45% of the *Scrobicularia plana* population of the
6 Tagus Estuary were preyed by birds during winter. But it must be quoted that this latest value
7 included gulls, which do not feed on our two sites, and a high proportion of siphon predation,
8 which has not been assessed in AC or BM. In the southern Baltic Sea, Dierschke *et al.*
9 (1999a) estimated dunlins predation on macrobenthos and obtained rates between 3 and 6% of
10 the suitable food supply per month in October, for an annual average of 1 to 2% per month.
11 They argued that, although the values seemed low (between 14 and 28% per year), such a
12 predation could locally deplete some populations of the fragmented study area. In AC and
13 BM, such a spatial fragmentation does not occur, partly because of tide mixing, and we can
14 say that the birds consumption might have a low impact on macrofaunal populations.

15 *Availability of food and birds diet*

16 Moreover, of the total prey population, a great part can be too profoundly buried and hence
17 not accessible: for example, the knots *Calidris canutus* do not harvest prey under 2 to 3 cm of
18 sediment (Zwarts & Blomert 1992), and the densities of the Curlew *Numenius arquata* have
19 been observed to decrease during winter, possibly due to prey burial (Boileau *et al.* 2002). Of
20 this accessible fraction, one part is not ingestible, and of the remaining available fraction, one
21 part is not profitable (Meire 1993), all of which may lead to a harvestable fraction for knots of
22 13.5% of a bivalve population (Zwarts *et al.* 1992). In our models, as it is often done in global
23 assessments, we considered that the whole production of macrobenthos was available for
24 birds, which is not necessarily the case on the field (Zwarts & Wanink 1984, Backwell *et al.*
25 1998). Hence, the diets of birds in our models were mainly turned towards bivalves, which
26 had the highest evaluated production on both AC and BM. This is consistent with local
27 observations, on the site of BM, for example, Grey plover fed mostly on bivalves (for 60%)
28 during the winter 2001/2002 (Boileau & Corre 2003), and with literature data, for example
29 concerning the main bird species, the Knot *Calidris canutus* (Zwarts & Blomert 1992). But
30 those species can also prey on other items, such as, for the Grey plover, worms (Boileau &
31 Corre 2003) or crabs (Turpie & Hockey 1996), or mudsnails *Hydrobia ulvae* for knots (e.g.,
32 Dekinga & Piersma 1993). The Dunlin *Calidris alpina* has been observed to prey on worms in
33 the Wash (Le V. dit Durell & Kelly 1990) and in the Bay of Konigshafen (along with shrimps

1 *Crangon crangon* in spring, Nehls & Tiedemann 1993), on the amphipod *Corophium*
2 *volutator* (Mouritsen 1994), and oligochaetes worms have been observed to be of
3 considerable importance as a food for them in the Severn Estuary, along with bivalves and
4 mudsnails (Worrall 1984). Globally, they are versatile in their diets and can prey upon worms,
5 small crustaceans, bivalves and gastropods (Dierschke *et al.* 1999b), and their diet is linked to
6 seasonal availabilities (Worrall 1984). The same observation can be made for other species: in
7 the Tagus estuary, Moreira (1994), by direct observation and by dropping analyses, observed
8 a predominance of bivalves and worms in the diets of Black-tailed godwits. In Cadiz Bay,
9 Perez-Hurtado *et al.* (1997) recorded, on the basis of faeces analyses, the predominance of
10 *Hediste diversicolor* and *Hydrobia ulvae* in Bar-tailed godwits' diets, *Hydrobia* for Black-
11 tailed godwits and Redshanks, *Hediste diversicolor* and *Diopatra sp.* for Grey plovers, crabs
12 and *Hydrobia* for Curlews, and they guessed that Dunlins preyed predominantly on
13 polychaetes and a few bivalves. Scheiffart (2001) observed that Bar-tailed godwits preyed
14 preferentially on worms, and that only the males, during spring, ingested 20% of bivalves.
15 Zharikov & Skilleter 2003) observed, in a sub-tropical estuary, that they fed mostly on crabs,
16 bivalves, and worms. Hence, the observed diets might reveal above all the availability of
17 preys, and the result of inverse analysis reveals the difference in production rates, as, in the
18 computation, the availability of compartments is linked to their outflow (Leguerrier *et al.*
19 2004). The switch from bivalves to gastropods from s1 to s2 in BM, where no data were
20 imposed on the shorebirds diets, is consistent with Dekinga & Piersma (1993) observations on
21 knots in Wadden sea.

22 In BM the bivalves' production was lower than in AC, possibly due to a great impact of
23 shellfish cultures which promote worms instead of molluscs (Sauriau *et al.* 1989), and one can
24 wonder how such activities can impact the shorebirds populations, and guess that a depletion
25 in natural populations might have a negative impact. However, various studies (Caldow *et al.*
26 2003 in Wales and Atkinson *et al.* 2003 in the Wash) have shown a positive impact of mussel
27 cultivation on shorebirds. Up to this date, no study have been conducted on the sites of AC
28 and BM, and first observations showed that, even though knots more easily forage in soft mud
29 (Nehls & Tiedemann 1993), they remain the only ones which venture themselves on such soft
30 sediments as the ones that can be found under mussel "bouchots" and oyster tables (Boileau,
31 pers. comm.).

1 *Conjugate effects of birds and fish juveniles*

2 Other top predators of the model were fish juveniles, which like shorebirds preyed
3 preferentially on bivalves in the results of the computation, and also, in BM, on gastropods
4 and arthropods. Contrary to shorebirds, fish juveniles ate more during s1 than during s2 in
5 relation to their respective life cycle. The total fraction of macrofauna biomass preyed upon
6 by fish juveniles reached 3.3% and 1.1% during s1 and s2 in AC and 89% and 28% during s1
7 and s2 respectively in BM, which lead to an annual consumption of 16% and 137% of
8 macrofauna biomass in AC and BM respectively. These values seem very high, and would
9 necessitate a high secondary production to be sustained, but it is difficult to discuss the results
10 concerning fish juveniles as very few data are available on this compartment. Yet, both AC
11 and BM are known as nurseries (Dorel & Désaunay 1991, Guérault *et al.* 1996) and might be
12 exploited by this compartment at an important rate also. The role of mudflats for juvenile
13 soles has been emphasized in the Bay of Biscay, but above all for its habitats characteristics
14 and importance on recruitment (Le Pape *et al.* 2003a, b). Besides, fish juveniles might also
15 prey on meiofauna (Castel & Lasserre 1982, Marinelli & Coull 1987, Amara & Bodin 1995),
16 and hence have a wider range of feeding opportunities all year long. As the result of the
17 model showed no predation of fish juveniles on meiofauna, we can guess that there is still a
18 food reservoir, but with the restriction that they might enter in competition with other
19 meiofauna predators.

20 *Impact on the food webs*

21 Trophic level of top predator highlights their potential impact of the food webs: birds position
22 was the highest in both AC and BM during s1, but it was lower than the fish juveniles one in
23 BM during s1. The low transfer efficiency from level 3 to level 4 in AC during s1 and s2
24 suggested a low impact of shorebirds in AC during the two seasons, the transfer is higher
25 from level 2 to level 3, suggesting a non negligible predation of birds and fish juveniles on the
26 second trophic level, but it was still a low value compared to classical food chain
27 representations, where values between 6 and 20% are expected (Frontier & Pichod-Viale
28 1995). In BM, the transfer efficiencies are higher (from level 3 to level 4 during s1 and from
29 level 2 to level 3), but still under 10%, which is low, despite a potentially overestimated fish
30 juvenile consumption.

31 Hence, we can conclude that the impact of shorebirds and fish juveniles is lower in AC than
32 in BM, and without flagrant risk of immediate depletion of stocks. Moreover, adjacent salt
33 marshes are supposed to have beneficial impacts on birds' populations; it has been shown that

1 adjacent “Salinas” were efficient at maintaining foraging waders on mudflats (Masero *et al.*
2 2000).

3 **Comparison of the two systems seasonal coupling**

4 The *contrast between the two seasons in BM*, which could not be observed with the
5 modelling of the average year only (Leguerrier *et al.* 2003, 2004), emphasized the interest of
6 dividing the year in two complementary periods. Indeed, BM presented two much contrasted
7 seasons, whereas AC seemed to be functioning more homogeneously thorough the year.
8 Network analysis can also be useful to compare the successional development of a system
9 over time (Baird & Heymans 1996). Even though network analysis is generally used to
10 describe balanced systems; indices can be computed for each season that allowed
11 comparisons on their functioning (Table 5).

12 ***Producing seasons***

13 The NSP were negative for both seasons in the two systems, with stronger values for AC than
14 for BM, and for s1 than for s2: more material was consumed from the outside in AC than in
15 BM, and during s1 than during s2 (Table 5). Variation in living biomass was positive for the
16 two systems during s1, with a decrease only in the gastropods population in AC, and in the
17 nematofauna, annelids and arthropods populations in BM. It is interesting to quote that
18 annelids and nematofauna were amongst the most impacted compartments by the sensitivity
19 analyses lead on BM, as were gastropods for AC. A decrease is also observed in the amount
20 of detritus in BM, whereas the s1 is a season of detritus accumulation in AC. This is linked to
21 the inputs which were more important during s1 than during s2 for AC, and equivalent during
22 the two seasons in BM.

23 The quality enrichment observed was not identically distributed either: while AC exports
24 were more enriched during s1 than s2, it was the contrary in BM. The result concerning BM
25 can be explained by the fact that the cultivated oysters (which participated for 45% of the
26 quality) were exported essentially during winter. The very high enrichment obtained for AC
27 during s1 is due to the microzooplankton exportation which only occurred during this season
28 due to mathematical artefact. However, even though AC NSP is for each season more
29 negative than BM one, and although the shellfish cultures are of less importance in AC than
30 in BM, AC system exports more quality during s1, nearly the same amount as BM during s2,
31 and more than BM for the whole year. This seems to imply that the AC system is more
32 productive than the BM one, in terms of quality. But one has to be cautious concerning this

1 hypothesis, above all considering that some compartments, such as the grazing fish, could not
2 be properly constrained. This latest point will be discussed later.

3 ***Different organization***

4 Baird & Ulanowicz (1993) suggested the utilization of primary production efficiency (P_{Peff},
5 direct utilization of primary produced carbon) in correlation to the D/H ratios: a low D/H
6 coupled with a high P_{Peff} suggests a great diversity of resource utilization. The trophic
7 efficiencies were higher for the first levels in AC than in BM during the two seasons, which,
8 along with a lower D/H, and higher P_{Peff} suggested seasonally a greater diversity of
9 resources in AC than in BM.

10 What was striking from the observation of the evolution of BM indices from s1 to s2 was the
11 drop of APL, FCI, number and length of cycles, and number of trophic levels in BM, and the
12 raise in A/C, A_i/C_i and NSQP, while those indices seemed to stay equivalent for the two
13 seasons in AC. Ascendency is a measure of the amount of information flowing within a
14 system (Ulanowicz 1986). Its superior bound is the Development Capacity C and the gap
15 between the two is composed of ‘overheads’: on inputs, on exports, dissipative (respiratory)
16 and pathway redundancy (Ulanowicz 1997). The distinction of this various overheads is not
17 questioned here, but let just observe that the lower the overheads, the more organized the
18 system: according to Ulanowicz (1997), the natural tendency of evolution for a system is
19 towards a greater organization, more efficient pathways, and hence a higher Ascendency. This
20 interpretation in terms of maturity has been discussed (Christensen 1995), and we will more
21 focus on Relative Ascendency (A/C) which gives clue us about the dependency towards
22 external factors. Indeed, the internal Ascendency (A_i) and development capacity (C_i) do not
23 consider, in their computation, the exchanges with the outside (Ulanowicz & Norden 1990):
24 hence, the gap between them two is only composed of the internal Redundancy (R). The
25 comparison between A/C (relative Ascendency) and A_i/C_i (relative internal Ascendency)
26 represents a degree of dependency towards the exogenous connections to adjacent ecological
27 and physical systems (Baird *et al.* 1991). The difference between A/C and A_i/C_i stayed the
28 same (18%) in BM during the two seasons. Hence, during s2, BM presented a greater level of
29 organization which implies a lower adaptation capacity (Heymans *et al.* 2002) with the same
30 dependency to external condition as during s1.

31 The drop in APL, FCI, number of cycles and their mean length suggested a diminution of
32 stress for BM during s2 (Baird & Ulanowicz 1989). The loss of one trophic level in BM was
33 associated with a higher transfer efficiency between the two precedent ones, a lower trophic

1 level of nekton juveniles and a higher one of grazing fish. Indeed, very different pathways
2 occurred in s1 and s2 for BM, whereas the diets of each compartment remained roughly the
3 same in AC. The diet of nekton juveniles, for example, was exclusively based on bivalves in
4 AC, but changed in BM from a predation in s1 of 50% on bivalves, 25% on gastropods, and
5 25% on arthropods, to 75% on bivalves and 25% on gastropods in s2. The grazing fish, which
6 stayed roughly with an equilibrated diet between microphytobenthos and detritus in AC,
7 changed their exclusively herbivorous diet during s1 to prey on nematofauna during s2 in
8 BM, entering in competition with annelids, which transferred 20% of their diet on nematodes
9 instead of on themselves. Not only the diets, but also the activities and above all the fate of
10 the produced material by the compartments must be looked at. Hence, we have constructed
11 the “useful production efficiency”, which is the ratio: useful production of the compartments
12 (i.e. exported or preyed) / activity of the compartment). The nematodes, in BM, showed in the
13 meantime an increasing activity, and increasing useful production efficiency: the change in
14 trophic structure in linked the doubling importance of meiofauna in the food web during s2.
15 The loss of one Trophic Level and increase of the Trophic Efficiency from level 2 to level 3
16 was due to the combined drop of annelids and rise of nematodes efficiencies: there is a change
17 in the carbon pathways in BM, which does not occur in AC. Indeed, the nematode populations
18 are more numerous in winter than in summer (Rzeznik-Orignac *et al.* 2003), contrary to what
19 is supposed for macrofauna. The nematodes dynamics have been studied in BM (Rzeznik-
20 Orignac *et al.* 2003), and not in AC, and nematodes grazing have been shown, in the
21 sensitivity analyses, to have an impact on the results: we can wonder if, with more
22 information on this peculiar compartment, different patterns would be observed in AC.
23 Those observations underline the interest of coupling two seasons in the modelling of a food
24 web, provided that enough information are known to characterize the seasonal patterns of the
25 populations. They also showed the key role of nematodes in the food web dynamics. It had
26 already been emphasized that nematodes were an important compartment for the benthic
27 communities (Gerlach 1971), at the detrital level (Escaravage *et al.* 1989), in the transfer of
28 material towards higher trophic levels (Coull 1990), or in the food-web functioning
29 (Leguerrier *et al.* 2003), but it is emphasized here that they might also play a structural role by
30 forcing the ecosystem trophic organization. Schmid-Araya *et al.* (2002) suggested that
31 meiofauna played a key role as intermediate between trophic levels, and adding this
32 compartment in a conceptual model increased its complexity. Hence, in the choice of
33 aggregation level of the conceptual model, meiofauna should not be omitted.
34

1 **Global functioning**

2 Even though the BM global activity (TST) was 1.5 higher than the AC one, the two mudflats
3 present *similar global functioning*, with a net importation from the ocean, a net exportation
4 of primary production, a predominance of benthic primary production over pelagic primary
5 production due to its high turbidity level (Blanchard & Cariou Le Gall 1994), and a
6 dominating consumption on detritus. Like the Bay of Saint-Brieuc benthic system (Chardy *et*
7 *al.* 1993), and besides a much higher benthic primary production, they imported material from
8 the water column, of which 28% in ACA and 7 % in BMA were used by the benthic-pelagic
9 ecosystems (54% of the imported material is used by the Bay of Saint Brieuc benthic
10 ecosystem). To go further in this global comparison, we will compare our two food web
11 results with the ones concerning other similarly modelled food webs.

12 ***Quantitative Importing but Quality Exporting systems***

13 Even though the two studied systems globally import material, contrary to most of the other
14 systems (Table 6), it is interesting to look at the quality of those importations and exports. The
15 quality of a unit of material is linked to the information embodied in its components. Marques
16 *et al.* (1997) have followed the simplification proposed by Jørgensen *et al.* (1995) to compute
17 Exergy: the simple multiplication of the compartments biomass by a weighting factor with the
18 detritus at the basic reference-level gives, in arbitrary units, the quality embodied in the
19 considered biomass. The yearly gains in quality were 304% and 123% of the yearly quality
20 inputs for AC and BM, respectively (details of the computation not presented here), and each
21 season presented also a net quality production. Hence, the two systems were producing
22 quality all over the year. Moreover, they were, amongst the most quality productive systems
23 (Table 6). Some ecosystems, as the Kromme Estuary or the Orbetello lagoon, globally import
24 quality, all the other ones (when quality could be computed from the published results) export
25 quality, but only the Peruvian upwelling exports more quality than both AC and BM.

26 ***Systems under low stress***

27 The FCI can be used for comparison purposes, even though it is subjected to discussion
28 (Allesina & Ulanowicz 2004) concerning its absolute value which may not include all flows
29 engaged in cycling, missing the compound cycles, of which the interest has been shown
30 (Whipple 1999) can still be used for comparison purposes. Monaco & Ulanowicz (1997)
31 associated high FCI and APL values to a good efficiency at retaining particulate matter within
32 the food web. FCI has also been related to positive feedbacks in ecosystems that contribute to

1 Stability, and has been observed inversely correlated with system recovery time
2 (Vasconcellos *et al.* 1997), but according to Baird & Ulanowicz (1989), the paucity of cycles
3 coupled with a high FCI index bespeak a disturbed system. Baird *et al.* (1991) also associated
4 a high FCI to a stressed system more than to a stable one. This might not be incompatible, and
5 one could argue that stress conditions could enhance ecosystem adaptation. Here, even
6 though the FCI were higher than in peculiar systems such as lagoons or upwellings, we can
7 argue that the FCI were relatively low, and, associated with great number of cycles, might
8 reveal poorly stressed systems. BM, with a higher FCI, might be more stressed and adaptative
9 than AC, and we may hypothesize that this effect is linked to a more important shellfish
10 culture.

11 *A large diversity of resources*

12 The D/H ratio was particularly high in the pelagic systems of both AC and BM, but on the
13 average (i.e. over the whole benthic-pelagic system) it was within the range observed for
14 estuaries and bays, the closest ones being those for Delaware and Chesapeake bays.
15 Relatively low for ACA, it is higher in BMA. The P_{peff} of ACA was higher than the BMA
16 one, and both of them were greater than the average observed for estuaries and bays. Hence,
17 we can assume that those two systems benefit from a large diversity of resources in
18 comparison to other systems. Indeed, it is known that material from different origins reaches
19 those two mudflats: river born detritus, neritic phytoplankton, microphytobenthos and “true”
20 phytoplankton are constituting a great variety of resources.

21 *Dependency towards external factors*

22 BMA happened to be, amongst all the compared ecosystems, the one that had the highest
23 difference between A/C and A_i/C_i. ACA presented also a high value, comparable to the Seine
24 Estuary one. The amount of overhead is also supposed to be an indication of system resilience
25 and strength in reserve (Heymans *et al.* 2002): low values of A/C were observed for BMA
26 and ACA (they were in the lower observed average). Hence, we can conclude that our two
27 systems appeared to be very dependent to external conditions, with a greater dependence for
28 BMA, and presented a great adaptation capacity.

29 *An intermediate maturity*

30 According to Christensen (1995), we cannot define Maturity nor Stability consistently.
31 Ulanowicz (1986), and then Baird *et al.* (1991) and Ulanowicz & Abarca-Arenas (1997)

1 linked Maturity *sensu* Odum (1969) with Ascendency, observing that an increasing
2 Ascendency was structurally linked to a greater richness of species, more retention of
3 resources within the system, and a tendency towards trophic specialization. Hence, in the
4 absence of major perturbation, ecosystems should exhibit a propensity to increase their
5 Ascendency. This has been discussed by Christensen (1995), as he found a negative
6 correlation between Ascendency and Maturity. Perez-España & Arregun-Sanchez (1999)
7 proposed an index of Maturity which they first linked to Stability and then, with dynamic
8 simulations, found out to be inversely correlated with stability (Perez-España & Arregun-
9 Sanchez 2001). We will here evaluate the maturity of a system according to the coupled
10 observation of primary production / biomass (NPP/B) and primary production / system
11 respiration (R/B) indices, following Odum (1969) explanations in our interpretation.

12 The combined observations of NPP/B and GPP/R would suggest a more advanced maturity
13 for BMA than for ACA, while the two systems should be, as estuarine ones, relatively
14 juvenile in comparison to other marine ecosystems (Frontier & Pichod-Viale 1995).

15 The low APL and number of trophic levels (NTL) must be quoted for both systems in
16 comparison to the other ones. This could be partly due to the fact that the bacteria were
17 merged with the detritus in a single compartment, whereas in most of the presented systems,
18 free pelagic bacteria are separated (Baird *et al.* 1991, Baird & Ulanowicz 1993, Monaco &
19 Ulanowicz 1997 and Sandberg *et al.* 1997 did so). Indeed, the computation of N(TL) for the
20 BMA system in which bacteria were separated (results not presented here) showed 5 trophic
21 levels, and the Baird & Milne (1981) model of the Ythan estuary, which did not include
22 separate bacterial compartment, presented 4 trophic levels. However, no bacteria were
23 separately included in Rybarczyk & Elkaïm (2003), Brando *et al.* (2004) and Heymans *et*
24 *al.* (2004) systems, and they present at least 5 trophic levels. Moreover, the computation of
25 the APL for BM with bacterial compartments did not give a significantly higher value (even
26 lower: 1.63 was obtained). According to Valandro *et al.* (2003), the number of energy
27 transformation levels in trophic webs is usually below 5, and can be extended up to 10 when
28 parasites and hyper parasites are included. They recorded also that the number of trophic
29 levels is greater in aquatic ecosystems (Ricklefs *et al.* 1993 in Valandro *et al.* 2003). The
30 transfer efficiencies are also very low for ACA and BMA in comparison to other systems
31 values, which generally exceed 30% and can easily reach 70% for the first step.

32 Frontier & Pichod-Viale (1995) described the maturation of ecosystems in terms of gains in
33 accumulated organic matter, in diversity of species and of ecological niches, in complexity,
34 recycling, and organisation, and proposed an interpretation of rank-frequency diagrams

1 structures. In AC and BM, such an interpretation of the rank-frequency diagrams of species
2 showed also a less mature system for AC, as 2 species only dominate the populations:
3 *Scrobicularia plana* and *Hydrobia ulvae*, whereas the diagram is more equilibrated in BM.

4 ***A common global description***

5 We modelled and compared two differently known ecosystems. The differences and common
6 points agree with the current knowledge on the 2 sites and raise new questions that will be
7 treated in further field experiments. For example, the differences in the level of knowledge
8 suggested new investigations on the mullets compartment.

9 From the common points observed on the two sites, we can then draw a global description of
10 the two systems in the following terms: 1) the systems are sensitive to inputs from the rivers
11 and ocean. The "tidal pump" (so called after Odum 1980) plays a role of material supplier and
12 mixer, as well as a water column renewer. 2) The exchanges with the "outside" show, at the
13 annual scale, a net importation of detritus and a net exportation of phytoplankton, micro and
14 mesozooplankton. This corresponds to a net exportation of quality during each season. 3)
15 detritivory was always the most important diet in the systems, which also showed a diversity
16 of resource utilization.

17 Hence, Odum's (1980) three ecosystem-level hypotheses for salt-marsh estuaries are here
18 illustrated concerning intertidal bare mudflats: tides provide energy subsidy that enhances
19 productivity, organic matter is exported to offshore waters (outwelling) and detritus food
20 chain predominates in the food web. However, more indication have been deduced from the
21 comparison of network analysis indices with other systems, and have shown that BM was a
22 more mature system than AC (NPP/R closer to 1), with a more diverse utilization of resources
23 in AC (lower D/H and higher PPeff), a good resilience of the two systems, in particular AC
24 (which had a lower A/C), and a strong dependency towards external factors, in particular for
25 BM (which had a greater difference between A/C and A_i/C_i).

1 Bibliography

- 2 Abarca-Arenas LG, Ulanowicz RE (2002) The effects of taxonomic aggregation on network
3 analysis. *Ecol Model* 149:285-296
- 4 Albertini-Berhaut J (1973) Biologie des stades juvéniles de téléostéens mugilidae *Mugil*
5 *auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829, et *Mugil saliens* Risso, 1810. I -
6 Régime alimentaire. *Aquaculture* 2:251-266
- 7 Allesina S, Ulanowicz RE (2004) Cycling in ecological networks: Finn's index revisited. *Ecol*
8 *Model* 28:227-233
- 9 Almeida PR (2003) Feeding ecology of *Liza ramada* (Risso, 1810) (Pisces, Mugilidae) in a
10 south-western estuary of Portugal. *Est Coast Shelf Sci* 57:313-323
- 11 Altenbach AV (1992) Short term processes and patterns in the foraminiferal response to
12 organic fluxes. *Mar Micropaleontol* 19:119-129
- 13 Amara R, Bodin P (1995) L'environnement trophique méiobenthique en dehors des
14 nourriceries côtières est-il favorable à l'installation de jeunes soles? *Oceanol Acta*
15 18:583-590
- 16 Atkinson PW, Clark NA, Bell MC, Dare PJ, Clark JA, Ireland PL (2003) Changes in
17 commercially fished shellfish stocks and shorebird populations in the Wash, England.
18 *Biol Conserv* 114:127-141
- 19 Bachelet G (1982) Quelques problèmes liés à l'estimation de la production secondaire. Cas
20 des bivalves *Macoma balthica* et *Scrobicularia plana*. *Oceanol Acta* 5:421-431
- 21 Backwell PRY, O'Hara PD, Christy JH (1998) Prey availability and selective foraging in
22 shorebirds. *Anim Behav* 55:1659-1667
- 23 Baird D, Milne H (1981) Energy flow in the Ythan Estuary, Aberdeenshire, Scotland. *Est*
24 *Coast Shelf Sci* 13:455-472
- 25 Baird D, Ulanowicz RE (1989) The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem.
26 *Ecol Monogr* 59:329-364
- 27 Baird D, McGlade JM, Ulanowicz RE (1991) The comparative ecology of six marine
28 ecosystems. *Philos Trans R Soc Lond* 333:15-29
- 29 Baird D, Ulanowicz RE (1993) Comparative study on the trophic structure, cycling and
30 ecosystem properties of four tidal estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 99:221-237
- 31 Baird D, Heymans JJ (1996) Assessment of ecosystem changes in response to freshwater
32 inflow of the Kromme River Estuary, St. Francis Bay, South Africa: a network
33 analysis approach. *Water SA* 22:307-318

- 1 Barillé A-L (1996) Contribution à l'étude des potentialités conchylicoles du Pertuis Breton.
2 Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille II
- 3 Bassoullet P, Le Hir P, Gouleau D, Robert S (2000) Sediment transport over an intertidal
4 mudflat: field investigations and estimation of fluxes within the Baie de Marennes-
5 Oléron (France). *Cont Shelf Res* 20:1635-1653
- 6 Bastianoni S, Marchettini N (1997) Emergy/exergy ratio as a measure of the level of
7 organization of systems. *Ecol Model* 99:33-40
- 8 Bendoricchio G, Jørgensen SE (1997) Exergy as goal function of ecosystems dynamic. *Ecol*
9 *Model* 102:5-15
- 10 Blanchard GF, Cariou-Le Gall V (1994) Photosynthetic characteristics of microphytobenthos
11 in Marennes-Oléron Bay, France: preliminary results. *J Exp Mar Biol Ecol* 182:1-14
- 12 Blanchard GF, Guarini J-M, Richard P, Gros P (1997) Seasonal effect of the relationship
13 between the photosynthetic capacity of intertidal microphytobenthos and temperature.
14 *J Phycol* 33:723-728
- 15 Blanchard GF, Guarini J-M, Bacher C, Huet V (1998) Contrôle de la dynamique à court terme
16 du microphytobenthos intertidal par le cycle exondation-submersion. *CR Acad Sci*
17 *Paris* 321:501-508
- 18 Blanchard GF, Guarini J-M, Orvain F, Sauriau P-G (2001) Dynamic behaviour of benthic
19 microalgal biomass in intertidal mudflats. *J Exp Mar Biol Ecol* 264:85-100
- 20 Blanchard GF, Simon-Bouhet B, Guarini J-M (2002) Properties of the dynamics of intertidal
21 microphytobenthic biomass. *J Mar Biol Ass UK* 82:1-2
- 22 Boileau N, Corre F, Delaporte P, Saillard G (2002) Feeding ecology of the curlew *Numenius*
23 *arquata* in winter in the bay of Marennes-Oléron (Western France). In: Annual
24 conference of the wader study group. Jurator, Poland, 4-7 oct 2002, p. 17
- 25 Boileau N, Corre F (2003) Densité hivernale et régime alimentaire du pluvier argenté
26 *Pluvialis squatarola* dans le Centre-Ouest de la France. *Alauda* 71
- 27 Brando VE, Ceccarelli R, Libralato S, Ravagnan G (2004) Assessment of environmental
28 management effects in a shallow water basin using mass-balance models. *Ecol Model*
29 172:213-232
- 30 Bruslé J (1981) Food and feeding in grey mullets. In: Oren OH (ed) *Aquaculture of grey*
31 *mulletts*. Cambridge University Press, Cambridge, p 185-217
- 32 Burger J, Niles L, Clark KE (1996) Importance of beach, mudflat and marsh habitats to
33 migrant shorebirds on Delaware Bay. *Biol Conserv* 79:283-292
- 34 Caldow RWG, Beadman HA, McGroarty S, Kaiser MJ, Goss-Custard JD, Mould K, Wilson A

- 1 (2003) Effects of intertidal mussel cultivation on bird assemblages. *Mar Ecol Prog Ser*
2 259:173-183
- 3 Cariou-Le Gall V, Blanchard GF (1995) Monthly HPLC measurements of pigment
4 concentration from an intertidal muddy sediment of Marennes-Oléron Bay, France.
5 *Mar Ecol Prog Ser* 121:171-179
- 6 Castel J, Lasserre P (1982) Régulation biologique du méiobenthos d'un écosystème lagunaire
7 par un élevage expérimental en soles (*Solea vulgaris*). In: SCOR/IABO/UNESCO
8 (ed) Symposium international sur les lagunes côtières. Bordeaux, 8-14 sept 1981, p.
9 243-251
- 10 Chardy P, Dauvin J-C (1992) Carbon flows in a subtidal fine sand community from the
11 western English Channel: a simulation ANALYSIS. *Mar Ecol Prog Ser* 81:147-161
- 12 Chardy P, Gros P, Mercier H, Monbet Y (1993) Benthic carbon budget for the Bay of Saint
13 Brieu (Western Channel). Application of inverse method. *Oceanol Acta* 16:687-694
- 14 Christensen PB (1994) Energy-based Ascendancy. *Ecol Model* 72:129-144
- 15 Christensen V (1995) Ecosystem maturity - towards quantification. *Ecol Model* 77:3-32
- 16 Coull BC (1990) Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? *Transactions*
17 *of the American Microscopical Society* 109:233-246
- 18 Daborn GR, Amos CR, Brylinski M, Christian H, Drapeau G, Faas RW, Grant J, Long B,
19 Paterson DM, Perillo GME, Piccolo MC (1993) An ecological cascade effect:
20 migratory birds affect stability of intertidal sediments. *Limnol Oceanogr* 38:225-231
- 21 Deceunink B (1998) Plus de 2400000 oiseaux d'eau hivernants dénombrés en France à la mi-
22 janvier 1996! *Ornithos* 5:12-17
- 23 Deceunink B, Maheo R (2000) Synthèse des dénombrements et analyse des tendances des
24 limicoles hivernant en France 1978-1999, LPO/Wetlands International - WI/LPO/DNP
- 25 Deceunink B (2001) Limicoles hivernant en France 1978 - 1999. *Ornithos* 8:200
- 26 Dekinga A, Piersma T (1993) Reconstructing diet composition on the basis of faeces in a
27 mollusc-eating wader, the Knot *Calidris canutus*. *Bird study* 40:144-156
- 28 Dierschke V, Kube J, Probst S, Brenning U (1999a) Feeding ecology of dunlins *Calidris*
29 *alpina* staging in the southern Baltic Sea, 1. Habitat use and food selection. *J Sea Res*
30 42:49-64
- 31 Dierschke V, Kube J, Rippe H (1999b) Feeding ecology of dunlins *Calidris alpina* staging in
32 the southern Baltic Sea, 2. Spatial and temporal variations in the harvestable fraction
33 of their favourite prey *Hediste diversicolor*. *J Sea Res* 42:65-82
- 34 Donali E, Olli K, Heiskanen A-S, Andersen T (1999) Carbon flow patterns in the planktonic

- 1 food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: a reconstruction by the inverse method. J
2 Mar Syst 23:251-268
- 3 Dorel D, Désaunay Y (1991) Comparison of three *Solea solea* (L.) nursery grounds of the Bay
4 of Biscay: distribution, density and abundance of -group and I-group, CIEM CM
5 1991/G 75
- 6 Escaravage V, Garcia ME, Castel J (1989) The distribution of meiofauna and its contribution
7 to detritic pathways in tidal flats (Arcachon Bay, France). In: Topics in marine
8 biology. Ros J.D. (ed) Scient. Mar. 53:551-559
- 9 Essink K, Beukema JJ, Coosen J, Craeymeersch JA, Ducrotoy J-P, Michaelis H, Robineau B
10 (1991) Population dynamics of the bivalve mollusc *Scrobicularia plana* da Costa:
11 comparisons in time and space. In: Elliott M, Ducrotoy J-P (eds) Estuaries and Coasts:
12 spatial and temporal intercomparisons. ECSA 19 Symposium. p. 167-172
- 13 Fath BD, Patten BC (1998) Network synergism: Emergence of positive relations in ecological
14 systems. Ecol Model 107:127-143
- 15 Fath BD, Patten BC (1999) Quantifying resource homogenisation using network flow
16 analysis. Ecol Model 123:193-205
- 17 Fath BD, Patten BC, Choi JS (2001) Complementarity of Ecological Goal Functions. J Theor
18 Biol 208:493-506
- 19 Fath BD (2004) Distributed control in ecological networks. Ecol Model 179:235-245
- 20 Fath BD, Jørgensen SE, Patten BC, Straškraba M (2004) Ecosystem growth and development.
21 Bio Systems 77:213-228
- 22 Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows.
23 J Theor Biol 56:363-380
- 24 Frontier S, Pichod-Viale D (1995) Ecosystèmes. Structure, Fonctionnement, Evolution. 447
25 pp. Masson, Paris
- 26 Gailhard I, Gros P, Durbec JP, Beliaeff B, Belin C, Nézan E, Lassus P (2002) Variability
27 patterns of microphytoplankton communities along the French coasts. Mar Ecol Prog
28 Ser 242:39-50
- 29 Galois R, Blanchard GF, Seguignes M, Huet V, Joassard L (2000) Spatial distribution of
30 sediment and organic matter on two estuarine intertidal mudflats: a comparison
31 between Marennes-Oléron Bay (France) and the Humber Estuary (UK). Cont Shelf
32 Res 20:1199-1217
- 33 Garet MJ (1996) Transformation bactérienne de la matière organique dans les sédiments
34 côtiers. Relation entre les métabolismes respiratoires et les activités exoprotéolytiques

- 1 bactériennes. Thèse pour le diplôme d'études et de recherches, Université de Bordeaux
2 II
- 3 Gerlach SA (1971) On the importance of meiofauna for benthos communities. *Oecologia*
4 6:176-190
- 5 Gouleau D, Jouanneau JM, Weber O, Sauriau PG (2000) Short- and long-term sedimentation
6 on Montportail-Brouage intertidal mudflat, Marennes-Oléron Bay, France. *Cont Shelf*
7 *Res* 20:1513-1530
- 8 Gouletquer P, Héral M (1997) Marine Molluscan Production Trends in France: From
9 Fisheries To Aquaculture. Report No. NMFS 129, U.S. Dep. Commer., NOAA
- 10 Gouletquer P, Le Moine O (2002) Shellfish farming and Coastal Zone Management (CZM)
11 development in Marennes-Oléron Bay and Charentais Sounds (Charente-Maritime,
12 France): A review of recent developments. *Aquaculture International* 10:507-525
- 13 Guarini JM, Blanchard GF, Bacher C, Gros P, Riera P, Gouleau D, Galois R, Prou J, Sauriau
14 PG (1998) Dynamics of spatial patterns of microphytobenthic biomass: inferences
15 from a geostatistical analysis of two comprehensive surveys in Marennes-Oléron Bay
16 (France). *Mar Ecol Prog Ser* 166:131-141
- 17 Guarini JM, Blanchard GF, Gros P (2000) Quantification of the microphytobenthic primary
18 production in European intertidal mudflats - a modelling approach. *Cont Shelf Res*
19 20:1771-1788
- 20 Guarini JM, Gros P, Blanchard GF, Richard P, Fillon A (2004 - accepted) Benthic
21 contribution to pelagic microalgal communities in two semi-enclosed, European-type
22 littoral ecosystems (Marennes-Oléron Bay and Aiguillon Bay, France). *J Sea Res*
- 23 Guéault D, Dorel D, Désaunay Y (1996) Cartographie des nourriceries littorales de poissons
24 du Golfe de Gascogne. Report No. rapport de l'étude 95-I1-01-02, MAPA,
25 IFREMER/MAPA/DPMCM, Nantes
- 26 Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Blanchard GF, Sauriau P-G (2002) Spatio-temporal
27 differentiation in the population structure of *Hydrobia ulvae* on an intertidal mudflat. *J*
28 *Mar biol Ass UK* 82:605-614
- 29 Haubois A-G (2003) Dynamique des transferts trophiques entre le microphytobenthos et le
30 gastéropode *Hydrobia ulvae* (Pennant) sur une vasière intertidale de la Baie de
31 Marennes-Oléron. Thèse de doctorat, Université de La Rochelle
- 32 Haubois A-G, Guarini J-M, Richard P, Hemon A, Arotcharen E, Blanchard GF (2004)
33 Differences in spatial structures between juveniles and adults of the gastropod
34 *Hydrobia ulvae* on an intertidal mudflat (Marennes-Oléron Bay, France) potentially

- 1 affect estimates of local demographic processes. *J Sea Res* 51:63-68
- 2 Heymans JJ, Ulanowicz RE, Bondavalli C (2002) Network analysis of the South Florida
3 Everglades graminoid marshes and comparison with nearby cypress ecosystems. *Ecol*
4 *Model* 149:5-23
- 5 Heymans JJ, Shannon LJ, Jarre A (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over
6 three decades: 1970s, 1980s and 1990s. *Ecol Model* 172:175-195
- 7 Higashi M, Patten BC, Burns TP (1993) Network trophic dynamics: the modes of energy
8 utilization in ecosystems. *Ecol Model* 66:1-42
- 9 Jackson GA, Eldridge PM (1992) Food web analysis of a planktonic system off southern
10 California. *Prog Oceanogr* 30:223-251
- 11 Jørgensen SE, Nielsen SN, Mejer H (1995) Emergy, environ, exergy and ecological
12 modelling. *Ecol Model* 77:99-109
- 13 Jørgensen SE (1999) State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development
14 of structural dynamic model. *Ecol Model* 120:75-96
- 15 Jørgensen SE, Müller F (2000a) Towards a unifying theory. In: Jørgensen SE, Müller F (eds)
16 Handbook of ecosystem theories and management. Lewis Publisher, CRC Press LLC
- 17 Jørgensen SE, Müller F (2000b) Ecosystems as complex systems. In: Jørgensen SE, Müller F
18 (eds) Handbook of ecosystem theories and management. CRC Press LLC, p 5-20
- 19 Joyeux E (2001) Les prés salés de la baie de l'Aiguillon. Intérêt et enjeux. In: Drévès L,
20 Chaussepied M (eds) Restauration des écosystèmes côtiers. Brest, nov., 8-9th 2000, p.
21 143-152
- 22 Kay J, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. In: Wulff F,
23 Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology. Methods and
24 applications. Springer-Verlag, Berlin, p 15-61
- 25 Kersten M, Piersma T (1987) High levels of energy expenditure in shorebirds: metabolic
26 adaptation to an energetically expensive way of life. *Ardea* 75:175-187
- 27 Laffaille P, Feunteun E, Lefebvre C, Radureau A, Sagan G, Lefevre J-C (2002) Can thin-
28 lipped mullet directly exploit the primary and detritic production of European
29 macrotidal salt marshes? *Est Coast Shelf Sci* 54:729-736
- 30 Laffargue P, Lagardère F, Amara R, Arnaud C (2003) Environmental factors of growth
31 variations of 0-group sole (*Solea solea*) in the Pertuis Breton nursery (Bay of Biscay,
32 France). In: Fifth International Symposium on Flatfish Ecology. Port-Erin, I. of Man,
33 U.K., 3-7 Nov. 2002, p.
- 34 Lagardère JP (1987) Feeding ecology and daily food consumption of common sole, *Solea*

- 1 *vulgaris*, Quensel, juveniles on the French Atlantic Coast. J Fish Biol 30:91-104
- 2 Le Hir P, Roberts W, Cazaillet O, Christie M, Bassoulet P, Bacher C (2000) Characterization
3 of intertidal flat hydrodynamics. Cont Shelf Res 20:1433-1459
- 4 Le Pape O, Holley J, Guérault D, Désaunay Y (2003) Quality of coastal and estuarine
5 essential fish habitats: estimations based on the size of juvenile common sole (*Solea*
6 *solea* L.). Est Coast Shelf Sci 58:793-803
- 7 Le Pape O, Chauvet F, Mahévas S, Lazure P, Guérault D, Désaunay Y (2003) Quantitative
8 description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea* L.) in the
9 Bay of Biscay (France) and the contribution of different habitats to the adult
10 population. J Sea Res 50:139-149
- 11 Le V. Dit Durell SEA, Kelly CP (1990) Diets of Dunlin *Calidris alpina* and Grey plover
12 *Pluvialis squatarola* on the Wash as determined by dropping analysis. Bird Study
13 37:44-47
- 14 Lefeuvre J-C, Laffaille P, Feunteun E (1999) Do fish communities function as biotic vectors
15 of organic matter between salt marshes and marine coastal waters? Aquat Ecol 33:293-
16 299
- 17 Leguerrier D, Niquil N, Boileau N, Rzeznik J, Sauriau P-G, Le Moine O, Bacher C (2003)
18 Food web numerical analysis of an intertidal mudflat ecosystem: Brouage, Marennes-
19 Oléron Bay, France. Mar Ecol Prog Ser 246:17-37
- 20 Leguerrier D, Niquil N, Petiau A, Bodoy A (2004) Modeling the impact of oyster culture on a
21 mudflat food web in Marennes-Oléron Bay (France). Mar Ecol Prog Ser 273:147-162
- 22 Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology 23:399-418
- 23 Lorenzen CJ (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll *a*, *b*, *c*₁
24 et *c*₂ in algae, phytoplankton and higher plants. Biochem Physiol Pflanz 167:191-194
- 25 Mac Lusky DS (1989) The estuarine ecosystem. pp. Blackie and son Ltd, Glasgow
- 26 Marinelli RL, Coull BC (1987) Structural complexity and juvenile fish predation on
27 meiobenthos: an experimental approach. J Exp Mar Biol Ecol 108:67-81
- 28 Marques JC, Pardal MA, Nielsen SN, Jørgensen SE (1997) Analysis of the properties of
29 exergy and biodiversity along an estuarine gradient of eutrophication. Ecol Model
30 102:155-167
- 31 Martinez ND (1993) Effects of resolution on food web structure. Oikos 66:403-412
- 32 Masero JA, Pérez-Gonzalez M, Basadre M, Otero-Saavedra M (1999) Food supply for waders
33 (Aves: *Charadrii*) in an estuarine area in the Bay of Cadiz (SW Iberian Peninsula).
34 Acta Oecol 20:429-434

- 1 Masero JA, Perez-Hutardo A, Castro M, Arroyo GM (2000) Complementary use of intertidal
2 mudflats and adjacent salinas by foraging waders. *Ardea* 88:177-191
- 3 Meire PM (1993) The impact of bird predation on marine and estuarine bivalve populations: a
4 selective review of patterns and underlying causes. In: Dame RF (ed) *Bivalve Filter*
5 *Feeders in Estuarine and Coastal Ecosystem Processes*, Vol G33. Springer-Verlag,
6 Berlin
- 7 Meire PM, Schekkerman H, Meininger PL (1994) Consumption of benthic invertebrates by
8 waterbirds in the Oosterschelde estuary, SW Netherlands. *Hydrobiologia* 282/283:525-
9 546
- 10 Monaco ME, Ulanowicz RE (1997) Comparative ecosystem trophic structure of three US
11 mid-Atlantic estuaries. *Mar Ecol Prog Ser* 161:239-254
- 12 Montaudouin (de) X, Sauriau P-G (2000) Contribution to a synopsis of marine species
13 richness in the Pertuis Charentais Sea with new insights in soft-bottom macrofauna of
14 the Marennes-Oléron Bay. *Cah Biol Mar* 41:181-222
- 15 Moreira F (1994) Diet, prey-size selection and intake rates of Black-tailed Godwits *Limosa*
16 *limosa* feeding on mudflats. *Ibis* 136:349-355
- 17 Moreira F (1997) The importance of shorebirds to energy fluxes in a food web of a south
18 European estuary. *Est Coast Shelf Sci* 44:67-78
- 19 Morrison MA, Francis MP, Hartill BW, Parkinson DM (2002) Diurnal and Tidal Variation in
20 the Abundance of the Fish Fauna of a Temperate Tidal Mudflat. *Est Coast Shelf Sci*
21 54:793-807
- 22 Mouritsen KN (1994) Day and night feeding in Dunlins *Calidris alpina*: choice of habitat,
23 foraging technique and prey. *J Avian Biol* 25:55-62
- 24 Nehls G, Tiedemann R (1993) What determines the densities of feeding birds on tidal flats? A
25 case study on dunlin, *Calidris alpina*, in the Wadden Sea. *Neth J Sea Res* 31:375-384
- 26 Niquil N, Jackson GA, Legendre L, Delesalle B (1998) Inverse model analysis of the
27 planktonic food web of Takapoto Atoll (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 165:17-
28 29
- 29 Odum HT, Pinkerton RC (1955) Time's speed regulator. *Ami Sci* 43:321-343
- 30 Odum EP (1969) The strategy of ecosystem development. *Science* 164:732-731
- 31 Odum EP (1980) The status of three ecosystem-level hypotheses regarding salt marsh
32 estuaries: tidal subsidy, outwelling, and detritus-based food chains. pp. New York
33 Academic Press
- 34 Odum HT (1988) Self-organization, transformity and information. *Science* 242:1132-1139

- 1 Ortiz M, Wolff M (2002) Trophic model of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile):
2 comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. J Exp
3 Mar Biol Ecol 268:205-235
- 4 Orvain F, Le Hir P, Sauriau PG (2003) A model for fluff layer resuspension and the ensuing
5 bed erosion under the influence of *Hydrobia ulvae* bioturbation activities. J Mar Res
6 61:823-851
- 7 Orvain F (2004a - in press) A model of sediment transport under the influence of surface
8 bioturbation: generalisation to the facultative suspension-feeder *Scrobicularia plana*. J
9 Sea Res
- 10 Orvain F, Sauriau P-G, Sygut A, Joassard L, Le Hir P (2004b - in press) Roles of bioturbation
11 by *Hydrobia ulvae* and physiological state of microphytobenthic mats in sediment and
12 pigment erosion on intertidal mudflats. Mar Ecol Prog Ser
- 13 Parker RL (1942) Geophysical inverse theory. pp. Princeton University Press, Princeton, New
14 Jersey
- 15 Patten BC (1995) Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy,
16 power, ascendency, and indirect effects. Ecol Model 79:75-84
- 17 Perez-Hutardo A, Goss-Custard JD, Garcia F (1997) The diet of wintering waders in cadiz
18 bay, southwest Spain. Bird study 44:45-52
- 19 Pérez-España H, Arregùn-Sanchez F (1999) A measure of ecosystem maturity. Ecol Model
20 119:79-85
- 21 Pérez-España H, Arregùn-Sanchez F (2001) An inverse relationship between stability and
22 maturity in model of aquatic ecosystems. Ecol Model 145:189-196
- 23 Pienkowski MW, Ferns PN, Davidson NC, Worrall DH (1984) Balancing the budget:
24 measuring the energy intake and requirements of shorebirds in the field. In: Evans PR,
25 Goss-Custard JD, Hale WG (eds) Coastal waders and wildfowls in winter. Cambridge
26 University Press, Cambridge
- 27 Rybarczyk H, Ellkaïm B (2003) An analysis of the trophic network of a macrotidal estuary:
28 the Seine Estuary (Eastern Channel, Normandy, France). Est Coast Shelf Sci 58:775-
29 791
- 30 Rzeznik-Orignac J, Fichet D, Boucher G (2003) Spatio-temporal structure of the nematode
31 assemblages of the Brouage Mudflat (Marennes-Oléron Bay, France). Est Coast Shelf
32 Sci 58:77-88
- 33 Saltelli A, Chan K, Scott EM (2000) Sensitivity Analysis. 504 pp. Wiley
- 34 Sandberg J, Elmgren R, Wulff F (2000) Carbon flows in Baltic Sea food webs - a re-

- 1 evaluation using a mass-balance approach. *J Mar Syst* 25:249-260
- 2 Sauriau PG, Mouret V, Rincé J-P (1989) Organisation trophique de la malacofaune benthique
3 non cultivée du bassin ostréicole de Marennes-Oléron. *Oceanol Acta* 12:193-204
- 4 Sautour B, Castel J (1993) Distribution of zooplankton populations in Marennes-Oléron Bay
5 (France), structure and grazing impact of copepod communities. *Oceanol Acta* 16:279-
6 290
- 7 Scheiffarth G (2001) The diet of bar-tailed godwits *Limosa lapponica* in the Wadden sea:
8 combining visual observations and faeces analyses. *Ardea* 89:481-494
- 9 Schmid-Araya JM, Hildrew AG, Robertson A, Schmid PE, Winterbottom J (2002) The
10 importance of meiofauna in food webs: evidence from an acid stream. *Ecology*
11 83:1271-1285
- 12 Schneider ED, Kay JJ (1994) Manifestation of the second law of thermodynamics. *Mat*
13 *Comput Model* 19:25-48
- 14 Smart J, Gill JA (2003) Non-intertidal habitat use by shorebirds: a reflection of inadequate
15 intertidal resources? *Biol Conserv* 111:359-369
- 16 Soletchnik P, Faury N, Razet D, Gouletquer P (1998) Hydrobiology of the Marennes-Oléron
17 Bay. Seasonal indices and analysis of trends from 1978 to 1995. *Hydrobiologia*
18 386:131-146
- 19 Solidoro C, Crise A, Crispi G., Pastres R (2003) An a priori approach to assimilation of
20 ecological data in marine ecosystem models. *J Mar Syst* 40-41:79-97
- 21 Suhigara G, Schoenly K, Trombla A (1989) Scale-invariance in food-web properties. *Science*
22 245:48-52
- 23 Suhigara G, Bersier L-F, Scoenly K (1997) Effects of taxonomic and trophic aggregation on
24 food web properties. *Oecologia* 112:272-284
- 25 Szyrmer J, Ulanowicz RE (1987) Total flows in ecosystems. *Ecol Model* 35:123-136
- 26 Triplet P, Le Dréan-Quéneq'hdu S, Mahéo R (2001) Incidence des infrastructures portuaires et
27 des activités humaines sur l'abondance et la répartition des limicoles sur le littoral
28 français. In: Drévès L, Chaussepied M (eds) *Restauration des écosystèmes côtiers*.
29 Brest, p. 243-255
- 30 Ulanowicz RE (1986) *Growth and development: ecosystem phenomenology*. 203 pp.
31 Springer-Verlag, New York
- 32 Ulanowicz RE, Norden JS (1990) Symmetrical overheads in flow networks. *Int J Systems Sci*
33 21:429-437
- 34 Ulanowicz RE (1997) *Ecology, the ascendant perspective*. 201 pp. Columbia University

- 1 Press, NY
- 2 Ulanowicz RE, Abarca-Arenas LG (1997) An informational synthesis of ecosystem structure
3 and function. *Ecol Model* 95:1-10
- 4 Valandro L, Caimmi R, Colombo L (2003) What is hidden behind the concept of ecosystem
5 efficiency in energy transformation? *Ecol Model* 170:185-191
- 6 Vasconcellos M, Mackinson S, Sloman K, Pauly D (1997) The stability of trophic mass-
7 balance model of marine ecosystems: A comparative analysis. *Ecol Model* 100:125-
8 134
- 9 Verger F (1968) *Marais et wadden du littoral français*. 541 pp. Biscaye frères, Bordeaux
- 10 Vézina AF, Savenkoff C (1999) inverse modelling of carbon and nitrogen flows in the pelagic
11 food web of the north-east subarctic Pacific. *Deep-Sea Res* 46:2909-2939
- 12 Vézina AF, Platt T (1988) Food web dynamics in the ocean. I best estimates using inverse
13 methods. *Mar Ecol Prog Ser* 42:269-287
- 14 Vézina AF (1989) Construction of flow networks using inverse methods. In: Wulff F, Field
15 JG, Mann KH (eds) *Network analysis in marine ecology. Methods and applications.*,
16 Vol 62-81. Springer-Verlag, Berlin
- 17 Whipple SJ (1999) Analysis of ecosystem structure and function: extended path and flow
18 analysis of a steady-state oyster reef model. *Ecol Model* 114:251-274
- 19 Wilson WH, Parker K (1996) The life history of the amphipod, *Corophium volutator*: the
20 effects of temperature and shorebird predation. *J Exp Mar Biol Ecol* 196:239-250
- 21 Winemiller KO, Polis GA (1996) Food webs: what do they tell us about the world? In: Polis
22 GA, Winemiller KO (eds) *Food webs. Integration of patterns and dynamics*. Chapman
23 & Hall, p 1-22
- 24 Wolff WJ, van Haperen AMM, Sandee AJJ, Baptist HJM, Saeijs HLF (1975) The trophic role
25 of birds in the Grevelingen estuary, The Netherlands, as compared to their role in the
26 saline Lake Grevelingen. In: *10th European Symposium on Marine Biology*. Ostend,
27 Belgium, Sept. 17-23, p. 673-689
- 28 Worrall DH (1984) Diet of the Dunlin *Calidris alpina* in the Serven Estuary. *Bird Study*
29 31:203-212
- 30 Wulff F, Ulanowicz RE (1989) The comparative anatomy of the Baltic Sea and Chesapeake
31 Bay ecosystems. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) *Network analysis in marine*
32 *ecology: methods and applications*. Heidelberg: Springer-Verlag
- 33 Yésou P (1992) Importance de la baie de l'Aiguillon et de la pointe d'Arçay (Vendée, France)
34 pour les limicoles. *L'oiseau et R.F.O.* 62:213-233
- 35 Zharikov Y, Skilleter GA (2003) Depletion of benthic invertebrates by bar-tailed godwits

- 1 *Limosa lapponica* in a sub-tropical estuary. Mar Ecol Prog Ser 254:151-162
- 2 Zurburg W, Smaal A, Héral M, Dankers N (1994) Seston dynamics and bivalve feeding in the
3 Bay of Marennes-Oléron (France). Neth J Sea Res 26:459-466
- 4 Zwarts L, Wanink L (1984) How oystercatchers and Curlews successively deplete clams. In:
5 Coastal waders and Wildflow in winter, p 69-81
- 6 Zwarts L, Ens BJ, Kersten M, Piersma T (1990) Moulting, mass and flight range of waders ready
7 to take-off for long-distance migrations. Ardea 78:339-362
- 8 Zwarts L, Blomert AM (1992) Why knots *Calidris canutus* take medium-sized *Macoma*
9 *Balthica* when six prey species are available? Mar Ecol Prog Ser 83:113-128
- 10 Zwarts L, Blomert AM, Wanink L (1992) Annual and seasonal variation in the food supply
11 harvestable by- knot *Calidris canutus* staging in the Wadden Sea in late summer. Mar
12 Ecol Prog Ser 83:129-139
- 13

Figure Captions :

Figure 1 : Location of the Charentais Sounds and of the two study sites: the Aiguillon Cove and Brouage Mudflat.

Figure 2: Study sites: intertidal zones of Aiguillon Cove and Brouage Mudflat. The sampling points are designed by crosses on the Aiguillon Cove map. The sampling zone of Brouage Mudflat is indicated by a double arrow along the intertidal zone.

Figure 3: Construction of the matrices A & G and of the vectors b and h for inverse analysis applied on a two coupled seasons model. A_e is the annual equilibrium equation matrix, A_1 and A_2 are the two seasonal equation matrices, A_g is the general (annual) equation matrix. b_e (null vector), b_1 , b_2 and b_g are the associated solution vectors. G_1 and G_2 are the two seasonal inequality matrices, G_g is the general (annual) inequality matrix and G_p is the Identity (positivity condition) matrix. h_1 , h_2 , h_g and h_p (null vector) are the associated solution vectors. F is the solution vector, composed of the summer solution vector F_1 and the winter solution vector F_2 . These are column vectors and hence appear here in their transposed form: F^T .

Figure 4: Conceptual model used for the representation of the two food webs. The compartments are the ones described in Table 1. Arrows represent trophic or physical flows. Mass signs represent losses by respiration. Numbers associated to each box will be used in Tables 3 & 4.

Figure 5: Activities (sum of all inflows) of each compartment, for the two seasons and the two ecosystems. AC s1 & AC s2, BM s1 & BM s2 represent respectively the Aiguillon Cove ecosystem during seasons 1 & 2, and the Brouage Mudflat ecosystem during seasons 1 & 2. The compartments are referred to by their abbreviations given in Table 1, and are ranked by decreasing order of the sum of the 4 models activities. The primary producers' activity is their Gross Primary Production (GPP) evaluates the primary producers' activity. Values are given in $gC.m^{-2}.month^{-1}$, that is the result of inverse analysis (computed for the whole season) divided by its number of months.

Figure 6: Global importations and exportations of the two systems, with their repartitions between gross primary production and inputs *via* the water column for the importations ("In"), and respiration, exportation by shellfish culture and biotic vectors, burial of detritus and outputs *via* the water column for the exportations ("Ex"). The abbreviations AC s1 & AC s2, BM s1 & BM s2 are explained in Figure 5. The composition of the water column is given in

1 percentages, 'a' stands for 'phytoplankton', 'b' for 'microzooplankton', 'c' for
2 mesozooplankton', and 'd' for 'pelagic detritus'. Values are given in $\text{gC.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$.

3 **Figure 7:** Effect of most influent tested parameters in sensitivity analyses on BM model. The
4 Y axis gives the values of the sensitivity analysis index (relative variation of fluxes normalized
5 by the relative variation of parameters, see in text for further explanation). The tested
6 parameters in X axis are: the total activity of cultured oysters (acty cult), the commercial
7 production of cultured oysters (prod cult), the production of non-cultivated bivalves (prod
8 bbiv), the grazing of nematodes on microphytobenthos (graz bnem), the total inputs from the
9 MOB (inputs), the resuspension of microphytobenthos (rssp bphy), the net primary production
10 of microphytobenthos (prod bphy), the fish grazing on microphytobenthos (graz bmul) and the
11 grazing of gastropods on microphytobenthos (graz bgas). Those parameters are ordered
12 according to the sum, in absolute value, of their total impact indices (SAI).

13

***Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using
inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France)***

*Delphine Leguerrier¹⁻², Delphine Degre^{1-2-3-@}, Eric Armynot du Chatelet²⁻⁴, Jadwiga Rzeznik¹, Jean-Christophe Auguet¹, Christine Dupuy¹,
Elise Marquis¹, Denis Fichet¹, Caroline Struski¹⁻², Emmanuel Joyeux³, Pierre-Guy Sauriau², Nathalie Niquil¹*

Tables

Table 1: Compartments for the Aiguillon Cove (AC) and Brouage Mudflat (BM) models. "abb" gives the abbreviations used thereafter in the figures and tables, "complete name" gives precision about the compartment, "B Mar" and "B Oct" give the biomasses, when they are known, for the months of March and October, and "Bs1" and "Bs2" for the mean periods of season 1 and season 2. "loc." (localisation) gives the place where the biomass has been measured (BS stands for Breton Sound, BoB for Bay of Biscay and MOB for Marennes-Oléron Basin). When the data concerned pelagic elements, the concentration, in gC.m⁻³ has been multiplied by the mean water high of the mudflats: 2.5 m for BM and 3.3 m for AC. Hence, all the biomasses are given in gC.m⁻². The compartment of shellfish cultures ("cult") is composed of *Crassostrea gigas* in Brouage mudflat and of *Crassostrea gigas* and *Mytilus edulis* in Aiguillon cove. REPHY and RAZLEC refer to IFREMER observation networks (Gailhard et al. 2002, Soltechnik et al. 1998). Other references: (1) Marquis (unpub. data), (2) Arminot du Châtelet (unpub. data), (3) Sautour 1991, (4) Fichet (unpub. data), (5) Degré (unpub. data), (6) Guérault et al. 1996, (7) Joyeux (unpub. data), (8) Guarini et al. 1998, (9) Sautour & Castel 1993, (10) Rzeznik (unpub. data), (11) Sauriau (unpub. data), (12) Haubois (pers. comm.), (13) Lemoine (pers. comm.), (14) Lagardère 1987, (15) Guérault et al. 1996, (16) Boileau (pers. comm.), (17) Dupuy (unpub. data), (18) Auguet (unpub. data), (19) Garet 1996.

Compartments		Biomass values used in the Aiguillon Cove model						Biomass values used for the Brouage Mudflat model					
abb	complete name	B Mar	Bs1	B Oct	Bs2	loc	reference	B Mars	Bs1	B Oct	Bs2	loc.	reference
<i>pphy</i>	phytoplankton (& resuspended microphytobenthos)	0.466	0.709	0.438	0.222	BS	REPHY	0.257	0.319	0.251	0.190	MOB	RAZLEC
<i>bphy</i>	microphytobenthos	5.600		7.556		AC			3.800		2.450	BM	(8)
<i>pmic</i>	pelagic microfauna (ciliate, flagellates)	0.010	0.027	0.039	0.011	BoB	(1)		0.013		0.013	BoB	(1)
<i>bfor</i>	benthic foraminifers		0.350		0.350	AC	(2)	0.140	3.782	4.282	1.562	BM	(2)
<i>pmes</i>	mesozooplankton (mainly copepods)	0.077	0.102	0.077	0.051	MOB	(3)		0.047		0.038	MOB	(3), (9)
<i>bnem</i>	meiofauna (mainly nematods & a few copepods)		0.992		0.992	AC	(4)	0.970	0.886	0.850	1.393	BM	(10)
<i>bbiv</i>	bivalves	2.513	2.999	3.292	1.723	AC	(5)	2.502				BM	
<i>bgas</i>	gastropods (<i>Hydrobia ulvae</i>)	0.542	1.098	1.655	1.098	AC	(5)	0.463	0.917	0.946	1.302	BM	(11), (12) (for the gastropods)
<i>bann</i>	annelids & nemerteans	1.023	0.871	0.718	0.871	AC	(5)	0.530				BM	
<i>bart</i>	arthropods	0.314	0.285	0.255	0.285	AC	(5)	0.384				BM	
<i>cult</i>	oysters & mussels (tables & "bouchots")					AC	(5)		6.954			MOB	(13)
<i>pjuv</i>	fish juveniles (mainly <i>Solea solea</i>)		0.007		0.007	BS	(6)		0.195		0.195	MOB	(14), (15)
<i>bmul</i>	grazing fish (mainly <i>Liza ramada</i>)											BM	
<i>limi</i>	shorebirds (limicolus)	0.013	0.055	0.009	0.019	AC	(7)	0.011	0.004	0.004	0.009	BM	(16)
	pelagic bacteria							0.064	0.194	0.241	0.130	BM, MOB	(17), (18)
<i>pdet</i>	pelagic DOC (Dissolved Organic Carbon)							1.424	1.790	2.104	2.083	MOB	(18)
	pelagic POC (Particulate Organic Carbon)							0.099	0.623	2.408	1.047	MOB	RAZLEC
	benthic bacteria								0.846		0.846	BM	(19)
<i>bdet</i>	benthic DOC												
	benthic POC												

Table 2 : Equations and inequalities used for the computation of inverse analysis on the two sites. *Italic lines concern annual data. Two values (min and max) are given for the inequalities, and one only for the equalities (bold values). All data are given in gC.m⁻².season⁻¹ for the seasonal equations and inequalities, and in gC.m⁻².year⁻¹ for the annual inequalities (italic values). All parameters are given, but references are added only if they add to Leguerrier et al. (2003, 2004).*

cpt	param	comment	reference	Aiguillon Cove				Brouage Mudflat			
				min s1	max s1	min s2	max s2	min	max	min	max
cult		from model calculations				-0.43	2.06	-0.36	86.16	-8.86	14.21
bfor						-0.70	0.70	4.14			-
bnem						-1.40	1.40	-0.66			-
bgas	delta B					-3.31	1.08	0.43			-
bjuv						-0.01	0.01	0			-
bmul					0			0			-
blim					0			0			-
pphy	Inputs MOB/PB	concentration * inflow		140.70		37.04		200.78		78.37	
pphy	Inputs River	concentration * inflow		19.97		5.14					
pmic	Inputs MOB/PB	concentration * inflow						8.48			
pmes	Inputs MOB/PB	concentration * inflow						31.64			
pdet (pbac)	Inputs MOB/PB	concentration * inflow						120.34		57.15	
pdet (poc)	Inputs MOB/PB	concentration * inflow		1358.57		723.82		750.22		937.47	
pdet	Inputs River	concentration * inflow		36.60		35.45					
pdet (doc)	Inputs MOB/PB	concentration * inflow						1112.11		911.06	
pdet (pbac)	Export	concentration * outflow						381.68			
bphy		NPP during day-time emersion (see details in text)	Guarini, pers comm	224.70		130.05		224.70		128.35	
pphy	net primary production	BM: model calculation	Struski, unpub. data					12.55		2.40	
		AC: annual P/B (English Channel) * B for AC		7.96	19.99						
pmic	<i>production</i>	<i>annual P/B * B</i>		<i>0.74</i>	<i>10.37</i>			<i>0.48</i>	<i>6.72</i>		
	<i>respiration</i>	<i>annual R/B * B</i>		<i>1.22</i>	<i>7.75</i>			<i>0.79</i>	<i>5.02</i>		
	<i>consommation</i>	<i>annual C/B * B</i>		<i>2.95</i>	<i>64.68</i>			<i>1.91</i>	<i>41.89</i>		
bfor	<i>production</i>	<i>annual P/B * B</i>	<i>Altenbach 1992</i>	<i>0</i>	<i>14.70</i>			<i>2.23</i>	<i>61.50</i>		
pmes	grazing	field measurement, MOB		3.95		0.79		6.08		0.87	
	<i>respiration</i>	<i>annual R/B * B</i>		<i>0.39</i>	<i>1.79</i>			<i>0.24</i>	<i>1.10</i>		
	<i>production</i>	<i>annual P/B * B</i>		<i>0.20</i>	<i>5.32</i>			<i>0.12</i>	<i>3.25</i>		
	grazing	field measurement, BM						95.87		67.65	
	<i>production</i>	<i>annual P/B * B</i>		<i>0.79</i>	<i>53.12</i>			<i>2.45</i>	<i>43.23</i>		
	<i>respiration</i>	<i>annual R/B * B</i>		<i>3.63</i>	<i>186.09</i>			<i>8.74</i>	<i>31.44</i>		
bnem		diet: selective deposit feeders (DOC&bac) / total C						0.20	0.24	0.20	0.24
	diet	diet: epigrowth feeders (bph) / total C						0.63	0.70	0.53	0.55
		diet: non selective depositvfeeders (POC) /total C						0.03	0.05	0.13	0.20
		diet: carnivory (bmic+bmei) / total C						0.05	0.08	0.05	0.08

bbiv	elimination respiration	field measurement, BM & AC + monthly P/B * B annual R/B * B	Degré unpub. data	107.81 0.06 243.55	41.21	13.79 0.70 21.57	8.74
bgas	brouillage production respiration	field measurement, BM annual P/B * B annual R/B * B	Hauboïs (2003)	9.13 0 14.45 0 19.77	3.80	7.62 0.32 7.04 0.27 10.67	4.28
bann	production respiration	annual P/B * B annual R/B * B		0.005 11.25 0.006 15.46		0.38 4.22 0.15 5.83	
bart	production respiration	annual P/B * B annual R/B * B		0.00005 5.32 0.00001 5.12		0.41 3.65 1.53 2.80	
cult	exportation respiration	commercial production	Barillé (1996)	0.17 1.06	0.24 0.46	0.00 18.23	20.15 5.84
bmul	brouage	measures in BM				11.04	7.89
bjuv	ingestion	daily P/B * B	Lagardère (1987)	0.002 0.45		0.00 13.01	
blim	ingestion	metabolic rates * coeff * biomass		0.11	0.19	0.69	1.46
pbac	production	seasonnal P/B * B				17.24 23.28 4.22 9.80	
bbac	production respiration	field measurement, BM field measurement, BM				213.31 361.93 85.81 145.61 98.89 167.79 80.92 137.31	
pPOC						204.91	96.46
pphy						16.50	30.42
pmic						1.42	1.38
pbac						11.83	18.38
pphy	respiration respiration exsudation exsudation	R/GPP R/GPP toDOC/GPP toDOC/GPP		0.05 0.30 0.05 0.30 0.05 0.30 0.05 0.30		0.05 0.30 0.05 0.30 0.02 0.55 0.02 0.55 0.02 0.55 0.02 0.55	
bbiv		diet: benthic / total C diet: carnivory / total C		0.30 0.70 0.30 0.70		0.36 0.65 0.36 0.65 0.69 0.84 0.69 0.84	
bann		diet: herbivory / total C diet: bnem C / total C diet: bann C / total C		0.29 0.49 0.29 0.49 0.21 0.42 0.21 0.42 0.09 0.18 0.09 0.18			
bart		diet: det&bfor C / total C diet: carnivory / total C diet: detritivory / total C diet: bfor C / total C diet: macrofauna C / total C		0.30 0.50 0.30 0.50 0.50 1.00 0.50 1.00 0.10 0.30 0.10 0.30 0.20 0.70 0.20 0.70		0.71 0.87 0.71 0.87	
pphy	Seasonal relative importances	$NPP(S1) > 2 * NPP(S2)$					
pjuv		$C(S1) > 3 * C(S2)$	Parlier, Laffargue, pers. Comm..				

Table 3 : Result of the inverse analysis computation for Aiguillon Cove and Brouage Mudflat fluxes: inputs, outputs, deposition and resuspension fluxes. Abbreviations are explained in tables 1 & 2, in the first column, GPP stands for “Gross Primary Production”. The flow numbers correspond to the figure 3. Fluxes are in $\text{gC.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$.

$\text{gC.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$			Aiguillon Cove		Brouage Mudflat	
from	to	<i>n</i>	s1	s2	s1	s2
river	pphy	1	2.85	1.03		
	pmic	2	0	4.65		
	pmes	3	0	0		
	pdet	4	5.23	7.09		
ocean	pphy	5	20.10	7.41	28.68	15.67
	pmic	6	0	4.65	1.21	0.27
	pmes	7	0	0	4.52	0
	pdet	8	194.08	144.76	283.24	381.14
pphy		9	24.87	15.36	28.31	16.98
pmic	export	10	8.13	0	1.97	0
pmes		11	0.71	0.07	4.93	0.08
pdet		12	85.08	74.63	243.58	303.85
bdet	burial	13	31.96	29.01	11.83	44.01
bphy	pphy	14	1.74	6.52	1.09	7.04
bdet	pdet	15	0	0	42.55	4.99
pphy	bphy	16	0	0	2.36	6.08
pdet	bdet	17	53.11	45.62	31.17	23.24
cult		18	0.02	0.05	0	4.03
pjuv	export	19	0.01	0.01	0.23	0.11
bmul		20	7.03	5.98	0.47	2.75
limi		21	0.01	0.01	0.03	0.09
GPP	pphy	22	0.80	0.56	1.93	0.52
	bphy	23	38.06	30.55	42.99	33.77
pphy		91	0.04	0.03	0.10	0.03
bphy		92	10.44	8.77	11.30	9.57
pmic		93	1.11	0	0.72	0
bfor		94	8.19	7.14	5.65	4.34
pmes		95	0.25	0.02	0.14	0.02
bnem		96	6.17	5.95	0.13	6.11
bbiv		97	1.84	0.43	3.02	0.08
bgas	resp	98	0.91	0.53	0.44	1.52
bann		99	3.98	3.72	0.53	0.42
bart		100	3.13	2.05	0.15	0.35
cult		101	0.15	0.09	2.60	1.17
pjuv		102	0.02	0.01	0.38	0.18
bmul		103	9.43	7.81	0.79	3.37
limi		104	0.01	0.02	0.05	0.15
pdet		105	38.07	33.40	29.93	17.63
bdet		106	14.30	12.98	14.13	16.18

Table 4 : Result of the inverse analysis computation for Aiguillon Cove and Brouage Mudflat fluxes: biological exchanges between compartments. Abbreviations are explained in tables 1 & 2. Numbers Fluxes numbers correspond to the figure 3. Fluxes are in $gC.m^{-2}.month^{-1}$.

$gC.m^{-2}.month^{-1}$			Aiguillon cove		Brouage Mudflat	
from	to	n	S1	S2	S1	S2
pphy		24	0	0	0	0
pmic	pmic	25	0	0	0	0
pdet		26	9.24	0	3.35	0
bphy		27	7.51	6.25	5.60	2.87
bfor	bfor	28	0	0	0.43	1.93
bdet		29	3.22	2.68	5.44	1.25
pphy		30	0.56	0.16	0.87	0.17
pmic	pmes	31	0	0	0	0
pmes		32	0	0	0	0
pdet		33	1.22	0	0.25	0
bphy		34	0	0	13.70	13.53
bfor	bnem	35	0	0	0.13	0
bnem		36	0	0	0.94	1.34
bdet		37	13.34	11.89	4.94	9.82
pphy		38	0	0	0	0
pmic		39	0	0	0	0
pdet	bbiv	40	12.07	6.07	7.94	0.92
bphy		41	1.50	0	0	0
bfor		42	0	0	0	0
bdet		43	3.67	2.60	4.56	0.53
bphy	bgas	44	1.30	0.76	1.09	0.86
bdet		45	0	0	4.40	3.06
bphy		46	1.77	1.64	0	0
bfor		47	0.84	0.69	0	0
bnem	bann	48	1.64	1.47	1.39	0.48
bann		49	0.56	0.66	0.60	0
bdet		50	1.27	1.18	0.89	0.22
bphy	bart	51	0	0	0	0
bfor		52	0.52	0.34	0	0
bnem		53	0	0	0	0
bbiv		54	1.54	1.00	0.49	0.53
bgas		55	0.18	0	0.30	0.34

bann		56	0	0	0	0
bart		57	0.44	0.44	0.31	0.01
bdet		58	2.50	1.60	0.45	0.14
pphy		59	0	0	0	0
pmic	cult	60	0	0	0	0
pdet		61	1.32	1.57	12.66	40.30
bnem		62	0	0	0	0
bbiv		63	0.05	0.02	0.38	0.27
bgas	pjuv	64	0	0	0.19	0.08
bann		65	0	0	0	0
bart		66	0	0	0.20	0
bphy		67	11.99	9.14	1.58	1.58
bfor	bmul	68	0	0	0	0
bnem		69	0	0	0	3.56
bdet		70	11.45	10.81	0	4.02
bbiv		71	0.0085	0.0237	0.10	0.24
bgas	limi	72	0.0031	0.0074	0	0.05
bann		73	0.0031	0.0074	0	0
bart		74	0.0008	0.0018	0	0
pdet	pdet	75	42.30	37.11	33.25	19.59
pphy	pdet	77	0	0	0.04	0.01
bdet	bdet	76	15.89	14.43	58.42	62.74
bphy	bdet	78	0	0	10.78	4.70
pmic	pdet	79	0	9.31	1.88	0.28
bfor	bdet	80	1.07	0.89	4.68	0.61
pmes	pdet	81	0.83	0.08	0.56	0.09
bnem		82	5.34	4.76	17.34	13.07
bbiv		83	13.68	7.37	8.07	0.94
bgas	bdet	84	0.26	0.15	4.50	2.00
bann		85	1.47	1.37	1.80	0.20
bart		86	1.54	1.00	0.96	0.57
cult		87	0.35	2.55	8.78	36.87
pjuv	pdet	88	0.01	0.0045	0.15	0.07
bmul	bdet	89	6.98	6.15	0.32	3.04
limi	bdet	90	0.003	0.01	0.02	0.06
Number of null fluxes :			32	37	25	29

Table 5: Network analysis indices. The first rows give the internal Total System Throughputs (iTST) for the benthic layer (iTSTb) and the pelagic layer (TSTp). The three following rows give the total deposition, total resuspension, and net deposition (balance, in italic) values. Total inputs and total exports are given in the two following rows; they balance for the whole year models, but not at the month scale. The bolded line gives the Total System Throughput (TST) for the whole systems. The following rows give respectively: Net System Production (NSP: $\text{gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$), Net System Quality Production (NSQP: energy unit), number of trophic levels (N(TL)), Trophic Levels (TL(compartment)) of some species and Trophic Efficiencies (TE(from one level to the following)), detritivory/herbivory (D/H), Average Path Length (APL), Total Finn Cycling Index (FCI), Number of cycles (Ncyc), mean length of cycles (<Length>), Ascendancy (A), Development Capacity (C), Relative Ascendancy (Ascendancy/Development Capacity: A/C), Redundance normalized by the Development Capacity (R/C), internal relative ascendancy (Ascendancy/internal Development: A_i/C_i), Dimensional indices are given in $\text{gC.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$ for the seasonal models and in $\text{gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$ for the year models.

	AC s1	AC s2	BM s1	BM s2	AC A	BM A
	$\text{gC.m}^{-2}.\text{month}^{-1}$				$\text{gC.m}^{-2}.\text{y}^{-1}$	
iTSTb	81	66	161	156	899	1 920
iTSTp	54	47	40	23	612	384
deposition	73	59	54	72	811	749
resuspension	25	27	46	21	309	432
<i>balance</i>	48	33	8	51	502	318
total inputs	261	201	363	431	2 831	4 695
total exports	256	208	361	433	2 831	4 695
TST	751	607	1 026	1 139	8 295	12 874
NSP	-64	-45	-24	-19	-673	-263
NSQP	2 481	2 040	384	2 150	27 562	12 734
NTL	4	4	4	3	4	4
TL(bann)	2.45	2.43	2.61	2.69	2.44	2.63
TL(bart)	2.47	2.46	2.63	2.86	2.47	2.72
TL(pjuv)	3	3	3.17	3	3	3.14
TL(bmul)	2	2	2	2.39	2	2.31
TL(limi)	3.11	3.11	3	3	3.11	3
TE(1->2)	28.50%	24.30%	16.50%	15.80%	27%	16.20%
TE(2->3)	5.69%	6.32%	4.47%	7.02%	5.89%	5.60%
TE(3->4)	0.04%	0.11%	4.54%	0	0.06%	2.30%
D/H	4.77	5.01	5.98	7.50	4.85	6.55
APL	1.89	1.96	1.82	1.62	1.92	1.73
FCI	13.6%	14.1%	23.0%	11.3%	14.9%	19.2%
N cycles	25	24	44	31	26	48
<Length>	2.68	2.55	3.5	2.93	2.65	3.46
A	1 015	803	1 308	1 578	10 878	16 615
C	3 199	2 631	3 949	3 952	35 847	48 301
A/C	31.7%	30.5%	33.1%	39.9%	30.3%	34.4%
R/C	32.6%	33.5%	37.6%	31.4%	33.5%	36.1%
Ai/Ci	20.4%	19.2%	15.3%	22.2%	18.7%	16.3%

Table 6: Comparison of indices of Network Analysis for various ecosystems. The indices presented are the following ones: the Number of compartments (Ncpt), the Net System Production (NSP: $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{y}^{-1}$), the Net System Quality Production (NSQP: energy unit), Total Finn Cycling Index (FCI), detritivory/herbivory (D/H), Primary Production Efficiency (PP eff: net primary production / herbivory), fluxes to Detritus / Total System Throughput (FtoD/TST), Relative Ascendancy (Ascendancy/Development Capacity: A/C), Redundance normalized by the Development Capacity $-R/C$, internal relative ascendancy (Ascendancy/internal Development: A_i/C_i), Net Primary Production / total Biomass (without detritus) (NPP/B), Gross Primary Production / total System Respiration (GPP/R), Net Primary Production / non-primary producers Respiration (NPP/R), Average Path Length (APL) and Number of trophic levels (N(TL)). When possible, non given values in the cited articles have been computed (italic values). The exponent numbers represent the following references: 1 – Baird & Milne 1981, 2 – Baird et al. 1991, 3 – Baird & Ulanowicz 1993, 4 – Monaco & Ulanowicz 1997, 5 – Sandberg et al. 2000, 6 – Ortiz & Wolff 2002, 7 – Rybarczyk & Elkaïm 2003, 8 – Brando et al. 2004, 9 – Heymans et al. 2004. When the computation was not possible, the corresponding cells are left blank.

	Peru ²	Swartkops Estuary ^{2,3}	Ems Estuary ^{2,3}	Ythan Estuary ¹	Ythan Estuary ³	Kromme Estuary ³	Narragansett Bay ⁴	Delaware Bay ⁴	Chesapeake Bay ⁴	Chesapeake Bay ²	Baltic Sea ⁵			Baltic Sea ²
localisation		SE Africa, Indian Ocean	Wadden Sea	Aberdeen, Scotland		Indian Ocean	Eastern US coast					Baltic Proper basin		
details	upwelling system	small, shallow, temperate, turbid	shallow, large tidal flats	sand	sand	salt marsh, mud & sand flats				tidally mixed	Baltic Proper	Bothnian Bay	Bothnian Sea	non tidal estuary
Ncpt	16	15	15	12	14	15	14	14	13	15	12	12	12	15
NSP	<i>1 990</i>	<i>-363</i>	<i>23</i>	<i>424</i>	<i>340</i>	<i>-203</i>	<i>87</i>	<i>78</i>	<i>-292</i>	<i>-256</i>	<i>83</i>	<i>13</i>	<i>42.05</i>	<i>-4.3</i>
NSQP	<i>49 870</i>	<i>1 968</i>	<i>61</i>	<i>1354</i>	<i>841</i>	<i>-78</i>	<i>399</i>	<i>205</i>	<i>142</i>	<i>3697</i>	<i>267</i>	<i>34</i>	<i>1 244</i>	<i>60</i>
FCI	<i>3.6%</i>	<i>43.8%</i>	<i>30.0%</i>	<i>26.9%</i>	<i>25.5%</i>	<i>25.9%</i>	<i>48.2%</i>	<i>37.3%</i>	<i>24.1%</i>	<i>30.5%</i>	<i>20.9%</i>	<i>13.2%</i>	<i>26.6%</i>	<i>20.3%</i>
D/H	<i>0.36</i>	<i>10.18</i>	<i>2.05</i>	<i>15.18</i>	<i>13.26</i>	<i>22.53</i>	<i>8.10</i>	<i>3.40</i>	<i>6.90</i>	<i>12.10</i>	<i>1.32</i>	<i>1.27</i>	<i>1.84</i>	<i>1.46</i>
PP Eff	<i>0.78</i>	<i>0.40</i>	<i>0.98</i>	<i>0.26</i>	<i>0.08</i>	<i>0.91</i>				<i>0.41</i>	<i>0.47</i>	<i>0.47</i>	<i>0.52</i>	<i>0.71</i>
FtoD/TST	<i>0.40</i>	<i>0.70</i>	<i>0.47</i>	<i>0.29</i>	<i>0.53</i>	<i>0.62</i>				<i>0.52</i>	<i>0.26</i>	<i>0.30</i>	<i>0.24</i>	<i>0.31</i>
A/C	<i>47.6%</i>	<i>28.0%</i>	<i>38.3%</i>	<i>58.1%</i>	<i>34.4%</i>	<i>33.7%</i>	<i>33.5%</i>	<i>33.4%</i>	<i>31.3%</i>	<i>49.5%</i>	<i>42.8%</i>	<i>44.4%</i>	<i>43.0%</i>	<i>55.6%</i>
R/C	<i>26.7%</i>	<i>35.9%</i>	<i>36.3%</i>	<i>24.6%</i>	<i>33.6%</i>	<i>34.0%</i>	<i>41.5%</i>	<i>39.3%</i>	<i>36.1%</i>	<i>28.1%</i>	<i>32.6%</i>	<i>31.2%</i>	<i>33.5%</i>	<i>22.0%</i>
Ai/Ci	<i>45.2%</i>	<i>30.4%</i>	<i>37.5%</i>	<i>49.0%</i>	<i>33.8%</i>	<i>29.4%</i>	<i>31.6%</i>	<i>31.2%</i>	<i>29.7%</i>	<i>35.0%</i>	<i>40.8%</i>	<i>35.5%</i>	<i>42.2%</i>	<i>39.7%</i>
NPP/B	<i>47.21</i>	<i>1.67</i>	<i>11.06</i>	<i>1.04</i>	<i>4.81</i>	<i>3.95</i>	<i>24.23</i>	<i>28.23</i>	<i>30.30</i>	<i>24.85</i>	<i>18.92</i>	<i>25.89</i>	<i>13.43</i>	<i>16.73</i>
GPP/R	<i>1.58</i>	<i>0.71</i>	<i>1.28</i>	<i>0.63</i>	<i>1.66</i>	<i>0.07</i>	<i>1.28</i>	<i>1.26</i>	<i>0.53</i>	<i>0.70</i>	<i>1.82</i>	<i>1.73</i>	<i>1.50</i>	<i>0.98</i>
NPP/R	<i>2.28</i>	<i>0.63</i>	<i>1.12</i>	<i>0.63</i>	<i>2.12</i>	<i>0.04</i>				<i>0.43</i>	<i>1.67</i>	<i>1.54</i>	<i>1.32</i>	<i>0.82</i>
APL	<i>2.24</i>	<i>3.95</i>	<i>3.42</i>	<i>2.45</i>	<i>2.86</i>	<i>2.38</i>	<i>4.20</i>	<i>2.80</i>	<i>3.30</i>	<i>3.62</i>	<i>2.78</i>	<i>2.33</i>	<i>3.23</i>	<i>3.19</i>
N(TL)	8	6	5	4	6	6				6	7	7	7	7

Table 6 (continued)

		Tongoy Bay ⁶				Seine Estuary ⁶	Orbetello Lagoon ⁶	Benguela ²	Benguela ⁹		Aiguillon Cove	Brouage Mudflat		
localisation		Chile				France	Italy	SE Atlantic Ocean (Africa)					<i>this study</i>	
details	Seagrass	Sand-gravel	sand	mud	total	poly / meso- & holiohaline sectors	year 1995	year 1996	southern upwelling system	Northern System (NS) decade 70's	NS decade 80's	NS decade 90's		
Ncpt	17	19	16	12	24	15	12	12	16	17	17	17		
NSP	202	380	-148	178	215	230	252	190	99	245	50	178	-673	-263.25
NSQP						99343	-556	-394	381				27562	12734
FCI	3.0%	2.1%	4.0%	4.0%	2.6%	16.1%	7.1%	7.3%	1.6%	2.8%	22.1%	9.5%	14.9%	19.2%
D/H						2.52			3.51				4.85	6.55
PP Eff									0.24				0.85	0.63
FtoD/TST									0.28				0.34	0.37
A/C	31.1%	30.4%	27.4%	32.7%	28.0%	34.8%	30.2%	30.3%	50.6%	41.7%	23.9%	31.7%	30.3%	34.4%
R/C									28.0%				33.5%	36.1%
Ai/Ci	21.0%	21.0%	19.0%	22.0%	19.8%	23.2%	20.3%	20.2%	45.0%				18.7%	16.3%
NPP/B						38.26			37.9	27	20	16	22.5	20.8
GPP/R						1.37			1.81	4.95	1.17	3.57	0.39	0.67
NPP/R									1.59				0.32	0.61
APL	2.41	2.39	2.55	2.49	2.41		2.77	2.81	2.54	2.27	3.26	2.63	1.92	1.73
N(TL)	6	6	6	6	6	5	5	5	8				4	4

Comparative analysis of the food webs of two intertidal mudflats during two seasons using inverse modelling: Aiguillon Cove and Brouage Mudflat (France)

Delphine Leguerrier¹⁻², Delphine Degré^{1-2-3-@}, Eric Armynot du Chatelet²⁻⁴, Jadwiga Rzeznik¹, Jean-Christophe Auguet¹, Christine Dupuy¹, Elise Marquis¹, Denis Fichet¹, Caroline Struski¹⁻², Emmanuel Joyeux³, Pierre-Guy Sauriau², Nathalie Niquil¹

Figures

Figure 1

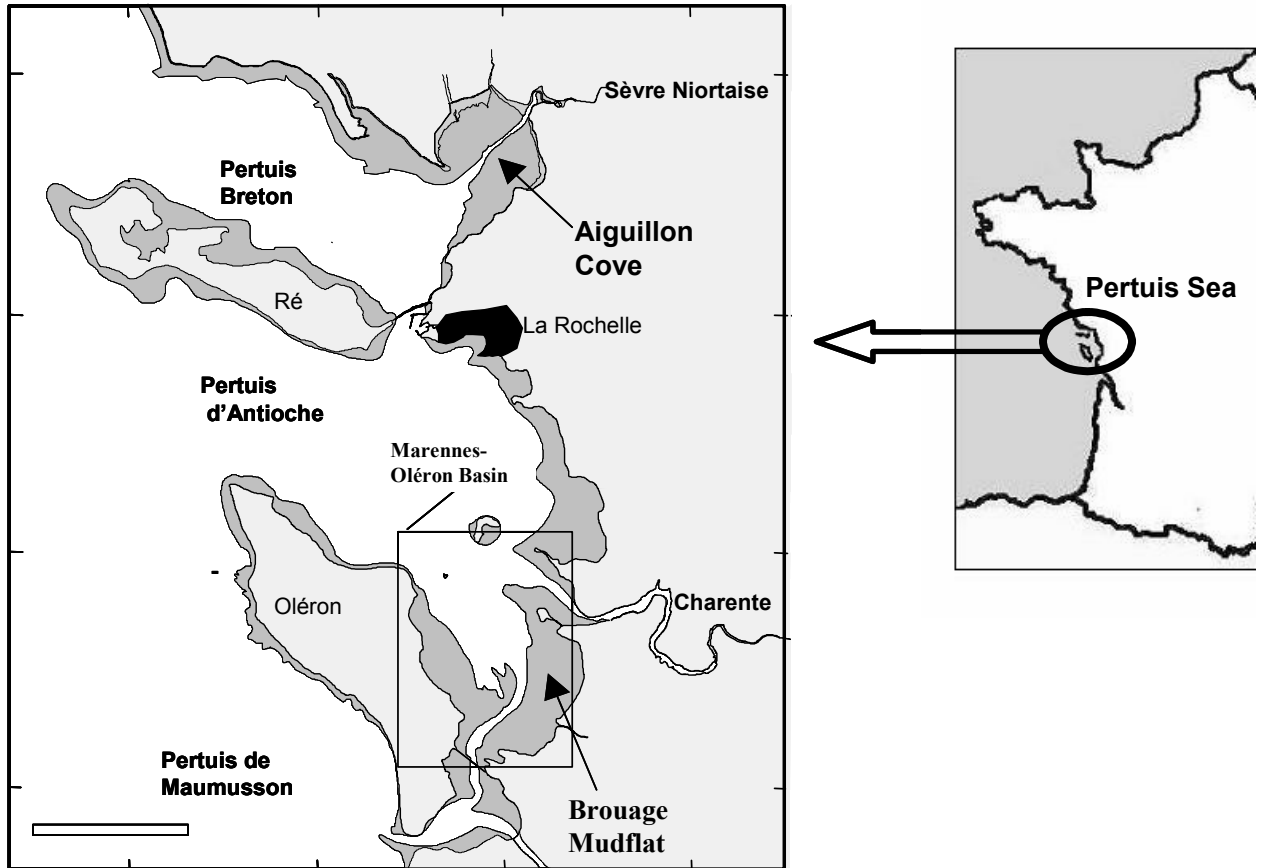


Figure 2

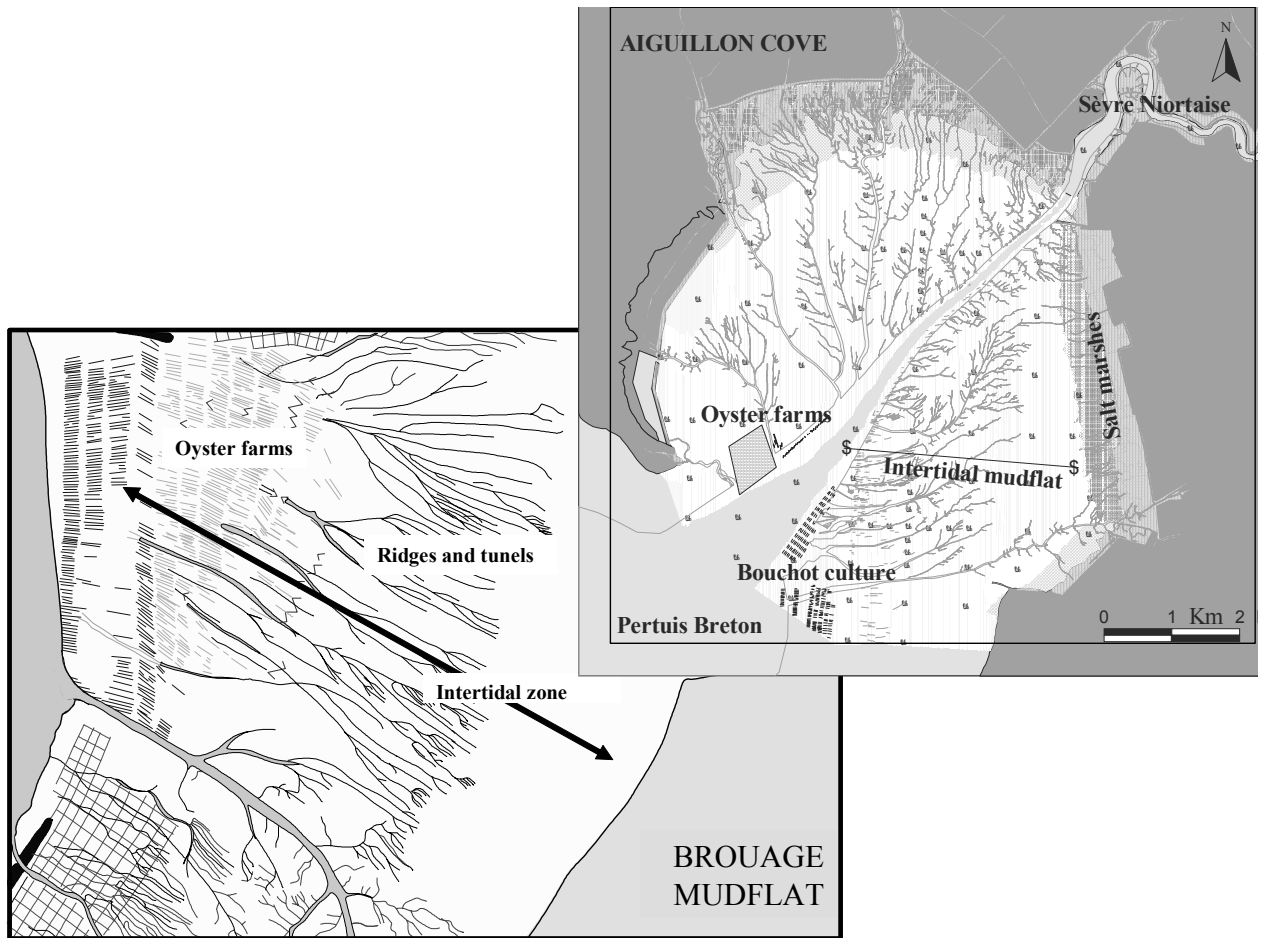


Figure 3

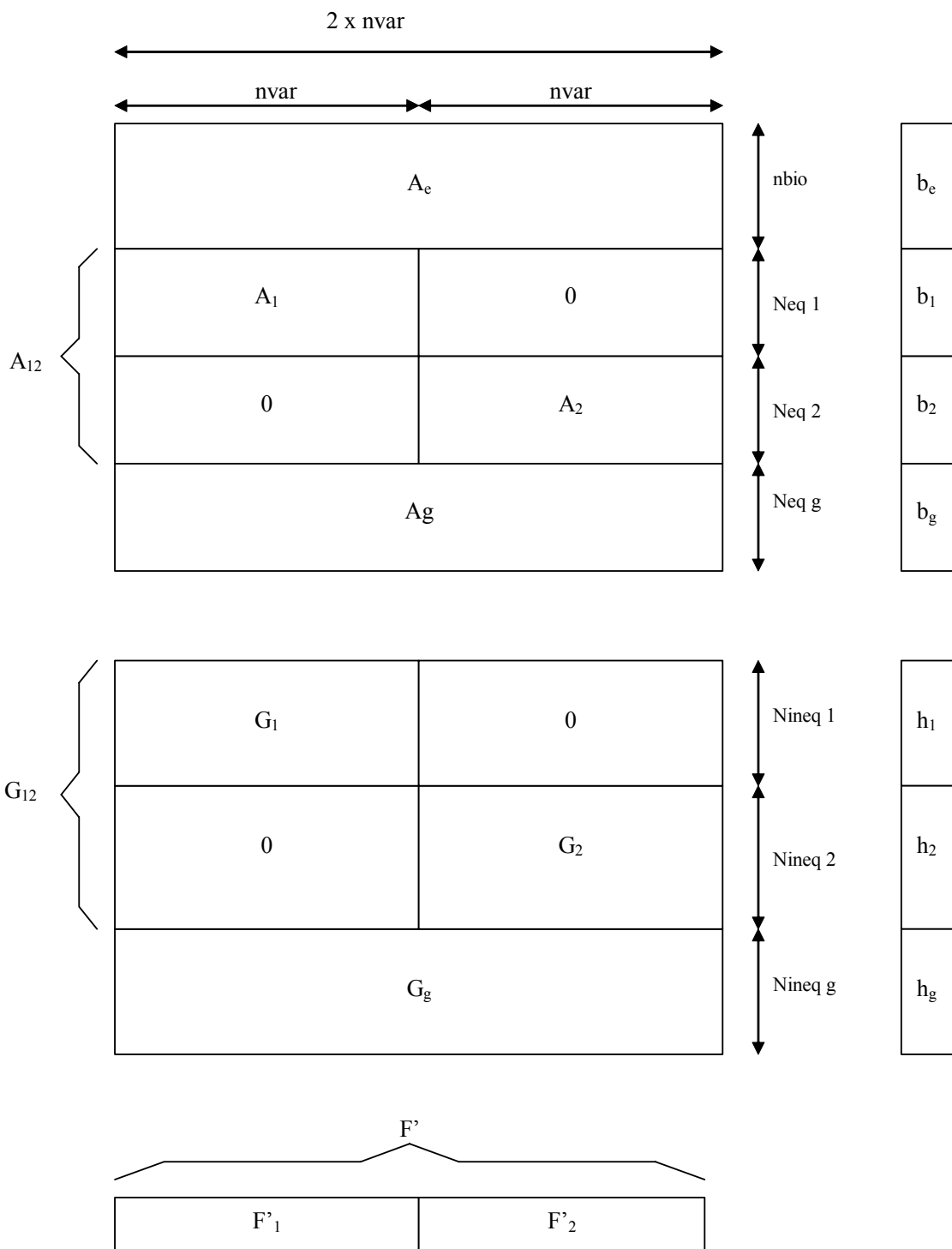


Figure 4

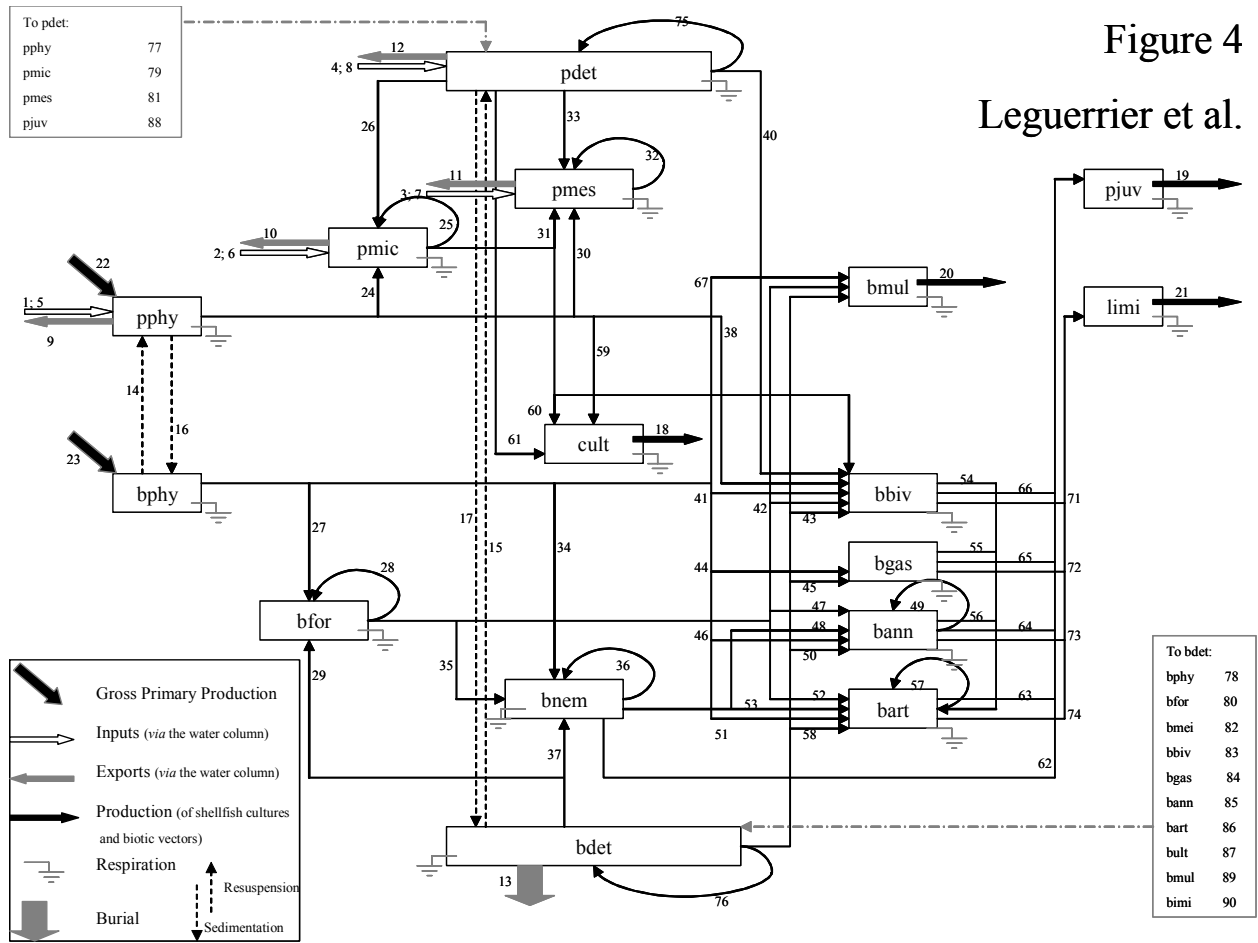


Figure 4

Leguerrier et al.

Figure 5

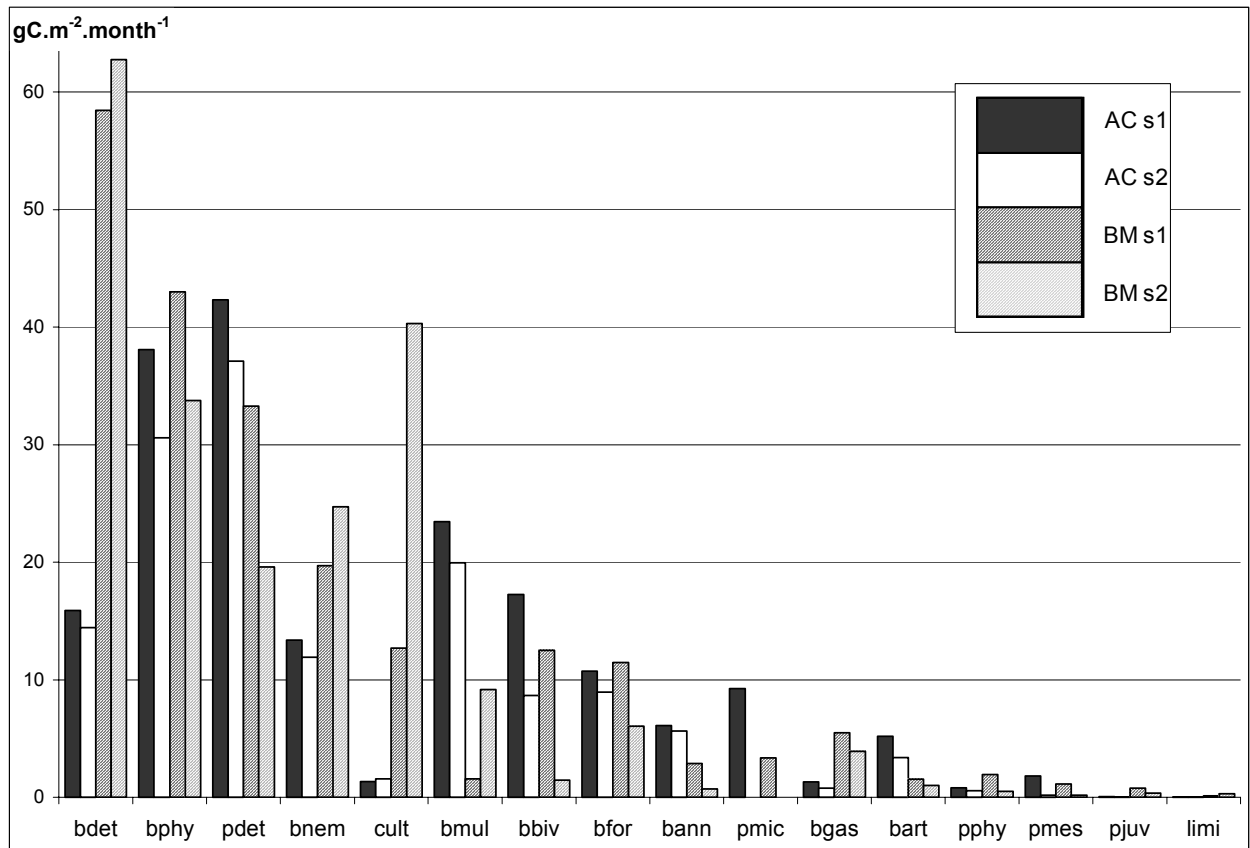


Figure 6

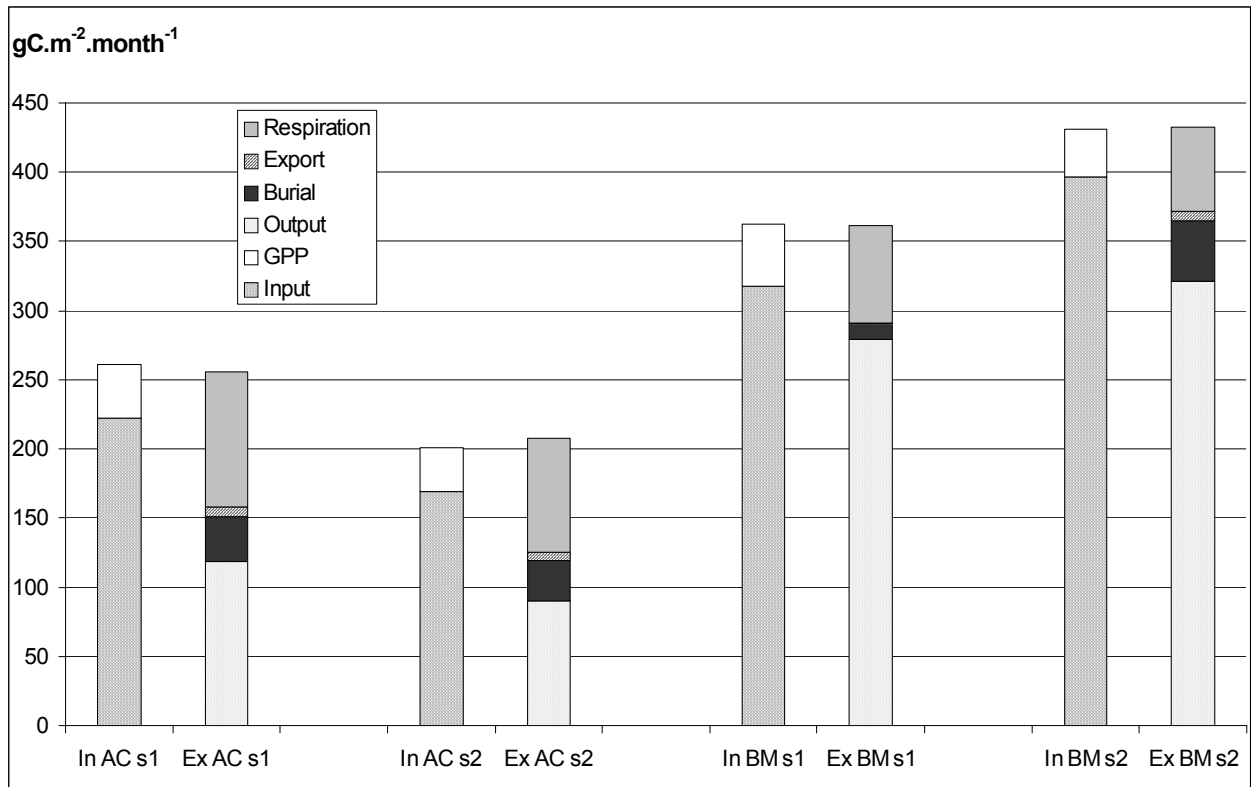
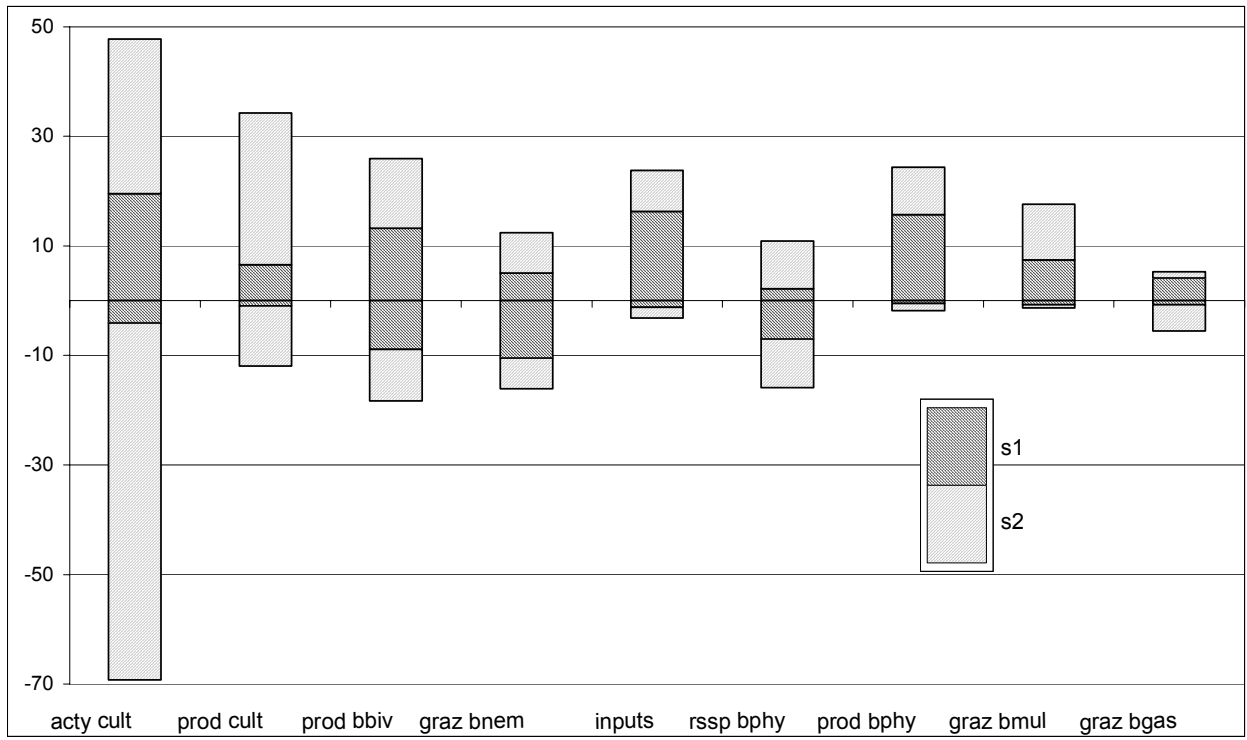


Figure 7



Elsevier Editorial(tm) for Ecological Modelling
Manuscript Draft

Manuscript Number:

Title: Synthetic indices on compartmental networks: a probabilistic approach based on Markov chains

Article Type: Research Paper

Keywords: Markov chain; residence time; transfer rate; network; food web; box model; first passage time

Corresponding Author: Dr. C. Bacher CREMA

Other Authors: Delphine Leguerrier; Eric Benoit; Nathalie Niquil Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de La Rochelle, Laboratoire de Mathématiques, Université de La Rochelle, Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de La Rochelle

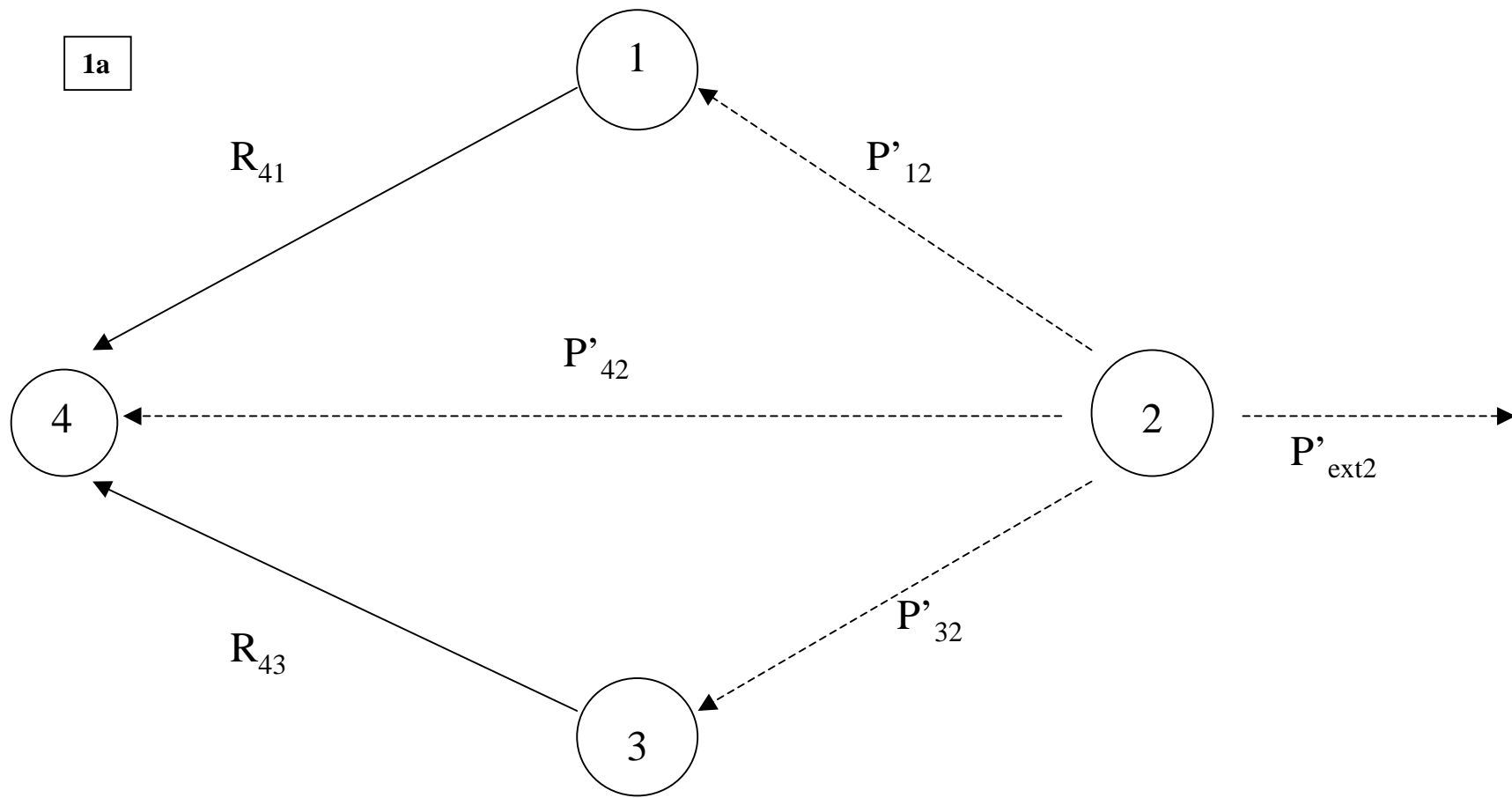


Figure 1a

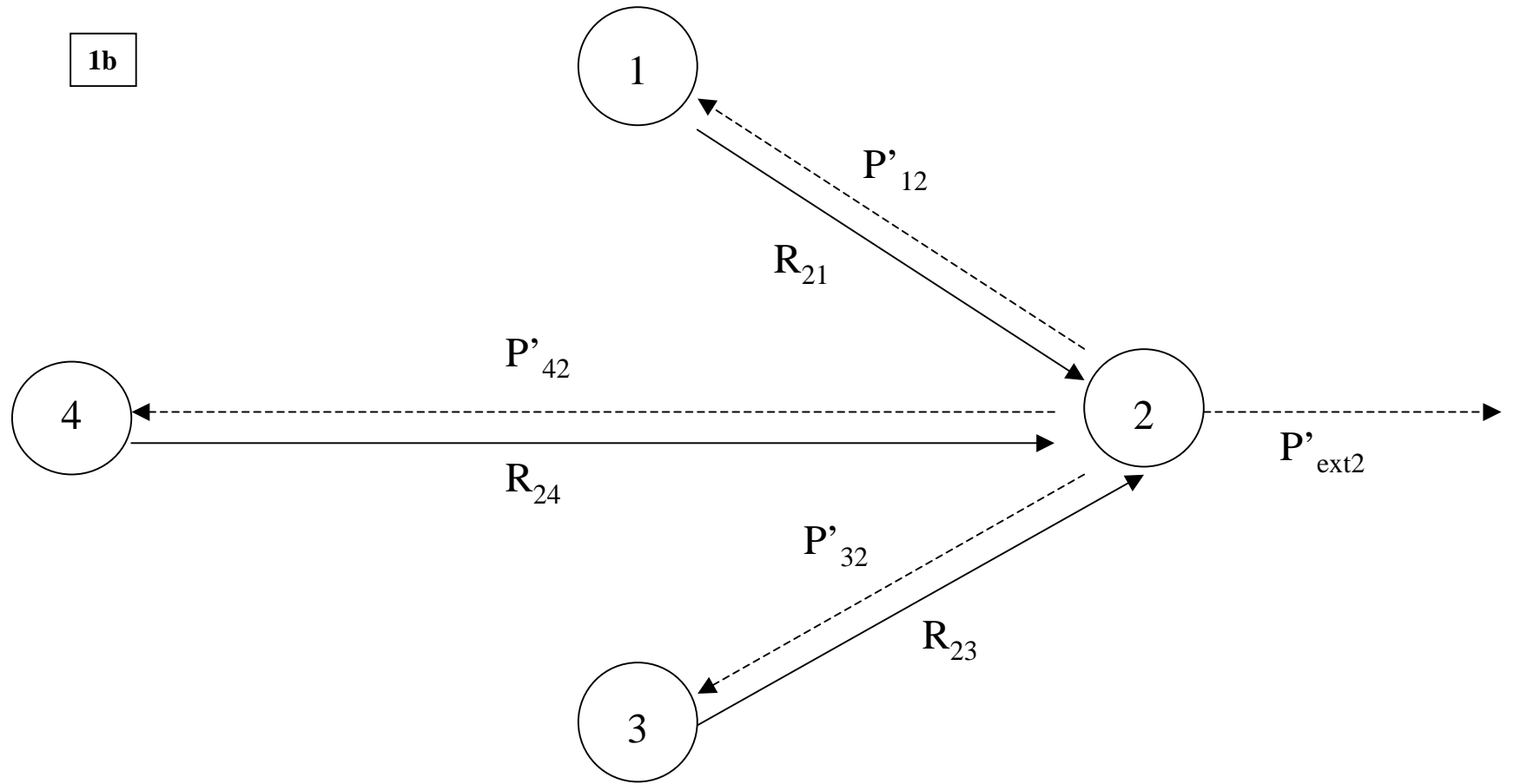


Figure 1b

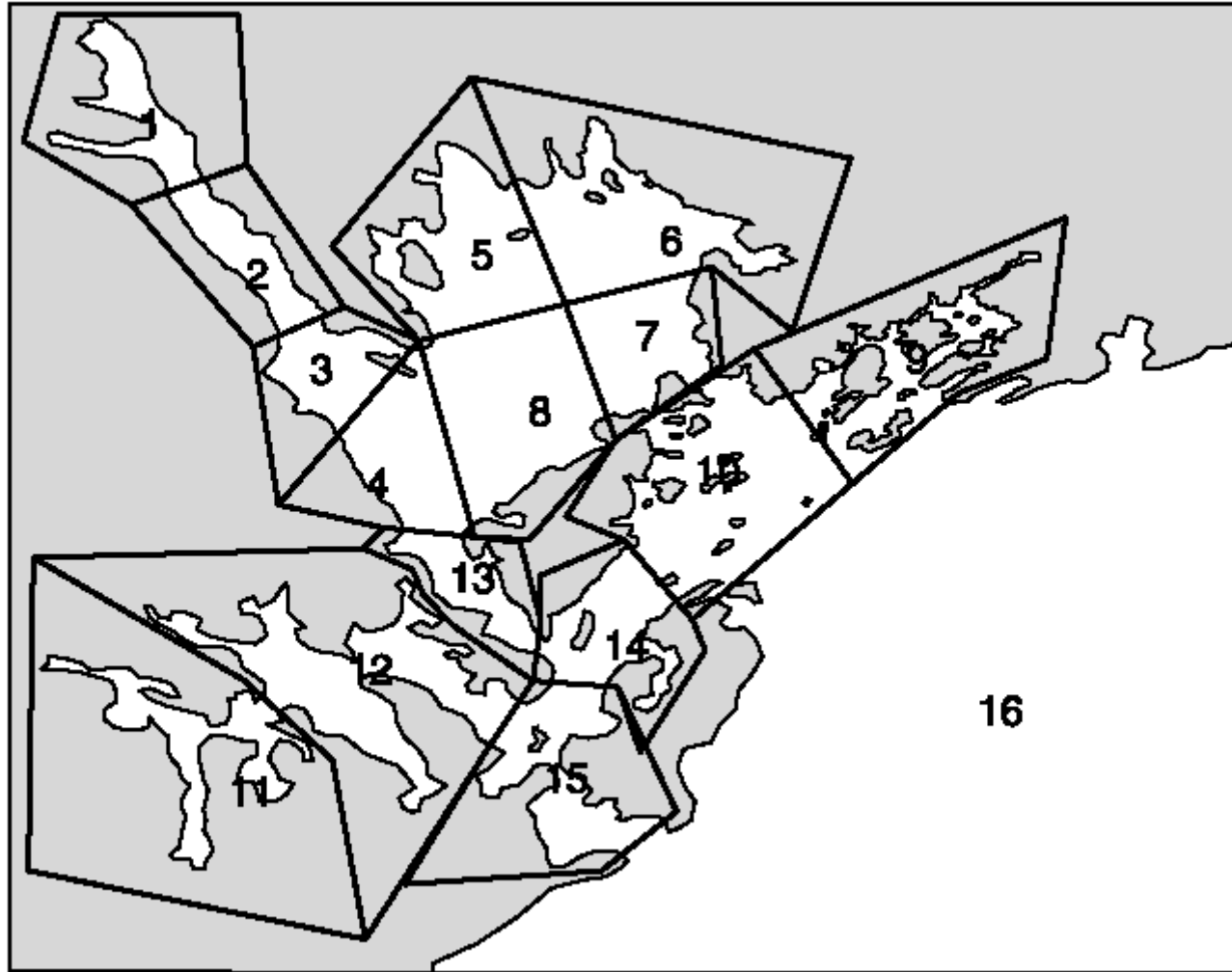


Figure 2

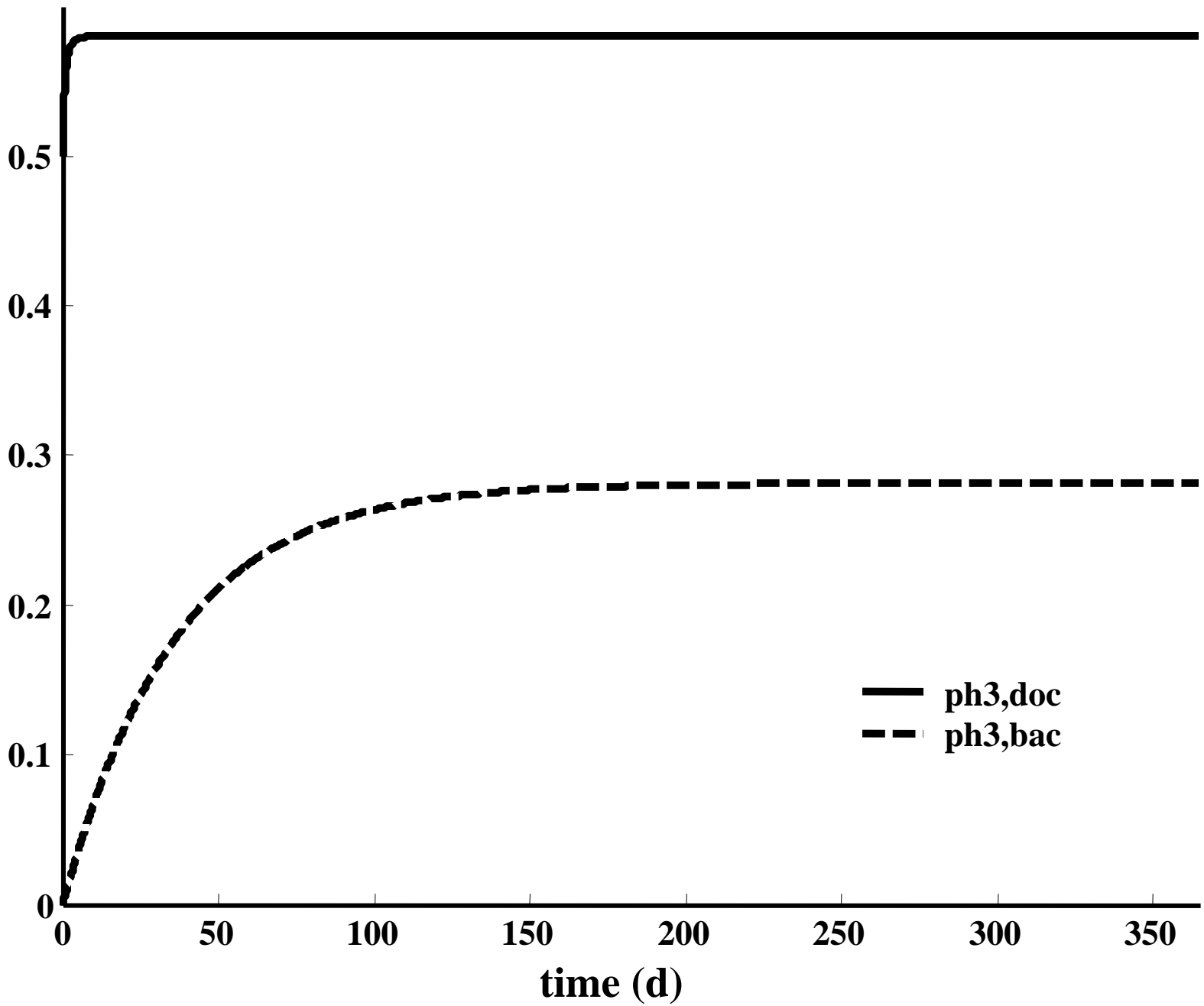


Figure 3a

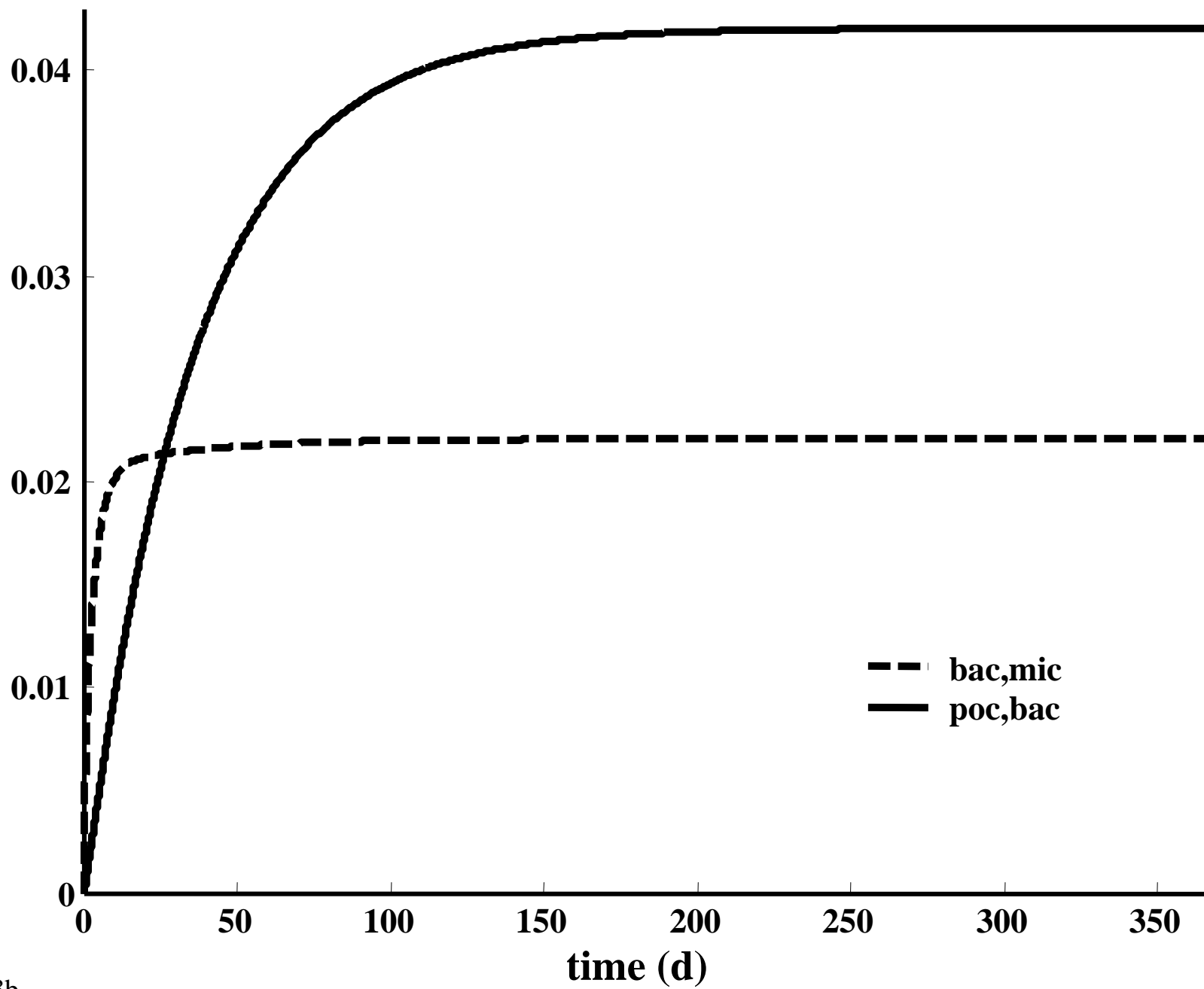


Figure 3b

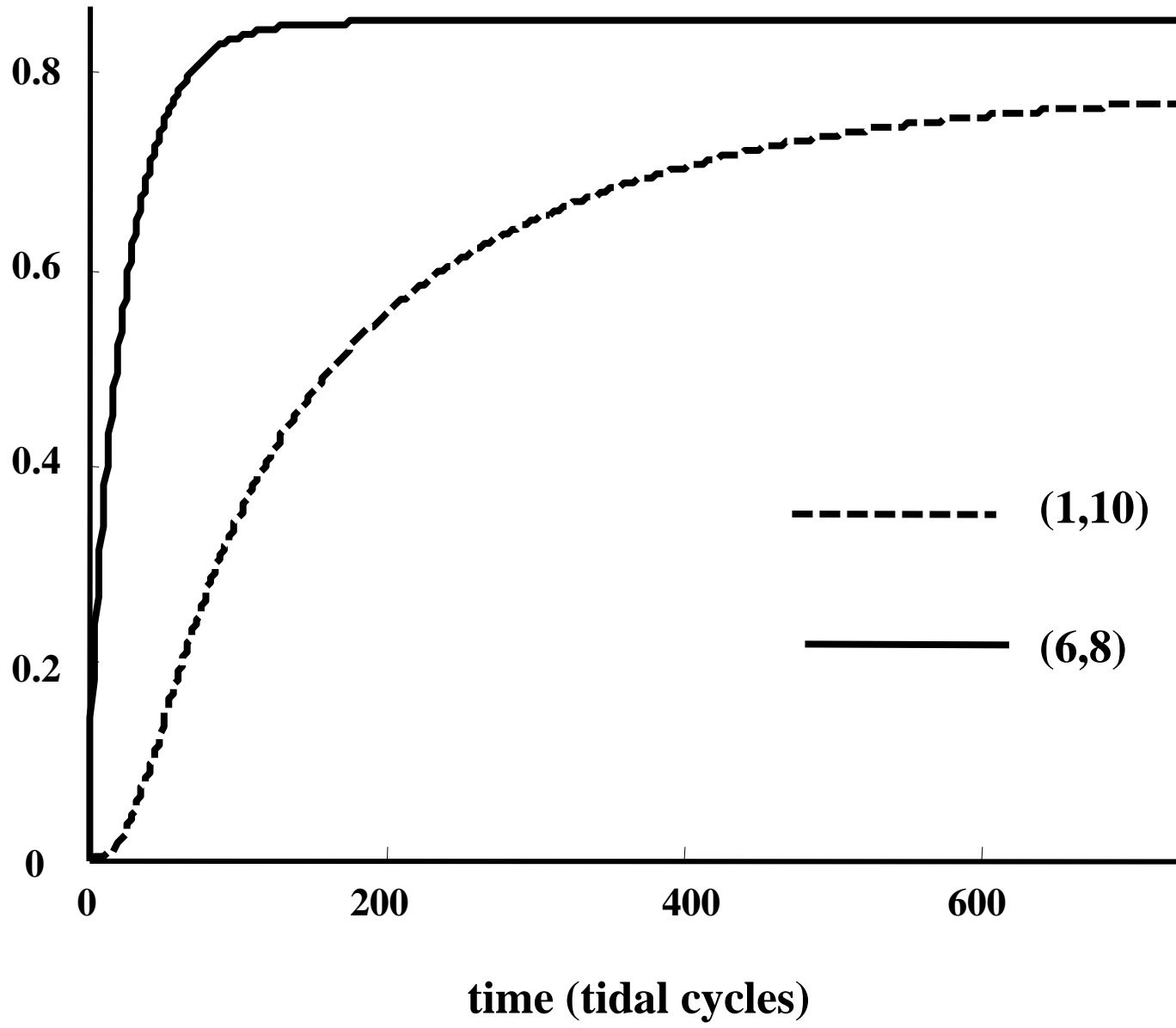


Figure 4a

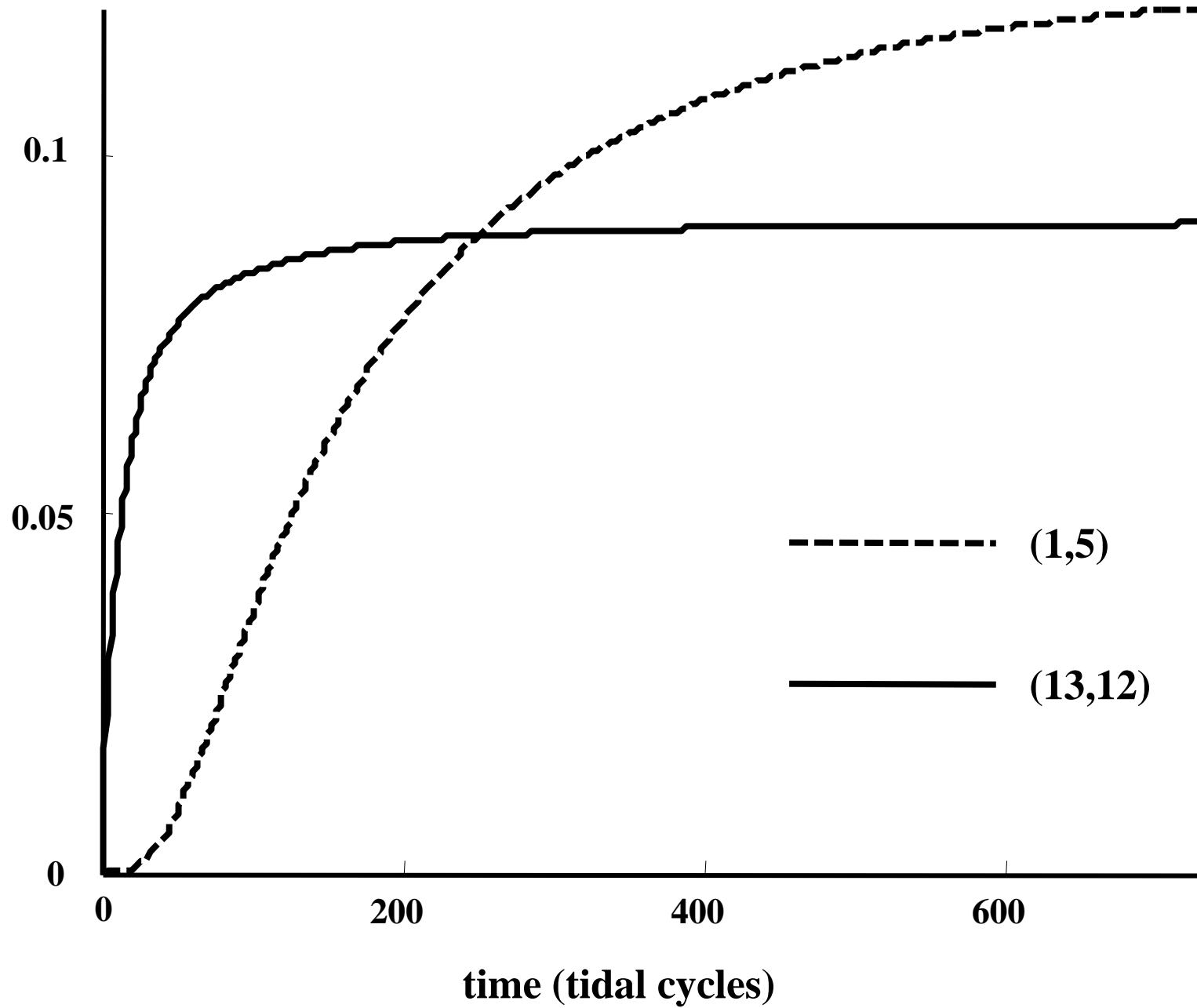


Figure 4b

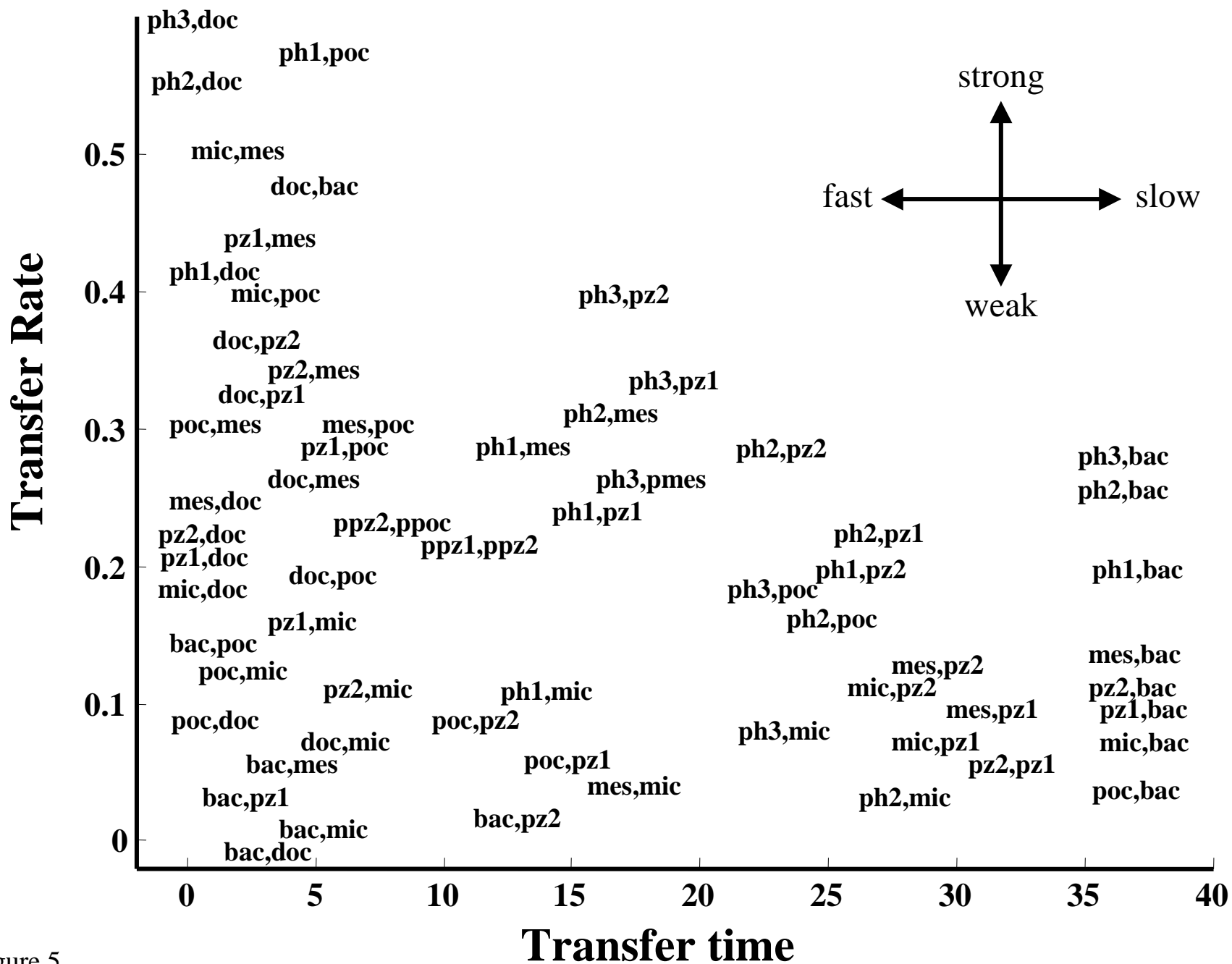


Figure 5

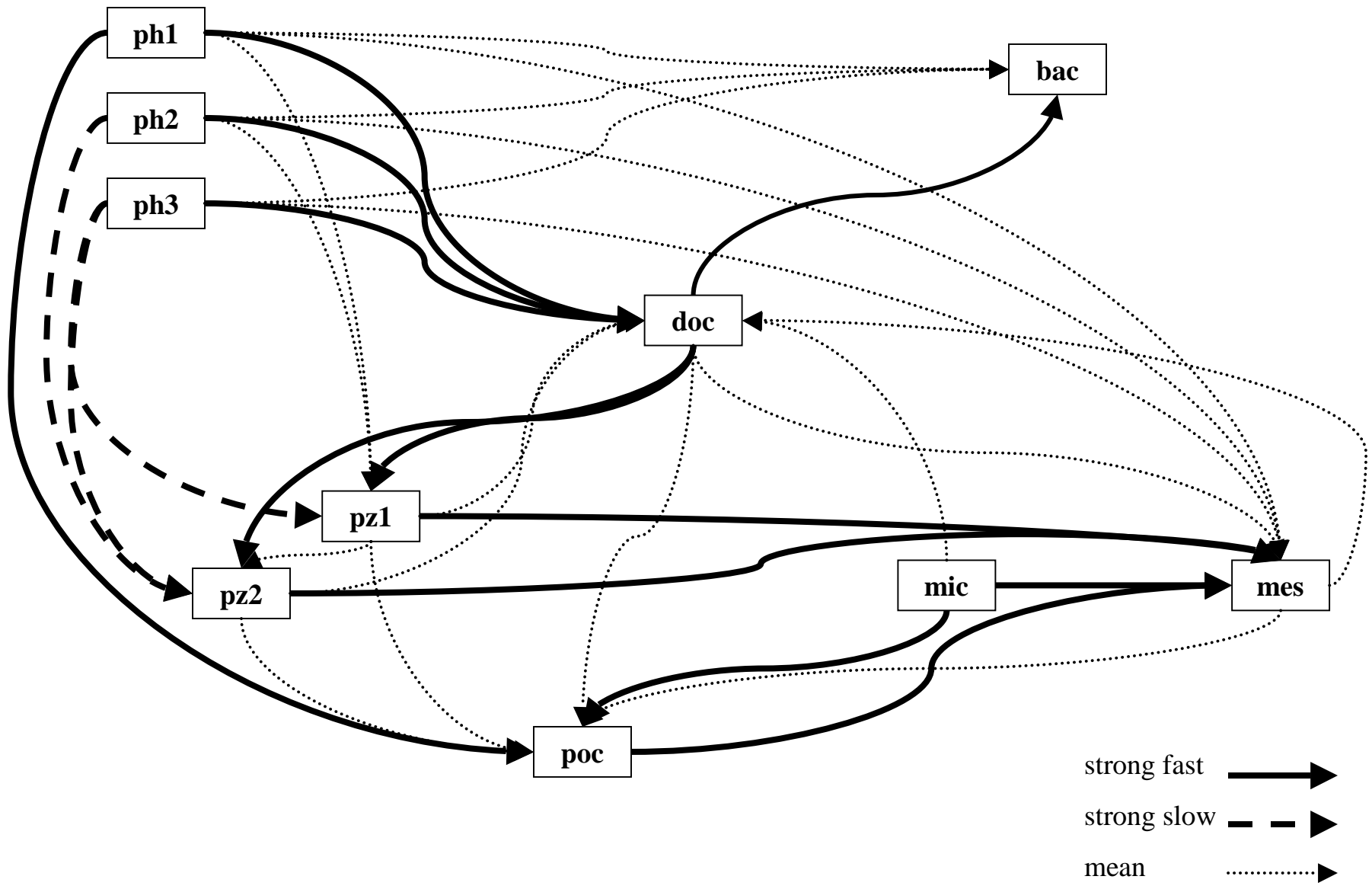


Figure 6a

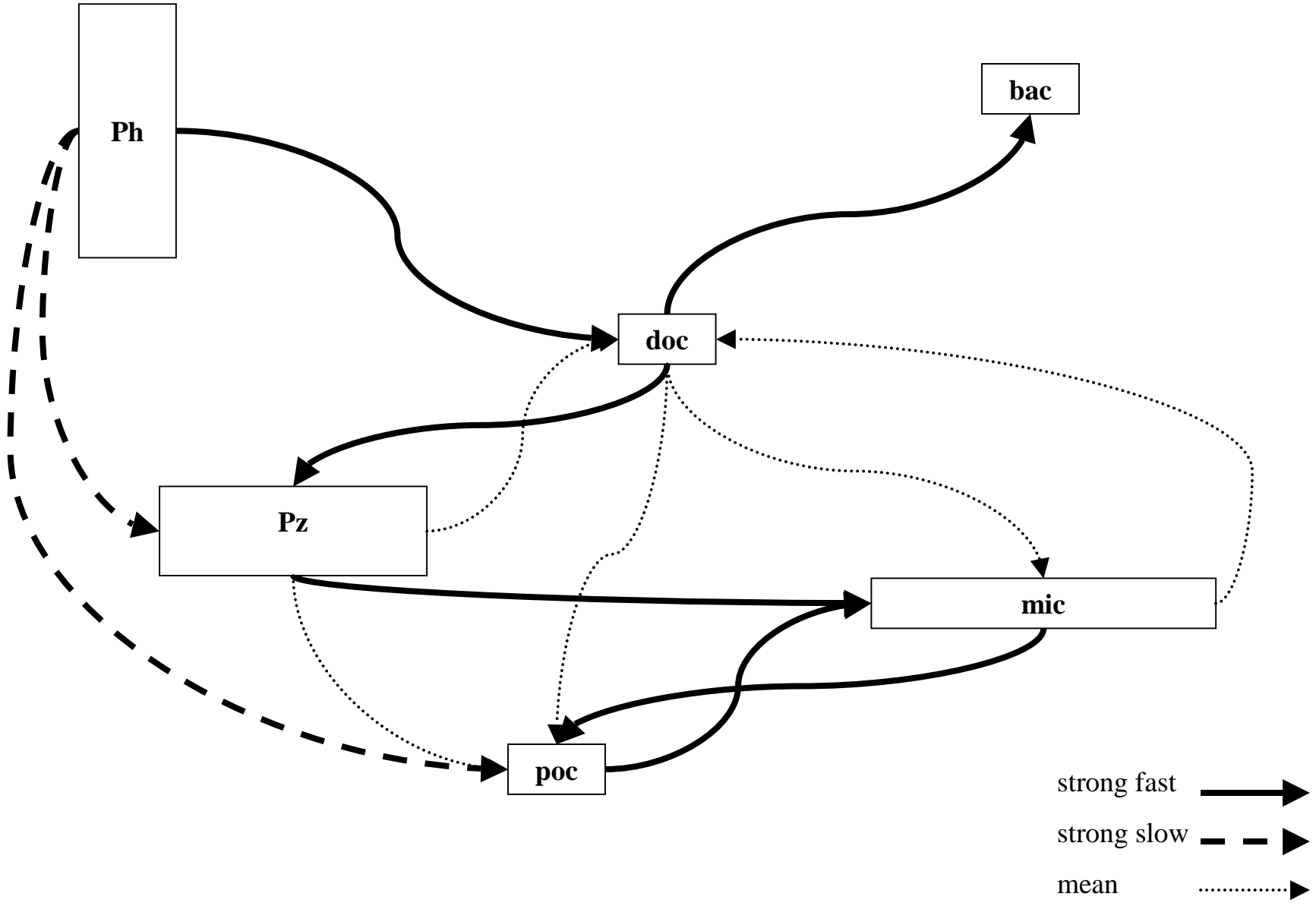


Figure 6b

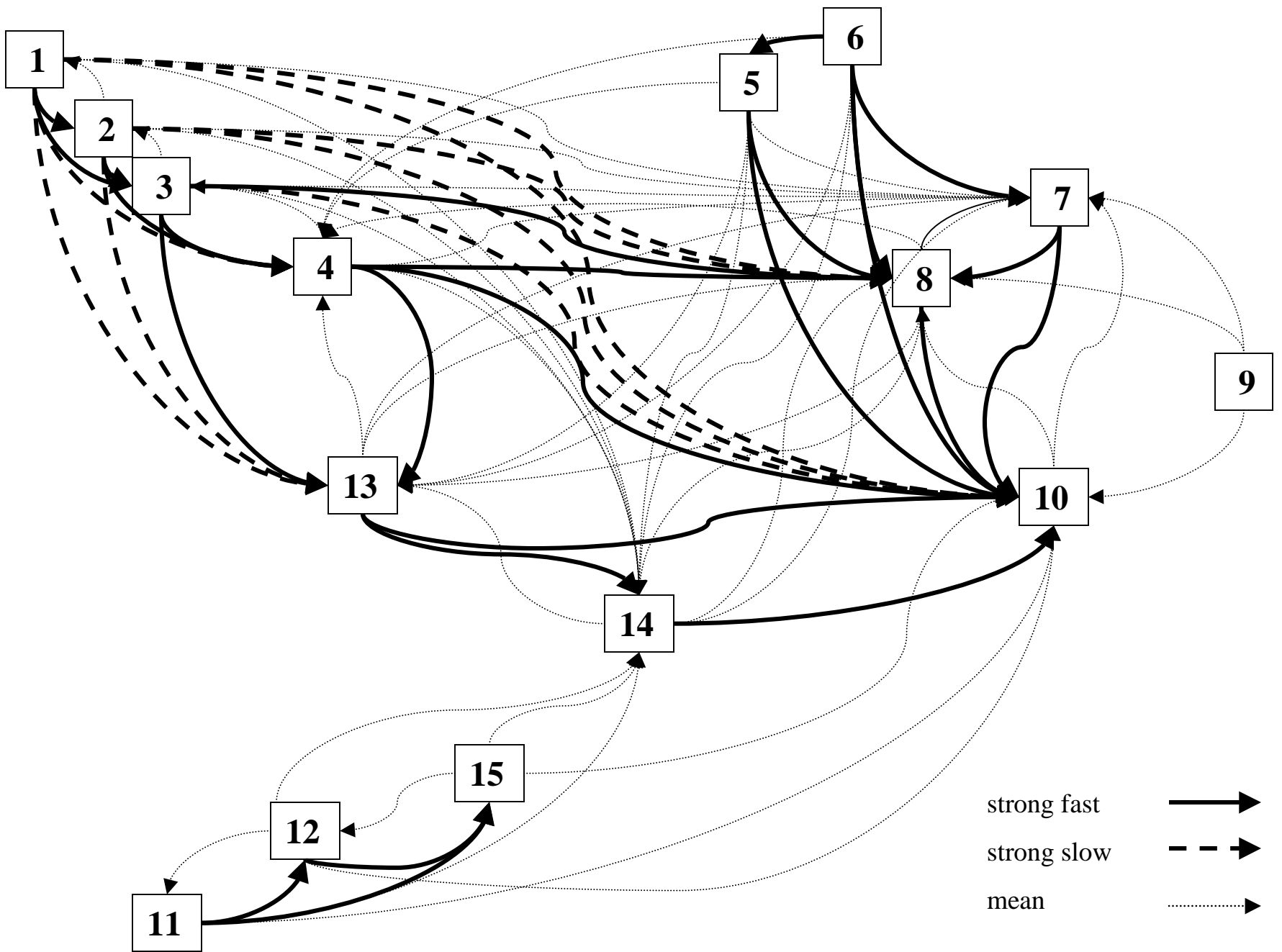


Figure 7a

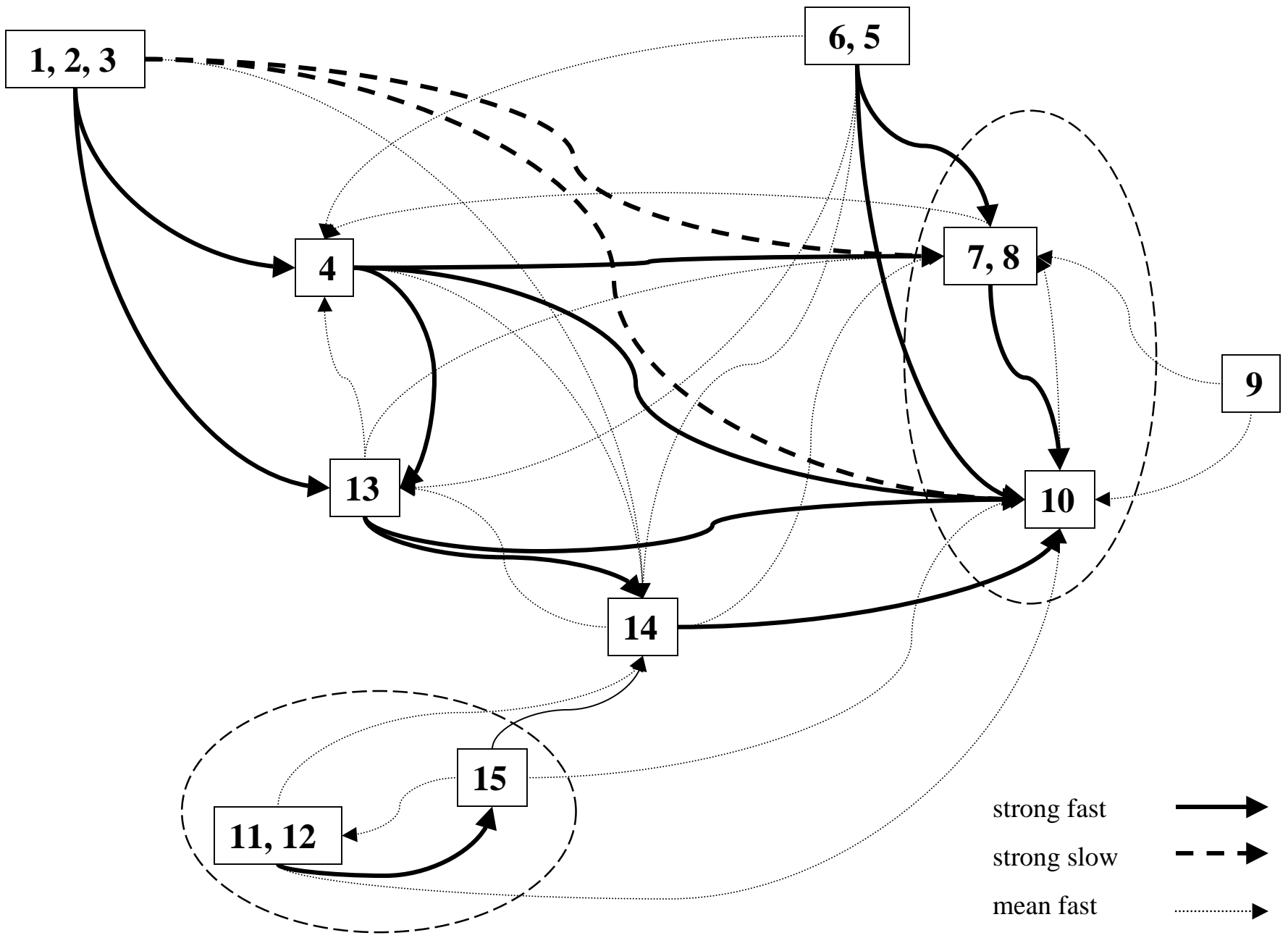


Figure 7b

Synthetic indices on compartmental networks: a probabilistic approach based on Markov chains.

Delphine Leguerrier¹⁻², Cédric Bacher³, Eric Benoît⁴, Nathalie Niquil¹

¹ **Laboratoire de Biologie et Environnement Marins, EA 3168, Université de La Rochelle, Pôle Sciences et Technologie, avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France**

² **Centre de Recherche sur les Ecosystèmes Marins et Aquacoles (CREMA/UMR10 CNRS-IFREMER), BP 5, 17137 L'Houmeau, France**

³ **IFREMER, BP 70, 29280 Plouzané, France**

10 ⁴ **Laboratoire de Mathématiques, Université de La Rochelle, Pôle Sciences et Technologie, avenue Michel Crépeau, 17042 La Rochelle Cedex 1, France**

Corresponding author: C. Bacher, cbacher@ifremer.fr

Key words: Markov chain, residence time, transfer rate, network, food web, box model, first passage time

Abstract

We used Markov chains to build up ecosystem indicators: residence time, first passage time, rate of transfers between compartments, recycling index with a general mathematical formalism. Such a description applies to any system that can be modelled as a series of discrete stages or compartments through which matter flows. We give two examples of Markov chains applications to food-web and physical system derived from the literature. Indicators were therefore used to analyse preferential pathways of matter and behaviour of these systems. On the basis of generic equations and analysis of two examples, we have

therefore shown that it was possible to build and exploit synthetic indices on the basis of one single matrix describing the network, and to characterize with a single computation: (1) the total indirect relationships between two compartments, (2) the residence time of one compartment and (3) the general recycling pathways including the amount of matter recycling and the implication of each compartment in recycling.

30 **Introduction**

Temporal and spatial scales of biological and physical process are generally driving the behaviour of ecosystems. Because of the spatial boundaries of the system, any matter (salt or fresh water, carbon, nitrogen or any substance) flowing through the system will stay during an amount of time depending on the interactions between the process which are involved and the type of matter. Therefore, assessing matter cycling, pathways and residence time within ecosystem compartments will help in understanding its properties. For deterministic systems based on interactions between compartments - whether it were matter transfer as described by Guangso et al. 2002, Thompson et al. 2002, Sivakumar et al. 2004, Yu & Wehrly 2004, or changes of the system from one state to another as described by Logofet & Lesnaya 2000 -
40 transition probability can be defined from one compartment to another during a given time. Assuming that transition probabilities are time-independent, this corresponds to a Markov-chain model, where the state of the system at time $s > t$ can be predicted with the knowledge of the state of the system at time t and does not depend of the situation before t (Markov property: Bailey 1964). Markov-chain models are particularly adapted to the study of succession processes such as forest successions (Logofet & Lesnaya 2000, Benabdellah et al. 2003), metapopulation dynamics (Moilanen 2004), or the evaluation of travel times of tracers in various environments: in a gasifer (Guangso et al. 2002), of a particle in a tidal mixing estuary (Thompson et al. 2002), of a solute in aquifer systems (Sivakumar et al. 2004), of drugs within the body (Yu & Wehrly 2004).

50 Such description also applies to ecological studies. Odum & Odum (1959) defined ecology as “the study of the relationships of organisms with one another and with their non-living environment” and the magnitude of flows of matter and energy between the various components of an ecosystem is now regarded as appropriate measure of such relationships (Szyrmer & Ulanowicz, 1987). Hence, a good method to quantitatively describe an ecosystem is the representation of its food web (Ulanowicz 1984). The food web can be seen as a graph, with nodes (the compartments) and quantitative links (the trophic fluxes between them). Such a representation might seem static and non-evolutive, as an instant photograph of the ecosystem. Yet, trophic dynamics aspects emerge from such representations (Lindeman 1942). Once the food web is drawn, this often complex scheme can be transformed into a
60 more synthetic representation, which reveals the emergent properties of the system (Ulanowicz 1986). When studying the interrelations between components of a food web, looking at direct interactions (first passage flows) is not enough, and one has also to consider subsequent passage flow, from a holistic point of view (Patten, 1995). Hannon (1973) applied Leontief’s Input-Output analysis (Leontief, 1936, 1951) to ecology, in order to study the interdependence of organisms in an ecosystem. The central element in this theory is the Leontief structure matrix, which is commonly thought to express the total direct and indirect flows between any two compartments of a system (Szyrmer & Ulanowicz, 1987). Two parallel conceptions can be distinguished in input-output analysis: Leontief’s backward formalism, which from the outputs of the systems deduces the necessary inputs, and
70 Augustinovicz’s forward formalism, which calculates the fate of outputs from compartments, deducing the travel of matter from the inputs to the system (Kay et al. 1989). The direct interactions are manifest upon inspection of the two-dimensional matrix of internal exchanges, and much information can be obtained about the indirect links through straightforward operations on the matrix of direct flows (Ulanowicz, 1984). The multiplicity

of possible pathways within the food web is translated into indices based on thermodynamics and information theory, such as Ascendency, Redundancy and Overheads (Ulanowicz 1986, Ulanowicz & Norden 1990). Introducing the idea of temporality into this conception, Higashi et al. (1993) gave importance to the biomass of the compartments. In their description, the transfer of matter (energy, carbon, biomass ...) from one compartment to the other can be
80 delayed by a storage in the compartments. Hence, each flux is a possible pathway of matter which is taken with a certain probability. This describes a Markovian process, in which matter is transferred or retained in the food web at each time-step, depending only on its previous trajectories. Markovian transition probabilities matrices can be constructed according to the two conceptions of information theory - backward and forward cases (Kay et al. 1989).

Among useful indicators, residence time has received a lot of attention in physical oceanography. Several definitions of the residence time can be found in the literature. According to Takeoka (1984a), transit time should be distinguished from residence time. The first one deals with the time water particles are spending to cross the area from the entrance to the exit. For the second one, all the particles contained in the area are considered. In that case,
90 the residence time corresponds to the mean transit time conditional to the initial location of the particles. It was shown by Takeoka (1984a) that the difference between the two temporal characteristics could be defined as the age of the particles retained in the area. In a general approach Bolin & Rodhe (1972) summarized and compared the basic concepts of age distribution and transit time and showed that the mean transit time equals the so-called turnover time defined as the ratio between the volume and the total inflow. Following Zimmerman (1976), Takeoka (1984b) compared residence and transit time scales. He solved the case of a one-dimensional channel with uniform advection and longitudinal diffusion. Zimmerman (1976) used salinity distribution and a box model to assess the exchange terms between the boxes and the spreading of a tracer in the Wadden Sea, under the steady state

100 assumption. Numerical integration of the transport equation yielded residence time estimations in each spatial box. Dronkers & Zimmerman (1982) derived an estimation of the residence time and the age of fresh water in the Oosterschelde from a steady state unidimensional and dispersive equation. Dispersion coefficients were estimated from salinity distribution. Using a box model and a salt balance equation, Miller & McPherson (1991) computed the residence time in an one-dimensional case through the simulation of the salt transport with different initial conditions corresponding to the initial vector filled with 0 or 1 values in some boxes. Recently, Thompson et al. (2002) used a Markov chain approach combined to a spatial box model to characterise water mixing and transport within a bay.

In our study, we used Markov chains to build up ecosystem indicators: residence time, first
110 passage time, rate of transfers between compartments, recycling index. Such a description applies to any system that can be modelled as a series of discrete stages or compartments through which matter flows, and we give two examples of Markov chains applications to food-web (Takapoto atoll food web, Niquil et al. 2001) and physical system (Passamaquoddy Bay tidal mixing model, Thompson et al. 2002). Indicators were therefore used to analyse preferential pathways of matter and behaviour of these systems.

Methods

Markov transition matrix

Food-web matrix F

The food-web matrix F describes all the fluxes between N compartments and between
120 compartments and the system outside. Fluxes are given in matter (energy, carbon, biomass ...) per unit of time (day, year). The formalism is derived from Finn (1976), Patten & Higashi (1995), Fath & Patten (1998) : elements F_{ij} define the flux going from compartment j to

compartment i . The last column and row give respectively the inputs from the system outside, and the outputs from the compartments. The internal flow matrix F_{in} concerns only the exchanges between compartments of the system. The food web is described at steady state, which means that total output from any compartment ($Tout_i$ - sum of corresponding column) equals total input to this compartment (Tin_i - sum of the corresponding row). Each compartment has a known biomass B_i .

Transition matrix P

130 According to Higashi et al (1993) view of temporality of fluxes, the probability that a particle which is in compartment j ($j = 1..N$) at time t passes to compartment i ($i = 1..N+1$) during one time step Δt is equal to:

$$P(j \rightarrow i / j) = P_{ij} = \frac{F_{ij}}{B_j} \cdot \Delta t$$

Probability for a particle that is in i to stay in i during one time step is given by:

$$P(i \rightarrow i / j) = P_{ii} = 1 - \sum_{k \neq i} P_{ki} - P_{N+1,i}$$

Time step Δt is chosen as half the minimum of turnover times computed for all compartments so that each term of the matrix is positive and less than 1. Matrix P is completed by adding the “system outside” column: a column of zeros, with 1 for the last element which is an absorbing element. This matrix is stochastic since the sum of each of its column is one
 140 (Bailey, 1964). It is the transition matrix of a Markovian process, in which the random variable is the concentration C of a tracer in each compartment. Given the initial state C^0 of a particle in the system and C_i^0 the probability that the particle is in compartment i at time 0 , concentration at time $t+\Delta t$ is equal to:

$$C^{t+1} = P \cdot C^t$$

hence

$$C^t = P^t \cdot C^0 \quad (1)$$

Distribution C^{t+1} only depends on state C^t and not of the former states, which is the characteristic of the Markov property (Bailey 1964). In the following descriptions, C will always be less than 1, and hence represent the probability distribution of a unit of matter within the food-web. As time is incremented, one can then compute the probability distribution of a unit of matter, or, as Thompson et al. (2002), compute the probability that a particle stays in a compartment in which it had been put at time $t=0$, the probability that a particle is absorbed by the outside compartment, or the probability that a particle moves from one compartment to another for the first time during time t . Concerning the latest representation, another computation is necessary. We constructed, for each compartment i , a new matrix Q_i in which i is an absorbing compartment: the i^{th} column is replaced by a column of zeros, with 1 at the i^{th} position. Q_i is also a Markovian transition matrix, and we can also compute (see Results) :

$$C^t = Q_i^t \cdot C^0$$

160 ***Calculation of indices from a Markov transition probability matrix***

On the basis of a Markovian transition probability matrix P , we will use generator functions to compute analytically the average passage time and the transfer rate from compartment j to i .

Transfer rate and transfer Time

Let us define $A_{i,t}$ as the event of being in compartment i at time $t \geq 0$, $C_{i,t}$ as the event of being for the first time in compartment i at time $t > 0$ and $C_{i,j,t}$ the subset of $C_{i,t}$ corresponding to being in j at time 0 . We write the conditional probability $c_{i,j,t}$ as $c_{i,j,t} = P(C_{i,t} / A_{j,0})$. We define the average passage time T_{ij} as the expectation of the random variable t associated to

the probability distribution $c_{i,j,t}$, and the transfer rate R_{ij} as the average of the probability

170 distribution $C_{i,j,t}$. Using the generator functions $\gamma_{i,j}(s) = \sum_{k=0}^{\infty} c_{i,j,k} \cdot s^k$ and

$\alpha_{i,j}(s) = \sum_{k=0}^{\infty} a_{i,j,k} \cdot s^k$, we can write:

$$T_{ij} = \frac{d\gamma_{i,j}}{ds}(s=1)$$

and

$$R_{ij} = \gamma_{i,j}(1)$$

The conditional probability $a_{i,j,t} = P(A_{i,t} / A_{j,0})$ is easily derived from the transition matrix P using equation (1) and it is easy to show that:

$$\alpha_{i,j}(s) = (\mathbf{I} - s \cdot P)_{i,j}^{-1}$$

where \mathbf{I} is the identity matrix. In the following, we will show how to derive $\gamma_{i,j}(s)$ from

$\alpha_{i,j}(s)$.

180 When one lists all the elements of $C_{i,j,t}$, all the events where i has been reached at least once before time t must be excluded. The product $a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$ gives the probability of being in i at time $t-k$ and coming again to compartment i after exactly k steps. We can therefore write :

$$c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=1}^{t-1} a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

We will see below that it is necessary to extend the summation from $k=0$ up to t . We introduce the new element $c_{i,i,0}$ - which can be arbitrarily chosen, and write :

$$c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,j,t} \cdot c_{i,i,0} + a_{i,j,0} \cdot c_{i,i,t}$$

If $i \neq j$, $a_{i,j,0} = 0$ and the equation becomes :

$$c_{i,j,t} = a_{i,j,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,j,t} \cdot c_{i,i,0} \quad (2)$$

and is valid for $t > 0$. To extend the above equation to the case $t=0$, we must define a new term

190 $c_{i,j,0} = 0$ and the equation is then valid for all t .

In the following explanations, we will simplify the notations by writing $\gamma_{i,j}(s) = \gamma_{i,j}$ and

$\alpha_{i,j}(s) = \alpha_{i,j}$. We have :

$$\alpha_{i,j} \cdot \gamma_{i,i} = \sum_{p=0}^{\infty} a_{i,j,p} \cdot s^p \cdot \sum_{q=0}^{\infty} c_{i,i,q} \cdot s^q = \sum_{t=0}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t$$

Using equation (2), we can write :

$$\sum_{k=0}^t a_{i,j,t-k} \cdot c_{i,i,k} = -c_{i,j,t} + a_{i,j,t} \cdot (1 + c_{i,i,0})$$

and therefore :

$$\alpha_{i,j} \cdot \gamma_{i,i} = -\gamma_{i,j} + \alpha_{i,j} \cdot (1 + c_{i,i,0}) \quad (3)$$

A similar equation is obtained for $t > 0$ and $i=j$. We have :

$$c_{i,i,t} = a_{i,i,t} - \sum_{k=1}^{t-1} a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

200 and we extend again the summation from 0 to t :

$$c_{i,i,t} = a_{i,i,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,i,t} \cdot c_{i,i,0} + a_{i,i,0} \cdot c_{i,i,t}$$

Here $a_{i,i,0} = 1$ yields :

$$0 = a_{i,i,t} - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} + a_{i,i,t} \cdot c_{i,i,0} = a_{i,i,t} \cdot (1 + c_{i,i,0}) - \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k}$$

or

$a_{i,i,t} \cdot (1 + c_{i,i,0}) = \sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k}$. Note however that this equation does not stand for $t=0$.

Using $\alpha_{i,i} \cdot \gamma_{i,i} = \sum_{t=0}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t$, we get:

$$\alpha_{i,i} \cdot \gamma_{i,i} = \sum_{t=1}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t + a_{i,i,0} \cdot c_{i,i,0} = \sum_{t=1}^{\infty} \left(\sum_{k=0}^t a_{i,i,t-k} \cdot c_{i,i,k} \right) \cdot s^t + c_{i,i,0}$$

and

$$\alpha_{i,i} \cdot \gamma_{i,i} = (1 + c_{i,i,0}) \cdot \alpha_{i,i} + c_{i,i,0} \quad (4)$$

210 Equations (3) and (4) can be simplified if we choose $c_{i,i,0} = -1$. We therefore get :

$$\begin{cases} \gamma_{i,i} = -\frac{1}{\alpha_{i,i}} \\ \gamma_{i,j} = -\frac{\alpha_{i,j}}{\alpha_{i,i}} \end{cases}$$

The average passage time T_{ij} is computed numerically as the limit:

$$T_{ij} = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\gamma_{i,j} (1 - 2 \cdot \varepsilon) - \gamma_{i,i} (1 - \varepsilon)}{\varepsilon}$$

and the transit rate R_{ij} as the value:

$$R_{ij} = \gamma_{i,j} (1)$$

Adaptation to various issues

Conditional probabilities

220 T_{ij} and R_{ij} ($i=1..N+1, j=1..N+1$, $N+1$ being the 'outside' compartment) coefficients computed from the former paragraph represent respectively the time taken to reach the compartment i and the amount of matter that will reach the compartment i , when one unit of matter is in the compartment j at $t=0$. In this calculation, we can split the matter into two categories: matter

which leaves j within the first time step, and matter which stays longer in j . Now, we want to calculate the transfer time and rate of the first category of matter. Hence, we consider the fate of matter conditionally to its leaving of compartment j at time 0.

We define two sets of conditional probabilities. P'_{kj} is the probability that a particle living j arrives to compartment k within one time step ($k=1..N+1, k \neq j$), and P''_{kj} is the probability that a particle leaving j arrives to compartment k with the supplementary condition that the particle stays within the system ($k = 1..N, k \neq j$).

230 Let us consider a theoretical example of a planktonic foodweb with 4 compartments: ‘phytoplankton’ (“phyto”, compartment n°1), ‘bacteria’ (“bact”, n°2), ‘zooplankton’ (“zoo”, n°3), and ‘detritus’ (“det”, n°4) (Figure 1). Assuming that the transition probability matrix P has been defined on the basis of the food-web matrix and considering the case of bacteria compartment (n°2), we defined conditional probabilities as following:

$$\left\{ \begin{array}{l} P'_{12} = \frac{P_{12}}{P_{12} + P_{32} + P_{42} + P_{ext2}} \\ P'_{32} = \frac{P_{32}}{P_{12} + P_{32} + P_{42} + P_{ext2}} \\ P'_{42} = \frac{P_{42}}{P_{12} + P_{32} + P_{42} + P_{ext2}} \end{array} \right. \text{ and } \left\{ \begin{array}{l} P''_{12} = \frac{P_{12}}{P_{12} + P_{32} + P_{42}} \\ P''_{32} = \frac{P_{32}}{P_{12} + P_{32} + P_{42}} \\ P''_{42} = \frac{P_{42}}{P_{12} + P_{32} + P_{42}} \end{array} \right.$$

Conditional transit rates

Transit rate is defined as the fraction of matter living the compartment j that will reach the compartment i . Hence, assuming that the particle has left the compartment j between time $t=0$ and Δt (during the first step). P' represents the probability that it has either reached another

240 component or leaved the system. Then, at each time step, matter can exit the system, be transferred to another compartment, or stay where it is. The conditional transit rates RC_{ij} from the bacterial compartment ($j = 2$) to other compartments $i \neq j$ were derived from R_j as following:

$$RC_{42} = R_{41} \cdot P'_{12} + R_{43} \cdot P'_{32} + 1 \cdot P'_{42}$$

For $i = j = 2$, we write:

$$RC_{22} = R_{21} \cdot P'_{12} + R_{23} \cdot P'_{32} + R_{24} \cdot P'_{42}$$

Conditional transit times

Conditional transit time TC_{ij} is the time taken by a particle that leaves compartment j between $t=0$ and $t=\Delta t$ to reach the target compartment i . Two cases must be distinguished: the transit time from one compartment to another (transfer time) is computed using the P'' probability, and the transit time from one compartment to outside (residence time of the compartment) is not changed, because it represents the residence time of one compartment, i.e. the time taken to get out of the system assuming that the matter is in the compartment at time $t=0$. As above conditional transit rates TC_{ij} were derived from T_{ij} for $i=4$ and $j=2$ as following:

$$TC_{42} = T_{41} \cdot P''_{12} + T_{43} \cdot P''_{32} + 1 \cdot P''_{42}$$

For $i = j = 2$ we write:

$$TC_{22} = T_{21} \cdot P''_{12} + T_{23} \cdot P''_{32} + T_{24} \cdot P''_{42}$$

Return time and number of passages

R_{ii} defines the return rate to compartment i and corresponds to the fraction of biomass that comes back for the first time to compartment i . The average number of passages N_{ii} can easily be derived from the successive fractions $R_{ii}, R_{ii}^2, R_{ii}^3, \dots, R_{ii}^k, \dots$. We write:

$$N_{ii} = \sum_{k=1}^{\infty} R_{ii}^k \cdot k$$

Since $\sum_{k=1}^{\infty} R_{ii}^k \cdot k = R_{ii} \cdot \sum_{k=1}^{\infty} R_{ii}^{k-1} \cdot k = R_{ii} \cdot \frac{d}{dR_{ii}} \left(\sum_{k=0}^{\infty} R_{ii}^k \right)$ and $\sum_{k=0}^{\infty} R_{ii}^k = \frac{1}{1 - R_{ii}}$, we get:

$$N_{ii} = \frac{R_{ii}}{(1 - R_{ii})^2}$$

Applications

The first application was carried out on Takapoto lagoon (TA) pelagic food-web model analysed by Niquil et al. (2001) who aggregated organic carbon stocks into eight living and two non-living compartments, which structure the ecosystem on the basis of processes and sizes. The compartments were: bacteria (bac), phytoplankton $< 1 \mu\text{m}$ (ph1), phytoplankton from 1 to 3 μm (ph2), phytoplankton $> 3 \mu\text{m}$ (ph3), protozoa $< 35 \mu\text{m}$ (pz1), protozoa $> 35 \mu\text{m}$ (pz2), microzooplankton $< 250 \mu\text{m}$ (mic) and mesozooplankton from 250 to 2000 μm (mes), dissolved organic carbon (doc) and particulate organic carbon (poc). Flows between planktonic compartments were partly determined by field experiments and completed by inverse analysis (Vézina & Platt 1988). The second application concerns Passamaquoddy Bay (PB) box model developed by Thompson et al. (2002) who characterised water mixing with a discrete-time, finite-state Markov Chain model. The bay was divided into 15 homogeneous regions ('boxes') (Figure 2) and transition probabilities were estimated by computing a lot of trajectories with the means of two-dimensions hydrodynamical model (Table 3).

From now on, T and R will refer to the final computed transfer rate and transfer time (after use of conditional probabilities).

Results and discussion

Tracking a particle within the ecological network

Notes on the P matrices structures

The elements of the P matrices correspond generally to direct links between compartments of the systems. However, some peculiar values must be quoted. Indeed, in PB model, some probabilities existed between compartments that are not physically linked (which can be seen on the map of Figure 2 in Thompson et al. 2002). This is due to the chosen time step of one

tidal cycle which combines in/out flows (flow and ebb). Hence, the probability that a particle exits the system from box 7 or 8, for example, is not zero, though 7 and 8 are not physically
290 linked to the boundary of the system. For TA model, the method of construction of the P matrix did not let such a thing happen. Another peculiar compartment is the box 9 in PB system, which only receives matter from itself. Hence, it is not possible to compute any transfer rate or time to this compartment. Physically, it means that matter flowing to this compartment during a tidal cycle does not stay inside it and is quickly expelled (this can be seen on the figure 4 in Thompson et al. (2002) paper, where this compartment does not change colour: it globally does not mix with adjacent compartments). It could seem troublesome from a mass conservation point of view but the evolutions of the systems only show probabilities of presence, i.e. not the whole matter flowing through the system. Considering this probabilities as amounts of labelled matter, as the outside compartment is an
300 absorbing state, the labelled matter globally decreases in the system.

Direct use of P matrices

The first application of a Markovian transition probability matrix is generally to follow step by step the change of a system (Baltzer 2000, Logofet & Lesnaya 2000, Thompson et al. 2002, Benabdellah et al. 2003, Sivakumar et al. 2004). Here, we applied such a conception to trace a particle flowing through a network. Thompson et al. (2002) have chosen 3 possible representations : they followed, in the course of time, the probability that a particle is still in the source compartment, the probability that the released particle is absorbed by the boundary state, and the probability that the particle has reached the target. The change of the system is followed by components of the probability vector C described in Methods : the component
310 corresponding to the source compartment for the first type of figures and the target compartment for the two other types. Except for the second case, where the target compartment is already an absorbing state, the P matrix was transformed in the Q_{target} matrix

described in Methods, in which the target compartment column is the one of a sink compartment. We have verified that we obtained the same results as Thompson et al. (2002) in their Figures 5b, 6b and 7b. Here, we have represented the latest case for TA and PB models, from the initial condition that "at time $t=0$, one unit of matter has leaved the source compartment j ", i.e. the initial concentration was the j^{th} column of the probability matrix P " described in Methods. From the representation of the probability that a particle leaving a source compartment j has reached an identified target compartment i after a time t , we have
320 observed different types of behaviours, and represented four extreme cases, which we will therein refer to by the couples (source;target) they described. As those curves were uniformly growing and majored by 100%, they had an upper limit, and hence an asymptote. The values for these asymptotes and the way they were approached defined different types of changes: the probabilities could reach high values or stay low, and the change could be rapid (the asymptote was quickly approached) or slow (the asymptote appeared much later). The transfer rates between source and target defined 'strong' and 'weak' couples depending on their intensity. The time in which the asymptotes were approached defined two types of compartments: 'fast' couples and 'slow' couples. The examples shown in Figures 3a and 4a represent, respectively, the strong couples (ph3,doc) (fast) and (ph3,bac) (slow) for TA, and
330 (6,8) (fast) and (1,10) (slow) for PB. In Figures 3b and 4b are presented the weak couples: (bac,mic) (fast) and (poc,bac) (slow) for TA, and (13,12) (fast) and (1,5) (slow) for PB. The simulations were run during one year for TA (365 days) and PB (2x365 tidal cycles) so that the asymptotes are approached. The values that can be read on the graphs correspond to the computed rates of Tables 4 and 5. For example, the asymptote for the couple (poc,bac) had a value of 4.2%: at most, 4.2% of matter leaving the bacterial compartment would, at the end and by all possible pathways, reach the zooplankton compartment. Hence, these direct

observations of the system change let emerge a new type of relations between compartments, which, more than the direct absolute values of fluxes, describe their mutual dependency.

Interpretation of transfer indices

340 The integrative coefficients, or transfer indices, help in quantifying the observations made above by giving the expectation of the time delay between two compartments and the asymptote that can be read on the former curves. By construction those indices represent the first passage time and transfer and they integrate all possible pathways between the sources and the targets out of which matter do not flow.

From one compartment to another: transfer rate and transfer time

To compute transfer rates, the initial condition was that the particle has leaved the compartment at time $t = 0$, whether to the exterior of the system, or to another compartment. Hence, the transfer time is the average time needed to reach a target compartment for a particle that has just left the source compartment. To compute transfer times, the initial
350 condition was that one unit of matter has leaved the source compartment at time $t = 0$, but not the system. Whether one takes the conditional probability P' or P'' did not change the result. Indeed, whatever the amount leaving the source at time $t=0$ or thereafter, what counts is the relative quantity that will eventually reach the target.

From one compartment to itself: return rate, return time and number of passages

The return rate to one compartment reflects its implication in matter recycling: it represents the amount of matter that will cycle back once to the compartment after having left it. From this amount the number of passages through this compartment (i.e. the average number of times that a particle having left this compartment will reach it again in the course of time) can be computed: the highest the return rate, the more matter cycles back, and the more will cycle
360 back again. This index reveals the intensity of recycling in the web. Like transfer rates, return

rates are associated with return times, which complete the description. The return times indicate how long it takes to a unit of matter that has leaved the source compartment to get back: it reveals the number of links there is in the associated cycle, or the complexity of the return pathways.

From one compartment to outside: residence time

As said before, the transfer rate to the outside compartment is of no interest here: as there is no accumulation in the systems, all the matter will exit at the end. But more interesting is the residence time of the compartments, which is the transfer time from the source compartment to the exterior of the system. The initial condition was that one unit of matter was in the source compartment at time $t = 0$.

Transfer indices and simplified networks

Plotting transfer rates vs. transfer times yields to characterize integrative links between compartments (Figure 5 gives the result for TA model as an example). Dividing the space (transfer times; transfer rates) into 4 zones, one can see the intuitive characterization described above appear. On the left hand side, transfer time is short, and the “fast couples” are plotted, and one can note that they are not only the directly linked ones. On the upper hand side, links are strong and here again they are not necessarily direct links, and not necessarily important ones (in absolute value) either. Hence, we can draw integrative networks, in which compartment links reveal the intensity and speed of the couple (Figures 6a & 7a for TA and PB respectively). The choice of the limits between strong and weak (up and down a horizontal limit) and fast and slow (left and right a vertical limit) can seem subjective. In the present case, as the two presented systems are very different, we chose to fix relative limits: for one given system, the strong links would correspond to the first 15% of all possible links, and the fast ones to the ones faster than the mean transfer time.

From the representation of all the main links, one can see some patterns emerge, and hence draw simplified integrative networks (Figures 6b & 7b), by aggregating the compartments which have the same compartment, and keeping only the strongest links.

Takapoto Lagoon

For the TA model, we have constructed a simplified network on the basis of the links between
390 compartments (Figure 6). When the transfer rate was more than 29%, the link was considered strong, when it was between 19% and 29%, it was a mean link. Weak links (less than 19%), were not considered. On this basis, compartments were aggregated according to their behaviour towards other compartments, sometimes associating mean and strong links, in particular when the mean link was a fast one (transfer time less than 10 days). The distinction between 'strong', 'mean' and 'weak' has been chosen so that 15% of all the possible links (100) were 'strong', and 20% were 'mean'. From this representation, it appears that the most important compartments are all strongly linked with the DOC compartment, which is a central element of the network. The primary producers can be grouped, as well as the two metazoan protozoa groups and the two zooplankton groups. Most of the strong and fast links flow
400 through the DOC compartment which appears then as a key compartment in the system, receiving carbon from various sources, but mainly phytoplankton and transferring this matter to heterotrophs and especially bacteria and protozoa, which were considered as potential direct users of DOC. Bacteria appear as a dead-end compartment for carbon flows, leading them mainly to dissipation by respiration. The zooplankton is an exit pathway for the carbon coming mainly from protozoa and transfers it mainly to the detritus compartments. The POC compartment is mainly an exit pathway for whole system and cycles with the zooplankton compartments whose diet is mainly composed of non-living compartments. It appears that very few links exceed 50%, the maximum values being obtained for important direct links from primary producers to non living (POC and DOC) compartments. These low rates can be

410 due to the fact that many components are directly linked to the outside compartment: in fact, all the compartments but the DOC are physically exported, and all the living compartments loose matter by respiration. The observation of return rates and residence times emphasises those observations (Table 6). Indeed, the shortest residence time is the bacteria's and not the POC's (as the main exit pathway, it would have been expected to be the one with the shortest residence time): the link between them two is mean (13% from bac to poc) but fast (0.5 days). The return rates do not exceed 14%, and hence the number of returns to one compartment does not exceed 0.18. Globally, the residence times are short: less than 50 days, and around 12 days on average. The shortest residence times, 2.3 and 7 days for bacteria and POC respectively, suggest that the system is an open one, through which matter flows. These
420 values are very low, especially when compared to the high residence time estimated for the water mass of the lagoon as around 4 years (Sournia & Ricard 1976). This can be explained by the fact that the planktonic system which is described here is open to the macroscopic communities with very high carbon flow values compared to low biomasses. This fast system concerns all the carbon flows and lead in great amount the carbon towards dissipation by respiration. The dominance of small organisms emphasise these high respiration rates. Hence, we can describe TA as a system through which matter flows, transiting in the DOC compartment, not being transferred to the higher trophic levels (zooplankton) but quickly expelled from the system.

Passamaquoddy Bay

430 With the same method, we kept for the intermediate simplified network the strong and mean links between compartments, i.e. 35% of the 210 couples (source, target) composed of the first 15% - 32 strongly linked couples ($R > 63\%$) and the following 20% - 42 meanly linked couples ($R > 29\%$). Then we distinguished between fast and slow couples: more and less than 114 tidal cycles (average residence time is 57 days). Contrary to TA links, many of them were

higher than 50% on PB and the limit between mean and strong links was much higher (63% vs. 25%). Like TA system, the scheme of all mean and strong links can be simplified and some compartments were aggregated. Analogies can be found between the groups (1, 2, 3), (5, 6), (11, 12, 15). The aggregation of the compartments 1, 2 and 3 is nearly evident and the fact that the couples from 1 to other compartment are slower than the ones from 2 and the ones from 2 slower than the ones from 3 comes from the physical structure of the web: water flows firstly from 1 to 2, then to 3, then to 4 and then to other compartments: the links between 1, 2 and 3 and other compartments of the system are indirect links, but they can be strong and/or fast. Going further, compartment 10 could be grouped with the 7 and 8 compartments, and this new aggregated compartment could be an analogous of the POC compartment in TA, as those compartments receive matter from all groups, but scarcely recycle it to the system - it is an “exit point” and a “compulsory passage” as well for the matter.

Return times and rates (Table 7) confirmed the position of the “exit compartments” as the ones which have the shortest residence times: 15, 7, 9 and 10. Return rates are much higher than in TA model. Return rates of compartments 1, 2 and 3 are peculiar because they are linked together and only together: this return creates only a delay in the transfer to other compartments. As for other compartments, compartments 4, 14 and 13 appear as the most recycling ones, and compartments 5, 6 and 9 as the less recycling ones - in agreement with the aggregated description of Figure 7b. The residence times are longer than the ones of TA model compartments: the shortest one – 20 days – corresponds to compartment 10 (exit compartment). The longest ones concern the compartment 1, 2 and 3 in this order (157, 107, 73), as expected, and also the 11 and 12 compartments (111 and 61 days). The first three compartments correspond to the more distant compartment, and the other two can be considered as a kind of dead end. Globally, the mean residence time of 57 days situates the

460 Bay between highly flushed systems such as Marennes-Oléron Bay (France, Bacher 1989) and very closed ones such as lagoons.

Links between compartments: sensitivity indicators

Such simplified networks can be used as qualitative indicators of systems reactions to disturbances, instead of more complex differential equations systems. Indeed, the simplified networks give clue on the possible propagation, within the web structure, of a local disturbance.

For example, in PB model, any disturbance occurring in the system will have consequences on the compartments 4, 13, 14, 7, 8 and 10, because they are linked to any other compartment and matter cycles within them. Depending on the disturbed compartment, the system would
470 be more or less affected: a disturbance in the compartment 1, 2, 3, 5, or 6 would affect the whole system, whereas a disturbance on compartments 7, 8, 9, 0, 11, 12 or 15 would have less influence. Due to the high cycling rates, any disturbance will have a long-lasting effect, which will not be overcome before 20 tidal cycles. On the contrary, in TA model, a disturbance in the primary production will affect all the compartments of the system, but would most certainly be quickly overcome because return times are long (more than 40 days, except for the DOC compartment). As return rates are low any punctual disturbance most likely will not last and might even not propagate to the zooplankton compartments. A disturbance in the zooplankton compartments (high punctual mortality for example) will scarcely have any effect on the global system functioning.

480 Such descriptions do not, of course, replace the dynamic models that more precisely describe system changes, but they are much simpler and might be used as first predictions and system diagnoses towards response to a local disturbance. Such a disturbance might be a pollution, for example, that would spread in a physical system, or a phytoplankton bloom or on the contrary a punctual mortality in an ecosystem model. Applied on the two systems presented

here, this idea showed, without time-expensive and heavy simulations that any disturbance in TA ecosystem would most certainly affect the DOC compartment, but would be quickly overcome and that a disturbance in PB, on the contrary, might propagate and stay within the compartments surrounding the central island.

Hence, transfer rates give the total fraction of matter leaving the source that will reach the target. This is also the definition of contribution coefficients, defined in flow network analysis, from a forward case point of view (Kay et al. 1989). Those coefficients also describe integrative links between compartments: they are described as “integrative diets” of the compartments (Field et al. 1989, Kay et al. 1989, Baird & Ulanowicz 1989). But here, what is added is the taking of delay into account, by means of storage consideration in the computation of indices. The construction of Markov chains based on the source compartments biomass situate the present computation in the forward case described by Kay et al. (1989) and used by Higashi et al. (1993) who showed the relationship between the Markovian transition probability matrix and the total flow matrices (Szyrmer & Ulanowicz 1987). They observed general properties of the ecosystem and individual properties of their compartments based on infinite sums of powers of this matrix. Here, we use the same Markovian transition probabilities to compute, in a generalized mathematical algorithm, couples of indices. Transfer time and transfer rate of one couple (source, target) define the integrative link between those two compartments: strong or weak, fast or slow. The 2D space (rates/times) can hence be divided into four regions that classify those couples (Figures 4 & 5).

Conclusion

The method presented here is generic: from any network, ecological or physical, the relationship between compartments results in the definition of Markovian transition probabilities, and hence the computation of synthetic indices. Depending on the issue, those indices can be modulated with conditional probabilities defining the initial conditions.

510 Many indices have been developed in Network Analysis on the basis of Leontief (1951, *in*
Kay et al. 1989) and Augustinovicz (1970, *in* Field et al. 1989) economic studies, and applied
to the ecological domain by Hannon (1973), Finn (1976) and Patten (1985). The first
formalism (output analysis, or backward point of view) is used to study the demand of matter,
knowing the output of a system. The second one (input analysis or forward point of view)
studies the fate of system inputs. We are here in the second case (the forward case). Classical
indices are based on the fractional outflow matrix, which is obtained by dividing each flux by
the total output of the source compartment. It is used to compute the contribution coefficients
(Kay et al. 1989, Baird & Ulanowicz 1989), which describe the amount of matter fluxing out
of a compartment that will eventually contribute to the diet of the consumer. Such indices
520 integrate direct and indirect effects and are the classical network analysis pendant of the
transfer rates defined here. What is added by the use of Markov chains is the notion of delay.
This is done by normalizing the fluxes by the biomass of the source compartments instead of
by their outputs. Hence, matter can, at each step, remain in its compartment. Then, when
transfer rates are computed, transfer times can also be evaluated. Higashi et al. (1993)
proposed also to take delay into account in the study of food webs by use of Markov Chains.
Here, we aim at proposing a unified method that takes into account storage, delay, and all
possible pathways between compartments of a web in simple indices. The comparison of
those indices and the ones of classical network analysis remains to be done. With two
examples, we have shown that it was possible to build and exploit synthetic indices, on the
530 basis of one single matrix describing the network, and to characterize with a single
computation: (1) the total indirect relationships between two compartments, (2) the residence
time in one compartment and (3) the general recycling pathways, the amount of matter
recycling, and the implication of each compartment in this phenomenon.

Such synthetic and holistic indices can substitute to more sophisticated models for the establishment of simple indicators and diagnoses on a system.

References

Augustinovic M (1970) Method of international and intertemporal comparison of structure.

In: Carter AP, Brody A (eds) Contributions to input-output analysis, North Holland, Amsterdam, p 249-269

- 540 Bacher C (1989) Capacité trophique du bassin de Marennes-Oléron: couplage d'un modèle de transport particulaire et d'un modèle de croissance de l'huître *Crassostrea Gigas*. *Aquat. Living Resour.* 48:199-214

Bailey NTJ (1964) The elements of stochastic processes. John Wiley & Sons; Inc.

Baird D, Ulanowicz RE (1989) The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol Monogr* 59:329-364

Baltzer H (2000) Markov Chain models for vegetation dynamics. *Ecol. Model.* 126:139-154

Benabdellah B, Albrecht KF, Pomaz VL, Denisenko EA, Logofet DO (2003) Markov chain model for forest successions in the Erzgebirge, Germany. *Ecol. Model.* 159:103-302

- 550 Bolin B, Rodhe H (1972) A note on the concepts of age distribution and transit time in natural reservoirs. *Tellus* 25:58-62

Dronkers J, Zimmerman JTF (1982) Some principles of mixing in tidal lagoons. *Oceanol. Acta, Actes Symposium International sur les lagunes côtières, SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 septembre 1981:107-117*

Fath BD, Patten BC (1998) Network synergism: Emergence of positive relations in ecological systems. *Ecological Modelling* 107:127-143

Field JG, Moloney CL, Atwood CG (1989) The need to analyze ecological networks. In:

- Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) Network analysis in marine ecology: methods and applications. Heidelberg: Springer-Verlag, p 3-12
- 560 Finn JT (1976) Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *J. Theor. Biol.* 56:363-380
- Guangsuo Y, Zhijie Z, GQiang Q, Zuhong Y (2002) Experimental studying and stochastic modeling of residence time distribution in jet-entrained gasifier. *Chemical Engineering and Processing* 41:595-600
- Hannon B (1973) The structure of ecosystems. *J. Theor. Biol.* 41:535-546
- Hannon B (1985) Ecosystem flow analysis. In: *Ecosystem theory for biological oceanography*, Ulanowicz R.E., Platt T. eds, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213, 260 pp.
- Higashi M, Burns TP, Patten BC (1993) Network trophic dynamics: the tempo of energy movement and availability in ecosystems. *Ecol. Model.* 66:43-64
- 570 Kay J, Graham LA, Ulanowicz RE (1989) A detailed guide for network analysis. In: Wulff F, Field JG, Mann KH (eds) *Network Analysis in marine ecology. Methods and applications*. Springer-Verlag, Berlin, p 15-61
- Leontief WW (1936) Quantitative input and output relations in the economic system of the United States. *Rev. Econ. Stat.* 18:105-125
- Leontief WW (1951) *The structure of American economy, 1919-1939*. Oxford University Press, New York
- Lindeman RL (1942) The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23:399-418
- Logofet DO, Lesnaya EV (2000) The mathematics of Markov models: what can Markov chains can really predict in forest successions. *Ecol. Model.* 126:285-298
- 580 Miller RL, McPherson BF (1991) Estimating estuarine flushing and residence times in Charlotte Harbor, Florida, via salt balance and a box model. *Limnol Oceanogr.*, 36:602-612

- Moilanen A (2004) SPOMSIM: software for stochastic patch occupancy models of metapopulation dynamics. *Ecol. Model.* 179 :533-550
- Niquil N, Pouvreau S, Sakka A, Legendre L, Addressi L, LeBorgne R, Charpy L, Delesalle B (2001) Trophic Web and carrying capacity in a pearl oyster farming lagoon (Takapoto, French Polynesia). *Aquat. Living Resour.* 14:165-174
- Odum EP, Odum HT (1959) *Fundamentals of Ecology*. Saunders, Philadelphia
- 590 Patten BC (1985) Energy cycling, length of food chains and direct versus indirect effects in ecosystems. In: *Ecosystem theory for biological oceanography*, Ulanowicz R.E., Platt T. eds, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 213, 260 pp.
- Patten BC (1995) Network integration of ecological extremal principles: exergy, emergy, power, ascendancy, and indirect effects. *Ecological Modelling* 79:75-84
- Patten BC, Higashi M (1995) First passage flow in ecological networks: measurement by input-output flow analysis. *Ecological Modelling* 79:67-74
- Sivakumar B, Harter T, Zhang H (2004) A fractal investigation of solute travel time in a heterogeneous aquifer: transition probability/ Markov chain representation. *Ecol. Model.* in press
- Sournia A, Ricard M (1976) Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, archipel des Tuamotu). *Vie Milieu* 26:243-279
- 600 Szyrmer J, Ulanowicz RE (1987) Total flows in ecosystems. *Ecological Modeling* 35:123-136
- Takeoka H (1984a) Fundamental concepts of exchange and transport time scales in a coastal sea. *Cont. Shelf Res.* 3: 311-326
- Takeoka H (1984b) Exchange and transport time scales in the Seto Inland Sea. *Cont. Shelf Res.* 3: 327-341
- Thompson KR, Dowd M, Shen Y, Greenberg, David A. (2002) Probabilistic characterization of tidal mixing in a coastal embayment: a Markov Chain approach. *Cont. Shelf Res.*

22:1603-1614

610 Ulanowicz RE (1984) Community measures of marine food networks and their possible applications. In: Fasham (ed) flows of energy and material in marine ecology, theory and practice.

Ulanowicz RE (1986) Growth and development: ecosystem phenomenology. Springer-Verlag, New York

Ulanowicz RE, Norden JS (1990) Symmetrical overheads in flow networks. *Int J Systems Sci* 21:429-437

Yu J, Wehrly TE (2004) An approach to the residence time distribution for stochastic multi-compartment models. *Mathematical Biosciences* 191:185-205

Zimmerman JTF (1976) Mixing and flushing of tidal embayments in the western Dutch Wadden Sea. Part I: distribution of salinity and calculation of mixing time scales.
620 *Neth. J. Sea Res.* 10:149-161

Tables

Table 1: Takapoto model (Niquil et al. 2001). The abbreviations given in the 2nd column are used in the other results.

Compartments <i>in</i> Niquil et al. (2001)	Abbreviation used	Biomass (mgC/m ²)
Cyanobacteria, assimilated to phytoplankton < 1 μm	ph1	308
Picoeukaryotes, or phytoplankton from 1 to 3 μm	ph2	126
Macroalgae, or phytoplankton > 3 μm	ph3	323
Heterotrophic bacteria	bac	477
Protozoa < 35 μm	pz1	307
Protozoa > 35 μm	pz2	498
Metazoan zooplankton < 250 μm	mic	54
Metazoan zooplankton > 250 μm	mes	165
Detritus (non living carbon > 0.7 μm)	doc	2789
Dissolved organic Carbon (< 0.7 μm)	poc	33400

Table 2: Food-Web F and transition P matrices for Takapoto model. F_{ij} gives, in $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, the trophic flux from compartment j to compartment i (from Niquil *et al.* 2001), and P_{ij} gives, in percentage, the probability that a particle in j at t arrives in i at $t+\Delta t$. The arrows symbolize the source and target compartments of the links. In F matrix, the "gpp" column represents the gross primary production and "input" column the migrating inputs to the system. The "out" and "resp" lines represent respectively the output of matter from the system and the respiration losses. Compartments abbreviations used in the two matrices are explained in Table 1. In P matrix, the 11th compartment represents the system 'outside' (which is an absorbing state: $P_{1111} = 1$).

2a

F		gpp	input	ph1	ph2	ph3	bac	pz1	pz2	mic	mes	doc	poc
ph1		768											
ph2		390											
ph3		407											
bac												449	
pz1				105	19	59	19	0				299	29
pz2					33	73		78				313	43
mic								56	39				93
mes			659		45	17		147	131	72			185
doc				262	195	204		48.4	78	16	259		0
poc				363	0.03	0.51	55	53.5	53.4	51.9	299		0
out				0.03	0.03	0.51	0.01	0.49	0.79	0.09	263		526
resp				38.4	97.8	53.7	375	147	238	48	435		

2b

P

	ph1	ph2	ph3	bac	pz1	pz2	mic	mes	doc	poc	out
ph1	83.6										83.6
ph2		79.7									
ph3			91.7						0		
bac				93.8					0.09		
pz1	2.24	0.99	1.2	0.26	88.7				0.06	0.07	2.24
pz2		1.72	1.48		1.67	92.9			0.06	0.1	
mic					1.2	0.51	77.1			0.22	
mes		2.35	0.35		3.15	1.73	8.76	50		0.44	
doc	5.58	10.2	4.14		1.04	1.03	1.95	10.3	99.8		5.58
poc	7.74		0.01	0.76	1.15	0.7	6.31	11.9		97.9	7.74
out	83.6										83.6

Table 3: P matrix for Passamaquoddy Bay system (from Thompson et al. 2002). P_{ij} gives, in percentage, the probability that a particle in j at t arrives in i at $t+\Delta t$, Δt being one tidal cycle (the arrow indicates the source and target compartments). The 16th compartment is the system 'outside'.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
1	99	1															
2	1	96	3														
3		3	91	3				1									
4			6	89				5					3				
5					96	2	2										
6						97	3										
7						1	70	5	2	10							
8				4	4		9	82		1			2				
9									93								
10							9	5	3	78			3	12	1		
11											99	1					
12											1	96		1	6		
13				4									75	13			
14										3			17	72	4		
15												3		2	80		
16							7	2	2	8						9	100

Table 4: Transfer times (T , in days) and Transfer rates (R , in percent) for TA model from sources (columns) to targets (lines). The last line of the Transfer times matrix gives the Residence times of the compartments, '-' signs mean that no transfer time can be computed because no matter is transferred to those compartments. Compartment abbreviations are given in Table 1. Fast transfer times (less than 10 days) are coloured in dark grey, and strong (15 first percents of the couples) and mean (20 following percent) transfer rates are coloured in dark and light grey, respectively.



T (d)	ph1	ph2	ph3	bac	pz1	pz2	mic	mes	doc	poc
ph1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ph2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
ph3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
bac	36.7	36.3	36.4	38.9	36.8	36.5	36.9	36.6	4.7	37.0
pz1	15.5	26.6	18.8	2.7	31.2	31.7	29.2	31.1	2.6	14.5
pz2	26.0	22.8	16.6	12.6	10.2	30.3	27.0	29.5	2.2	11.0
mic	13.7	27.8	21.9	5.1	4.5	6.7	12.6	17.1	6.2	1.9
mes	13.4	16.1	17.2	3.9	3.1	4.3	2.2	17.4	4.4	0.9
doc	0.5	0.1	0.2	2.7	0.6	0.3	0.7	0.4	1.4	0.8
poc	4.7	24.8	22.3	0.5	5.5	6.8	3.0	5.4	5.4	5.0
Out	18.1	21.9	23.6	2.3	9.9	10.2	9.2	9.7	38.3	7.0



R (%)	ph1	ph2	ph3	bac	pz1	pz2	mic	mes	doc	poc
ph1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ph2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ph3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bac	19.9	26.9	28.1	1.0	10.5	10.8	9.5	11.0	48.5	4.2
pz1	27.7	22.8	32.5	5.0	7.8	7.9	7.6	8.2	32.6	6.2
pz2	19.7	29.0	40.0	2.0	22.6	9.2	9.2	9.6	36.7	8.7
mic	11.0	6.5	8.7	2.2	15.5	10.9	6.0	4.8	8.5	12.7
mes	28.1	28.8	28.8	5.4	43.1	34.2	48.5	12.0	24.5	29.4
doc	41.1	55.5	58.1	2.0	21.6	22.2	19.6	22.7	13.5	8.7
poc	57.8	16.4	19.2	13.4	27.2	22.4	40.0	27.9	19.9	12.1
Out	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Table 5: Transfer times (T , in tidal cycles) and transfer rates (R , in percent) for PB model from sources (columns) to targets (lines). The last line of the transfer times matrix gives the residence times of the compartments, '-' signs mean that no transfer time can be computed because no matter is transferred to those compartments. Compartment abbreviations are given in Table 1. Fast transfer times are coloured in dark grey, and strong (15 first percents of the couples) and mean (20 following percent) transfer rates are coloured in dark and light grey, respectively.

(tidal cycles)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	50	25	62	85	102	126	118	96	123	119	227	202	112	121	155
2	0	55	12	35	52	75	68	46	72	69	177	152	62	71	105
3	67	42	46	12	28	52	44	23	49	46	153	128	39	48	82
4	117	92	39	37	23	46	38	17	43	39	141	116	23	35	70
5	215	190	138	90	65	3	32	60	40	41	162	137	66	60	90
6	201	176	123	75	51	51	18	45	25	26	148	123	52	46	76
7	180	155	102	54	30	30	30	24	4	5	127	102	31	25	55
8	159	134	81	33	0	24	16	36	22	19	136	111	30	32	64
9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	180	155	103	55	40	54	28	34	9	28	117	92	22	15	45
11	237	212	159	111	127	146	126	121	109	92	35	10	69	58	37
12	201	176	124	76	92	111	91	86	73	57	0	54	34	22	2
13	164	139	86	38	64	86	71	58	62	49	119	94	23	10	47
14	175	150	98	50	66	85	65	60	47	31	104	79	8	20	33
15	221	196	143	95	111	130	110	106	93	76	67	42	54	42	64
16	314	214	148	98	91	112	52	66	46	39	222	122	66	60	56

R (%)	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	38.1	38.1	17.5	7.2	4.0	3.4	2.3	4.0	1.3	1.5	0.7	0.7	2.7	2.0	0.7
2	100	59.5	46.0	18.9	10.5	9.0	5.9	10.5	3.3	3.9	1.7	1.7	7.1	5.1	1.7
3	100	100	60.8	41.2	22.9	19.6	12.9	22.9	7.3	8.4	3.8	3.8	15.4	11.1	3.8
4	100	100	100	56.0	45.1	38.5	25.4	45.1	14.5	16.9	8.0	8.0	33.8	23.8	8.0
5	12.4	12.4	12.4	12.4	13.5	73.9	21.7	13.5	11.3	11.9	3.9	3.9	11.4	10.8	3.9
6	9.4	9.4	9.4	9.4	10.2	12.3	16.5	10.2	8.6	9.1	3.0	3.0	8.6	8.2	3.0
7	57.3	57.3	57.3	57.3	62.2	74.8	46.8	62.2	52.2	55.1	18.2	18.2	52.4	49.9	18.2
8	73.6	73.6	73.6	73.6	100	85.2	55.7	49.8	31.0	35.1	13.5	13.5	47.1	38.4	13.5
9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	78.6	78.6	78.6	78.6	71.5	68.7	63.1	71.5	60.9	43.7	31.7	31.7	85.6	86.0	31.7
11	2.1	2.1	2.1	2.1	1.2	1.1	0.8	1.2	0.6	0.9	33.0	33.0	3.0	3.7	10.7
12	6.3	6.3	6.3	6.3	3.6	3.2	2.5	3.6	1.9	2.8	100	49.3	9.1	11.3	32.4
13	66.5	66.5	66.5	66.5	33.0	28.9	20.5	33.0	13.8	18.5	17.4	17.4	51.1	56.2	17.4
14	56.0	56.0	56.0	56.0	31.8	28.5	22.0	31.8	17.0	25.1	30.4	30.4	80.3	51.3	30.4
15	11.5	11.5	11.5	11.5	6.5	5.9	4.5	6.5	3.5	5.2	100	100	16.5	20.6	34.4
16	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

Table 6: Return times, return rates, average number of passages and residence times of TA compartments. Compartments are ordered by decreasing return rates.

Compartment	Return Time (d)	Return Rate (%)	Number of passages	Residence Time (d)
pdoc	1.4	13.5	0.18	38.3
ppoc	5.0	12.1	0.16	7.0
pmes	17.4	12.0	0.15	9.7
ppz2	30.3	9.2	0.11	10.2
ppz1	31.2	7.8	0.09	9.9
pmic	12.6	6.1	0.07	9.2
pbac	38.9	1.0	0.01	2.3
pph1	-	-	-	18.1
pph2	-	-	-	21.9
pph3	-	-	-	23.6

Table 7: Return times, return rates, average number of passages and residence times of PB compartments. Compartments are ordered by decreasing return rates. The return times are given in days, i.e. the values in tidal cycles (Table 5) have been divided by 2.

Compartment	Return Time (d)	Return Rate (%)	Number of passages	Residence Time (d)
3	46	60.8	4.0	73.8
2	55	59.5	3.6	107.1
4	37	55.9	2.9	48.8
14	20	51.3	2.2	29.8
13	23	51.1	2.1	33.1
8	36	49.8	2.0	33.2
12	54	49.3	1.9	61.1
7	30	46.8	1.7	26.2
10	28	43.7	1.4	19.7
1	50	38.2	1.0	157.1
15	64	34.4	0.8	27.8
11	35	33	0.7	111.1
5	65	13.5	0.2	45.7
6	51	12.3	0.2	55.8
9	-	0	0.0	23.1

Figure captions

Figure 1: Theoretical example used for the explanation of the indices computation. This example counts 4 compartments, which can be compartments of a trophic web: 1 for phytoplankton, 2 for bacteria, 3 for detritus and 4 for zooplankton.

Figure 2: Boundaries of the 16 regions of Passamaquody Bay. Region 16 represents the adjacent open ocean and is an absorbing boundary state for the Markov Chain (Thompson et al. 2002)

Figure 3: Probability that a particle leaving a source compartment has reached the target compartment in TA model after the time delay given in abscissa (in days). Figure 3a represents the strong couples: (ph3, doc) (fast) and (ph3, bac) (slow), and Figure 3b represents the weak couples: (bac, mes) (fast) and (mes, mic) (slow). The compartment codes are given in Table 1.

Figure 4: Probability that a particle leaving a source compartment has reached the target compartment in PB model after the time delay given in abscissa (in tidal cycles). Figure 4a represent the strong couples: (6, 8) (fast) and (1, 10) (slow), and Figure 4b represents the weak couples: (13, 12) (fast) and (1, 5) (slow). The region numbers are given in Figure 2.

Figure 5: Representation of transfer rate vs. transfer times for TA couples. The space can be divided into various regions: low/mean/strong couples according to the value of the transfer rate, and slow/fast couple according to the value of the transfer times.

Figure 6: Integrated network based on strong and mean links between compartments of TA model. The strong links are represented in bold, fast ones in lines, and slow ones in dashed lines. In Figure 6a, all the mean links are represented in dotted lines. Figure 6b represents the simplified network, and only the mean fast links are represented in dotted lines.

Figure 7: Integrated network based on strong and mean links between compartments of PB model. The strong links are represented in bold, fast ones in lines, and slow ones in dashed lines. In Figure 7a, all the mean links are represented in dotted lines. Figure 7b represents the simplified network, and only the mean fast links are represented in dotted lines.